

Embryologische Untersuchungen an Zingiberaceen.

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät
der Universität Rostock

vorgelegt von

Kurt Boehm
aus Berlin.

Mit 22 Textabbildungen.

Springer-Verlag Berlin Heidelberg GmbH

1931

Embryologische Untersuchungen an Zingiberaceen.

Inaugural - Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät
der Universität Rostock

vorgelegt von

Kurt Boehm
aus Berlin.

Mit 22 Textabbildungen.

Springer-Verlag Berlin Heidelberg GmbH 1931

Referent: Professor Dr. H. v. GUTTENBERG.
Tag der mündlichen Prüfung: 21. Februar 1931.

ISBN 978-3-662-40912-1 ISBN 978-3-662-41396-8 (eBook)
DOI 10.1007/978-3-662-41396-8

Sonderabdruck aus:
Planta, Archiv für wissenschaftliche Botanik
Bd. 14, Heft 2

Für die Zingiberaceen liegen, so gründlich ihre Systematik besonders von TH. VALETON, K. SCHUMANN und neuerdings von TH. LOESENER bearbeitet worden ist (Literatur bei LOESENER 1930), nur wenige embryologisch-zytologische Untersuchungen vor. Meist sind es nur gelegentliche Notizen, in denen Einzelheiten aus der Entwicklung des Pollens und der jungen Samenanlage berührt werden; eine eingehendere Erörterung aber erfuhren bisher nur die Samen. Da nun gerade die Zingiberaceensamen, wie wir später sehen werden, in ihrem Bau sehr auffallende Eigentümlichkeiten zeigen, so kamen einzelne Forscher von selbst dazu, weiter zurückzugreifen und der Entwicklung des Gynäceums überhaupt ihre Aufmerksamkeit zu schenken. Hier muß vor allen J. E. HUMPHREY genannt werden, der schon 1896 die Samenentwicklung der Scitamineae ausführlich beschrieb. Von den Feststellungen HUMPHREYS wird in dieser Arbeit wiederholt Gebrauch gemacht werden.

I. *Nicolaia atropurpurea* Val.

1. Bau der Blüte.

Obwohl eine eingehende Beschreibung der Blüte über den Rahmen einer embryologisch-zytologischen Arbeit eigentlich hinausgeht, halte ich es in unserem Falle doch für vorteilhaft, eine solche zu geben. Eine genaue Darstellung von *N. atropurpurea* VAL. gibt VALETON (1921, S. 128f., mit Taf. 1).

Die Blüten stehen dicht gedrängt, zu einem verkehrt eiförmigen, etwas gedrungenen Kopf vereinigt, der von einem Kranz großer, ovaler, an der Spitze mit einem kleinen Zähnchen versehener, dunkelschwarz-purpurn gefärbter Hüllbrakteen umschlossen ist. An der median-zygomorphen Einzelblüte befindet sich vorn, der Hauptachse gegenüber, zunächst das Deckblatt. Es folgt dann, links seitlich von diesem inseriert, das Vorblatt, dessen Spitze sich mit einer starken Drehung nach hinten zu um die Blüte

herumlegt. Die eigentümliche, zweikielige Gestalt des typischen Monokotylenvorblattes ist hier besonders stark ausgeprägt.

Der häutige Kelch bildet unten eine Röhre; in seinem oberen Teile spaltet er sich und geht in ein spathaartiges, dreizähniges Blattgebilde über, das der Hauptachse opponiert ist. Auch die Blumenkrone ist in ihrem unteren Teil röhrenförmig und endigt in drei häutige Zipfel, deren einer median auftritt und breiter ist als die beiden anderen, zu beiden Seiten angeordneten. Kelchzähne und Kronenzipfel sind an der äußersten Spitze eingerollt, etwas verdickt und münden in eine deutliche Stachelspitze aus, die nach LOESENER (l. c., S. 551) auch bei einigen *Costus*-Arten auftritt. Zu bemerken wäre noch, daß den beiden seitlichen Kelchzähnen auf der Innenseite je ein kleines Zähnchen unten aufsitzt.

Ein äußerer Staminalkreis fehlt, und es folgt daher nach innen sogleich das Labellum, das zu $\frac{3}{5}$ seiner Länge mit dem fertilen Staubblatt bzw. dessen Filament zu einer Röhre verwachsen ist. Der freie Teil des Labellums ist petaloid und abgerundet, sein Saum gekräuselt. Seine beiden seitlichen Flügel flankieren die in der Medianen stehende Anthere und greifen mit den Rändern noch beträchtlich über sie hinaus. Einen Anhaltspunkt dafür, daß die fünf Staminodien in dem Labellum vereinigt wären, wie W. TROLL (1928) es für *Costus* annimmt, konnte ich aus dem Verlauf der Nervatur des Labellums nicht gewinnen; die Möglichkeit einer solchen Vereinigung besteht jedoch, und auch COSTERUS (1916) rechnet mit ihr, wenn er am Schlusse seiner Ausführungen über das Labellum, S. 99, schreibt: „Sind die Flügel mit der Lippe verwachsen, wie bei Arten von *Costus*“ (und auch in unserem Falle von *N. atr.*), „d. h. schließen sich die paarigen, episepalen Staminodien dem Labell an, so besteht letzteres aus fünf Staminodien und bleibt nur das sechste Glied — das fertile Stamen — frei.“ Der freie Teil des Filaments ist auffallend breit und greift oben sogar noch um die beiden Antherenhälften herum, die ihrerseits wieder den Griffel zwischen sich einschließen. Das Konnektiv zeigt oben einen Einschnitt und trägt keinen Fortsatz.

Der unterständige Fruchtknoten ist aus den drei Karpellen gebildet; die zahlreichen anatropen Samenanlagen stehen an den Plazenten in mehreren Reihen. Zwei sehr große, langgestreckte, vielfach gelappte, in ihrem unteren Teil an der Rückenseite der Blüte verwachsene Styloiden (Nektarien) sitzen dem Fruchtknoten auf und umschließen den Griffel an seiner Basis. Im übrigen verläuft der Griffel in der aus Labellum und fertilem Stamen gebildeten Röhre, über deren Mündung die den beiden Antherenhälften flach aufliegende Narbe nur wenig hinausragt.

2. Antheren- und Pollenentwicklung.

Die Anfangsstadien der Antherenentwicklung wurden nicht gesehen. Querschnitte durch die jüngsten, mir zur Verfügung stehenden Knospen

zeigen bereits ein aus zahlreichen Archesporen gebildetes sporogenes Gewebe, das durch mindestens vier parietale Schichten von der Epidermis getrennt ist. Die Archesporen sind auf die vier annähernd zylindrischen Antherenfächer gleichmäßig verteilt. Die polyedrischen, aber sehr verschieden gestalteten Zellen sind von dichtem Plasma ganz erfüllt und enthalten große Kerne mit einem, gelegentlich zwei Nukleolen. Durch lebhaft Teilung vermehrt sich die Zahl der Archesporen, und zugleich nehmen die Zellen selbst und ihre Kerne an Größe beträchtlich zu. Beim Eintritt in die Reduktionsteilung nehmen die Antherenfächer, die anfangs nur kleine Bezirke in dem sie umgebenden Gewebe bilden, auf den Querschnitten den Antherenraum in weitem Maße für sich in Anspruch.

Die Reduktionsteilung der Kerne der Pollenmutterzellen konnte nur in den ersten Stadien der heterotypischen Teilung in allen Einzelheiten verfolgt werden; es wurden das Leptonemastadium, die Synapsis, die ihr folgende Auflockerung der Fäden und deren teilweise Aufteilung, sowie das Geministadium angetroffen. Auf dieses folgten in meinem Material bereits Tetraden, zwischen denen sich noch einige Dyaden fanden. Es hat also den Anschein, als ob die an die Diakinese der heterotypischen Teilung sich anschließenden Teilungsschritte einander sehr rasch folgen. Immerhin genügen die Bilder, um aussagen zu können, daß die Pollenzellbildung bei *N. atr.* sukzedan erfolgt, nach dem Typus also, der bei den bisher untersuchten Scitamineen (Beispiele bei SCHNARF, 1927—1929, S. 12) ganz allgemein beobachtet wurde. Die Zellwandbildung aber findet nach der homöotypischen Teilung statt. Die Gestalt der Chromosomen im Geministadium ist meist kurz und dick, die Enden eines Paares sind oft einander genähert, so daß beide Chromosomen zusammen ungefähr Ringform haben (Abb. 1). Man hat gelegentlich den Eindruck, daß der Kernsaft zwischen den beiden Chromosomen heller ist als in ihrer Umgebung, und daß er sich gegen diese durch ein feines Häutchen abgrenzt, und ist versucht, hier „diakinetische Ringe“ („MOEBIUS-Ringe“) zu erkennen (vgl. dazu TISCHLER [1921—1922], S. 415, und JACOB [1929]).

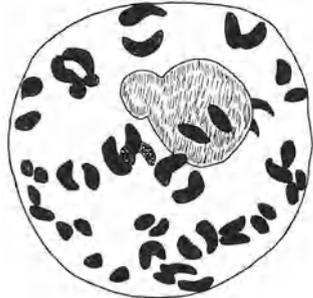


Abb. 1. *Nicolaia atropurpurea*. Pollenmutterzelle im Geministadium. 2100 \times .

Die Anordnung der vier Mikrosporen in der Tetrade ist nicht konstant. Wenn wir aus der Richtung, welche die Wände des zweiten Teilungsschrittes zu der bei der ersten Teilung entstandenen Wand einnehmen, Rückschlüsse auf den Verlauf des zweiten Teilungsschrittes ziehen, so finden wir folgende Anordnungen der Kernspindeln:

Entweder sind die Achsen der beiden Kernspindeln in einer Ebene

parallel nebeneinander orientiert, woraus eine quadratische Anordnung der vier Kerne folgt (Abb. 2 a);

oder die Spindelachsen liegen in einer Linie, so daß sich eine lineare Anordnung der Kerne ergibt (Abb. 2 b);

oder die Achsen der in den Dyadenzellen angelegten Spindeln sind im Raume so gekreuzt, daß eine tetraedrische Anordnung der Kerne zustandekommt (Abb. 2 c);

oder es liegen die Spindeln der Dyaden in einer Ebene zueinander gekreuzt, so daß später die eine neue Wand senkrecht, die andere parallel zu der ersten Teilungswand orientiert ist (Abb. 2 d).

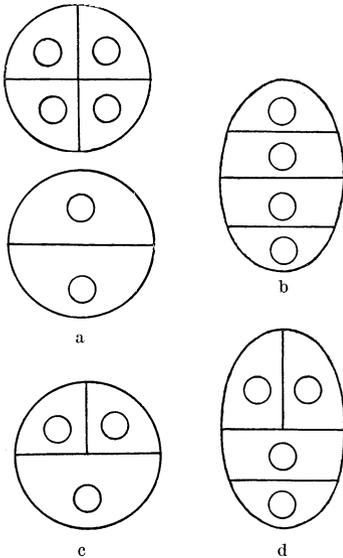


Abb. 2. *N. atropurpurea*. Schema der Mikrosporenanordnung in der Tetrade.

Wir sehen also, daß sämtliche Teilungsmöglichkeiten, die sonst an verschiedenen Pflanzen beobachtet wurden (SCHNARF, S. 18), hier bei einer Art sich finden.

Die soeben geschilderte Verschiedenheit der Teilungsrichtung bei der Tetradenbildung hat natürlich ein ganz verschiedenes Aussehen der eben erst aus dem Tetradenverband befreiten Pollenkörner zur Folge. Diese Mannigfaltigkeit der Formen ganz junger Pollenkörner wird noch dadurch verstärkt, daß schon die Pollenmutterzellen ganz verschieden gestaltet sind. In der reifen Anthere sind die Pollenkörner meist kugelig, sie sind glatt und besitzen keine Keimporen. Ihr Plasma ist von unzähligen kleinen Vakuolen durchsetzt, vegetativer und generativer Kern sind rund, der vegetative sehr viel größer als der generative.

Eigenartig ist die Entwicklung der Antherenwandung. In den jüngsten vorhandenen Stadien fand ich die Antherenfächer auf der dem Griffel zugewendeten Seite durch mindestens vier parietale Schichten von der Epidermis getrennt, die dem Griffel abgekehrte Seite wird durch das vielschichtige Konnektiv begrenzt. Die Zahl der Schichten nimmt zunächst noch zu, ohne daß einzelne Zellagen eine besondere Differenzierung erfahren. Später vermag die Entwicklung der mittleren parietalen Schichten mit der des sporogenen Gewebes nicht Schritt zu halten. Wir bemerken daher in etwas älteren Stadien, daß, von innen nach außen zu fortschreitend, diese Mittelschichten allmählich zusammengedrückt werden (Abb. 3). Abgesehen von den äußersten parietalen Schichten bleiben nur in der unmittelbaren Nachbarschaft der Antherenfächer ein bis zwei (drei) Zellschichten erhalten, aus denen sich das Tapetum entwickelt.

Wenig später — zur Zeit der Synapsis — finden wir die Pollenmutterzellen von der Antherenwandung gelöst, aber noch immer miteinander verbunden. Die Zellen des Tapetums sind von dichtem Plasma erfüllt, zum Teil zweikernig, viele von ihnen sind gestreckt und gegen das Innere des Faches leicht vorgewölbt. Während des Geministadiums erkennt man, daß die Tapetenzellen, einzeln oder zu mehreren vereinigt, als nackte Protoplasten zwischen die aus ihrem Verband befreiten Pollenmutterzellen eingewandert sind. Es liegt also bei *N. atr.* Periplasmodium-

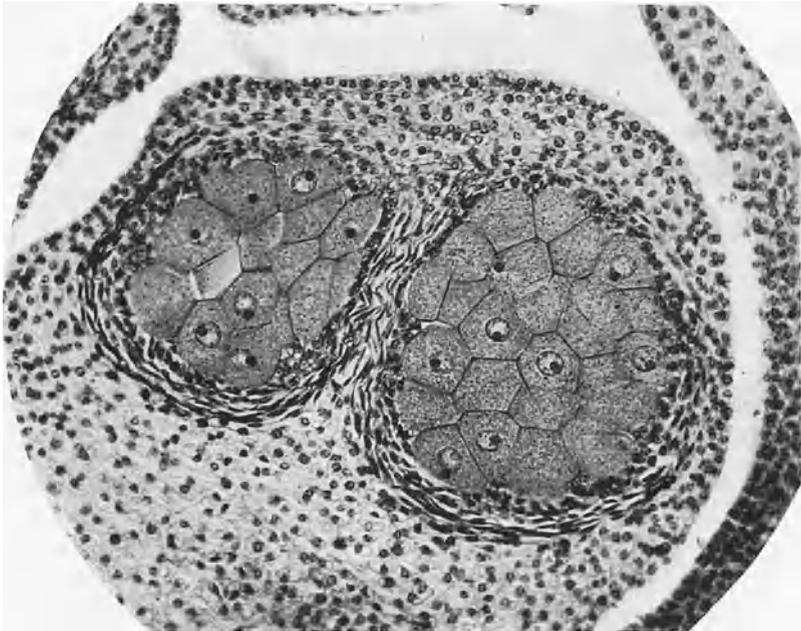


Abb. 3. *N. atropurpurea*. Querschnitt durch die beiden Pollenfächer einer Antherenhälfte knapp vor der Reduktionsteilung.

bildung vor. In der reifen Anthere sind die Epidermiszellen stellenweise auseinandergezerrt und inhaltsarm. Die ausgesogenen und vollkommen zusammengedrückten Mittelschichten bilden jetzt die Umkleidung der Pollenfächer, das Tapetum bzw. das aus ihm hervorgegangene Periplasmodium ist völlig aufgebraucht und verschwunden. Die subepidermalen Schichten sind ohne plasmatischen Inhalt, tot. Die Radialwände ihrer Zellen besitzen leistenförmige Aussteifungen. Alle Reagenzien ergaben für diese Wandverdickungen Kutinreaktion; jedoch scheint die Beschaffenheit der eingelagerten Kutinstoffe eine etwas andere zu sein als in der Exine der Pollenkörner. Diese Faserschichten sind an der Vorderseite der Anthere zwei, weiter seitlich drei bis vier Zellenlagen tief und bilden

zusammen mit einem noch zu besprechenden, zwischen den zwei Pollenfächern einer Antherenhälfte liegenden Gewebe das Endothecium, das nach GOEBEL (1923, S. 1702) allgemein in den Antheren der Zingiberaceen mächtig entwickelt ist. Die Zellen, die ursprünglich zwischen zwei Pollenfächern liegen, gehen insgesamt als „Mittelschichten“ zugrunde (Abb. 3). An ihrer Stelle wuchert das benachbarte, dem Konnektiv zugekehrte Gewebe in die Lücke hinein und wandelt sich hier durchaus in Faserzellen um (Abb. 4), so daß schließlich eine keilförmige Masse solcher Zellen die Pollenfächer trennt. Die Verdickungsleisten dieses Teiles des Faser-

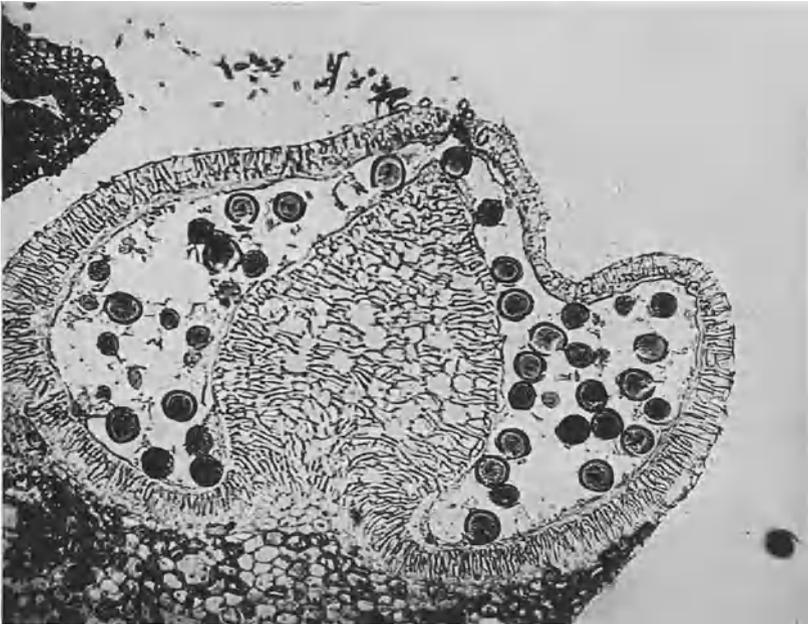


Abb. 4. *N. atropurpurea*. Querschnitt durch zwei Pollenfächer einer Antherenhälfte im reifen Zustand.

schichtenkomplexes sind zumeist senkrecht zu den beiderseitigen Pollenfächern gerichtet. Der Vorderkante des die Antherenhälfte der Länge nach aufteilenden Keiles gegenüber liegt die Öffnungsnaht, die dadurch gekennzeichnet ist, daß an dieser Stelle die Wände der subepidermalen Schichten unverdickt sind (Abb. 4).

3. Bau und Entwicklung der Samenanlagen.

Erst sehr viel später als in den Antheren beginnt die Entwicklung im Gynäceum. Die Pollenkörner sind bereits fertig, während im Fruchtknoten erst hier und da einzelne Embryosackmutterzellen sich zur Reduktionsteilung anschicken.

Wie auch sonst bei der Bildung junger Samenanlagen, entstehen zunächst an der Plazenta durch eine Aufeinanderfolge von antiklinen Teilungen im Dermatogen und von periklinen in der darunter liegenden Periblemschicht kleine Höcker, die hier dicht gedrängt stehen (Abb. 5). Wir sehen weiter, daß schon frühzeitig sich im Scheitel der Vorwölbung eine subepidermale Zelle herausdifferenziert, die größer ist als alle Zellen ihrer Umgebung. Es ist die primäre Archesporzelle, die, wie uns etwas ältere Anlagen lehren, sehr rasch heranwächst und durch besonderen Plasmareichtum und auffallende Größe ihres Kernes schon bei schwächerer Vergrößerung leicht aufzufinden ist.

In den ersten Stadien seiner Entwicklung ist das primäre Archespor selten isodiametrisch, vielmehr in der Regel gestreckt. Bei seiner ersten Anlage kann diese Streckung auch parallel zur Oberfläche erfolgen (Abb. 5); beim weiteren Wachstum aber kommt es stets zu einer radialen Streckung. Die Breite des Ovularhöckers ist nicht konstant. Sie trägt einschließlich der beiden Epidermen fünf bis neun Zellenlagen. Diese recht beträchtlichen Unterschiede dürften durch die Anhäufung der Samenanlagen bedingt sein.

Kurz vor der Teilung des primären Archespors in eine subepidermale Deckzelle und das eigentliche Archespor macht sich am Ovularhöcker eine leichte Einkrümmung bemerkbar, die später sehr bald zur anatropen Gestaltung der Samenanlage hinüberführt.

Zur selben Zeit finden wir die beiden in ihrem unteren Teil miteinander verwachsenen Nektarien schon zu bedeutender Größe entwickelt. Längsschnittbilder zeigen deutlich, daß sie dem Fruchtknoten aufsitzen, und daß in den oben erwähnten Staminaltubus nur eine schmale Öffnung führt, deren Rand überdies mit Haaren dicht besetzt ist. Die später besonders auf der inneren, dem Griffel zugewandten Seite der Nektarien vorhandenen Ausbuchtungen sind aber einstweilen noch nicht zu erkennen, und auch ihre Epidermis weist hier noch durch nichts auf die spätere drüsige Funktion hin. Das fertige Nektarium stimmt durchaus mit dem von BÖHMKE (1917, S. 236ff.) für *Hedychium maximum* beschriebenen überein, so daß es genügt, auf diese Arbeit hinzuweisen.

Seine eigentliche Ausbildung erfährt das Ovulum erst, nachdem das primäre Archespor sich geteilt und eine Deckzelle abgegeben hat, unter welcher nun die große sekundäre Archesporzelle liegt. Während diese

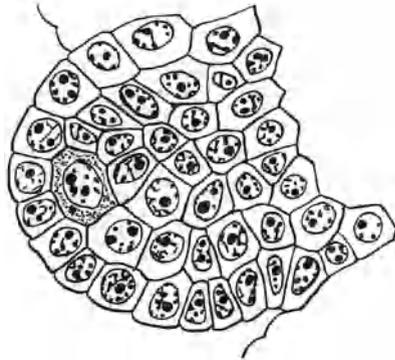


Abb. 5. *N. atropurpurea*. Samenanlage mit primärer Archesporzelle.

eine Zeitlang in Ruhe verharrt und nur an Größe und Plasmareichtum zunimmt, geht die Deckzelle sogleich eine zweite antikline Teilung ein, so daß über dem Archespor bald zwei nebeneinander angeordnete Deckzellen liegen. Das sekundäre Archespor teilt keine weiteren Deckzellen ab und wird zur Embryosackmutterzelle (Abb. 6).

Ungefähr gleichzeitig mit der Teilung der primären Archesporzelle erfolgt die weitere Ausgestaltung des Ovularhöckers, dessen früher erwähnte leichte Einkrümmung inzwischen keine Fortschritte gemacht hat. Wir bemerken aber jetzt die beginnende Vorwölbung von zwei Integumenten. Während das innere Integument lediglich aus einer Ausstülpung

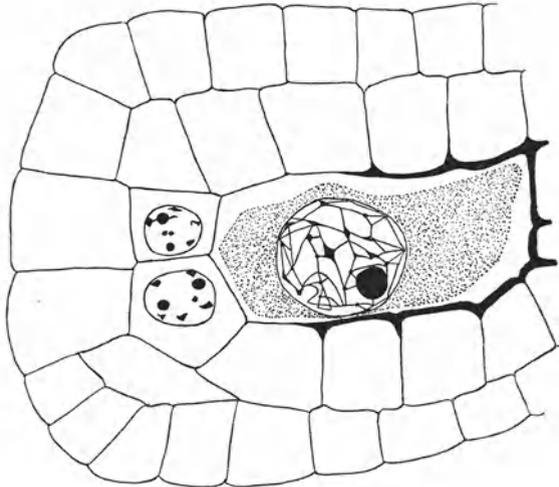


Abb. 6. *N. atropurpurea*. Samenanlage mit sekundärem Archespor und zwei Deckzellen. Archesporium im Leptonemastadium. Von der Chalaza her beginnt die Kutinisierung der Archesporwand. Integumente fortgelassen. 1575 \times .

des Ovulardermatogens hervorgeht, beteiligt sich an der Bildung des äußeren Integuments auch die darunterliegende Periblemschicht. Das innere Integument wird also zweischichtig angelegt; es erfährt auch späterhin keine Vermehrung seiner Schichtenzahl, wohl aber das von Anfang an mehrschichtige äußere Integument. Dieses zeigt zunächst die Tendenz zu einer rings um das Ovulum gehenden Entwicklung; doch ver wächst bei der weiteren Einkrümmung des Ovulums dieses mit dem Funikulus.

Während der Kern der Embryosackmutterzelle noch in Ruhe verharrt und nur an Größe weiter zunimmt, streckt sich die Zelle beträchtlich in der Richtung der Ovularachse und dringt so allmählich tief in das Gewebe des Nuzellus ein. Die Reduktionsteilung wird durch eine Verdichtung des im Ruhekern der Embryosackmutterzelle fein verteilten Chromatins eingeleitet. Das Leptonemastadium wurde verhältnismäßig

oft angetroffen (Abb. 6), ebenso auch die Synapsis (Abb. 7) und das Geministadium (Abb. 8). Die Chromosomen sind in diesem meist kurz und dick, und nur vereinzelt treten auch längere auf. Ihre Enden sind gewöhnlich etwas zugespitzt und die Enden eines Paares oft einander genähert. Der sich daraus ergebende Ring erinnert an die gleichen Bilder im Geministadium der Pollenmutterzellen und läßt Anklänge erkennen an die von DAVIS bei *Oenothera grandiflora* beobachteten und von TISCHLER (1921 bis 1922, S. 415) abgebildeten „diakinetischen Ringe“ (Abb. 8). Die Zahl der Chromosomenpaare beträgt 24.

Die weiteren Schritte der heterotypischen Teilung folgen einander so schnell, daß nur mehr eine Metaphase gesehen wurde, und es folgt auf die heterotypische sogleich die homöotypische Teilung. Die Kernspindel der heterotypischen Teilung liegt parallel zur Längsachse des Nuzellus. Nach Beendigung des ersten Teilungsschrittes schnürt sich der Protoplast durch.

Die homöotypische Teilung vollzieht sich in den beiden in meinem Material enthaltenen Beispielen nicht in beiden Dyadenzellen gleichzeitig. Die Tochterkerne der unteren Dyadenzelle sind bereits fertig, während die obere das eine Mal eine Metaphase, das andere Mal eine beginnende Anaphase zeigt. Sämtliche Tetradenbilder stimmen darin überein, daß das Endergebnis der Reduktionsteilung eine lineare Anordnung der vier Makrosporen auch dann ist, wenn die Kernspindeln eine von der Längsachse des Nuzellus abweichende Richtung einnehmen. Im Anschluß an die homöotypische Teilung kommt es wiederum, und zwar in beiden Dyadenzellen, zu einer Durchschnürung der Protoplasten (Abb. 9 b). Von den vier Zellen der Tetrade gehen die drei oberen bald zugrunde, die unterste, chalazale Zelle entwickelt sich zum Embryosack.

Während der Reduktionsteilung wird die Einkrümmung des Ovulums zu Ende geführt. Die Samenanlage ist nunmehr anatrop. Gleichzeitig

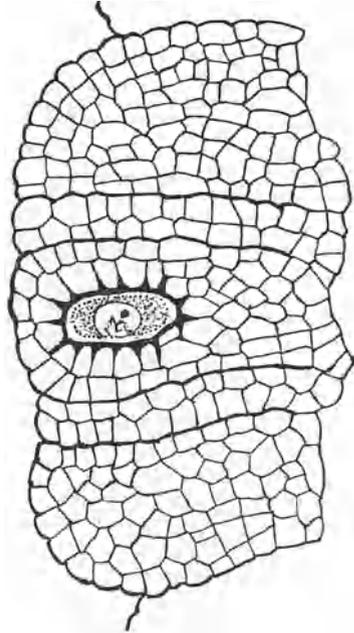


Abb. 7. *N. atropurpurea*. Samenanlage mit Archespor im Synapsisstadium. Die Kutinisierung der Archesporwand ist bereits allseitig.



Abb. 8. *N. atropurpurea*. Archesporikern im Geministadium. 2300 \times .

sind auch die beiden Integumente herangewachsen, und das innere hat seine Ränder bereits über dem Scheitel des Ovulums vereinigt. Die radiale, mit Teilung verbundene Streckung der Epidermiszellen am mykropylaren Ende des Nuzellus, die diesen Zellen später ein so charakteristisches Aussehen gibt, beginnt sehr frühzeitig; sie ist schon im Stadium der Tetrade ausgeprägt (Abb. 9a).

Eine besondere Erwähnung verdient eine höchst auffällige Veränderung, die sich ebenfalls schon während der Tetradenteilung in der unmittelbaren Umgebung des Archespors und der Embryosackmutterzelle vollzieht. Es muß

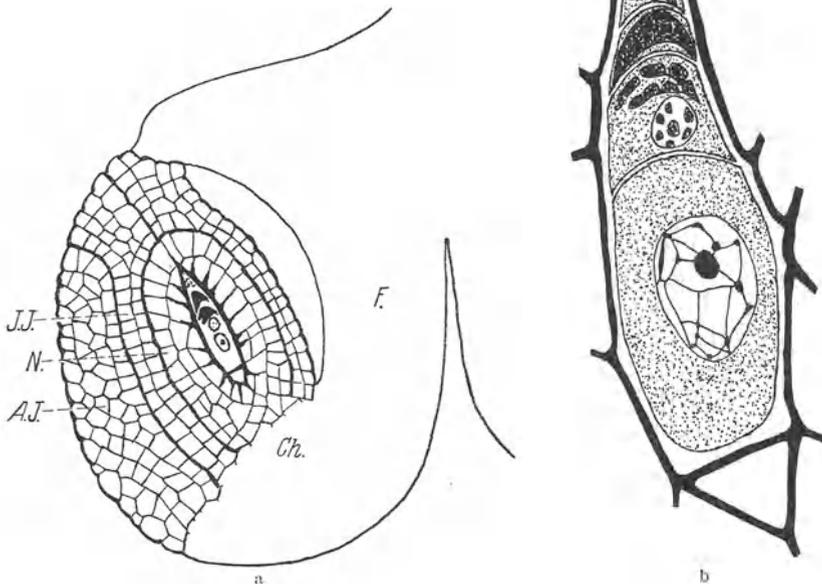


Abb. 9a. *N. atropurpurea*. Samenanlage mit Tetrade. F. Funikulus, Ch. Chalaza, N. Nuzellus, A.J. Äußeres Integument, J.J. Inneres Integument.

Abb. 9b. *N. atropurpurea*. Makrosporentetrade. 2100 \times .

überraschen, daß in diesem embryonalen Gewebe plötzlich starke Wandverdickungen auftreten (Abb. 6, 7, 9), und noch mehr, daß diese Verdickungen gerade um die Tetrade gebildet werden, wo man viel eher zarte Wände zur Erzielung einer reichlichen Versorgung mit Nährstoffen erwarten würde. Anstatt dessen finden wir, daß gelegentlich schon in der Prophase der heterotypischen Teilung die Wände der Embryosackmutterzelle ringsum verdickt sind (Abb. 7). Noch unklarer wird die Bedeutung dieser sich immer mehr verstärkenden und immer weiter auf die benachbarten Gewebe übergreifenden Wandverdickungen, wenn man durch Reaktionen nachweist, daß in die Ver-

dickungslamellen je länger, desto mehr Kutinstoffe eingelagert werden, die dann in etwas älteren Samenanlagen infolge ihres großen Lichtbrechungsvermögens sich sehr deutlich hervorheben. Neben der fortschreitenden Kutinisierung der Verdickungsschichten ist auch eine anfängliche Verholzung dieser Wände zu bemerken.

Daß durch die Wandverdickungen ein, wenn auch nur vorübergehender, vollkommener Abschluß gegen das die Embryosackmutterzelle bzw. den jungen Embryosack umgebende Nuzellusgewebe erreicht wird, ist nicht anzunehmen, denn die eingeschlossene Zelle wächst heran, muß also Nahrungsstoffe erhalten. Dafür aber, daß die Wand für manche Stoffe schwer permeabel ist, spricht der Umstand, daß es bei der Behandlung der für diese Arbeit angefertigten Schnitte, besonders bei den Stadien kurz vor und nach der Befruchtung, oft nur mit großer Mühe gelang, die jeweils im Embryosack vorliegenden Bilder mit Hilfe der sonst mit gutem Erfolg angewandten Färbemethoden der Untersuchung zugänglich zu machen. Nach den Reaktionen wird man vielleicht annehmen dürfen, daß hier eine semipermeable Membran vorliegt, die die Stoffzufuhr zum Archespor und zum jungen Embryosack regelt.

Verholzung und Kutinisierung rings um die Embryosackmutterzelle und den primären Embryosack werden in der Literatur, soweit ich es feststellen konnte, bisher nicht erwähnt. Auch SCHNARF, S. 59, spricht nur von der Differenzierung von Gewebspartien unterhalb und oberhalb des fertigen Embryosackes, die er nach dem Vorgang VAN TIEGHEMS (1901) als Hypostase und Epistase bezeichnet. Es handelt sich dabei um dickwandige Zellen an den beiden Enden des Embryosackes, bei denen Holzreaktion oder Verkorkung festgestellt wurden. PAETOW (1931) hat gleichzeitig bei den Taccaceen, insbesondere bei *Tacca palmata*, ebenfalls Zellwandverdickung und Kutinisierung in der ganzen Umgebung der Tetrade und des jungen Embryosackes festgestellt.

Von den vier Makrosporen einer Tetrade gehen, wie schon gesagt, die drei oberen sehr bald zugrunde, und nur die unterste entwickelt sich weiter zum Embryosack. Die drei Teilungen, die vom einkernigen zum acht-kernigen Embryosack führen, folgen einander in kurzen Zwischenräumen, und ebenso sehen wir die Veränderungen in der Umgebung des Embryosackes sich schnell vollziehen. Eine wesentliche Vergrößerung des primären Embryosackes, wie sie gewöhnlich den weiteren Teilungen vorangeht, kann wegen der starken Kutinisierung nicht erwartet werden. Die Vergrößerung erfolgt erst nach der Auflösung der drei oberen Makrosporen dadurch, daß der Embryosack an seinem oberen, mikropylaren Ende die Kutinhülle sprengt. Danach gehen die darüber liegenden Deckzellen und einige seitlich gelegene Zellen des Nuzellus zugrunde, wodurch über dem primären Embryosack eine Höhlung entsteht (Abb. 10). Diese Höhlung wächst sehr bald zum eigentlichen sekundären Embryosack aus.

In ihm liegen noch eine Zeitlang am Rande die Kerne der zugrundegegangenen Nuzelluszellen, die erst nach und nach resorbiert werden. Die absterbenden Kerne sind leicht von den viel größeren Kernen des Embryosackes zu unterscheiden. Der ursprüngliche, schmale Raum des primären Embryosackes bleibt infolge seiner noch weiterhin zunehmenden Kutinisierung bis zur Ausbildung des Samens als „Hypostase“ erhalten; in allen Entwicklungsstadien fällt diese durch ihre starke Färb-

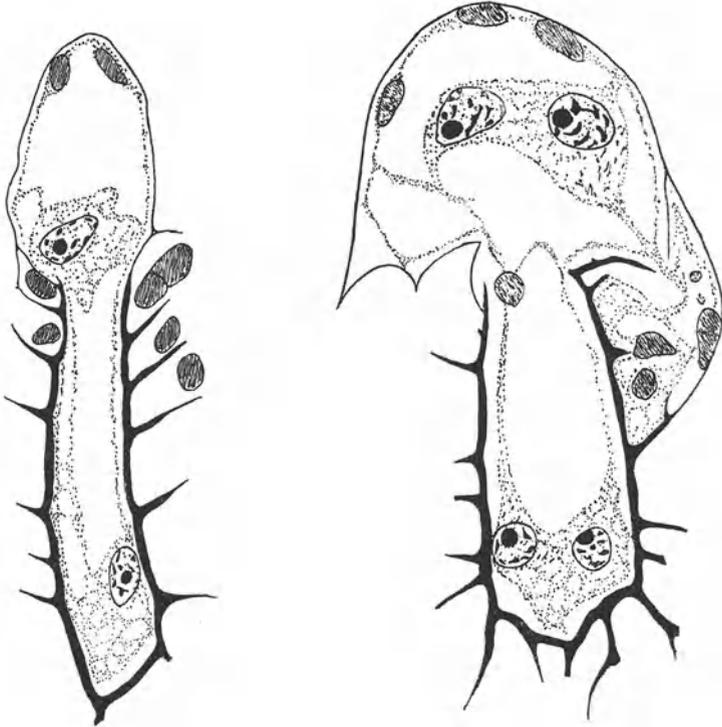


Abb. 10.

Abb. 11.

Abb. 10 und 11. *N. atropurpurea*. Entwicklung des Embryosackes im Zweikern- und Vierkernstadium. Die Kutinhülle wird gesprengt. Die dunkelgezeichneten Kerne entstammen den verdrängten Nachbarzellen.

barkeit leicht auf. Über das Vorkommen solcher „taschenähnlichen Verengerungen“ des Embryosackes, in der Literatur auch „Tasche“ („poche“) und „Postament“ genannt, bei den Scitamineen und anderen Pflanzengruppen, äußert sich u. a. PALM (1915, S. 23ff.). Die Auflösung von Zellen des Nuzellus greift von oben her auch auf die Nachbarschaft der Tasche über. Von den beiden Kernen des zweikernigen Embryosackes, die in Größe und Aussehen fast immer einander gleich sind, finden wir den einen am Grunde der Tasche, den anderen in der neugebildeten Höhlung, der Mikropyle mehr oder weniger genähert. Beide Kerne sind von Plasma

umgeben, das im übrigen nur in dünner Schicht die Wände des Embryosackes bekleidet. Die beiden Plasmaportionen sind durch eine große Vakuole voneinander getrennt; eine weitere große Vakuole befindet sich am mikropylaren Ende des Embryosackes (Abb. 10).

Die Vierkernphase zeigt gegenüber dem zweikernigen Embryosack nur geringe Veränderungen. Von den vier Kernen liegen zwei wieder am

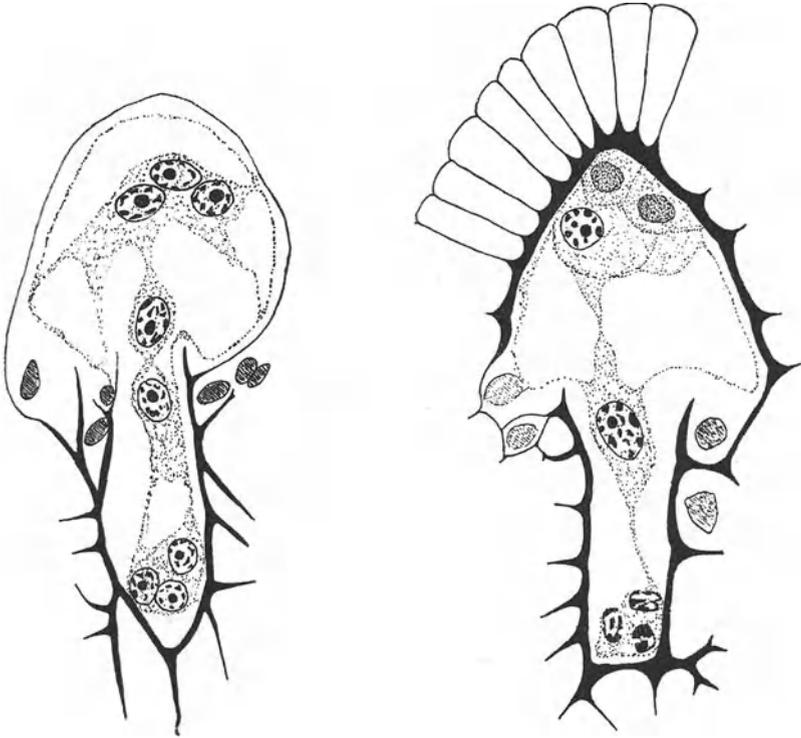


Abb. 12.

Abb. 13.

Abb. 12. *N. atropurpurea*. Embryosack im Achtkernstadium. — Abb. 13. Dasselbe, fertiger Zustand mit Eiapparat, sekundärem Embryosackkern und Antipoden. Die Epistasenbildung hat begonnen.

Grunde der Tasche, die beiden anderen gewöhnlich nebeneinander in der Mitte der Höhlung (Abb. 11).

Ebenso wie der Übergang von der Zweikern- zur Vierkernphase erfolgt auch der dritte Teilungsschritt in den meisten von mir beobachteten Fällen an beiden Polen gleichzeitig. Die jüngsten Bilder des achtkernigen Embryosackes (Abb. 12) zeigen die drei Kerne des Eiapparates etwa in der Mitte der Embryosackhöhlung. Hier, in der Umgebung des Eiapparates, findet die reichlichste Anhäufung von Plasma statt. Den oberen Polkern fand ich meist schon auf dem Wege zum unteren Polkern, der ebenfalls sogleich nach seiner Entstehung aus seiner Vierergruppe heraus-

tritt und seinen Platz am Ausgang der Tasche einnimmt. Ein Plasma-band, das vom Eiapparat über die beiden Polkerne zu den Antipoden hinüberführt, verbindet die acht Kerne untereinander; andere Bänder verbinden den Eiapparat mit der Wandung, die mit einer dünnen Plasmaschicht ausgekleidet ist.

Während Größenunterschiede zwischen den Kernen vorher nicht allzu oft gesehen wurden, ist die Verschiedenheit in der Größe der Kerne im achtkernigen Embryosack ganz ausgeprägt. Die drei Antipodenkerne sind stets kleiner als die drei Kerne des Eiapparates. Der untere Polkern ist zwar größer als die Antipoden, bleibt aber oft hinter dem oberen Polkern an Größe zurück. Dieser ist ein Schwesterkern des Eikernes und ähnelt ihm kurz nach der Teilung. Der Eikern ist in der Regel kleiner als die Synergidenkerne.

Der Embryosack selbst hat jetzt diejenige Gestalt und Größe erreicht, die er noch einige Zeit nach der Befruchtung zeigt. Während im Innern des Embryosackes die Entwicklung bis zum Achtkernstadium fortschreitet, vermehrt sich um ihn herum das Gewebe des Nuzellus, dessen Streckung in der Richtung gegen die Mikropyle hin auch der Embryosack nach dem Aufreißen der primären Hülle zu folgen vermag. Die Resorption von Nuzellusgewebe wird aber bald wieder dadurch aufgehalten, daß nun auch die Wandung des sekundären Embryosackes sich verdickt und zunächst mit Holz-, späterhin mit Kutinstoffen imprägniert wird. Es wiederholt sich also der Vorgang, der vorher zur Einkapselung der Embryosackmutterzelle führte, und wieder greift die Kutinisierung auch auf die Wände der benachbarten Zellen über, und zwar am tiefsten auf die Wände der jetzt langgestreckten Epidermiszellen am oberen Ende des Nuzellus (Abb. 13). Hier entsteht durch die überaus starke Kutinisierung ein sehr charakteristisches, äußerst widerstandsfähiges Gebilde, das von HUMPHREY (1896, S. 24) „Mikropylarpolster“ und von SCHNARF (S. 60) „Nuzellarklappe“ genannt wird. Ich werde mich im folgenden keiner dieser Bezeichnungen bedienen, sondern überall dort, wo es sich um die verdickte und kutinisierte Nuzellarklappe handelt, von ihr als der „Epistase“ sprechen. Diese Benennung, die, wie oben bemerkt, auch von SCHNARF (S. 59) aus dem Aufsatz VAN TIEGHEMS (1901) übernommen wird, deckt sich mit der Definition, die beide Forscher der Epistase geben, und bringt am besten die gleichartige Entstehung der damit gekennzeichneten Erscheinung und der früher von mir besprochenen Hypostase zum Ausdruck.

Die Zellbildung um die drei Kerne des Eiapparates wird mit einer Aufteilung der sie umgebenden Plasmaportion eingeleitet. Danach wandert der Eiapparat aus der Mitte des Embryosackes an sein oberes Ende, wo sich die drei Protoplasten gegeneinander abgrenzen. Alle drei Zellen liegen mit breiter Basis der Wand des Embryosackes an. Die Eizelle, die

etwas tiefer als die Synergiden an der Wand befestigt ist, ragt mit ihrem freien Ende über die Synergiden hinaus. Eine gewisse Abgrenzung der Protoplasten ohne eigentliche Hautbildung findet in diesem Stadium auch bei den Polkernen statt, bevor der obere Polkern, der jetzt an der Öffnung der Tasche über dem unteren liegt, mit diesem verschmilzt. Die zarte Plasmahaut zwischen ihnen wird bei der Verschmelzung der Polkerne aufgelöst. Die Antipodenkerne bilden keine Zellen aus (Abb. 13).

Das Verschmelzungsprodukt der beiden Polkerne, der sekundäre Embryosack- oder Zentralkern, ist durch besondere Größe ausgezeichnet und enthält ebenso wie der Eikern zahlreiche mehr oder weniger große Chromatinkörner (Abb. 13). Die Synergiden und die Antipoden gehen bereits vor der Befruchtung zugrunde, und zwar sterben diese in der Regel früher ab als jene. Unmittelbar vor der Befruchtung finden wir im Embryosack nur die von einer deutlichen Hautschicht umschlossene plasmaarme Eizelle, ihr gegenüber in der Öffnung der Tasche oder etwas tiefer den großen Zentralkern und nur noch Überreste der Synergiden und der Antipoden.

4. Befruchtung.

Der Entwicklungsgang der Samenanlage von *Nicolaia atropurpurea* war an Hand von reichlichem Material, das nach BOUIN-ALLAN fixiert war, von der ersten Ausbildung des Ovularhöckers an bis zu dem Stadium kurz vor der Befruchtung ohne erhebliche Lücken zu verfolgen. Für die Untersuchung der späteren Stadien war ich auf in Formol fixiertes Material angewiesen, das naturgemäß weniger klare Bilder gab. Auch ließ sich das ältere Material viel schlechter schneiden.

Bilder, die das Auskeimen des Pollens auf der Narbe und das Vordringen des Pollenschlauches zur befruchtungsreifen Eizelle zeigen, wurden von mir nicht gesehen. Ein ektotrophes Leitgewebe durchzieht den Griffelkanal und findet seine Fortsetzung an einem Vorsprung des Funikulus, der vor der Öffnung der Mikropyle nur einen schmalen Zugang für den Pollenschlauch freiläßt (Abb. 14). Hier befindet sich, dem Endostom gegenüber, eine Gruppe von drüsigen Zellen mit reichlichem Plasma und großen Kernen, die offenbar richtungsweisend den Weg des Pollenschlauches beeinflussen, der denn auch, wie wiederholt beobachtet, an ihnen entlang und mit einer scharfen Umbiegung nach unten in das Endostom hinein zum Scheitel des Nuzellus wächst. Ist der Pollenschlauch hier angekommen, durchbricht er die über dem Embryosack allein noch erhaltene Nuzellarepidermis. Daß die Spitze des Pollenschlauches Zellulose und Kutikula lösende Enzyme ausscheidet, hat schon 1886 STRASBURGER angenommen und wurde noch im selben Jahre von RITTINGHAUS experimentell gezeigt (SCHNARF, S. 281). Eine derartige Fähigkeit muß auch in unserem Beispiel zur Erklärung dafür herangezogen werden, daß der Pollenschlauch, ohne das Vorhandensein einer in den Verdickungs-

schichten für ihn freigelassenen Eintrittsstelle, gerade von der Seite her in den Embryosack eindringt, wo die Wandverdickungen am stärksten sind.

Das Wachstum des Pollenschlauches, dessen Erweiterung schon vor seinem Eintritt in den Embryosack bemerkbar wird, hört auf, wenn seine

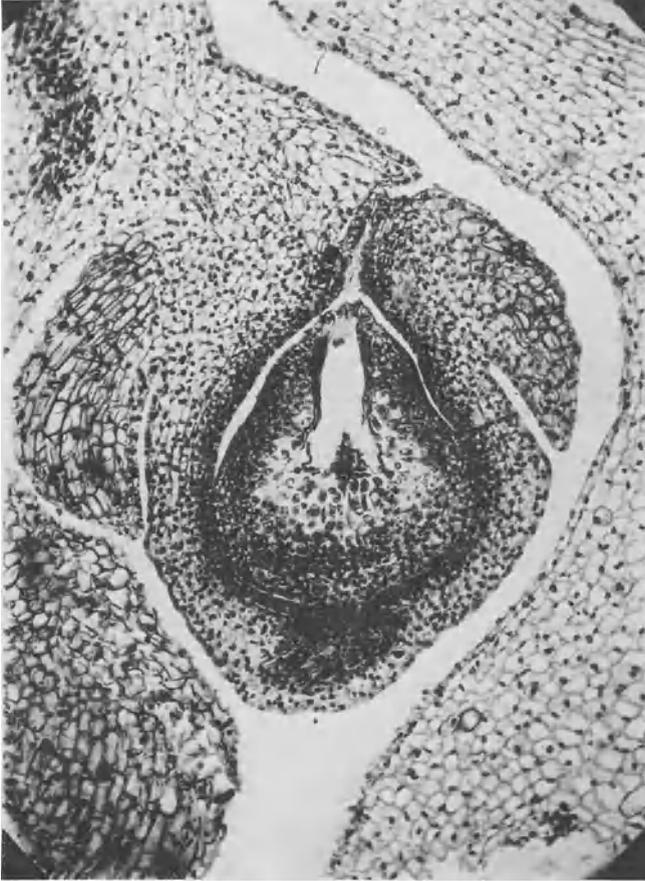


Abb. 14. *N. atropurpurea*. Längsschnitt durch eine Samenknospe im Befruchtungsstadium. Oben Mikropyle, links davon der kurze, breite Funikulus, der mit drüsiger Spitze das Endostom überdacht. Die zahnartigen Vorsprünge, die rechts von der Mikropyle und links unterhalb des Funikulus liegen, sind die Querschnitte des jungen Arillarringes. Die beiden schwarzen Punkte am Scheitel des Nuzellus sind die Kuppe der Eizelle und die aus dem Pollenschlauch ausgetretene Plasmakugel. Am Grunde des Embryosackes die Tasche (Hypostase). Unter dem Nuzellus das chalazale Zuleitungsgewebe.

Spitze etwas oberhalb des vorderen Endes der Eizelle angelangt ist. Darauf entsteht, meistens vorn an der Spitze, gelegentlich aber auch seitlich, eine Öffnung, durch die der Pollenschlauch sogleich einen großen Teil seines Plasmas entläßt, das, zu einer Kugel zusammengeballt, vor

seiner Öffnung liegen bleibt und mitsamt dem entleerten Pollenschlauch noch längere Zeit zu finden ist (Abb. 14, 15). Diese zuerst aus dem Pollenschlauch herausgetretene Plasmaportion ist feinkörnig und erscheint in der Färbung mit Hämatoxylin-HEIDENHAIN und Nuplascoll gegenüber dem im Pollenschlauch zunächst noch verbleibenden Plasmarest und dem Plasma der Eizelle erheblich dunkler gefärbt. Erst nachdem die Befruchtung des Eikernes vollzogen ist und das in der Eizelle bis dahin fein verteilte Plasma sich an ihrer Spitze gesammelt hat, bedarf es einer gewissen Aufmerksamkeit, um das Pollenschlauchende mit seiner Plasmakugel

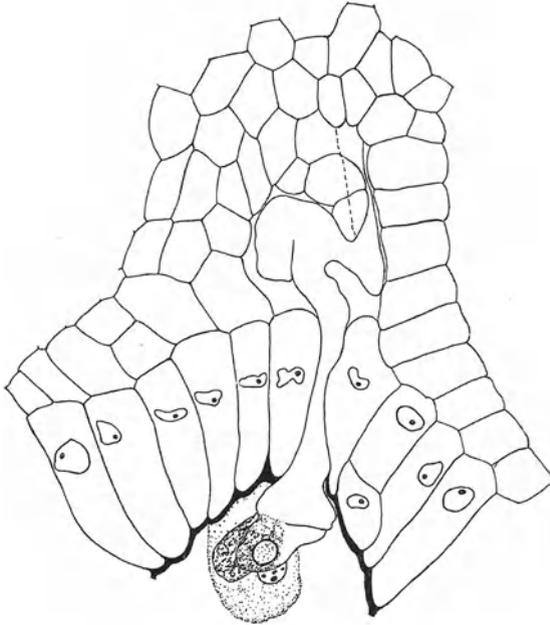


Abb. 15. *N. atropurpurea*. Befruchtung. Man sieht den Pollenschlauch, der an seinem unteren Ende ein kreisrundes Loch aufweist, und den hier ausgetretenen Plasmaballen. Darunter Eizelle mit Eikern.

von der Eizelle mit ihrer Plasmakuppe, die in den Bildern oft beide nebeneinander zu sehen sind, mit Sicherheit zu unterscheiden. Das gelingt aber ohne weiteres, wenn, was nicht immer der Fall ist, der Kern der Eizelle deutlich hervortritt und das Eiplasma mit zahlreichen stark färbbaren Inhaltskörpern angefüllt ist.

Aus der Beobachtung, daß in reifen Pollenkörnern niemals mehr als zwei Kerne anzutreffen waren, ist zu entnehmen, daß sich die Teilung des generativen Kernes in die beiden Spermakerne im Pollenschlauch auf seinem Wege zur Eizelle vollzieht. Es konnte weiter festgestellt werden, daß, wenn der Pollenschlauch sich gerade geöffnet und den größeren Teil seines Plasmas schon entlassen hat, die Spermakerne sich noch im Pollen-

schlauchende befinden und hinter ihnen der vegetative Kern. Die Spermakerne sind hier sehr klein und kugelig und enthalten, wie auch der vegetative Kern, grobe Chromatinkörner. Beim Verlassen des Pollenschlauches passieren sie zuerst die kurz zuvor aus ihm herausgetretene Plasmamasse, worauf sie sich voneinander trennen und der Eizelle bzw. dem Zentralkern zustreben. Die Verschmelzung des einen Spermakernes mit dem Eikern, des anderen mit dem Zentralkern scheint sehr schnell zu folgen; denn nur in einem Falle wurde ein Spermakern noch vor seiner Verschmelzung mit dem Eikern in der Eizelle gesehen. Das Anlegen des anderen Spermakernes an den Zentralkern konnte ich nicht beobachten.

Von den beiden Integumenten ist das innere nach wie vor zweischichtig. Nur in seinem Übergang zum Endostom scheint gelegentlich seine Innenlage sich in zwei Zellreihen aufzuspalten. In den Zellen der Außenschicht des inneren Integumentes fällt uns im unteren, dem Embryosack zunächst liegenden Teile des Endostoms ein beträchtlicher Gehalt an Gerbstoffen auf. Daß der Funikulus der Mikropyle gegenüber einen Vorsprung ausgebildet hat, wurde schon erwähnt. Es ist aber auch, etwas tiefer als dieser, an der Rückseite des Funikulus eine Wucherung entstanden, ein Arillus, der nach unten zu fortwächst. Diese Arillarbildung umschließt die ganze Samenanlage und entspringt auf der gegenüberliegenden Seite an der Kuppe des äußeren Integumentes (Abb. 14). Daß Arillargebilde bei den Scitamineen fast allgemein verbreitet sind, ist seit langem bekannt und führt dazu, daß dieser Reihe auch der Name *Arillatae* gegeben wurde, vgl. PFEIFER (1891, S. 526), HUMPHREY (1896, S. 22, 25), GOEBEL (1923, S. 1737ff.).

Das Chalazagewebe hebt sich allmählich durch seine intensive Färbung stärker hervor und nimmt immer mehr den Charakter eines Nährgewebes an (Abb. 14).

5. Entwicklung des Embryos und des Endosperms.

Der Embryobildung geht bei *Nicolaia atropurpurea* wie bei den meisten Angiospermen die Bildung eines Endosperms voraus. Die erste Teilung des Zentralkernes scheint seiner Verschmelzung mit dem zweiten Spermakern sehr bald zu folgen; sie ist deshalb recht bemerkenswert, weil aus ihr zwei Kerne von ganz verschiedener Größe hervorgehen und so schon im ersten Teilungsschritt die Trennung in ein basales und ein zentrales Endosperm deutlich sichtbar wird. Der chalazale Tochterkern liegt am Grunde der Tasche über den gelegentlich noch vorhandenen Degeneraten der Antipodenkerne. Er ist beträchtlich kleiner als der in der Öffnung der Tasche liegende mikropylare Tochterkern, der in Aussehen und Größe dem befruchteten Zentralkern sehr ähnlich ist. Der mikropylare Kern teilt sich wiederholt und liefert ein zentrales Endosperm, das sich vom Eingang der Tasche in den Embryosack hinein erstreckt. Von

diesem Zeitpunkte an fehlten in meinem Material einige Entwicklungsstadien. Jedoch stimmen die folgenden darin überein, daß im zentralen Endosperm weitere Teilungen den ersten Teilungsschritten gefolgt sind, und daß fast stets an der Öffnung der Tasche ein gestielter, kugelig Körper anzutreffen ist (Abb. 16). Es handelt sich um eine von einer Plasmahaut deutlich abgegrenzte große Zelle, die mit einem dichten vakuoligen Plasma erfüllt ist, das das genauere Studium erheblich erschwert. In kleineren Kugeln konnte ein großer substanzarmer Kern mit Sicherheit nachgewiesen werden. Größere, ältere Kugeln enthalten anscheinend einen Riesenkern, doch ist hier das Plasma zu wenig durchsichtig, um sichere Angaben machen zu können. Es ist nämlich nur ein Teil der Vakuolen durchsichtig, die meisten sind von einem dunklen homogenen Inhalt erfüllt. Die Abb. 16 stellt ein jüngeres Stadium dar.

Den Beweis dafür, daß es sich bei dieser eigenartigen Bildung um den „Basalapparat“ eines helobialen Endosperms handelt, daß wir also das gestielte Kügelchen als das Produkt des primären basalen Endospermkernes zu betrachten

haben, vermochte ich dadurch zu erbringen, daß es mir in einem Falle gelang, auch den unteren Teil des Stielchens, an der Basis der Tasche befestigt, aufzufinden und die Abbruchstelle an diesem Stumpf mit der an dem Stiel des Kügelchens zu vergleichen (Abb. 16). Demnach hätte der Basalapparat seine erste Ausbildung an der Basis der Embryosacktasche erlangt, dort, wo wir in jüngeren Stadien den primären basalen Endospermkern antreffen.

Ogleich nur in diesem einen Falle eine anfängliche Befestigung des Basalapparates am unteren Ende der Tasche sicher nachgewiesen werden



Abb. 16. *N. atropurpurea*. Tasche (Hypostase) mit dem Basalapparat.

konnte, müssen wir sie doch als charakteristisch für *N. atr.* ansehen, da auch sonst an dem Stiel des Kugelchens jene Abbruchstelle festgestellt wurde. Auch bei anderen Zingiberaceen ist die Ausbildung des Endosperms nach dem helobialen Typus beobachtet worden, im Unterschied zu den übrigen Familien der Scitamineen, wo für die wenigen, bisher untersuchten Arten nur nukleare Endosperm Bildung angegeben wird.

PALM (1915, S. 25) äußert sich über seine Beobachtungen an dem befruchteten Embryosack von *Amomum Daniellii* wörtlich, wie folgt: „Oberhalb der Antipoden und auf dem Piedestal gelagert, das die in den reifen Embryosack hineinragende Hypostase bildet, findet man um die Zeit der beginnenden Endosperm Bildung eine sehr große, von einer deutlichen Hautschicht abgegrenzte Zelle. Ihr Kern erreicht schließlich eine Größe, die mehrfach die der benachbarten Endospermkerne übersteigt. Das Plasma innerhalb derselben ist auffallend dicht, aber mit zahlreichen peripherischen Vakuolen versehen. Zwar habe ich die Entwicklung dieser Zelle nicht Schritt für Schritt verfolgen können, aber aus dem, was ich zu beobachten Gelegenheit habe, scheint mit Sicherheit hervorzugehen, daß die in Rede stehende Zelle homolog ist mit der primären, basalen Endospermzelle . . . bei den Helobiales . . .“ Ich gebe diese Bemerkungen PALMs deshalb ausführlich wieder, weil das, was ich zu dem Basalapparat von *N. atr.* noch zu sagen haben werde, im wesentlichen mit ihnen übereinstimmt.

LÖTSCHER (1905) untersuchte eine *Costus*- und zwei *Elettaria*-Arten und schreibt darüber, S. 252—253: „Bei *Elettaria* steckt die verhältnismäßig kleine Antipode mit ihrem kurzen dicken Stiel in einem Postament direkt über der Endverzweigung des Funikulusgefäßbündels in der Chalaza . . . Der Inhalt der Antipode ist sehr dicht und in den meisten Fällen, wohl infolge der Konservierung, kontrahiert . . . Bei *Costus*, dessen Antipode sich ähnlich verhält, laufen die Zellen zwischen der Chalaza und dem Antipodenpostament zwar ohne besondere Streckung in dieser Richtung, aber doch deutlich auf das letztere zu und sind reich an Stärke, die hingegen im Embryosack fehlt . . .“ Ich kann mich des Eindruckes nicht erwehren, daß es sich auch bei dieser „Antipode“ LÖTSCHERS, die er auf seiner Taf. II in den Abb. 33, 34 abbildet, um den Basalapparat eines helobialen Endosperms handelt, eine Vermutung, die übrigens auch von SCHÜRHOFF (1926, S. 492) und von SCHNARF (S. 157) geäußert wird. Ich glaube zu obiger Annahme außer durch eigene Beobachtung auch durch die in der Literatur bisher immer wiederkehrende Angabe berechtigt zu sein, daß die Antipoden der Scitamineen sehr klein und vergänglich sind. Vgl. PALM (l. c., S. 23—25), SCHÜRHOFF (l. c., S. 491—493), SCHNARF (S. 157).

Die ersten Teilungen des Endosperms vollziehen sich in dem noch fest umschlossenen Embryosack. Dann aber beginnt ziemlich plötzlich eine rege Zellteilung im Nuzellgewebe, die besonders in der Richtung gegen

die Mikropyle hin eine bedeutende Vergrößerung des Nuzellus zur Folge hat. Diesem energischen Wachstum vermag die Umhüllung des Embryosackes sehr bald nicht mehr standzuhalten; sie wird gesprengt und bleibt in Fetzen an den am stärksten verdickten und kutinisierten Enden des

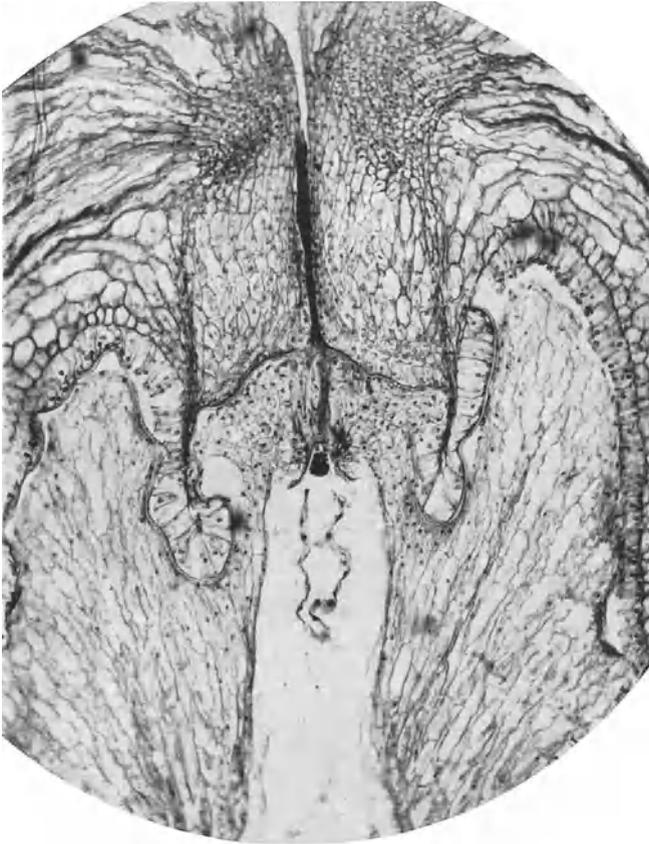


Abb. 17. *N. atropurpurea*. Teil eines Längsschnittes durch den reifenden Samen. Der Embryo sitzt in der becherförmigen Epistase. Das äußere Integument dringt als Mikropylarkragen in den Nuzellus (das Perisperm) ein, das innere ist völlig verdrängt. Außen folgt der Arillarschleier. Dieser setzt sich in den die Mikropyle umschließenden Samendeckel fort.

Embryosackes hängen. Beide Bildungen, die Hypostase als Rest des primären Embryosackes und die aus der Nuzellarepidermis am oberen Ende gebildete Epistase, bleiben bis zur Samenreife erhalten. Die Zellen der letztgenannten sterben erst verhältnismäßig spät ab; sie strecken sich nach der Befruchtung der Eizelle sogar noch etwas. Das Chalazagewebe dringt in beträchtlicher Breite in den Nuzellus ein; seine intensive Färbung im Präparat verdankt es dem Auftreten großer Mengen von Stärke.

In weiter fortgeschrittenen Entwicklungsstadien fiel bei *Nicolaia* wie auch bei dem gleich zu besprechenden *Costus cylindricus* das Nuzellusgewebe durch seine lockere Beschaffenheit und Plasmaarmut auf. Nur in den äußeren, den Integumenten benachbarten Zellenlagen treten Plasma und Kerne noch deutlich hervor. Es handelt sich hierbei jedoch um eine vorübergehende Verarmung des Nuzellusgewebes; denn das aus ihm hervorgehende Perisperm ist, zum mindesten bei *Costus*, mit Stärke angefüllt. Es bleibt lediglich die Frage offen, wohin die im Nuzellus vorher vorhandenen Stoffe geleitet werden, und welchem Zwecke sie dienen, da der Embryo zu dieser Zeit noch völlig unentwickelt ist.

Bei beiden Arten dauert das Ruhestadium der befruchteten Eizelle noch an, wenn über dem Embryosack die Ausbildung des später zu besprechenden „Mikropyllarkragens“ bereits begonnen hat. Es kommt schließlich zur Ausbildung eines kugeligen Proembryos, der wohl gegen seine, der Epistase eingefügte Basis zu sich verjüngt, aber bei keiner der beiden Arten einen Suspensor besitzt (Abb. 17).

Die Stadien zwischen der Ausbildung des Proembryos und dem im reifen Samen enthaltenen Embryo liegen mir auch für *Costus* nicht vor. Der fertige Embryo von *C. cyl.* stellt ein recht stattliches Gebilde dar von etwa $\frac{1}{4}$ der Gesamtlänge des Samens. Die Basalpartie ist besonders stark entwickelt und breit. Der gerade Embryo hat den typischen Bau der Monokotylenkeimlinge und läßt bereits Kotyledon, Plumula und Radicula recht gut erkennen.

II. *Costus cylindricus* Jacq.

Bau und Entwicklung der Anthere und des Pollens, sowie der Samenanlage bis zur Ausbildung eines Embryos und des Endosperms wurden im vorstehenden für *Nicolaia atropurpurea* sehr ausführlich behandelt. Es war das nötig, weil die Gattung *Nicolaia* bisher auf diese Dinge hin überhaupt noch nicht untersucht worden ist und mancherlei einer gründlichen Untersuchung würdig erschien. Dieselbe Entwicklung bei *C. cyl.* in gleicher Ausführlichkeit zu erörtern, ist aus mehreren Gründen nicht angebracht. Es wurde in der Einleitung schon angedeutet, daß HUMPHREY (1896) in seiner Darstellung der Entwicklung des Seitamineensamens sehr weit zurückgreift. Das gilt insbesondere für *Costus*, welcher Gattung er das Kapitel über die Zingiberaceen (S. 21—27) fast ausschließlich widmet. Dazu kommt, daß in den großen Zügen die Verhältnisse bei *C. cyl.* sehr ähnlich liegen wie bei *N. atr.* und so Wiederholungen des schon Gesagten sich nicht vermeiden ließen. Es soll daher in dieser Arbeit die Entwicklung der Anthere und der Samenanlage von *C. cyl.* im allgemeinen nur so weit besprochen werden, als sie von der von *N. atr.* in wichtigen Punkten abweicht.

Vorbemerkt sei, daß das Nektarium, das in der Literatur für die

Costoideae allgemein als Septalnektarium bezeichnet wird (vgl. LOESENER, S. 552) zum mindesten bei *C. cyl.* diesen Namen nicht zu Recht führt. Es tritt nämlich nicht in den Septen auf, vielmehr im Fruchtknoten selbst und stellt einen kugeligen, ringsum freien Körper dar, der mit seiner Basis dem oberen Ende der zentralen Plazenta aufsitzt, durch welche ein mächtiger Prokambiumstrang zieht. Der Bau des Nektariums selbst ähnelt dem der epigynen Drüsen bei den anderen Gattungen. Oben

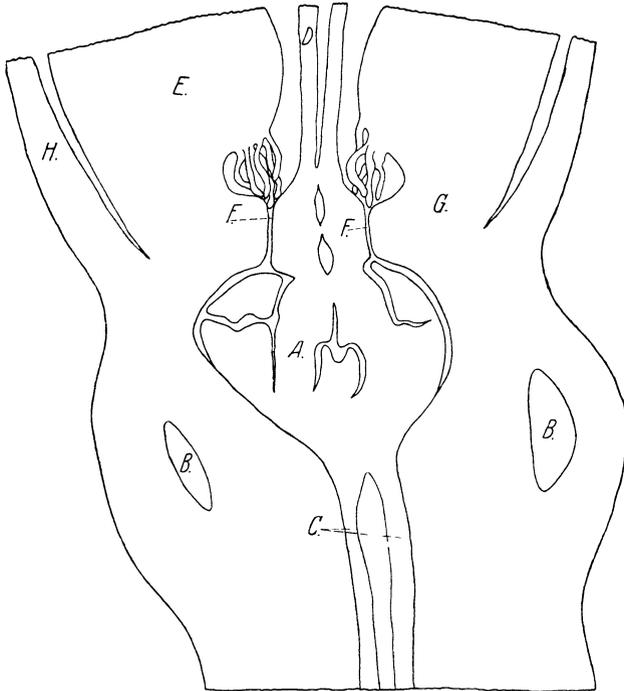


Abb. 18. *Costus cylindricus*. Längsschnitt durch den Blütengrund. A Nektarium mit Nektarkanälen, B Fruchtknotenfächer, seitlich angeschnitten, C Prokambiumstrang, D Griffel mit Kanal, E Staminalehröhre, F Nektarausführgänge im Fruchtknotendach G, H Kelchröhre. Korollenröhre hier mit Staminaltubus noch verwachsen, trennt sich erst weiter oben.

wird die Kugel vom Fruchtknotendach überdeckt, durch welches, der gewölbten Außenseite genähert, zwei enge Kanäle in die Staminalehröhre führen, wo sich der Nektar zwischen zottenartigen Haarbildungen sammeln kann (Abb. 18). Der Griffelkanal teilt sich im Fruchtknotendach über dem Nektarium in drei Gänge, deren jeder zu einem der Fruchtknotenfächer führt, die so angeordnet sind, daß eines an der gewölbten Außenseite, die beiden anderen nebeneinander auf der abgeflachten Innenseite des Fruchtknotens liegen.

Im Gegensatz zu *N. atr.* ist bei *C. cyl.* das Tapetum in den Antheren nicht nur ein- bis drei-, sondern vielschichtig. Es kommt auch nicht zur

Ausbildung eines Periplasmodiums; vielmehr dringen allmählich mehr oder weniger lange Zotten von Tapetenzellen von der Wand her zwischen die Pollenmutterzellen ein, von denen sie zum Teil während des Wachstums resorbiert werden, während andere bis zur Pollenreife erhalten bleiben.

In der Diakinese der heterotypischen Teilung der Pollenmutterzellen treten acht Gemini auf. Um sie lagern sich mehrere „Trabanten“, die sich gleich stark färben, so daß acht Häufchen von färbaren Körpern in der Kernhöhle zu finden sind. Unter diesen sind die Gemini durch ihre Größe und Einschnürung zu erkennen. Etwas später wird die Beobachtung dadurch erleichtert, daß die übrigen färbaren Körper an Zahl abnehmen und die Geminipartner sich oft deutlich trennen, wobei ringartige Bilder ähnlich wie bei *Nicolaia* auftreten können (Abb. 19). Anschließend er-

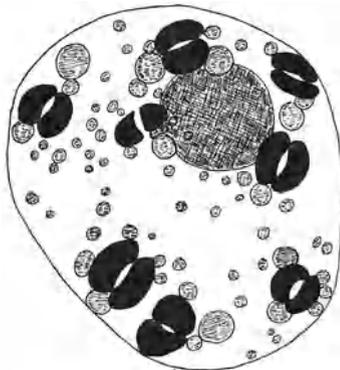


Abb. 19. *Costus cylindricus*. Pollenmutterzelle im Geministadium. Gemini schwarz, Nukleolus und „Trabanten“ schraffiert. 1500 \times .

scheinen in der Kernhöhle zunächst regellos Spindelfasern, die sich bald unter Auflösung der Kernwand zu bipolaren Spindeln ordnen (Abb. 20). Diese sind in beiden Teilungsschritten der Pollenmutterzellen zunächst sehr schmal und halbmondförmig gebogen, wie es HÄKANSSON (1921) für *Schizocapsa plantaginea* beschreibt (S. 197ff.) und in seinen Abb. 12 und 15 wiedergibt. In der heterotypischen Metaphase färben sich die derben Spindelfasern stark mit Hämatoxylin, und es setzt mit voller Deutlichkeit je eine Spindelfaser an ein Chromosom an. Später bildet sich ein mächtiger

Phragmoplast mit vielen schwach färbaren Fasern aus.

Die Pollenzellbildung erfolgt derart, daß nach dem ersten Teilungsschritt bloß eine Trennung der beiden Protoplasten ohne Wandbildung eintritt, worauf der zweite Teilungsschritt sofort folgt. Die Wandbildung findet erst nach Vollendung der Tetradenteilung statt.

Sehr verschieden verhalten sich die beiden Arten gegenüber den Wandverdickungen und der Kutinisierung der Embryosackmutterzelle und des Embryosackes. Beide stimmen zunächst darin überein, daß die Verdickung und Kutinisierung am chalazalen Ende der Embryosackmutterzelle beginnt und gegen die Mikropyle hin fortschreitet, und daß nach der Bildung eines sekundären Embryosackes, die sich bei beiden Arten auf Kosten der beiden Deckzellen und einiger Zellen des Nuzellus vollzieht, am oberen, mikropylaren Ende der Embryosackhöhlung eine starke Verdickung und Kutinisierung einsetzt, die zur Zeit des Achtkernstadiums ihren Höhepunkt erreicht. Während aber bei *N. atr.* die Ent-

wicklung bis zum allseitigen Abschluß zuerst des primären und darauf auch des sekundären Embryosackes fortgesetzt wird, werden bei *C. cyl.* das mikropylare Ende des primären und die Seitenwände des sekundären Embryosackes von der Verdickung und Kutinisierung nicht mitergriffen (Abb. 21). Es werden also auch bei *Costus* Hypostase und Epistase ausgebildet, — beide sind hier sogar noch stärker entwickelt als bei *Nico-*

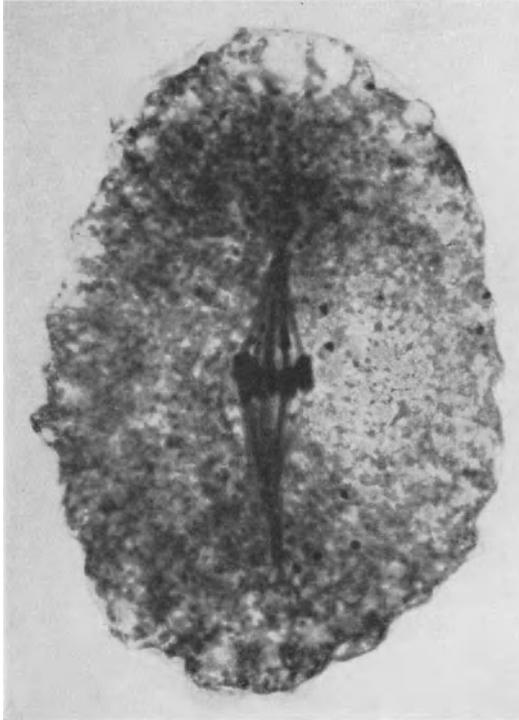


Abb. 20. *C. cylindricus*. Pollenmutterzelle im Stadium der heterotypischen Metaphase. Mikrophotogramm. Hämatoxylinfärbung.

laia, — jedoch mit dem Unterschiede, daß bei *Costus* beidemale verdünnte Stellen die beiden Gebilde voneinander trennen.

Keine wesentlichen Unterschiede bestehen zwischen *Costus* und *Nicolaia* in dem Schicksal der acht Kerne des Embryosackes. Die drei Antipoden sind auch bei *C. cyl.* sehr klein und degenerieren ebenso wie die beiden Synergiden noch vor der Befruchtung, die bei beiden Arten gleich verläuft (Abb. 21). Die Entwicklung der Integumente und der Arillargebilde zeigt bei *Costus* im Anfang nur geringe Abweichungen, die des Embryos wurde bereits am Schlusse des vorigen Kapitels kurz beschrieben.

Das Endosperm entwickelt sich im ganzen in der gleichen Weise wie bei *N. atr.*, seine Ausbildung erfolgt also nach dem helobialen Typus (Abb. 22). Der aus dem primären basalen Endospermkern hervorgehende Basalapparat hat bei *C. cyl.* Biskuitform. Meist steckt er zum größten Teile in der Tasche. Gegen das zentrale Endosperm ist er anfangs scharf



Abb. 21. *C. cylindricus*. Befruchtung. Oben im Pollenschlauch dessen vegetativer Kern. Darunter links der ovale Eikern, neben ihm der eine runde Spermakern, zu dessen Seiten Reste der Synergidenkerne. Der zweite runde Spermakern liegt tiefer in einer Plasmakugel. Unten die noch nicht verschmolzenen Polkerne, noch tiefer in der Hypostase Reste der Antipodenkerne. Die Nuzellar-epidermis verdickt sich innen zur Epistase.

abgegrenzt. Der Apparat ließ sich bei diesem Objekt viel klarer differenzieren als bei *N. atr.*

Wie das in Abb. 22 abgebildete, in meinem Material früheste Stadium zeigt, scheint auch bei *C. cyl.* der Basalapparat anfangs sich an der Basis der Tasche der Wand anzuheften; indes ist hier die Verbindung mit der Wand größtenteils schon gelöst. Die Fragmente der drei Antipoden sind noch zu erkennen. Immer wieder treten im Basalapparat vier Kerne auf

mit riesigen Nukleolen und vielen groben Chromatinkörpern. Die vier Kerne des basalen Endosperms sind in einer Reihe von Fällen noch größer als die auffallend großen Kerne des zentralen Endosperms, denen sie im übrigen sehr ähnlich sind. Die Anordnung der vier Kerne in einer Ebene wurde nach SCHNARF (S. 349—350, 369) auch von JUEL (1907) in dem später achtkernigen basalen Endosperm von *Saxifraga granulata* beobachtet. Hier wie dort ist das Plasma des basalen Endosperms dichter und intensiver gefärbt als das des zentralen, das bei *C. cyl.* die Wände des Embryosacks ringsum bekleidet. Erst später, nachdem der Basalapparat an die Öffnung der Tasche vorgerückt ist, tritt in dem nach außen zu gelegenen Plasma seines bauchigen oberen Teiles eine große zentrale Vakuole auf, um die sich nunmehr die vier Kerne gruppieren. Die in den jüngeren Stadien bestehende deutliche Trennung zwischen basalem und zentralem Endosperm verwischt sich später etwas, und auch die Form des erstgenannten verliert sich mit der Zeit. Zwischen beiden treten Plasmabrücken auf, der Basalapparat verlagert sich noch weiter in den Embryosack hinein, und seine Kerne sind bald neben denen des zentralen Endosperms zu finden. In diesem spätesten Stadium wurde in einem Falle der untere, noch in der

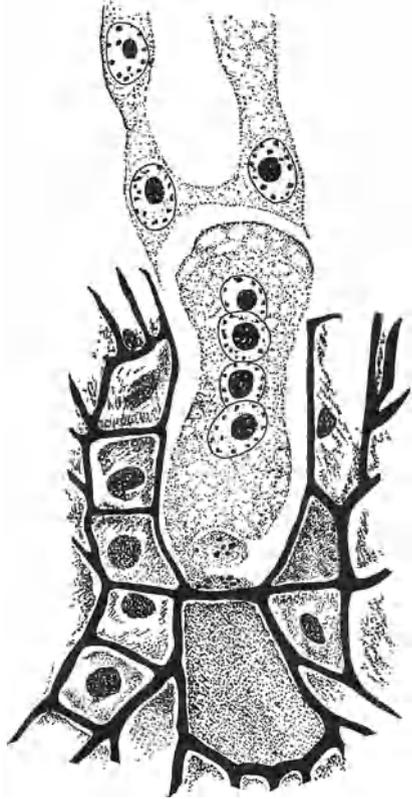


Abb. 22. *C. cylindricus*. Basalapparat des Endosperms mit 4 Kernen in der Tasche (Hypostase). Darunter Antipodenreste, darüber der unterste Teil des zentralen Endosperms.

Tasche steckende Teil des basalen Endosperms von dem oberen, die Kerne enthaltenden Teil durch eine Einschnürung getrennt und seines Plasmas fast völlig beraubt. Der unterste, der Einschnürung zunächst liegende Kern ist gegen diese hin in eine Spitze ausgezogen, so daß es wenig wahrscheinlich ist, daß die Einschnürung erst nachträglich durch die Fixierung verursacht wurde. Wir erhalten so den Eindruck, als ob bei *C. cyl.* das basale Endosperm schließlich mit dem zentralen zusammenfließe. Es behält indessen seine Eigenart insofern bei, als Plasma und Kerne sich auch weiterhin vom Zentralendosperm unter-

scheiden. Die Annahme, daß also hier das basale Endosperm nicht zugrunde geht, wie es sonst im allgemeinen geschieht, findet eine Stütze darin, daß auch bei *N. atr.* das gestielte Kügelchen bis in die ältesten in meinem Material enthaltenen Stadien hinein erhalten bleibt, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, daß ich über reife Samen von *N. atr.* nicht verfügte.

Zu erwähnen wäre noch, daß sich bei *Costus* die Zellen der Epistase nach der Befruchtung auffallend stark strecken. Sie besitzen in weiter fortgeschrittenen Stadien große Kerne und scheinen in der Ernährung des Embryos eine Zeitlang eine gewisse Rolle zu spielen. Eine große Bedeutung ist der von der Mikropyle her erfolgenden Nahrungszufuhr kaum beizumessen. Das geht allein schon aus der mächtigen Ausbildung des Chalazagewebes hervor.

Der Bau und die Entwicklung des Samens und der Samenschale wurde von HUMPHREY (1896) außer bei *C. speciosus* bei einer anderen, unbestimmten Art von *Costus* untersucht (S. 21—27). Die Ausführungen HUMPHREYS wurden als grundlegend auch von NETOLITZKY (1926) in seine „Anatomie der Angiospermensamen“ übernommen, der sie in dem den Zingiberaceen gewidmeten Abschnitt noch ergänzte (S. 87 ff.). Eine genaue Durchsicht meines Materials bestätigte die Angaben der beiden Autoren, denen nur wenig hinzugefügt werden kann. In meiner kurzen Besprechung des Samens werde ich die anscheinend sehr ähnlichen Verhältnisse bei *N. atr.* mit berücksichtigen, soweit die Unvollständigkeit des Materials es zuläßt und Abweichungen im Bau des Samens sich feststellen ließen.

Die eigentliche Samenschale setzt sich, der allgemeinen Regel folgend, aus den beiden Integumenten zusammen, wozu noch, da die Samenanlage anatrop ist, der Funikulus kommt. Während nun bei *N. atr.* der Same von einem lockeren Schleier umhüllt ist (Abb. 17), wird der Arillus bei *C. cyl.* auf der Rückseite des Funikulus vor der Samenreife zurückgebildet, so daß er im reifen Samen nur dessen mikropylares Ende bedeckt. HUMPHREY vermutet (l. c., S. 25), daß der Arillus von *Costus* bei der Sprengung der Kapsel eine Rolle spielen mag: „ . . . it is possible that this soft, yielding envelope outside of the firm testa may, when fresh, have the power of swelling and causing the bursting of the fruit“.

In der Samenschale folgen einander von außen nach innen folgende Schichten: Die Außenepidermis des äußeren Integumentes, deren Zellen in der Längsrichtung des Samens gestreckt sind, Längsstreifung besitzen und faserartig ausgebildet sind. An sie grenzen nach innen zu eine Anzahl, meist drei bis vier, Lagen von Parenchymzellen an, die vor der Samenreife sehr inhaltsreich sind und von TSCHIRCH (1889, 1891) „Nährschichten“ oder „Nährgewebe“ genannt wurden. Im reifen Samen werden die Zellen der „Zwischenschichten“ zusammengedrückt, enthalten

aber in meinem Material noch immer lebende Kerne. Darauf folgt die zur „Hartschicht“ umgebildete Innenepidermis des äußeren Integumentes. Diese zeichnet sich durch die Feinkörnigkeit ihres Inhaltes und besonders starke Verdickung der Radial- und Innenwände aus, die eine zarte Längs- bzw. Radialstreifung aufweisen. Das Zell-Lumen ist auf eine ganz schmale Partie an der unverdickten Außenwand beschränkt, an welcher Stelle auch der degenerierte Zellkern liegt. Bei *N. atr.* finden wir in jeder Zelle der Hartschicht außer dem Zellkern einen warzigen, durchsichtigen Körper, vielleicht den „Kieselkörper“, der nach NETOLITZKY (l. c., S. 87; vgl. auch S. 14) auch bei anderen Scitamineen anzutreffen ist. An die Hartschicht schließen sich endlich die völlig zusammengepreßten Schichten des inneren Integumentes an, dessen beide Lagen im reifen Samen nicht mehr zu trennen sind. In sie wurden schon früher beträchtliche Mengen von Gerbstoffen eingelagert, die den am weitesten fortgeschrittenen Stadien von *N. atr.* fehlen, und deren dunkle Färbung es ermöglicht, daß wir den gesamten Verlauf des inneren Integumentes auch jetzt noch verfolgen können.

Am mikropylaren Ende des Samens drangen, bereits nach der Befruchtung beginnend, das innere und, ihm nachfolgend, das äußere Integument tief in den Nuzellus ein. So entstand hier über dem Sameninnern, die Epistase zwischen sich einschließend, der für die meisten Scitamineen charakteristische Mikropylarkragen (HUMPHREYS micropylar collar) (Abb. 17). Ebenfalls den Scitamineen eigentümlich ist ein anderes Gebilde, das dem Mikropylarkragen eingefügt ist, mit ihm aber in keinem Zusammenhang steht. Es ist der Samendeckel, von TSCHIRCH auch „Pfropf“ genannt. Er ist aus dem unteren, dem Nuzellus nächsten Teile des Exostoms entstanden. Der Samendeckel stellt bei *C. cyl.* ein sehr festes Gewebe dar. Die Wände der Zellen sind stark verdickt und das Zell-Lumen auf einen geringen Raum zusammengedrängt.

Am chalazalen Ende des Samens bleibt zwischen den Zellenlagen der beiden Integumente, die auch an dieser Seite sich einwärts krümmen, eine Öffnung frei, durch die das Chalazagewebe weit in den Nuzellus hinein vorstößt. Seine Zellen sind dünnwandig und größtenteils radial gestreckt. Sie enthalten hier außer Stärke auch Eiweiß.

Um Aufschluß zu erhalten über die im reifen Samen gespeicherten Reservestoffe, wurde eine Reihe von Reaktionen vorgenommen. Sie ergaben, daß die weithlumigen Zellen des reichlich vorhandenen Perisperms mit Stärke geradezu vollgestopft sind. Das spärliche Endosperm, das sich hauptsächlich auf die beiden Enden des den Samen durchziehenden Hohlraumes verteilt, enthält Aleuronkörner und Fette. In der Außenepidermis und der Hartschicht wurden Hemizellulose bzw. Zellulose nachgewiesen.

Die vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität zu Rostock auf Anregung und unter Leitung von Herrn Prof. v. GUTTENBERG angefertigt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. v. GUTTENBERG, für die Überlassung des von ihm auf Java (Buitenzorg) gesammelten Materials, sowie für sein stetes förderndes Interesse meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Gleichzeitig möchte ich auch Herrn Privatdozent Dr. R. BAUCH und Herrn Dr. H. BUHR für ihre wertvollen Ratschläge danken.

Literaturverzeichnis.

- Blume:** Enumeratio plantarum Javae, S. 51. 1827. — **Böhmker, H.:** Beiträge zur Kenntnis der floralen und extrafloralen Nektarien. Beih. z. Bot. Zbl. **33**, 1, 169—274 (1917). — **Costerus, J. C.:** Das Labellum und das Diagramm der Zingiberaceen. Ann. Jard. bot. Buitenzorg **29**, 95—108, Tab. XVII (1916). — **Goebel, K.:** Organographie der Pflanzen, 2. Aufl. Jena 1923. — **Håkansson, A.:** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Taccaceen. Botaniska Notiser. Lund 1921. — **Humphrey, J. E.:** The development of seed in the Scitamineae. Ann. of Bot. **10**, 1—40, tab. I—IV. London 1896. — **Jacobj, W.:** Das geometrische Prinzip der MOEBIUS-Ringe im Chromosomenmechanismus der heterotypischen Mitose usw. Berlin 1929. — **Juel, H. O.:** Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata*. Nova acta Soc. Sci. Upsaliensis (4), 1 (1907). — **Loesener, Th.:** Zingiberaceae. In: A. ENGLER, Natürl. Pflanzenfam., 2. Aufl. **15 a**, 541 ff. Leipzig 1930. — **Lötischer, P. K.:** Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage. Flora **94**, 212 ff., Taf. I, II (1905). — **Netolitzky, F.:** Anatomie der Angiospermen-Samen. In: Handbuch der Pflanzenanatomie (K. LINSBAUER) **10**. Berlin 1926. — **Paetow, W.:** Embryologische Untersuchungen an Taccaceen, Meliaceen und Dilleniaceen. Diss. Rostock 1931. — **Palm, Bj.:** Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Inaug.-Diss. Stockholm. Svenska Tryckeriaktiebolaget. 1915. — **Pfeifer, A.:** Die Arillargebilde der Pflanzensamen. Englers Bot. Jb. **13**, 492—540, Taf. VI (1891). — **Schnarf, K.:** Embryologie der Angiospermen. In: Handbuch der Pflanzenanatomie, II. Abt., 2. Teil, **10**, 2. Berlin 1927/29. — **Schumann, K.:** Zingiberaceae. In: A. ENGLER, Pflanzenreich IV, **46**, H. 20 (1904). — **Schürhoff, P. N.:** Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart 1926. — **van Tieghem, Ph.:** L'Hypostase etc. Bull. Mus. hist. nat. **7**, 412—418. Paris 1901. — **Tischler, G.:** Allgemeine Pflanzenkaryologie. In: Handbuch der Pflanzenanatomie **2**. Berlin 1921/22. — **Troll, W.:** Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte, S. 233. Berlin 1928. — **Tschirch, A.:** Angewandte Pflanzenanatomie. 1889. — Physiologische Studien über die Samen usw. Ann. Jard. bot. Buitenzorg **9** (1891). — **Valeton, Th.:** *Nicolaia* HORAN. Description of new and interesting species. Bull. Jard. bot. Buitenzorg, Sér. III, **3**, Livr. 2, 128—140, tab. 1—6 (1921).

LEBENS LAUF.

Ich, PAUL ALFRED KURT BOEHM, wurde am 22. IX. 1890 als Sohn des Oberlehrers Professor FRIEDRICH BOEHM zu Berlin geboren. Ich bin preußischer Staatsangehöriger und habe das evangelische Glaubensbekenntnis. Mit dem Reifezeugnis des Friedrich-Wilhelms-Gymnasiums zu Berlin bezog ich die dortige Universität, wo ich vom Wintersemester 1908—1913 Alte Sprachen, Geschichte und Religion studierte. Am 6. VIII. 1914 bestand ich in Berlin die Prüfung für das Höhere Lehramt. Bei Kriegsbeginn trat ich als Kriegsfreiwilliger in das Garde-Gren.-Regt. Nr. 4 Königin Augusta ein. Am 26. X. 1914 geriet ich bei einem Sturm des III. Bat. R.I.R. 202 in Dixmuiden in französische Gefangenschaft, aus der ich erst nach $5\frac{1}{2}$ Jahren in die Heimat zurückkehrte. E.K. II. Von Anfang April 1920—1921 war ich als Studienreferendar, danach bis Ende März 1924 als Studienassessor in Berlin tätig. Am 28. V. 1924 wurde ich infolge des Personalabbaus in den einstweiligen Ruhestand versetzt. Von Mitte August 1924 bis 1925 arbeitete ich als Volontär der Fa. Dr. MADAUS & Co. in Radeburg (jetzt in Radebeul), Bez. Dresden, in der pharmazeutischen Industrie. Im Anschluß an diese Tätigkeit studierte ich vom Wintersemester 1925 an Naturwissenschaften, zuerst in Berlin, dann nach $\frac{3}{4}$ jähriger Unterbrechung (durch Erkrankung) in Rostock.

Meine Lehrer in den Naturwissenschaften waren in Berlin: CZAJA, DIELS, ENGLER, GRAEBNER, KNIEP, KOLKWITZ, METZNER, PILGER, POMPECKJ, SOLGER, THOMS, WEHNELT, WESTPHAL; in Rostock: BAUCH, CORRENS, v. GUTTENBERG, KLÄHN, WALDEN.