583481

L 26

Lange, Franz Julius

Ueber die Entwicklung der Celbehälter
in den Früchten der Umbelliferen.

Diss. Königsberg, 1884.

Ueber
die Entwicklung der Oelbehälter in den Früchten
der Umbelliferen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

von der

philosophischen Facultät der Albertus-Universität
in Königsberg in Pr.

genehmigt und

Dienstag den 18. März 1884, Mittags 12 Uhr,

öffentlich vertheidigt

von

Julius Lange.

Opponenten:

Richard Triebel, cand. rer. nat.

Alfred Lemke, cand. rer. nat.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Königsberg.

Buchdruckerei von R. Leupold.

1884.

Printed in Germany

Die Oelbehälter in den Früchten der Umbelliferen haben den Anlass zu vielfachen Untersuchungen gegeben, und zwar war es meistens die Entwicklung dieser Organe, um welche es sich dabei handelte. Doch trotz der zahlreichen Arbeiten, welche über diesen Punkt vorliegen, standen sich in Bezug auf ihn zwei Anschauungen gegenüber. Während es sich bei den Untersuchungen einiger Botaniker herausgestellt hatte, dass jene Behälter ihren Ursprung einer schizogenen Entwicklung verdankten, hatten andere gefunden, dass die Bildung auf lysigenem Wege vor sich ginge. Im ersteren Falle hiess es also, die Oelbehälter entstünden dadurch, dass sich im Parenchym des Fruchtknotens zwischen gewissen Zellen durch Auseinanderweichen ein Zwischenzellraum bilde; in diesem sammle sich auf irgend eine Art das Oel, und der ganze Oelbehälter wäre als ein erweiterter Zwischenzellraum zu betrachten. Im anderen Falle wurde behauptet, der Behälter entstehe dadurch, dass sich an gewissen Stellen im Gewebe die Wände grösserer Zellhaufen auflösten; das Oel, welches sich in der Lücke vorfindet, war dann der Stoff, welcher aus der Umwandlung der aufgelösten Zellwände hervorgegangen ist. Man sieht, wie entgegengesetzt diese beiden Auffassungen sind.

Entdeckt wurde das Vorkommen der Oelbehälter in den Früchten der Umbelliferen von Ramond, wie De Candolle (Mém. sur la fam. des Ombellifères, Paris 1829) anführt, und zwar bei der Gattung *Heracleum*. G. F. Hoffmann (*Genera plantarum Umbelliferarum eorumque characteres naturales*, Moskau 1814) beschreibt sie zum ersten Male genauer. Er zeigt, dass diese Organe sich fast bei allen Arten der Umbelliferen vorfinden und benutzt sie auch zur Eintheilung. Von ihm rührt auch die Bezeichnung „Vittae“ her. Den ersten Versuch, die Entstehung dieser Behälter aufzuklären, finden wir in De Candolle's eben angeführter Arbeit. Aus der keulenförmigen Gestalt, die die Vittae bei einigen Arten zeigen, schliesst er, dass die Bildung des Oeles am oberen Ende der Frucht vor sich gehe, dass es sich dann in Folge seiner Schwere nach unten senke und auf diese Art im Gewebe der Frucht eine Höhlung erzeuge, die manchmal schon in der Mitte endige, meistens aber bis zum Grunde der Frucht verlaufe. Im letzteren Falle ist dann die entstandene Höhlung

von fadenförmiger Gestalt. Die betreffende Stelle (pag. 11) lautet: „Les canaux oléifères ou les Vittae, sont des réservoirs de suc propres qui parcourent ce fruit du sommet apparent à sa base, et qui sont le plus souvent filiformes, quelquefois en forme de massue; ils affectent la première forme, quand ils atteignent la base du fruit, et sont le plus souvent en forme de massue renversée ou de larme batavique, quand ils n'atteignent pas la base; comme par exemple dans les genres *Sison* et *Heracleum*. Ces canaux, qui ne sont bien visibles qu'à la maturité semblent comme creusés dans le tissu cellulaire par le suc propre sécrété vers le sommet“. Ebenso beschreibt er sie auch in seinem Werk: *Physiologie végétale*, Paris 1834, auf S. 289.

Eine weitere Untersuchung erfuhren diese Organe durch F. Meyen („Sekretionsorgane“, Berlin 1837). Neben den Gummi- und Harzgängen bei verschiedenen Pflanzenarten untersucht er auch die Oelbehälter in den Früchten der Umbelliferen. Er betrachtet diese sämtlichen Organe als Zwischenzellräume, entstanden durch das Auseinanderweichen von Zellen. Das in den Kanälen enthaltene Sekret gehe von den Wandzellen aus, und eine Haut, die den Behälter innen auskleiden könnte, fehle sämtlichen.

Jochmann giebt in seiner Dissertation „*De umbelliferarum structura et evolutione nonnulla*“, Breslau 1854, für die Entwicklung der Vittae ebenfalls die schizogene Art an. Doch beschäftigt er sich bei seinen Untersuchungen mit ziemlich vorgerückten Stadien, an denen sich über die Entstehung des Behälters nichts Bestimmtes mehr sagen lässt. Dieses ersieht man aus der Abbildung, welche er von einem jugendlichen Oelbehälter giebt, dessen Wand aber bereits von 11 Zellen gebildet wird.

Diesen Forschern entgegen trat Karsten in der *Bot. Zeitung* 1857 S. 316 mit Behauptung auf, dass sämtliche Gummi und Harz führende Behälter auf lysigenem Wege ihren Ursprung nähmen. Im Zellgewebe sollten sich an gewissen Stellen die Zellwände allmählich in Harz umwandeln und dieser Stoff sollte dann mit dem vorher in den Zellen gebildeten Oel zusammenfliessen. Diesen Ausführungen schloss sich vollständig Wigand an. In seiner Arbeit „*Deorganisation der Pflanzenzelle*“, veröffentlicht in Pringsheim's Jahrbüchern Band III, 1861, findet man auf S. 164 folgendes: „Das Harz kommt häufig als Balsam d. h. Gemisch von Harz mit ätherischem Oel in den sogen. Harzgängen und Harzdrüsen zwischen dem Gewebe vor. Nach der gewöhnlichen Ansicht soll es sich hier aus den den Kanal bekleidenden Zellen ergiessen, was aber, wie Karsten mit Recht bemerkt, von vornherein nicht wohl zu begreifen ist. Derselbe weist vielmehr nach, dass das Harz durch Umwandlung und Verflüssigung der Membranen der jene Kanäle (etc.) ursprünglich ausfüllenden Gewebezellen entsteht, wobei zugleich das innerhalb dieser Zellen in kleinen Zellen eingeschlossene ätherische Oel durch Verflüssigung der letzteren frei werden und sich mit dem Harze mischen soll. Auf diese Weise scheinen sich nach meiner Beobachtung auch die „Striemen“ und der diese Intercellularräume erfüllende Balsam zu bilden. Hiernach sind die Balsame nicht als unvollständig in Harz verwandelte Oele, sondern als Gemische zweier Stoffe von verschiedenem Ursprunge: von Harz als Umwandlungsproduct der Zellwände und Oel als ursprünglichen Inhalt der aufgelösten Zellen zu betrachten. Die sogen. Verharzung der Balsame beruht wohl eher auf einer Verdunstung des ätherischen Oeles in der Luft mit Zurücklassung

des Harzes als auf einer Verwandlung von Oel in Harz“. Wie hieraus ersichtlich ist, hatte Wigand, ebenso wie Karsten durchaus die lysigene Entwicklungsweise für diese Behälter angenommen. Diesem entgegengesetzt, entscheidet sich N. Müller in seinen „Untersuchungen über die Vertheilung der Harze, ätherischen Oele u. s. w. und die Stellung der Sekretionsbehälter im Pflanzenkörper“ Pringsheim's Jahrbücher Band V., 1867, für die schizogene Entwicklungsart. Er untersucht die Harzgefäße bei den Coniferen, Compositen, Umbelliferen, Araliaceen u. s. w. und giebt als Mittel, um die harzartigen Stoffe nachzuweisen, die Rothfärbung mit der Alkannawurzel (*Baphorrhiza tinctoria*) an. Er weist dadurch jene Stoffe in weitem Umkreise der Kanäle nach und ist der Ueberzeugung, dass sie durch eine Wanderung durch viele Zellhäute in den Kanal hineingelangen. Eine fernere diese Frage berührende Arbeit ist von Alb. Bernh. Frank: „Ueber die Entstehung von Intercellular-Räumen der Pflanzen“, eine Dissertation, Leipzig 1867. Er betrachtet die Vittae als Zwischenzellräume, entstanden durch das Auseinanderweichen von anfänglich wenigen Zellen. Ein eigentlicher Gang werde aber erst ziemlich spät gebildet, indem die Behälterzellen bis zur Zeit der Blüthe dicht nebeneinander liegen. Nach dem Verblühen tritt das erste Oel auf und treibe die Zellen auseinander, wodurch der Zwischenzellraum gebildet wird.

Fast zu derselben Zeit erschien in den *Eléments de botanique* eine Arbeit von Duchatre. Bei den Untersuchungen dieses Forschers hatte es sich herausgestellt, dass die Vittae durch lysigene Entwicklung hervorgängen. Leider habe ich mir diese Arbeit nicht verschaffen können, sondern fand sie nur angeführt in Tréculs Aufsatz: „Des vaisseaux propres dans les Ombellifères“, *Ann. des scien. natur. Ser. V tome 5*. Trécul untersucht die Oelgänge der Wurzel, des Stengels, Blattes und der Frucht. Für sämtliche nimmt er die schizogene Bildungsweise an. Die Anwesenheit einer besonderen Membran bestreitet er. Er findet noch eine zweite Klasse von Oelbehältern in der Frucht auf, die nämlich in den Rippen, nach aussen von den Leitbündeln gelegen, verlaufen. Hauptsächlich beschäftigt er sich mit der Stellung der Oelgänge in Rinde, Mark und Holzkörper.

Moynier de Villepoix spricht sich in seinen „*Recherches sur les canaux sécréteurs du fruit des Ombellifères*“, Paris 1877, in den *Ann. d. sc. nat. Ser. VI. t. 5*, ebenfalls für die schizogene Entwicklungsweise aus, beschäftigt sich aber weniger mit der Entwicklung dieser Oelbehälter, sondern betrachtet mehr den Verlauf der Vittae und besonders auch der von Trécul entdeckten zweiten Klasse von Oelbehältern im Verhältniss zu den Gefässbündeln. Er stellt Vergleiche zwischen den Oelgefässen des Blattes und denen der Frucht an.

Noch zu erwähnen ist die Arbeit von E. Bartsch: „*Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Umbelliferenfrüchte*“, Breslau 1882. Derselbe giebt über die Entwicklung dieser Organe nur ganz kurz an, dass sie schizogen sei. Ausserdem behauptet er das Vorkommen einer Membran bei den Vittis, will eine solche bei jenen auch schon im jugendlichsten Zustande beobachtet haben. Dagegen soll dieselbe gänzlich bei den in den Rippen verlaufenden Oelkanälen fehlen.

Wie Bartsch findet auch Lestiboudois eine Haut. Derselbe sagt darüber in seiner „*Organographie végétale*“ (*Comptes rendus t. 56 en 1863*) auf Seite 819: „*Dans le Ferula tingitana et plusieurs plantes de la famille des Ombellifères les sucs propres sont (aussi) renfermées dans des tubes à parois épaisses*“.

Nach diesen so oft sich widersprechenden Vorarbeiten entschloss ich mich, auf Rath des Herrn Prof. Caspary, eine genaue Untersuchung dieser Oelbehälter zu unternehmen.

Mein Hauptaugenmerk richtete ich auf die Entwicklung der Behälter, während ich die sonstigen Eigenthümlichkeiten, für schon genügend klargestellt, bei Seite liess. Im folgenden erlaube ich mir nun die Resultate meiner Untersuchungen mitzutheilen.

Allgemeines.

Die Umbelliferen gehören zu denjenigen Familien, die durch einen stark abgeschlossenen Charakter ausgezeichnet sind. Alle Arten dieser Familie stimmen, mit wenigen Ausnahmen, so genau in ihrem Bau und ihrem Aeussern überein, dass man ihnen die Zugehörigkeit zu dieser Familie sofort ansehen kann. Nur in sehr wenigen Punkten machen sie hiervon eine Ausnahme; es gehörte auch hierher das scheinbar gänzliche Fehlen der Oelbehälter in den Früchten einiger Arten. Während nämlich bei dem grössten Theil der Umbelliferen in den reifen Früchten sehr deutlich Oelbehälter zu erkennen sind, lässt sich bei einigen wenigen Arten zur Zeit der Reife keine Spur von diesen Organen nachweisen, so dass man diesen überhaupt die Oelbehälter in den Früchten gänzlich abstritt. Man konnte in Folge dessen Umbelliferen mit und ohne Oelbehälter in den Früchten unterscheiden. Bei den ersteren sieht man auf Querschnitten des Fruchtknotens in jedem Mericarpium meistens sechs grosse, mit Oel gefüllte Behälter um das Endosperm herumgelagert. Dieselben verlaufen von dem oberen Ende der Frucht bis zum Grunde und sind dem Auge meistens auch schon äusserlich bemerkbar; man hat ihnen der bandförmigen Gestalt wegen, die sie auf der Aussenfläche der Frucht oft zeigen, den Namen „Vittae“ oder „Striemen“ gegeben. Bei der anderen Klasse sind weder von aussen her, noch auf Querschnitten der Frucht solche ölführende Behälter sichtbar, das Parenchym des Pericarpiums ist nicht durch grössere Öffnungen, in denen sich Oel vorfindet, unterbrochen. Zu diesen gehörten unter anderen besonders auch *Anthriscus silvestris* Hoffm., *Aegopodium Podagraria* L. und *Conium maculatum* L. Doch dieses Fehlen der Oelbehälter ist nur scheinbar; allerdings ist es unmöglich in den reifen Früchten genannter drei Pflanzen einen Oelbehälter aufzufinden, doch konnte ich auch bei diesen Pflanzen in einem gewissen Jugendzustande das Vorkommen von Oelbehältern nachweisen. Bei *Conium maculatum* hat auch schon Moynier de Villepoix a. a. O. das Vorhandensein derselben festgestellt, ebenso auch noch für *Astrantia major* L. und *Scandix Pecten Veneris* L., welchen beiden die Oelbehälter auch fehlen sollten.

Wie ich im dritten Theile dieser Arbeit zeigen werde, bleiben bei *Anthriscus silvestris* Hoffm. oft einzelne Oelbehälter aus der Jugendzeit bis zur Reife der Frucht erhalten.

Es werden, wie ich weiter unten ausführen werde, bei diesen drei angeführten Pflanzen Oelbehälter genau so, wie bei denen mit deutlichen Behältern, in einem sehr frühen Stadium angelegt. Dieselben entwickeln sich dann für einige Zeit auch genau in derselben Weise weiter, wie bei der anderen Klasse. Die Oelbehälter bei

Pflanzen beider Klassen gleichen sich vollständig in diesem Jugendzustande, sowohl in ihrem äusseren Aussehen, als in der Wirkung, welche gewisse Reagentien auf ihre Wandzellen hervorrufen. Nachdem dann aber bei den oben genannten Arten die Oelbehälter einige Zeit bestanden haben, hört allmählich die Weiterentwicklung auf, die Zahl der Wandzellen nimmt nicht mehr zu, dieselben geben nach und nach ihre früheren Funktionen vollständig auf, nehmen an Grösse ab und der Oelbehälter wird immer undeutlicher. Zuletzt verschwindet er ganz, nach Art eines rudimentären Organes, ohne überhaupt eine Spur von sich in der reifen Frucht zurückzulassen. Wenn daher den Früchten obiger Pflanzen auch im Alter die Oelbehälter fehlen, so haben sie doch dieselben während eines Theiles ihrer Jugendzeit besessen, so dass man diesen Pflanzen den Besitz von Oelbehältern nicht mehr gänzlich abstreiten kann. Es existiren daher Umbelliferen ohne Oelbehälter in den Früchten nicht, und eine Unterscheidung von solchen mit Behältern und solchen ohne Behälter kann nicht mehr aufgestellt werden. Das Vorkommen von Oelbehältern in der Frucht ist sämtlichen Umbelliferen gemeinsam und man hat es nur mit einer gewissen Abänderung zu thun, wenn bei einigen Arten die ursprünglich deutlich vorhandenen Behälter nach Art rudimentärer Organe nach einiger Zeit ihre Funktionen einstellen und verkümmern. Wir hätten hier also wieder einen neuen Beweis, wie gleichmässig bei allen Umbelliferen der Typus ihrer Familie nachweisbar ist.

Ausser den vorhin genannten Pflanzen untersuchte ich noch besonders:

Aethusa Cynapium L.,
Apium graveoleus L. und
Pimpinella Saxifraga L.

Bei diesen sind die Vittae auch im Alter noch stark entwickelt und deutlich wahrnehmbar. Erstere zeigt in jedem Mericarpium 6, die zweite meistens ca. 16 und die dritte Pflanze eine wechselnde grössere Menge solcher Behälter, um das Endosperm gelagert.

Wie ich schon vorhin bemerkt habe, ist die Entstehung der Oelbehälter bei sämtlichen Arten dieselbe. Bei allen von mir untersuchten beginnt die Bildung schon sehr frühe, nämlich noch bevor der Fruchtknoten vollständig geschlossen ist. Auf dem Boden der Blüthenknospe haben sich, nachdem die Blumenblätter und Antheren schon ziemlich weit entwickelt sind, zwei wallartige Erhebungen von halbmondförmiger Gestalt gebildet, so dass beide einen kreisförmigen Raum zwischen sich lassen. Die beiden Enden jedes Halbmondes nähern sich dann gegeneinander, bis zur Berührung unter sich, wodurch der ursprünglich einfache Raum in zwei Hälften getheilt wird. Während dessen erheben sich auch die Mitten der beiden Wälle und wölben sich allmählich über die darunter liegende Höhlung, welche durch Einsenkung des Receptaculums entstanden ist. Die Ränder stossen aneinander und schliessen die Höhlung. Aber noch bevor die Verwachsung vollständig vor sich gegangen ist, beginnt bereits die Bildung der späteren Oelbehälter in dem Parenchym der Wand des Fruchtknotens. Dieses gilt für alle von mir untersuchten Umbelliferen, indem sich bei allen fast genau zu derselben Zeit die erste Andeutung des Entstehens dieser Organe bemerkbar macht. Man hat also, will man die jüngsten Zustände ihrer Entwicklung beobachten, sehr junge Blüthenknospen zu untersuchen, und die Objecte, mit denen man zu arbeiten hat, sind daher äusserst klein, was natürlich das Beob-

achten sehr erschwert. Der Anblick, welchen mir die jüngsten Zustände boten, die ich untersuchen konnte, war der, dass sämtliche Zellen des Pericarpiums gleichartig mit Protoplasma gefüllt sind, alle sind von gleicher kubischer Gestalt. Durch kein Reagens lassen sich einzelne Zellen bemerkbar machen, die als Mutterzellen für die Behälter aufzufassen wären; sämtliche werden gleichmässig gefärbt. Erst in einem etwas älteren Zustande, ungefähr zu der Zeit, wo sich der Fruchtknoten gerade geschlossen hat, tritt in gewissen Zellen eine geringe Umwandlung des protoplasmatischen Inhaltes ein. Dieselben erhalten dadurch vor den übrigen ein etwas anderes Aussehen, indem sie durch ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen heller und durchsichtiger erscheinen. Diese Zellen sind es nun, aus denen sich die späteren Oelbehälter entwickeln, sie bilden die Grundlage für die Vittae. Was für Stoffe es sind, die dort gebildet werden und die jenen Zellen ein verändertes Aussehen verliehen haben, lässt sich nicht völlig sicher sagen. Wahrscheinlich hat bereits ein allmählicher Uebergang in harzartige Stoffe stattgefunden, denn der Inhalt der betreffenden Zellen hat die Eigenschaft, ebenso wie jene Stoffe, bedeutend mehr von gewissen Farbstoffen wie z. B. Alkanna und Anilin aufzunehmen als das Protoplasma der übrigen Zellen. Ein fernerer Beweis dafür, dass man es hier bereits mit einer dem ätherischen Oel oder Harz verwandten Substanz zu thun hat, dürfte auch folgende Erscheinung sein. Behandelt man nämlich einen Schnitt zuerst mit Alkohol und dann mit einem Farbstoff, so werden diejenigen Zellen, die bei alleiniger Anwendung des Farbstoffes sehr viel von diesem aufnehmen, jetzt nur ebenso schwach gefärbt, wie die übrigen. Die Färbung ist im ganzen Präparat eine gleichmässige, so dass man annehmen muss, der Alkohol habe bereits gewisse Körper, welche ein ziemlich bedeutendes Aufnahmevermögen für jene Farbstoffe hatten, entfernt; was dann wohl mit Sicherheit auf jene Stoffe schliessen lässt. Ich möchte daher die Ansicht von Alb. Bernh. Frank und M. de Villepoix bezweifeln, die nämlich dahin geht, dass die Ursprungs-Zellen des späteren Behälters sich vor den übrigen nur durch einen grösseren Reichthum von Protoplasma auszeichnen. Wahrscheinlich befindet sich neben dem Protoplasma bereits ein Stoff, der aus der Umwandlung von jenem hervorgegangen ist und in seinen Eigenschaften den ätherischen Oelen und Harzen gleichkommt.

Ein plötzliches Umwandeln des Protoplasma's in ätherisches Oel oder Harz geht wohl nicht vor sich, sondern stets nur ganz allmählich. Diese Umwandlung beginnt wahrscheinlich schon in einer Zelle, die als Urzelle für den ganzen zukünftigen Behälter aufzufassen ist. Doch sind die Mengen von dem in dieser Urzelle neugebildeten Product nur so gering, dass dieselben sich weder durch ein Reagens bemerkbar machen lassen, noch sonst der Zelle ein auffallendes Aeussere geben. Das ganze Gewebe erscheint daher zu dieser Zeit vollständig gleichmässig, obgleich sich annehmen lässt, dass in einigen wenigen Zellen, deren Zahl derjenigen der späteren Behälter entspricht, eine langsame Umbildung, die ihren späteren Beruf einleitet, begonnen hat. Erst wenn diese Urzelle durch Theilung in vier Tochterzellen zerfallen ist, haben sich die durch den Umwandlungsvorgang erzeugten Stoffe bereits in einer solchen Menge angehäuft, dass sie uns überhaupt kenntlich werden können. Während man nämlich vorher nur ein gleichartiges parenchymatisches Gewebe vor sich hatte; erblickt man jetzt in diesem eine Anzahl von Gruppen zu je 4 Zellen, die sich

durch ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen bemerkbar machen. Diese Gruppen sind um die Samenknospe herum gelagert; jede bildet die Grundlage für einen Oelbehälter, so dass die Zahl der einzelnen Gruppen mit derjenigen der Oelbehälter im reifen Fruchtknoten übereinstimmt.

Bemerkbar machen sich die Anfangszustände des späteren Oelbehälters also erst in einer Gruppe von 4 Zellen. Nur in Ausnahmefällen scheint dieses Kenntlichwerden von harzartiger Substanz schon früher einzutreten. Entweder ist dann der Umwandlungsvorgang irgendwie beschleunigt worden oder die Theilung der Urzelle in jene 4 Tochterzellen ist etwas verzögert worden. Doch sind diese Fälle sehr selten; nur ein einziges Mal habe ich wohl mit Sicherheit bereits die Mutterzelle beobachten können, und zwar bei *Aethusa Cynapium* L. (Abbild. 7). In der Regel weisen zuerst die 4 Tochterzellen die Wirkung des Vorganges auf, der in ihrer gemeinsamen Mutterzelle bereits einige Zeit thätig gewesen ist. Nur sehr selten konnte ich den Zustand beobachten, in welchem der künftige Behälter aus drei oder sogar nur aus zwei Zellen bestand; den letzteren Fall fand ich sehr deutlich bei einem Präparat von *Pimpinella Saxifraga* L. (Abbild. 8). Die beiden Zellen lagen hier ausserdem noch so, dass es klar war, sie waren aus einer Zelle, der Urzelle, hervorgegangen. Um diese jungen Behälterzellen deutlicher hervortreten zu lassen, unterwarf ich die Präparate einer Behandlung mit *Alcanna-Tinctur*, empfohlen von N. Müller a. a. O., oder mit dem Hanstein'schen Anilin-Reagens. Die betreffenden Zellen machten sich dann durch eine etwas intensivere Färbung kenntlich. Zu dünne Schnitte liessen sich hierbei weniger gut anwenden, da in dickeren die Färbung deutlicher hervortrat, doch war es andrerseits wieder nothwendig wegen der Kleinheit der Zellen in diesem jungen Gewebe die Schnitte nicht zu dick zu nehmen, weil sonst das Präparat undurchsichtig wurde.

Die Entwicklung sämmtlicher Oelbehälter in einem Fruchtknoten geht nicht vollständig gleichzeitig vor sich; einzelne Gruppen haben sich schon stärker entwickelt, dieselben sind, wie ich weiter unten zeigen werde, schon von einer grösseren Anzahl von Zellen gebildet. Andererseits können einzelne Behälter noch ganz zurückgeblieben sein, so dass sie sich noch gar nicht kenntlich gemacht haben. Doch findet man bisweilen auch alle gleichmässig in ihrer Entwicklung vorgeschritten; man sieht dann sovielerlei von jenen Zellgruppen, wie sonst die reife Frucht Oelbehälter zu enthalten pflegt. Die verschieden starke Entwicklung in der Jugend bedingt wahrscheinlich auch die verschiedene Grösse der später fertigen Behälter; denn im reifen Fruchtknoten findet man wohl niemals sämmtliche Behälter von vollständig gleicher Grösse und genau derselben Beschaffenheit. Besonders bei Arten mit einer grösseren Anzahl von Behältern, wie z. B. *Apium graveolens*, findet man dieselben sehr verschieden stark entwickelt, worüber man sich durch Vergleichung der Anzahl der Wandzellen überzeugen kann. Bei diesen Arten ist dann der Anfang der Entwicklung der jungen Behälter etwas verschieden; einige sind gerade in einer Gruppe von vier Zellen hervorgetreten, andere zeichnen sich schon durch eine etwas grössere Anzahl von Zellen aus.

Wenn man nun eine solche Gruppe von 4 Zellen, in welcher Form sich ja meistens der junge Oelbehälter uns zuerst zur Beobachtung darbietet, betrachtet, so findet man diese Zellen in der Form und Grösse vor den benachbarten garnicht ver-

schieden. Sie haben sich aus einem ursprünglich durchaus gleichmässigen Gewebe nur durch eine stärkere Lichtbrechung kenntlich gemacht; erst nach und nach geben sie ihren früheren Charakter auf und werden den anderen unähnlicher. Auf dem Querschnitte besitzen sie fast quadratische Gestalt und schliessen eng aneinander, durchaus keinen Zwischenraum zwischen sich lassend. Sie liegen so, dass sie wieder ungefähr ein Quadrat bilden, in welchem ihre Scheidewände in Form eines Kreuzes gegenüberliegen. Diese Lage der 4 Zellen würde auch dafür sprechen, dass dieselben durch Doppeltheilung aus einer Mutterzelle hervorgegangen sind. Diese regelmässige Lage zu einander hört aber bald auf; durch das Wachsen des anliegenden Gewebes werden die 4 Zellen etwas verschoben, so dass das Kreuz, welches von den Scheidewänden gebildet wurde, nach einiger Zeit nicht mehr so deutlich zu erkennen ist. Die im Mittelpunkte der Gruppe zusammenstossenden Ecken fangen dann an, sich etwas abzustumpfen; sie ziehen sich mehr vom Mittelpunkte zurück und es entsteht dadurch eine kleine Lücke, um welche herum 4 Zellen liegen. Die Gestalt dieser Zellen ist jetzt eine mehr rundliche geworden. Dieselben fahren fort, sich mehr und mehr von einander zurückzuziehen, die Lücke wird dadurch grösser und man findet einen viereckigen Zwischenraum. In diesem Zustande, in dem die Wand des Behälters nur aus 4 Zellen gebildet wird, scheint derselbe eine gewisse Zeit zu verharren. Während im benachbarten Gewebe lebhaft Zelltheilung herrscht, tritt bei den Behälterzellen vorläufig noch keine Vermehrung ein. Sie nehmen dafür aber etwas an Grösse zu und zeichnen sich auch jetzt hierdurch vor den übrigen aus. Besonders auffällig ist auch das Unverändertbleiben der vierzelligen Gruppe bei den Arten mit später verschwindenden Oelbehältern. Hier bleiben, wie ich weiter unten zeigen werde, die Oelbehälter oft während ihrer ganzen Dauer auf diesem Punkte stehen. Die vierzellige Gruppe scheint daher eine besonders wichtige Rolle in der Entwicklung dieser Organe zu spielen.

Bei den Arten mit wohl ausgebildeten Behältern beginnen nach Verlauf einiger Zeit sich die vier um den Spalt herumliegenden Zellen durch Theilung zu vermehren, diese Theilung tritt stets nur in radialer Richtung ein, der Zwischenzellraum als Mittelpunkt aufgefasst. Zellen, bei denen eine solche Theilung gerade vor sich gegangen war, konnte ich oft beobachten. Oft fand sich nämlich in der Mitte einer grossen Zelle eine Scheidewand vor, welche nach dem Mittelpunkte des Zwischenzellraumes gerichtet war; es war hier also vor kurzem die Theilung eingetreten. Es kommt bei diesen Zellen eine Theilung in tangentialer Richtung nie vor, in Folge dessen die Wand des Behälters auch zu jeder Zeit nur von einer Zelllage gebildet wird. Durch die Vermehrung der Zellen ist auch der Zwischenraum zwischen ihnen grösser geworden und man hat nun bereits einen eigentlichen Behälter vor sich. Wie man bis jetzt aus diesen Vorgängen hat sehen können, entstand der junge Oelbehälter dadurch, dass einige anfänglich dicht aneinanderschliessende Zellen sich in der Ecke, in welcher sie zusammenstiessen, von einander trennten. Die dadurch zwischen ihnen entstandene Lücke wurde vergrössert durch eine Theilung, welche an ihnen in radialer Richtung vollzogen wurde. Der junge Behälter, der aber sonst schon das Bild des fertig entwickelten darbietet, hatte sich gebildet, ohne dass die Wand einer Zelle verletzt wurde, lediglich dadurch, dass jene Zellen die Berührung mit ihren Wänden aufgaben und behufs Bildung eines Zwischenraumes auseinander-

wichen. In dem ganzen Verlauf liess sich nicht eine Spur von Resorption bemerken, so dass man diese Art der Entwicklung für die Vittae ganz aufgeben muss. Ausserdem zeigen die sonst meist regelmässig verlaufenden Zellreihen an den Stellen, wo sich ein junger Oelbehälter befindet, eine Ausbiegung, gleich als wenn der Behälter nach Art eines Keiles zwischen dieselben getrieben wäre. Dieses Auseinandertreiben der sonst ganz regelmässig verlaufenden Zellreihen kann nur durch den Druck bewirkt werden, der von den Behälterzellen auf jene ausgeübt wird. Bei einer lysigenen Entwicklung wäre nur ein bestimmter Complex von Zellen, nach Auflösung ihrer Wände, verschwunden, die herumliegenden Zellen hätten ihre Lage unverändert beibehalten können, und die Resorption würde sich dann kenntlich machen durch das Fehlen von gewissen Zellen in den sonst regelmässig nebeneinander verlaufenden Zellreihen. Doch so ist es nicht, sondern man sieht vielmehr, dass an der Lücke, die den Behälter bildet, ein Auseinanderweichen der Zelllagen stattgefunden hat. Bei einer lysigenen Entwicklungsart hätten sich wohl auch Reste von noch nicht ganz aufgelösten Zellwänden vorfinden müssen; besonders hätten die den Behälter umfassenden Zellen solche Fragmente an sich haben müssen. Man findet aber immer nur die glatten Zellen als Grenzen des Behälters. Es kann daher nach meiner Ansicht kein Zweifel mehr darüber herrschen, ob der Behälter auf schizogene oder lysigene Art seinen Ursprung nahm. Die Kraft, welche thätig ist, die Zellen auseinanderzutreiben, ist wohl schwer zu bestimmen. Dass das Oel hierbei bereits thätig sein soll, wie Frank behauptet, möchte ich gänzlich bezweifeln, da sich in diesen frühen Stadien in dem gebildeten Zwischenraum noch kein Oel vorfindet.

Wie vorher angegeben, wird ein eigentlicher Behälter schon sehr frühe gebildet, denn schon lange vor Aufbruch der Blüthe findet man bei allen von mir untersuchten Arten bereits grosse, geräumige Behälter, gebildet von einer ziemlich grossen Anzahl von Wandzellen. Frank, der in seiner Arbeit *Carum Carvi* L., *Pastinaca sativa* L. und *Heracleum Sphondylium* L. untersucht hat, stellt für diese die Behauptung auf, dass vor Aufbruch der Blüthe die späteren Wandzellen des Oelbehälters noch dicht aneinandergelagert vorkommen und dass erst nach der Blüthezeit die Bildung eines eigentlichen Ganges eintrete, wobei, wie ich schon vorher erwähnte, das Oel eine Hauptrolle spielen soll. Ich habe *Carum Carvi*, *Pastinaca sativa* L. und, in Ermangelung von *Heracleum Sphondylium* L., die sehr nahe verwandte Art *H. sibiricum* L. hierauf untersucht und dasselbe wie bei allen übrigen gefunden, dass nämlich schon längere Zeit vor Aufbruch der Blüthe wirkliche Behälter zu finden sind. Dieselben haben schon vollständig die Form der später fertig entwickelten. Nur die Anzahl der Wandzellen und die Grösse des ganzen Behälters ist natürlich noch eine geringere.

Wenn man einen solchen Behälter kurz vor der Blüthezeit betrachtet, so findet man ihn meistens von etwa 8—12 Zellen begrenzt, die jetzt etwas kleiner als die in der Nähe liegenden sind, während in einem jüngeren Stadium das Verhältniss ein umgekehrtes war. Sie haben jetzt vollständig einen ihren Verrichtungen entsprechenden Charakter angenommen. Ihre Wandungen sind sehr dünn, ihr Inhalt ist hell durchscheinend, wodurch sie sofort auffallen. Die Wand, mit der sie den Behälter einfassen, ist diesem konvex zugekehrt. Durch die Vermehrung der Wandzellen hat sich der Umfang des Behälters vergrössert, das Lumen des Ganges hat

zugenommen und zwar auf Kosten des benachbarten Gewebes. Die Zellen desselben haben dem Drucke der Behälterzellen theilweise weichen müssen; dieses sieht man daran, dass an der Stelle, wo ein Behälter liegt, die ursprünglich gleichmässig verlaufenden Zelllagen des benachbarten Gewebes von ihrem ursprünglichen Orte weggebogen sind. In dem Gange selbst hat sich nun auch (vor der Blüthe!) Oel eingefunden, das meistens eine hellgrünliche Farbe besitzt. Oft ist es in so grosser Menge vorhanden, dass es bei Betrachtung eines Querschnittes in grossen Tropfen auch im benachbarten Gewebe herumliegt. Man darf dann aber nicht annehmen, dass es hier auch erzeugt worden ist, sondern es kann wohl mit Sicherheit behauptet werden, dass es hierin nur durch die Klinge des Rasirmessers hinübergewischt ist. N. Müller giebt allerdings an, dass er immer Oeltropfen im Nachbargewebe angetroffen hat, und scheint dann auch den Ort, wo er das Oel findet, für den Entstehungsort anzunehmen. Von hier soll es dann allmählich von einer Zelle zur anderen wandern und schliesslich in dem Behälter aufgespeichert werden. Es soll sich also eine ziemlich breite Zone von Zellen um den Behälter herum an der Bildung des Oeles betheiligen. Höchstwahrscheinlich ist dieses aber nicht der Fall, denn die auf einem Querschnitt sich vorfindenden Oeltropfen liegen so unregelmässig, so vereinzelt und manchmal auch so entfernt vom Behälter, dass sicher ihr Entstehen an dem Fundorte ausgeschlossen ist und man vielmehr annehmen muss, sie seien ursprünglich im Behälter gewesen und von dort bei Herstellung des Schnittes an einen neuen Ort durch das Messer hinübergeführt worden. Die Bildung des Oeles geht höchstwahrscheinlich nur von der einzigen Zelllage aus, die den Behälter bildet. Dieses lässt sich schon desshalb von vornherein annehmen, da sich die Zellen derselben so sehr in ihrem Aeussern von den anderen unterscheiden; sollten auch die entfernter liegenden einem ähnlichen Bildungsprocesse dienen, so würde sich wohl von diesen zu jenen ein allmählicher Uebergang in ihrem Aussehen bemerkbar machen. Doch ist, wie gesagt, die Lage der Wandzellen total von den übrigen verschieden. Von ihnen allein geht also auch nur die Oelbildung aus. Allerdings findet man auch in ihnen keine Oeltröpfchen, nur das Ganze hat das Aussehen, als sei es vollständig mit Oel durchtränkt. Ob hier überhaupt schon das Oel in derselben Form vorhanden ist, wie es später den Behälter anfüllt, ist auch noch unsicher. Man könnte ja dieses annehmen und das Oel müsste dann, auch schon als solches fertig ausgebildet, durch die Zellwand nach dem Behälter hin auf irgend eine Art durchbefördert werden. Doch könnte man auch ebenso annehmen, das Oel in dem Behälter sei noch nicht als solches in den Wandzellen vorhanden und durchdringe in einer anderen Form die Zellwand, worauf es, erst in den Behälter angelangt, die künftige Beschaffenheit annähme. Für diese letzte Erklärung könnte das nur sprechen, dass in den Wandzellen eigentliche Oeltropfen nicht sichtbar sind. Der die Zelle so durchscheinend machende Stoff würde dann noch nicht Oel, sondern nur mit diesem verwandt sein. Diese Frage zu entscheiden, ist jedenfalls äusserst schwierig; vorläufig fehlt es noch gänzlich an scharfen Reagentien für die harzartigen Körper, so dass hierin noch erst Fortschritte in der Microchemie abzuwarten sind, die Licht in diese Sache bringen könnten.

Eine andere Frage für diese Oelbehälter ist ferner die, ob dieselben innen mit einer besonderen Haut, die sich mit der Cuticula vergleichen liesse, ausgekleidet sei. Meyen erklärte sich für das Fehlen einer solchen Haut und zwar bei sämmtlichen

Arten von Harzgängen, zu denen er auch die Oelbehälter in den Früchten der Umbelliferen rechnet. De Bary lässt in der „Vergleichenden Anatomie der Vegetationsorgane“ diese Erage noch offen. Der Franzose Lestiboudois dagegen und ebenso auch Bartsch behaupten das Vorkommen einer solchen; ersterer ganz sicher nur für *Ferula tingitana*, letzterer, wie es scheint, für sämtliche Umbelliferen, ohne aber anzuführen, wie er eine solche hat nachweisen können. Den Oelbehältern in den Rippen der Frucht sollen dagegen besondere auskleidende Membranen fehlen. Ich behandelte nun, um zu sehen, ob eine solche Cuticula in den Vittis vorhanden wäre, Schnitte von Fruchtknoten aus der Blüthezeit mit conc. Schwefelsäure. Es löste sich dann alles auf, der Inhalt der Wandzellen floss zusammen. Nahm ich dagegen Schnitte aus reifen Früchten und unterwarf sie derselben Behandlung, so zeigte es sich, dass die innerste Wand des Behälters ungelöst blieb; doch diese nicht allein, sondern auch der übrige Theil der Zellwände. Der ganze Behälter blieb überhaupt unversehrt, die Wandzellen schlossen wie vorher dicht aneinander. Bei ziemlich jungen Schnitten, wo also der Behälter noch nicht ganz ausgewachsen war, wurde alles aufgelöst, es fehlte also sicherlich eine Haut. Bei den älteren, wo die Wandzellen schon lange Zeit der Erzeugung von Oel vorgestanden hatten, blieb die ganze Zellwand unversehrt. Das Stück, mit welchem jede Wandzelle an den Behälter grenzt, unterscheidet sich also hierin durchaus nicht von dem übrigen, so dass der ganzen Wand jener Zellen die Eigenschaft zukam, der conc. Schwefelsäure Widerstand zu leisten. Ich möchte daher auch nicht annehmen, dass zu dem Stück der Zellwand, welches den Behälter bildet, noch ein cuticularer Ueberzug getreten sei, wodurch dieses Stück Zellwand gegen die Säure geschützt werde, sondern es möchte mir vielmehr scheinen, dass ein und derselbe Stoff der ganzen Zellwand eine gleichartige Beschaffenheit gegeben habe. Wahrscheinlich ist hier eine Verkorkung der ganzen Zellwand eingetreten, die ihr die Möglichkeit gegeben hat, der conc. Schwefelsäure kräftigen Widerstand zu leisten. Sollte eine Cuticula wirklich da sein, so würde sich dieselbe auch schon zur Zeit der Blüthe, wo doch der Behälter schon ganz den Charakter des fertigen an sich trägt, zeigen; hier ist die Verkorkung noch nicht lange genug in den Zellwänden thätig gewesen um dieselben für die Säure unzerstörbar zu machen. Ausserdem bietet auf Querschnitten die innere Wand des Oelbehälters durchaus nicht den Anblick, als sei sie noch von einer cuticularen Schicht überlagert. Sie ist nur ebenso dünn, wie die anderen Zellwände. Ich möchte mich daher entschieden gegen das Vorkommen einer die Oelbehälter auskleidenden Haut aussprechen; allerdings mit Ausnahme von *Ferula tingitana*, welche Pflanze ich zur Untersuchung leider nicht erhalten konnte. Bei dieser Pflanze soll in der That eine solche Haut vorkommen.

Wenn ich nun noch einmal kurz zusammenfasse, was sich über die Entwicklung dieser Oelbehälter sagen liess, so würde sich folgendes ergeben: Der Behälter wird meistens erst sichtbar in dem Stadium, wo er von 4 Zellen gebildet wird. Es lässt sich mit genügender Sicherheit annehmen, dass diese aus einer gemeinsamen Urzelle hervorgegangen sind, da in Ausnahmefällen bereits an 3 oder sogar auch an 2 Zellen ihre künftige Bestimmung als Behälterzellen hervortritt. Ob bisweilen auch schon die Urzelle sichtbar war, blieb, mit Ausnahme eines Falles bei *Aethusa Cynapium*, unsicher. Die Weiterentwicklung des Behälters aus jenen 4 Zellen geht auf schizogenem Wege vor sich. Jene Zellen bilden durch Auseinanderweichen einen Zwischen-

raum zwischen sich. Derselbe vergrössert sich dadurch, dass sich die herumliegenden Zellen in radialer Richtung theilen. Tangentiale Theilung kommt nie vor, der Kreis der Behälterzellen bleibt daher stets einfach. Nur von den Wandzellen geht die Oelbildung aus; das benachbarte Gewebe betheiligt sich nicht daran. Die Absonderung des Oeles in den Gang hinein findet schon vor der Blüthezeit statt. Eine cuticulare Auskleidung fehlt dem Behälter; der Widerstand der inneren Wand gegen conc. Schwefelsäure beruht bei den älteren Früchten wahrscheinlich nur auf einer Verkörkung der Zellwände der den Behälter bildenden Zellen.

Hiernach wende ich mich nun zu einer genaueren Beschreibung der Entwicklung bei einzelnen Arten.

Specieller Theil.

Aethusa Cynapium L.

Die Entwicklung der Oelbehälter beginnt bei dieser Art, ebenso wie bei allen übrigen, schon sehr frühe. Wenn die Ränder der beiden Carpelle noch nicht vollständig mit einander verwachsen sind, erhält man auf Querschnitten des jungen Fruchtknotens den Anblick von 12 Zellgruppen, deren Zellen sich vor den übrigen durch ein etwas helleres Aussehen kennzeichnen. Sie liegen 3 bis 5 Zellreihen von der Eihöhle entfernt. Jede Gruppe besteht aus 4 Zellen, oder es ist bei einigen die Anzahl eine schon etwas grössere. Gewöhnlich werden nicht alle 12 Gruppen zu gleicher Zeit sichtbar, es sind dann einige in ihrer Entwicklung noch etwas zurück, und zwar ist dieses meistens der Fall mit denen, die an der Commissur liegen. Die letzteren fehlen manchmal dann noch, wenn die übrigen 4 schon von 6 Zellen gebildet werden. Die Entwicklung geht bei allen Behältern auch später nicht gleich schnell vor sich, denn gewöhnlich sind einige erheblich stärker entwickelt, als die übrigen.

Bei dieser Art habe ich höchstwahrscheinlich auch schon die Urzelle des Behälters einmal beobachten können. In dem Mericarpium des betr. Querschnittes, welcher mir dieses zeigte (Abbild. 7), waren noch nicht mehr, als 3 Behälter angelegt; zu den Fehlenden gehörten die beiden an der Commissur. Der eine der vorhandenen Behälter wurde gebildet von 4 Zellen, der zweite zeigte ebenfalls noch die ursprünglichen 4 Zellen; 2 davon enthielten aber schon eine Scheidewand, die radial, also nach der Mitte der Gruppe hin gerichtet waren. Bei denselben hatte sich also soeben die Theilung vollzogen, so dass schon 6 Zellen vorhanden waren. Der dritte Behälter bestand deutlich aus 6 Zellen. Ausserdem fiel an der Stelle, wo der vierte Behälter hätte liegen müssen, eine Zelle durch ihre Grösse und ihren hellen Schein auf. Diese habe ich für die Urzelle jenes noch fehlenden Behälters gehalten. Sie übertraf die benachbarten Zellen ganz erheblich durch ihre Grösse; die Theilung war hier also durch irgend eine Ursache verzögert worden, so dass die Umwandlung des protoplasmatischen Inhaltes noch vor der Theilung dem Auge kenntlich wurde. Dieses ist der einzige Fall, in dem ich fast mit Bestimmtheit sagen möchte, dass ich die Urzelle eines Behälters bereits vorfand; und es wäre mithin hierdurch nachgewiesen, dass 1 Zelle dem Behälter den Ursprung giebt. Einige andere Fälle, wo ich etwas

ähnliches beobachten zu können schien, möchte ich für etwas unsicher halten und desshalb nicht anführen. Es lässt sich wohl annehmen, dass die Urzelle nur in sehr seltenen Ausnahmefällen sichtbar wird. An einem anderen Präparat habe ich den jungen Behälter von 3 Zellen gebildet gesehen; dieses scheint ebenso selten, wie der vorige Fall, zu sein. Das Gewöhnliche ist, dass man den Behälter erst, wenn die Urzelle sich in 4 Tochterzellen getheilt hat, zu sehen bekommt. Den Zeitpunkt, in welchem jene Theilung gerade vor sich gegangen war, konnte ich oft sehr schön beobachten. Die 4 Tochterzellen liegen dann dicht aneinander; ihre Scheidewände stehen fast genau senkrecht aufeinander und bilden so ein Kreuz. Man kann wohl annehmen, dass die Urzelle zuerst in zwei gleichgrosse Stücke zerfällt und dass dann jede Hälfte sich noch einmal theilt, so dass dann 4 Zellen den jungen Behälter bilden. In dem Fall, wo ich den zukünftigen Behälter von 3 Zellen gebildet sehen konnte, hatte sich die eine Hälfte der Urzelle etwas früher als die andere getheilt. Eine der 3 Zellen war auch grösser als die beiden anderen. Dieses wird wohl diejenige Hälfte der Urzelle gewesen sein, die sich noch nicht getheilt hatte.

Jene 4 Zellen sind eben so gross als die des benachbarten Gewebes; sie liegen anfänglich dicht aneinander. Allmählich entsteht aber im Mittelpunkte der Gruppe eine kleine Lücke, indem sich die Zellen etwas von einander zurückziehen. Eine Vermehrung dieser 4 Zellen scheint auch hier erst nach dem Verlauf einer gewissen Zeit einzutreten. Während dieser Zeit vergrössert sich die von ihnen umschlossene Lücke, es entsteht ein viereckiger Spalt. Auch pflegen jetzt diese Zellen die anderen etwas an Grösse zu übertreffen. Das benachbarte Gewebe scheint sich schneller zu vermehren. Nachdem also die Oelbehälter verhältnissmässig lange in diesem Jugendzustande verharret haben, fängt die Vermehrung der Wandzellen an: Es theilen sich jene 4 Zellen durch Scheidewände, die nach dem Mittelpunkte des zwischen ihnen liegenden Raumes gerichtet sind. Doch ist diese Theilung auch nicht gleichzeitig, es zerfallen nicht sämmtliche 4 Zellen auf einmal in je 2, sondern man findet den jungen Behälter von 5, 6 oder 7 Zellen gebildet. Wohl aber ist dann kenntlich, dass bei einigen die Theilung noch nicht stattgefunden hat, was ihr grösserer Umfang zeigt. Die radial gestellten Scheidewände, welche den Theilungsprocess gerade einleiten, sind oft zu beobachten. Dadurch, dass die Anzahl der Wandzellen grösser geworden ist, hat auch der ursprünglich kleine Zwischenraum sich vergrössert. Zur Zeit der Blüthe wird der Behälter von 8 bis 12 Zellen gebildet; diese sind etwas kleiner als die benachbarten. Durch weitere Theilung erhöht sich jene Zahl auf 15 bis 20. Dieselben kleiden mit ihren leicht convexen Wänden den Behälter aus. Eine besondere Haut fehlt entschieden. In der reifen Frucht findet man in jedem Mericarpium 6 grosse elliptische Oelbehälter, davon 2 an der Commissur, von den übrigen je 1 unter einem „Thale“. Sie enthalten eine bräunliche harzige Masse. Die Wandzellen haben sich gelbbraun gefärbt, sind aber meist noch sehr deutlich zu erkennen.

Apium graveolens L.

Wenn man bei dieser Pflanze den Querschnitt des ausgewachsenen Fruchtknotens betrachtet, so findet man in jedem Mericarpium meistens 16 Oelbehälter; und zwar liegen zwischen je 2 Rippen immer 3, an der Commissur rechts und links je 2 Behälter. Sämmtliche Behälter sind nicht gleich gross, sondern von den dreien,

die zwischen 2 Rippen liegen, ist gewöhnlich der mittlere der grösste, d. h. die Anzahl der Wandzellen und infolge dessen das Lumen des mittleren ist grösser als bei den übrigen. Diese sich durch ihre Grösse auszeichnenden Behälter treten zuerst in dem jungen Fruchtknoten auf. Man findet daher bei Betrachtung des sehr jungen Fruchtknotens in jedem Mericarpium zuerst 4 Behälter angelegt; die übrigen 12, darunter also auch die 4 an der Commissur, erscheinen später. Die 4 zuerst sichtbar gewordenen Behälter bestehen aus 4 Zellen. Diese Zahl kann sich auch schon bis auf 6 vermehrt haben, bis erst einige von den noch fehlenden 12 Behältern kenntlich werden. Von diesen treten zuerst 2 an der Commissur auf, die übrigen allmählich später. Zu einer gewissen Zeit bietet daher bei dieser Art der Querschnitt des Fruchtknotens denselben Anblick, wie bei den Arten, die immer nur 6 Oelbehälter in jedem Mericarpium behalten, was ja in dieser Familie das häufigste ist. Die 4 Hauptbehälter, zwischen den Rippen gelegen, erscheinen immer zuerst. Wenn sie sich im jüngsten Zustande befinden, ist von den übrigen 12 keine Spur vorhanden. Man kann dann ungefähr die Stelle muthmassen, an welcher sie später erscheinen werden, aber vorläufig haben sich besondere Zellen noch durchaus nicht differenzirt; die an jenen Stellen liegenden Zellen bieten denselben Anblick, wie diejenigen des übrigen Gewebes. Man sieht, dass die Urzellen der Oelbehälter offenbar durch Differenzirung aus einem vollständig gleichen Gewebe hervorgehen.

In den vierzelligen Gruppen ist die Lage der Zellen so zu einander, dass man sehen kann, sie müssen durch Theilung aus einer Zelle hervorgegangen sein, indem die gegenüberliegenden Scheidewände ein regelmässiges Kreuz bilden. Die Vermehrung dieser 4 Zellen geht ziemlich rasch vor sich, sie theilen sich in radialer Richtung und der anfänglich kleine Spalt zwischen ihnen nimmt an Grösse bedeutend zu. Schon vor Aufbruch der Blüthe wird nach dem Gange zu ein harzartiger Stoff abgesondert. Von welcher Natur dieser Stoff ist, lässt sich nicht genau feststellen. Offenbar ist er nahe dem Harze verwandt. Durch das zu verschiedener Zeit stattfindende Auftreten der Behälter ist auch die Beschaffenheit derselben in späteren Zeiten sehr verschieden. Man findet daher bei Betrachtung eines Querschnittes aus der Blüthezeit Oelbehälter, die gebildet sind von 10—12 Zellen; ferner aber auch solche, die erst aus 4 Zellen bestehen. Dieser starke Unterschied in der Anzahl der Wandzellen ist dann auch bei der fast reifen Frucht bemerkbar.

Zur Zeit der Reife hat der Inhalt der Behälter eine mehr harzartige Beschaffenheit und eine bräunliche Farbe angenommen. Dieselbe Farbe zeigen auch die Wandzellen, welche zuletzt zu einer Schicht, welche einen zelligen Bau nicht erkennen lässt, zusammenfallen. Die einzelnen Zellen lassen sich nicht mehr erkennen, und die Absonderung von Oel oder ähnlichen Stoffen hat natürlich aufgehört.

Pimpinella Saxifraga L.

Das Pericarpium der Frucht dieser Pflanze enthält eine grosse Menge von Oelbehältern. Ihre Anzahl ist sehr verschieden, ebenso auch ihre Grösse. Sie liegen ziemlich dicht aneinander, um das Endosperm herum, nur wenige Zelllagen davon entfernt. Da sie in betreff ihrer Grössenentwicklung sehr von einander verschieden sind, ist auch die Zeit ihrer Anlage sehr verschieden. Doch werden einige, und

zwar wohl diejenigen, welche späterhin die grössten sind, schon sehr frühe angelegt. Man findet dann auch wieder Gruppen von je 4 Zellen, den Anfang des jungen Behälter bildend. Dieselben liegen sehr nahe der Eihöhle. Bei einem Präparat (Abbild. 8) fand ich eine Zelle von ovaler Gestalt, welche in der Richtung ihres kürzesten Durchmessers eine Scheidewand enthielt und mithin gerade in 2 fast genau gleich grosse Stücke zerfallen war. Es schien daher die Urzelle eines Behälters zu sein, an der gerade die erste Theilung vollzogen war.

Aus der vierzelligen Gruppe entwickelt sich dann auf die schon früher angegebene Art der Behälter weiter. Es bildet sich ein kleiner Zwischenraum, der sich in Folge der Vermehrung jener 4 Zellen vergrössert. Die Zellen theilen sich durch radial gestellte Scheidewände. Von Auflösung einer Zellwand ist keine Spur vorhanden; die Wandzellen begrenzen den Behälter mit ihren glatten convexen Wänden.

Zur Zeit der Blüthe enthält der Fruchtknoten neben Oelbehältern, die in ihrer Entwicklung bereits sehr stark vorgeschritten sind, auch noch solche, die nur von 4 Zellen gebildet werden. Schon vor der Blüthezeit findet sich Oel in dem Behälter vor; dasselbe ist dünnflüssig und von hellgrüner Farbe. Späterhin wird es von zäherer, harzartiger Beschaffenheit und färbt sich bräunlich.

Anthriscus silvestris Hoffm.

Von dieser Art wurde, wie ich schon im zweiten Theile dieser Arbeit anführte, bisher angenommen, dass bei ihr die Oelbehälter durchaus fehlten. Doch findet man auch bei dieser Pflanze auf Querschnitten des sehr jungen Fruchtknotens eben solche vierzellige Gruppen, wie sie bei anderen Umbelliferen-Arten die ersten Anfänge der Oelbehälter kennzeichnen. In jedem Mericarpium liegen gewöhnlich 12 solcher Gruppen um die Höhlung herum und zwar meistens ganz dicht an der inneren Epidermis, d. i. diejenige Zell-Schicht des Pericarpiums, welche die Eihöhle auskleidet. Seltener sind sie durch 1 oder 2 Zelllagen davon getrennt. Jede Gruppe besteht aus 4 Zellen. Doch habe ich auch einmal ganz sicher das Stadium beobachten können, in welchem nur 3 Zellen vorhanden waren. Die eine davon übertraf die beiden anderen durch ihre Grösse; sie schien nahe daran zu sein sich zu theilen. Doch war eine Scheidewand noch nicht sichtbar. Die beiden anderen schienen auch erst kurze Zeit nebeneinander zu bestehen; sie waren, was man aus ihrer Lage zu einander sehen konnte, aus einer Zelle hervorgegangen. Sonst aber machten sich die jungen Oelbehälter erst in dem Stadium bemerkbar, in welchem sie bereits aus 4 Zellen bestanden. Die grosse Bedeutung, welche die vierzellige Gruppe in der Entwicklung dieser Behälter spielt, zeigt sich besonders hier. Die jungen Oelbehälter bleiben bei dieser Pflanze sehr lange auf dieser niedrigen Stufe stehen. Man findet sie so bei äusserst jungen Fruchtknoten, aber häufig auch noch zur Blüthezeit. Während die Zellen einer solchen Gruppe anfänglich an Grösse mit denen des herumliegenden Gewebes übereinstimmen, nehmen sie während der Zeit, in welcher sie sich nicht durch Theilung vermehren, bedeutend an Grösse zu und übertreffen schliesslich die anderen. Ursprünglich liegen sie dicht aneinander. Die ganze Gruppe hat die Gestalt eines Quadrates. Die sich berührenden Wände bilden die Form eines Kreuzes, welches die Mitten der gegenüberliegenden Seiten des Quadrates verbindet. Nach einiger Zeit bildet sich im Mittelpunkte der Gruppe eine kleine Lücke; die dort

vorher zusammenstossenden Ecken der Zellen haben sich etwas abgestumpft (Abbild. 1). Durch das Wachsthum des anliegenden Gewebes ändert sich etwas die Lage jener 4 Zellen zu einander; aus der Lücke wird ein länglicher, viereckiger Spalt. Zur Blüthezeit, oder manchmal auch noch etwas früher, vermehrt sich die Zahl der Wandzellen um 1 bis 2. Man hat dann einen kleinen Behälter, von 5 bis 6 Zellen gebildet (Abbild. 2); niemals habe ich eine grössere Anzahl beobachten können. Der Querschnitt dieser Zellen ist rundlich, doch bei stärkerer Entwicklung des Fruchtknotens findet eine Streckung jener Zellen in tangentialer Richtung statt. In radialer Richtung wird die Zelle sehr schmal. Das Grössenverhältniss in diesen beiden Richtungen ist oft sehr verschieden (Abbild. 3), manchmal wie 1 : 5, indem die Breite (radial) der Zelle = 0,0062 mm war und die Länge (tangential) = 0,0311 mm. Einer solchen Streckung in tangentialer Richtung werden auch die dem Behälter nahe liegenden Zellen unterworfen. Man findet daher um das Endosperm herum eine Zone von sehr lang gestreckten Zellen, in der die Oelbehälter liegen. Die übrigen Zellen des Pericarpiums sind dagegen bedeutend grösser; sie sind von fast kugliger Gestalt und ihre Wände von sehr zarter Beschaffenheit. Obgleich der Oelbehälter nur von 5 bis höchstens 6 Zellen gebildet wird, ist in Folge der eigenthümlichen Gestalt derselben das Lumen des Ganges verhältnissmässig gross. Es wird hier auch eine reichliche Menge hellgrünen Oeles abgelagert. Anfänglich waren etwa 12 Behälter angelegt worden, doch findet man diese Zahl in der reifen Frucht nicht wieder. Einige bleiben in ihrer Entwicklung ganz zurück; ihre Wandzellen wurden mehr und mehr zusammengepresst, die Bildung des Oeles wurde dadurch erstickt, und sie verschwanden ganz. Gewöhnlich fand ich noch in jedem Mericarpium 3 bis 4 solcher Oelbehälter vor. Bei der reifen Frucht sind die Wände der Behälterzellen sehr zusammengefallen; sie sehen zuletzt nur wie eine braune Membran aus. Oel ist reichlich vorhanden; anfänglich grün und dünnflüssig, ist es zuletzt von brauner Farbe und einer zäheren Beschaffenheit geworden, indem es einen mehr harzartigen Charakter angenommen hat.

Bei *Anthriscus silvestris* werden also Oelbehälter in grosser Zahl angelegt, ihre Entwicklung aber ist nur sehr schwach, die Zahl der Wandzellen bleibt eine kleine, oder sie werden theilweise auch ganz rückgebildet, so dass später nicht alle Behälter sichtbar sind, die in der Jugend angelegt wurden. Nur selten aber gehen sämmtliche zu Grunde, man findet in der reifen Frucht meistens 3 bis 4 mit harzartigen Stoffen gefüllte Behälter vor. Ich möchte in Folge dessen diese Art als ein Mittelglied zwischen den Arten mit starker Entwicklung der Oelbehälter und denen mit ganz rudimentären Oelbehältern betrachten. Die Entwicklung der letzteren will ich nun noch bei den folgenden beiden Arten besprechen.

Aegopodium Podagraria L.

Diese Art hat die Eigenthümlichkeit, dass im Fruchtknoten die Oelbehälter ebenso wie bei allen anderen Umbelliferen zwar angelegt werden, dass dann aber dieselben bis zur Reife der Frucht ihre Funktionen aufgeben und unsichtbar werden. Die Oelbehälter treten fast gleichzeitig und schon sehr früh in grosser Anzahl um die beiden Höhlungen im Fruchtknoten herum auf. Sie werden von je 4 Zellen gebildet; ein früheres Entwicklungsstadium ist mir hier nicht sichtbar geworden. Sie

liegen im Parenchym, 2—3 Zelllagen von der Eihöhle entfernt. Die Zellen des jungen Behälters schliessen dicht aneinander. Die Zahl bleibt lange dieselbe, erst zur Blüthezeit finden sich manchmal 5 bis 6 Wandzellen vor (Abbild. 5). Dieses scheint aber auch nur eine Abnormität zu sein, denn in der Regel bleiben die 4 Zellen ungetheilt. Es bildet sich zwischen ihnen ein kleiner Spalt und in diesem liegt dann auch etwas von einer ölartigen Substanz. Nachdem die Oelbehälter längere Zeit in diesem Zustande verweilt haben, tritt nach der Blüthezeit allmählich eine Abplattung der Wandzellen in radialer Richtung ein (Abbild. 6). Sie werden zusammen mit dem nächst liegenden Parenchym stark zusammengepresst. Während sie vorher von fast kugelförmiger Gestalt waren, sind sie jetzt in tangentialer Richtung der Frucht lang gestreckt. Durch das Zusammenpressen verschwindet der frühere Spalt, und nachdem auch noch die Wandzellen ihre Thätigkeit, ätherisches Oel abzusondern, eingestellt haben, werden die Oelbehälter unsichtbar. Die einst das Oel enthaltenden Räume verschwinden ganz; doch haben diejenigen Zellen, von denen jene eingeschlossen wurden, in Folge der Durchtränkung ihrer Wände mit harzartigen Stoffen eine bräunliche Farbe angenommen, wodurch die Stelle des früheren Behälters gekennzeichnet wird.

Conium maculatum L.

Diese Art gehörte zu denen, für welche das gänzliche Fehlen der Oelbehälter im Fruchtknoten als ein besonderes Kennzeichen angegeben wurde. M. de Villepoix zeigte zuerst, dass auch bei dieser Art jene Behälter vorkommen. Die kurze Beschreibung, die er von der Entwicklung der Behälter bei dieser Umbelliferen-Art giebt, entspricht auch meinen Beobachtungen.

Die Oelbehälter sind im jungen Fruchtknoten in grosser Zahl vorhanden. Die Zellen, von denen sie gebildet werden, differenziren sich aber bedeutend später aus dem gleichmässigen Parenchym, als bei anderen Arten; nämlich wenn der Fruchtknoten schon von ziemlicher Grösse ist, aber noch immer einige Zeit vor Aufbruch der Blüthe. Bei ganz jungen Fruchtknoten findet man ein gleichmässiges kleinzelliges Parenchym, in welchem sich einzelne Zellen noch nicht bemerkbar machen: Erst in einer etwas späteren Zeit, wenn der Querschnitt des Fruchtknotens eine Länge von 0,845 mm und eine Breite von 0,398 mm hat, sieht man um das Ovarium herum eine Menge rundlicher Zellen, vor dem benachbarten Gewebe ausgezeichnet durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen und ihre Kleinheit (Abbild. 4). Diese Zellen liegen dicht nebeneinander und nicht in einzelnen auseinandergestellten Gruppen. Auf Behandlung mit Anilin oder Alkanna werden sie stärker als die übrigen gefärbt, und es hebt sich dann eine ganze Zone von Zellen auf diese Art hervor. Betrachtet man aber diese gefärbte Zone genauer, so findet man sie zusammengesetzt aus vielen einzelnen Gruppen zu je 4 Zellen. Diese Gruppen liegen dicht aneinander und bilden einen Kranz um die Eihöhle herum. Lange Zeit bleibt das Ganze unverändert, die Anzahl der Wandzellen vergrössert sich auch wohl noch um 1 oder 2; aber meistens findet man nur 4 Zellen, zwischen welchen ein kleiner Zwischenraum liegt. Derselbe ist mit einem dem Harze ähnlichen Stoffe angefüllt. Nach der Blüthezeit übt das nach aussen und innen von dieser Behälterzone liegende Gewebe, das sich sehr stark entwickelt, einen Druck auf jene Behälterzellen aus. Diese werden zusammen-

gepresst, der ehemalige Gang des Behälters verschwindet und die Oelabsonderung hört auf. Sie geben ihren früheren Charakter vollständig auf, werden dem benachbarten Gewebe wieder ähnlicher, indem sie an Grösse zunehmen. In der reifen Frucht findet man keine Spur von Oelbehältern mehr; die Zone, in welcher sie lagen, besteht jetzt aus etwas grösseren, plattgedrückten Zellen.

Die Oelbehälter in dem unvollkommenen Zustande, wie sie bei *Anthriscus silvestris*, *Aegopodium Podagraria* und *Conium maculatum* vorkommen, zeigen entschieden keine Spur von einer den Oelbehälter noch besonders auskleidenden Haut.

Abbildungen.

(v = vitta).

- Fig. 1. *Anthriscus silvestris*. Sehr junger Fruchtknoten,
 = 2. do. do. Fruchtknoten kurze Zeit nach dem Verblühen.
 = 3. do. do. Ausgewachsener, aber noch grüner Fruchtknoten.
 = 4. *Conium maculatum*. Fruchtknoten zur Zeit der Blüthe.
 = 5. *Aegopodium Podagraria*. Fruchtknoten zur Zeit der Blüthe.
 = 6. do. do. Abgeblüther Fruchtknoten.
 = 7. *Aethusa Cynapium*. Sehr junger Fruchtknoten.
 = 8. *Pimpinella Saxifraga*. Sehr junger Fruchtknoten.

Thesen.

1. Zur genauen Feststellung von Pflanzen-Arten ist neben der morphologischen und anatomischen Untersuchung besonders die physiologische, vermittelt der Kreuzung, nothwendig.
 2. Die Copulation ist nicht als ein geschlechtlicher Act aufzufassen.
-

22. V-

Lebenslauf.

Ich, Franz Julius Lange, Sohn des Partikulier August Lange und Frau Mathilde, geb. Böhnke in Königsberg in Pr., evangelischer Confession, bin am 26. Februar 1861 zu Königsberg in Pr. geboren. Seit Ostern 1870 besuchte ich das Realgymnasium „Auf der Burg“ zu Königsberg in Pr., von wo ich Ostern 1879 mit dem Zeugniß der Reife entlassen wurde. Hierauf wurde ich bei der philosophischen Facultät der Albertus-Universität zu Königsberg in Pr. immatrikulirt und habe daselbst bis jetzt die Naturwissenschaften studirt.

Während meines Studiums habe ich die Vorlesungen folgender Herren Professoren und Privatdocenten gehört:

*Albrecht, Bauer, Blochmann, R. Caspary, Chun, Hertwich,
Kupffer, Lössen, Nötling, Walter, v. Wittich und Zaddach.†*

Allen diesen hochverehrten Lehrern meinen innigsten Dank.

New York Botanical Garden Library
QL 255 .A1h L35
Lange, Franz Julius/Über die Entwicklung gen

3 5185 00089 0069