

# Chromosomen, Nukleolen und die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyokinese.

Nebst anschließenden Betrachtungen über die Mechanik  
der Teilungsvorgänge.

(Mit Tafel XI—XIV.)

Von **Henrik Lundegårdh.**

## Einleitung.

Die Zellteilung, die bei höheren Organismen in der Regel mit einer Teilung des Kerns korrelativ verknüpft ist, ist ein sehr komplizierter Vorgang, bei dem man mehrere Einzelvorgänge unterscheiden kann. Diese singulären Erscheinungen verlaufen z. T. unabhängig von einander, und doch greifen sie bei der typischen Zellteilung in bestimmter Weise und in bestimmten Zeitmomenten ineinander ein, somit durch gesetzmäßiges Zusammenwirken ein komplexes, aber von außen her betrachtet einheitliches Geschehen bildend.

Diejenigen Stadien der Zellteilung, mit denen wir uns in dieser Arbeit beschäftigen werden, nämlich die mittleren, zeichnen sich eben dadurch aus, daß hier der Zeitpunkt liegt, wo die koordinierten Teilungsvorgänge in einander greifen. In der Prophase werden die Chromosomen ganz unabhängig von den morphologischen Erscheinungen im Protoplasma ausgebildet. Gleichzeitig kommt in dem letzteren eine dizentrische Anordnung zum Vorschein. Aber erst in der Metaphase beginnen diese beiden Erscheinungen, also die Chromosomen und die Polplasmen bzw. die Zentrosomen, dieses lebhaftes Zusammenwirken, das die Separation der Chromosomenhälften und ihren Transport nach den Polplasmen zuwegebringt.

Wenn man sich folglich beim Studium der Ruhestadien, der jungen Prophasen und der Telophasen auf die Erscheinungen im Kern beschränken kann ohne Gefahr, dabei irgendwelche wichtigen morphologischen Korrelationen mit dem Plasma zu übersehen, wäre ein solches Beschränken des Untersuchungsfeldes bei den mittleren Stadien der Teilung weniger geeignet. Die Chromosomen, die sich vorher in dem geschlossenen Kern in einer geschützten Lage befanden, kommen nach Auflösung der Kernmembran in eine ganz andere Umgebung und sind jetzt dem Einfluß der Spindelsubstanz und des Plasmas unge-

hindert ausgesetzt. Dies muß sich natürlich auch in ihrem morphologischen Verhalten abspiegeln. Es kommen neue und zwar extranukleare Faktoren hinzu, die für die Manipulationen und Gestaltveränderungen der Chromosomen maßgebend sind und die berücksichtigt werden müssen. Während vor der Membranauflösung alle Eigenschaften der Chromosomen in den intranuklearen Bedingungen gesucht werden müssen, werden die Bedingungen in den Meta- und Anaphasen von der Spindelsubstanz und dem Protoplasma hergestellt.

Die Beziehungen zwischen den plasmatischen Erscheinungen und den Chromosomen machen sich z. T. auch morphologisch kenntlich. Aber zumeist kann nur aus den stattfindenden Umlagerungen und Ortsveränderungen der Chromosomen auf das Vorhandensein von solchen Beziehungen geschlossen werden. Und hier stoßen wir auf eine theoretisch wichtige Frage.

Die morphologische Analyse läßt nur insofern auf stoffliche und energetische Beziehungen zwischen den verschiedenen Teilen der Zelle schließen, als durch diese Beziehungen morphologisch zu verfolgende Erscheinungen hervorgerufen werden. Ein Nichteintreten oder ein Nichtvorhandensein solcher Erscheinungen kann aber nicht als Beweis gegen das Vorhandensein stofflicher oder energetischer Beziehungen angeführt werden. Andererseits können morphologische Beziehungen vorhanden sein, ohne daß sie von besonderen energetischen und stofflichen Beziehungen begleitet werden. Es ist wichtig, hierüber im Klaren zu sein, denn manche Angaben in der Literatur sind eben aus unklaren Vorstellungen über die Spannweite der morphologischen Analyse hervorgegangen.

Mit der Beschränkung der morphologischen Analyse, wenn es auf ein kausales Aufhellen der Lebenserscheinungen ankommt, hängt es auch zusammen, daß die morphologisch verfolgbaren Erscheinungen von sehr verschiedener Bedeutung sein können, obwohl man es ihnen nicht ohne weiteres ansehen kann. Ein Vorgang, der mit nur unscheinbaren morphologischen Umlagerungen und Strukturveränderungen verknüpft ist, kann für das Zellenleben und für die Zellmechanik sehr bedeutungsvoll sein, während andere Vorgänge, deren morphologische Folgeerscheinungen auffallend sind, in erwähnter Hinsicht weniger bedeutungsvoll sein können. Wir heben dieses hervor, weil man in unserem Gebiet auch diesen Satz vielfach nicht gebührend berücksichtigt hat. Ein lehrreiches Beispiel bildet die dizentrische Anordnung im Plasma, die für die Zellteilung so außerordentlich bedeutungsvoll ist, obwohl sie manchmal morphologisch wenig hervortritt, und die häufig sehr imponierenden Strahlungsercheinungen im Plasma, die nur ein Nebenphänomen bei der Teilung vorstellen. Denn man hat hier fast durchgehends den Strahlungen, bzw. Fasern eine große

mechanische Bedeutung zugeschrieben, während die dizentrische Anordnung nur beiläufig erwähnt und zumeist übersehen wurde.

Wir wollen uns nicht in das in theoretisch-methodischer Hinsicht so lehrreiche Gebiet der zytologischen Theorien und Hypothesen weiter vertiefen, denn dies würde uns zu weit führen. Es ist jedoch notwendig, in der Einleitung zu einer zytologischen Arbeit auf die allgemeine Tragweite der Analysenergebnisse hinzuweisen. Ich will daher hier nur noch die Beschränktheit der praktischen Methodik im Vorübergehen erwähnen. In anderen Arbeiten wurde dieses Feld eingehender rekonstruiert. Es ist jedoch notwendig, noch auf einige allgemeine Punkte aufmerksam zu machen.

Die kausale Bedeutung der morphologischen Analyse ist beschränkt, das haben wir betont, und die zytologische Methodik hat — wie erwähnt — ihre Mängel, sodaß in unserem Gebiet eine doppelte Vorsicht geboten ist. Aber man soll nicht zu weit in der Skepsis gehen. Kritisch und vergleichend betrieben, kann die zytomorphologische Analyse sehr bedeutungsvolle Ergebnisse liefern. Und hier sind zwei Punkte hervorzuheben.

Wenn besonderer Nachdruck auf ein vergleichendes Verfahren gelegt wird, kann die morphologische Analyse gewisse Aufschlüsse über die allgemein zelluläre Bedeutung der beobachteten Erscheinungen geben. Ein Beispiel soll dieses erläutern. Durch die unzähligen Untersuchungen über die Bildung, die Zahl, die Gestalt, die Lageverhältnisse der Chromosomen sind wir so weit gekommen, daß wir mit ziemlich großer Sicherheit sagen können: Diese Bildungen (d. h. der Stoffinhalt) sind für die zellulären Erscheinungen von hoher Bedeutung. Ich will mich nicht in die Gedankengänge und die zahlreichen Tatsachen vertiefen, die zu einem solchen Schlußsatz führen. Die Sachlage ist im Grunde diese: Es handelt sich um eine Erscheinung, die periodisch auftritt und sehr kompliziert ist; die Zelle ist sehr zweckmäßig eingerichtet, sodaß komplizierte Erscheinungen selten ohne hinreichend tiefen Grund ablaufen; folglich ist es sehr wahrscheinlich, daß die Erscheinung etwas für die Zelle sehr bedeutungsvolles vorstellt. Alles kommt hier, wie man sieht, auf die Komplikation an, denn Periodizität besitzt fast jede Zellerscheinung. Die Hauptfrage bei zytologischen Verallgemeinerungen ist also die Abschätzung der Komplikation. Man könnte diesen allgemeinen Satz aufstellen: Eine morphologisch zu ermittelnde Komplikation ist bedeutungsvoll in dem Grad, wie sie ein Resultat mehrerer zusammenstoßender Einzelfaktoren ist und als Endglied einer langen Entwicklungskette steht. Ich will diesen Satz hier nicht weiter entwickeln, nur ein paar Beispiele zu seiner Illustration geben.

Die Chromosomen sind eben das Endresultat einer langen Ent-

wicklungskette, denn sie werden ja in der Prophase in besonderer Weise angelegt und laufen verschiedene Stadien durch, in denen sie eine gewisse morphologische Selbständigkeit bewahren. Viele Faktoren müssen ihre Bildung bedingen, denn sie besitzen ja verschiedene Eigenschaften, sind gespalten oder dualistisch gebaut, treten in häufig konstanter Zahl auf usw. Daher schreiben wir den Chromosomen eine hohe Bedeutung für die zelluläre Organisation zu, oder besser ausgedrückt: Wir müssen annehmen, daß es für die Zelle sehr bedeutungsvoll ist, daß eben Chromosomen mit den erwähnten Eigenschaften ausgebildet werden. Ein solches Ergebnis ist wohl — scheint es mir — recht wertvoll, obwohl es ein weiter Schritt von hier bis zu den „Vererbungstheorien“ ist.

Als zweites Beispiel seien die bei der Zellteilung häufig beobachteten Strahlungen und Spindelfäden erwähnt. Abgesehen davon, daß solche Bildungen schon durch die Fixierung entstehen können, was aber niemals an den Chromosomen beobachtet wurde und was ein gutes Argument für die zweifelhafte zelluläre Bedeutung der Fasern und Strahlen ist, so haben diese Dinge in den Fällen, wo man ihre Entstehung einigermaßen einwandfrei hat beobachten können, keine langen und verwickelten Vorstadien aufzuweisen. Sie sind Strahlen und Fäden vom ersten Anfang an, und verbleiben so, bis sie verschwinden. Daher betrachten wir sie auch als wenig bedeutungsvoll. Sie reihen sich den rein physikalischen Erscheinungen an, die unmittelbar aus einer gegebenen Konstellation der Bedingungen hervorspringen, z. B. der Kristallisation.

Der durch dieses vergleichende Verfahren gegebenen Möglichkeiten der morphologischen Analyse, Aufschlüsse über die Bedeutung registrierter Erscheinungen zu gewähren, hat man sich zu bedienen, wenn man theoretische Betrachtungen über die Mechanik der Teilungsvorgänge anstellen will. Unser zweiter Punkt, mit dessen Besprechung wir die Einleitung abschliessen wollen, kann in folgender Weise formuliert werden. Ermöglichen es die Ergebnisse vergleichend morphologischer Untersuchungen über die Teilungsvorgänge bis zu einem gewissen Grad Aufschlüsse über die Mechanik derselben zu gewinnen, und ist es überhaupt zulässig, aus vorwiegend morphologischen Tatsachen eine Theorie der Zellteilungsmechanik zu konstruieren? Die Antwort auf diese Frage ist für uns von besonderer Bedeutung, denn wie der Leser sieht, behandelt eben unser letztes Kapitel und auch zum Teil Kap. 5 solche theoretische Fragen. Das Motiv für die Aufnahme von theoretischen Erörterungen über die Kernteilungsmechanik war das, daß die Erscheinungen im Plasma, die für die metaphasischen Vorgänge und für die Teilung des Zelleibes so bedeutungsvoll sind, sich überhaupt nicht zusammenhängend behandeln lassen, ohne daß

man auf die zugrunde liegenden Ursachen einzugehen versucht. Die aufgestellte Frage ist aber sehr kompliziert; wir werden es versuchen, das wichtigste kurz hervorzuheben.

Rein morphologische Tatsachen können niemals Aufschlüsse über die wahre Kausalität eines Vorgangs geben — das haben wir oben erwähnt. Dagegen konnte eine vergleichend morphologische Analyse bis zu einem gewissen Grad die allgemeine zelluläre Bedeutung der Erscheinungen erkennen. Eine vergleichend morphologische Analyse besitzt aber schon in sich ein physiologisches Moment. Ferner liegen auf diesem Gebiet auch experimentelle Untersuchungen vor. Endlich hat man zu bedenken, daß die Teilungsvorgänge große Umlagerungen in der ganzen Zelle mitbringen, sodaß dabei bedeutende Stoffwechselveränderungen stattfinden müssen; daß bei denselben eben spezifisch zelluläre oder organische Bewegungsmomente in Betracht kommen; daß die Teilungsvorgänge bei den verschiedenartigsten Organismen in identischer Weise vor sich gehen; daß daher etwas essentiell Organisatorisches — wenn ich mich so ausdrücken darf — d. h. etwas für alle Zellen Gemeinsames, etwas für das Lebenssubstrat allgemein Kennzeichnendes bei der Zellteilung zum Ausdruck kommt. Kurz gesagt: Man kann hier die ganze allgemeine Zellularphysiologie heranziehen, denn es ist wahrscheinlich, weil die Teilungsvorgänge eben allgemeine zelluläre Erscheinungen sind, daß bei ihnen Bewegungsmomente und Energiearten benutzt werden, die auch bei anderen allgemeinen zellulären Vorgängen mitspielen. Wenn man daher so verfährt, daß man die Art und Weise, in welcher die Zellteilungsvorgänge im ganzen Organismenreich vor sich gehen, unter diesem allgemeinen physiologischen Gesichtspunkt betrachtet, nicht auf einfachen physikalischen Analogien baut, sondern das in organischem Sinne Charakteristische der Erscheinungen herauszufinden versucht — dann kommt man zu einer gewissen Vorstellung über die Mechanik dieser Vorgänge, die zwar keine detaillierte Erklärung ist, jedoch die Hauptzüge einigermaßen klar hervortreten läßt. Obwohl also die Grundlage einer solchen Theorie der Teilungsvorgänge vorwiegend aus vergleichend morphologischen Tatsachen gebildet wird, so handelt es sich hier nicht um das einfache und vielbeliebte Verfahren „Physiologie aus morphologischen Tatsachen zu machen“.

Bei der jetzigen Lage der zytologischen Forschung kann es nach meiner Meinung von Bedeutung sein, zu untersuchen, wie weit sich die Zellteilungsvorgänge überhaupt kausal denkbar machen lassen. Denn wir befinden uns sicher am Beginn einer neuen Entwicklungs-epoche: Die organischen Teilungsvorgänge sind bis jetzt vorwiegend morphologisch untersucht worden; jetzt gilt es, diese morphologischen Kenntnisse durch experimentelle, physiologische Untersuchungen frucht-

bar zu machen. Ich glaube, daß ein, obwohl unvollständiger Versuch, die morphologischen Tatsachen unter allgemeinen physiologischen Gesichtspunkten zu betrachten, dazu beitragen kann, das Problem in eine für die künftige Forschung geeignetere Lage zu bringen. Und darin findet wohl der Versuch seine Berechtigung.

Ich möchte folglich den Leser bitten, die am Schluß dieser Abhandlung einsetzenden theoretischen Ausführungen im Lichte der hier angedeuteten Gesichtspunkte zu betrachten. In einer folgenden Arbeit hoffe ich, meine Auffassung der Teilungsmechanik ausführlicher darlegen zu können. Die Natur des hier behandelten morphologischen Gegenstands hat mich aber genötigt, bei Besprechung desselben in das physiologische Gebiet überzugreifen. Denn besonders die Vorgänge im Plasma und die Eigenschaften der Spindelsubstanz und des Phragmoplasten lassen klar erkennen, wie innig in der Zelle Morphe und Funktion zusammenhängen. Was den Kern anbetrifft, so sind ja die in ihm stattfindenden Vorgänge schon in morphologischer Hinsicht so interessant und verwickelt, daß das Bedürfnis nach kausaler Aufhellung sich hier nicht so lebhaft bemerkbar macht. Die Entwicklungsgeschichte der Chromosomen bildet in der Tat einen Höhepunkt der spezifisch organisatorischen Fähigkeiten der Zelle. In keiner anderen zellulären Erscheinung kommen so viele bedeutungsvolle morphologische Merkmale zum Vorschein. Die Chromosomen und ihre Bildung können daher bis zu einem gewissen Grade mit den Merkmalen des Gesamtorganismus und ihrer Entfaltung in Parallele gesetzt werden. Die Chromosomen sind, m. a. W., individualisiert, die Beziehungen zwischen Morphe und inneren und äußeren funktionellen Bedingungen sind in dem geheimen Betrieb der Zelle tief eingehüllt. Bei morphologisch weniger anspruchsvollen Bildungen treten aber diese Beziehungen klarer zutage. Und eben daher dürfte das Studium der Veränderungen im Plasma bei der Karyokinese ein Verbindungsglied und ein Übergangsglied zwischen dem morphologischen und dem physiologischen Studium der organischen Teilungsvorgänge bilden.

### Methodik.

Die Objekte vorliegender Arbeit sind namentlich *Allium Cepa* und *Vicia Faba*, und zwar ihre Wurzelspitzen. Dieselben Objekte nebst *Cucurbita Pepo*, über die wir auch hier ein paar Figuren mitteilen, wurden für die gleichzeitigen Arbeiten 1912 b und e benutzt. In der Arbeit 1912 b habe ich das Aussehen der Kerne und der Teilungsstadien im lebenden Zustande geschildert, und in der Arbeit 1912 e wurden die Objekte in fixiertem und gefärbtem Zustande einer genaueren Untersuchung unterworfen, wobei das Untersuchungsfeld auf das Verhalten des Karyotins in Ruhe, Interphase und bei der

Bildung und Auflösung der Chromosomen begrenzt wurde. In diesen Arbeiten war ich bemüht, die wichtigsten in der Literatur vorliegenden Angaben anzuziehen und in Zusammenhang mit den eigenen Ergebnissen zu besprechen. Da auch in vorliegender Arbeit in derselben Weise verfahren wurde, so bildet sie zusammen mit den beiden übrigen eine recht vollständige und ausführliche Darstellung unserer derzeitigen Kenntnisse der typischen Teilungsvorgänge in höheren Organismen — obwohl ich selbstverständlich die zoologische Literatur nicht so eingehend wie die botanische besprochen habe.

Eine kritische Verwertung der Literatur ist in unserem Gebiet in der Tat ein recht schwieriges Unternehmen. Denn man hat hier nicht nur mit unzureichend begründeten theoretischen Vorstellungen zu kämpfen, sondern auch die Theorie der zytologischen Methodik ist bisher sehr vernachlässigt worden. Schon früher (1910 b) hatte ich Gelegenheit, einige Mängel unserer Fixierungsmittel aufzuweisen, und zwar in bezug auf die Konservierung des Protoplasmas. Im Laufe der für vorliegende Arbeit und die gleichzeitigen Arbeiten 1912 b und c angestellten vergleichenden Untersuchungen hatte ich auch reichlich Gelegenheit, Beobachtungen über die Wirkungsweise der gebräuchlichen Fixierungsmittel zu machen, und diese Beobachtungen bilden die Grundlage der theoretischen Arbeit 1912 a. In dieser Arbeit wurde auch die Theorie der Färbung behandelt, und ich habe zuletzt gezeigt, daß die Sachlage in bezug auf unsere gesamten Kenntnisse der Kernstrukturen derart ist, daß man ihre bisherige Nomenklatur verändern muß. Namentlich habe ich die Ungeeignetheit der gebräuchlichen Benennungen „Chromatin“ und „Linin“ betont, und es wurde empfohlen, den von mir schon 1910 vorgeschlagenen Ausdruck Karyotin für diejenige Substanz des Kerns zu benutzen, die in der Prophase das Material für die Chromosomen liefert.

Das Karyotin ist folglich die essentielle Substanz des Kerns, an deren morphologische Verwandlungen das Hauptinteresse der Zytomorphologie bisher geknüpft war.

Was die Veränderungen im Protoplasma, die die Morphogenese des Karyotins begleiten und sich mit derselben in der Metaphase verknüpfen, anbetriift, so sind sie meistens bedeutend schwieriger zu fixieren wie die Kernstrukturen. Daher ist hier eine besonders scharfe Kritik hinsichtlich der Fixierung und Färbung auszuüben. Über die Nomenklatur der protoplasmatischen Teilungserscheinungen ist nichts besonderes zu sagen. Wir benutzen im folgenden die gebräuchlichen Benennungen „Polkappen“ für die Anfangsstadien der Kernspindel bei den Pflanzen und die von Leo Errera herrührende Bezeichnung „Phragmoplast“ für die bei den nämlichen Organismen häufig beobachtete tonnenförmige Bildung zwischen den Tochterkernen,

in weleher die neue Scheidewand angelegt wird. Außerdem werde ich im folgenden die generelle Benennung „Spindelsubstanz“ benutzen und bezeichne damit dasjenige helle Medium, das die Chromosomen in der Metaphase umgibt und häufig Spindelform annimmt. Es ist nämlich notwendig, hier einen neutralen Namen zu besitzen, weil das erwähnte Medium nicht selten gar nicht die Form einer regulären Spindel hat. Die in der Spindelsubstanz, bezw. in den Polkappen oder dem Phragmoplasten häufig sichtbaren Fäden nennen wir, wie üblich, häufig Spindelfasern, obwohl wir damit selbstverständlich keine theoretisch-mechanischen Vorstellungen verknüpfen.

Im allgemeinen gilt bei unserer kritischen Verwertung der Literatur, daß man nicht allzu feinfühlig verfahren soll. Denn tatsächlich sind nicht wenige Angaben ohne jede Kritik hinsichtlich der Fixierung und Färbung entstanden. Wo solche Angaben in Widerspruch mit unseren eigenen Befunden stehen, müssen sie daher geopfert werden. Sonst habe ich mich bemüht, so viel verschiedenartige Angaben wie möglich zu sammeln, damit man sehen kann, daß viele morphologische Fragen noch der Lösung harren, und daß ähnliche Erscheinungen, z. B. die Spindelfasern, in sehr verschiedener Weise zustande gekommen sein können.

Was endlich die praktische Methodik unserer Untersuchungen anbetrifft, so ist nur zu erwähnen, daß verschiedene Fixierungs- und Färbungsmethoden benutzt wurden. Zum Fixieren wurden folgende Flüssigkeiten in der gebräuchlichen Zusammensetzung (vgl. 1912 c) verwandt: Flemming (stärker und schwächer), Merkel, Hermann, Zenker, Tellyesniezky, Kaiser, Carnoy. Zum Färben wurde Heidenhains Eisenalaunhämatoxylinmethode ohne oder mit Nachfärbung in Congorot, Safranin-Gentianaviolett mit oder ohne Orange G, Fuchsin, Fuchsin-Toluidinblau benutzt. Über die Wirkungsweise dieser Fixierungs- und Färbungsflüssigkeiten ist im Text sowie in den Arbeiten 1912 a und e ausführlich berichtet worden.

## A. Spezieller Teil. Eigene Beobachtungen.

### Kapitel 1. Beobachtungen an *Allium Cepa*.

#### § 1. Die späteren Stadien der Spirementwicklung.

Die Längsspaltung. Diese, die, wie anderorts geschildert wird (1912 c), schon sehr früh angelegt ist, kann bei nicht völlig geeigneter Fixierung und Färbung zum scheinbaren Verschwinden oder Undeutlichwerden gebracht werden (vgl. Fig. 1, 3, 4, 8, Taf. XI). Diese künstliche Verdeckung der Spalte in den jungen Chromosomen, die

sogar noch in der Metaphase hervorgerufen werden kann (Fig. 12, Taf. XI), hängt entweder mit einer künstlichen Verklebung der Spalthälften oder mit einem Festhalten der Farbe in der Spalte zusammen (vgl. 1912 a). Bei guter Fixierung und Färbung (Flemmingfixierung und Eisenhämatoxylin), bezw. Differenzierung der Präparate kann man aber immer die Kontinuität der prophasischen Längsspalte feststellen. Wir heben diese Sachen besonders hervor, weil neuerdings seitens Kr. Bonnevie (1908—1911) der Versuch gemacht wurde, diese Kontinuität zu leugnen. Fräulein Bonnevie hat auch *Allium* untersucht: ihre Ergebnisse beruhen aber nur auf mangelnder Kritik hinsichtlich der Fixierung und Färbung.

Was die letzte Ursache dafür ist, daß die Längsspalte, die in früheren Stadien sehr deutlich sein kann, in der späteren Prophase, wo jedoch das Karyotin nicht so fein verteilt ist wie früher, gegen Fixierung und Färbung empfindlich ist, kann nicht genau gesagt werden. Besonders überraschend ist das Verhalten nicht; ich stelle mir vor, daß es mit einem Engerwerden der Spalte zusammenhängen könnte; es ließe sich wohl auch denken, daß die Spalthälften durch eine andere Substanz zusammengehalten würden.

Die Kontinuität der Längsspaltung läßt sich in den Fig. 2, 6, 7, Taf. XI verfolgen.

Die Diskontinuität des Spirems. In dem späteren Spiremstadium, mit dem wir unsere Beschreibung begonnen haben, sind getrennte Chromosomen vorhanden. Dies sehen wir besonders schön in der Fig. 2, Taf. XI. Diese Figur stellt einen ganzen Kern dar, und man kann in ihm unschwer 16 isolierte, gespaltete Chromosomenbänder zählen. Ein etwas späteres Stadium ist in Fig. 5, Taf. XI, dargestellt. Auch hier findet man 16 Schlingen.

In etwas früheren Stadien, wie in Fig. 1, Taf. XI, kommt es häufig vor, daß die auch in lebendem Zustande unregelmäßigen Chromosomenschlingen verklebt sind, was in vielen Fällen mit der Fixierung zusammenhängen dürfte, aber auch darauf beruht, daß die Chromosomenbildung in einem ursprünglich gleichförmigen zusammenhängenden Gerüst vor sich geht (vgl. 1912 c).<sup>1</sup> Eine genaue Analyse der früheren Stadien ergibt jedenfalls, daß ein kontinuierliches Spirem, wie dies unrichtigerweise von Schaffner (1898), Němec (1899) und Merriam (1904) angegeben wurde, niemals vorkommt. Wir schließen uns hier an Grégoire (1906) an. Stadien, wie das in Fig. 2, haben uns außerdem bestimmt gezeigt, daß die Chromosomen hier als ebenso selbständige Individuen wie in der Metaphase vorhanden sind.

Die Orientierung der Chromosomenbänder. In der soeben besprochenen Fig. 2, Taf. XI, wo alle Chromosomen mit der Camera eingezeichnet wurden, findet man keine besondere Orientierung der

Chromosomen. Sie sind in verschiedener Weise gebogen und Ver-  
sehlungen und sind ganz regellos gerichtet. Das einzige, was man an  
ihrer gegenseitigen Lage beobachten kann, ist die harmonische  
Verteilung in dem Kernraum. Diese harmonische Verteilung der  
Chromosomen im Kernraum ist immer vorhanden.

In einer Anzahl Fällen findet man aber noch eine andere, spe-  
ziellere Orientierung der Chromosomenbänder, nämlich die bekannte,  
zuerst von Rabl (1885) entdeckte Anordnung derselben. Eine solche  
Orientierung der Chromosomenbänder haben alle diejenigen Forscher  
beobachtet, die *Allium* untersucht haben. Allerdings handelt es sich  
hier nicht, wie Schaffner (1898) angibt, um eine Anordnung des  
Spirems „into sixteen definite loops“. Auch Miss Merrimans Be-  
hauptung, daß „the coils of the spirem break transversely at the places  
where they were bent“, ist unrichtig. Es kann sogar nicht entschieden  
werden, ob die weit verbreitete Behauptung, die Kr. Bonnevie vertritt,  
stichhaltig ist. Fräulein Bonnevie gibt an, daß in der schnell  
wachsenden Zone der Wurzelspitze die Chromosomen in derselben  
Ordnung zum Vorschein kommen, „die auch für die alten, aus der  
vorhergehenden Mitose stammenden charakteristisch war, d. h., sie sind  
V-förmig gebogen, mit ihren freien Enden der Schwesterzelle zuge-  
wandt, und zeigen unter sich einen annähernd parallelen Verlauf“.  
(Bonnevie, 1908, S. 480; vgl. ihre Fig. 40—51, 57—65). In den  
Teilen der Wurzel, die sich nicht so schnell teilen, sollen die Pro-  
phasenchromosomen nach Bonnevie eine „entsprechend unregelmäßige  
Anordnung“ aufweisen. Diese Beobachtungen Bonnevies kann ich  
nicht bestätigen. Zwar kommt die erwähnte Orientierung häufig  
zum Vorschein, jedoch besteht kein Gegensatz zwischen Zellen, die  
sich schnell und die sich langsam teilen. In der Zone der regsten  
Teilungsgeschwindigkeit ist nicht in allen Kernen die Rabl'sche  
Orientierung vorhanden (vgl. Fig. 2, Taf. XI), während ich andererseits  
sehr schöne Fälle der Orientierung in den etwas älteren Wurzelteilen  
beobachtet habe. Němec (1900) gibt auch an, daß man während  
der Prophase alle mögliche Übergänge von einer typischen Polarität bis  
zu einer ganz unregelmäßigen Anordnung der „Chromatinschleifen“ sieht.

Was die Ursachen der erwähnten Orientierung bzw. Nicht-  
orientierung der Chromosomenstrahlen in der Prophase anbetrifft, so  
läßt sich nichts Sicheres hierüber aussagen. Im allgemeinen scheint  
man die Sachen so anzufassen, wie es aus dem zitierten Ausspruch  
Bonnevies hervorgeht, und setzt den Fall mit der Theorie der Chro-  
mosomenindividualität zusammen. In dem allgemeinen Teil werden  
wir uns mit dieser Behauptung näher beschäftigen.

Hier sei nur noch erwähnt, daß es in einem Gewebeverband recht  
schwierig zu sagen ist, in welcher Richtung die nächst vorhergehende

Teilung stattgefunden hat. Andererseits kann es sicher entschieden werden, wie auch Němec (1900) bemerkt, daß die Rablsche Orientierung in keiner Beziehung zu der künftigen Teilungsachse steht. Dagegen scheint es mir nicht ganz ausgeschlossen zu sein, daß die Orientierung mit der relativen Dicke und Länge der Bänder, den Raumverhältnissen überhaupt zusammenhängen könnte. Allerdings kann man die Orientierung sowohl an dicken und kurzen wie langen und dünnen Spiremen beobachten, und besonders geeignet sind hierfür dicke Querschnitte durch die Wurzeln. Für die Annahme, daß die Orientierung in einer Beziehung zu der telophasischen Anordnungsstände, spricht die allgemeine Beobachtung, daß in den meisten Fällen die Bänder, wenn sie überhaupt orientiert sind, in der Längsrichtung der Wurzel verlaufen.

Zahl der Spirembänder. In dem fertigen Spirem liegen die Chromosomenschnitten frei (§ 2, Fig. 2, Taf. XI). An dicken Schnitten, wo die Kerne ungeschnitten sind, kann man sie unter Umständen zählen. Ich verwendete 14  $\mu$  dicke Schnitte. Nicht in jeder guten Flüssigkeit fixiertes Material eignet sich zur Herstellung so dicker Schnitte, auch ist es schwierig, eine gute Färbung derselben zu erzielen. Fig. 2 stellt einen ganzen Kern aus einem hämatoxylingefärbten Merkelpräparat (Querschnitt durch die Wurzelspitze) vor. Alle Chromosomenschnitten wurden mit größter Sorgfalt in die Zeichnung eingetragen. Zählt man sie, so bekommt man die Zahl 16. Sie liegen völlig frei, nur ein Chromosom ist wohl etwas alteriert worden (Fadenauszühlung). Die Chromosomenzahl bei *Allium Cepa* ist konstant 16.

## § 2. Polkappen. Auflösung der Kernmembran. Spindelbildung. Der Chromosomenknäuel.

Die Polkappen. In dem Spiremstadium werden die Polkappen angelegt. Sie sind völlig hyalin. Ob Polkappen immer vorkommen, erscheint jedoch fraglich. Jedenfalls weisen sie eine verschiedene Ausbildung auf. Artefakte können sie kaum sein, denn schon im Leben findet man übereinstimmende Bildungen (Lundegårdh 1912 b, S. 249, Fig. 7, Taf. II). Es ist aber unsicher, ob das Vorhandensein von Polkappen ein notwendiges Vorstadium zur Auflösung der Kernmembran ausmacht. Letzteren Vorgang habe ich in Fig. 4, Taf. XI, abgebildet. Die Membran verschwindet zuerst an den Polseiten des Kerns. Zugleich sieht man Fasern, die zwischen den äußersten Spiremfäden und dem Polplasma verlaufen, und welche nach außen konvergieren. In anderen Fällen findet man keine solchen Fäden. Der Spiremnäuel liegt in diesen Fällen am Ende frei im Plasma ohne irgend welche verbindenden Fasern. Der Auflösung der Membran scheint ein Undeutlichwerden derselben vorauszugehen. In dem Plasma

treten zu dieser Zeit oder vorher nicht immer besondere Polansammlungen auf. In den Fig. 3, 8, Taf. XI, sieht man zwar solche Ansammlungen, es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß solche auch bei der Fixierung entstehen können.

Die weiteren Veränderungen im Plasma und Kern am Schluß der Prophase. Sind die Polkappen wohl ausgebildet gewesen, bekommt man mutmaßlich nach Auflösung der Membran Bilder wie Fig. 3 und 8, wo der Spiremknäuel frei in einer eiförmigen Aushöhlung in dem Plasma liegt. Diese Aushöhlung kann anfangs teilweise von einer Membran begrenzt sein, wie wir es in den genannten Figuren, besonders in Fig 8, sehen.

Während der Polkappenbildung scheint das Volumen des Kerns abzunehmen, sodaß der Spiremknäuel dichter wird (Fig. 3). Wahrscheinlich stellt wohl aber diese Verdichtung keinen für die Teilungsmechanik unerläßlichen Vorgang vor. Das Aussehen des Knäuels wechselt übrigens mit der Gestalt und dem Charakter der Zelle. In den großen Epidermiszellen sieht man große, ziemlich dünnfädige Knäuel, die später kaum weiter zusammengezogen werden. In den langen und schmalen Pleromzellen findet man häufig kleinere und dickfädige Knäuel (Fig. 4). Übrigens läßt sich keine genaue und zugleich allgemeine Beschreibung dieser Stadien geben. Die Spiremen können je nach dem Charakter der Zelle dünner oder aber dicker sein; bei *Vicia Faba* haben wir diese Verhältnisse etwas näher verfolgt (Kap. 2).

Nach der Auflösung der Kernmembran liegt, wie oben gesagt, der Spiremknäuel in einer hellen Aushöhlung im Plasma. Die Größe dieser Aushöhlung wechselt, was wohl mit der verschiedenen Ausbildung der Polkappen zusammenhängt. In isodiametrischen Zellen ist sie fast sphärisch (Fig. 6, Taf. XI), in länglichen Zellen mehr oder weniger eiförmig (Fig. 3, 7, 8, Taf. XI). Meistens ist die Aushöhlung, obwohl sie mehr oder weniger membranlos ist, sehr regelmäßig oval gestaltet; in gewissen Fällen habe ich unregelmäßigere Gestalten derselben gesehen (Fig. 8). Ich kann nicht sagen, ob es sich hierbei um eine artifizielle Formveränderung handelt, jedenfalls arbeiten wohl die maßgebenden Kräfte auf eine regelmäßige Gestalt der Spindelöhllung hin. Außerordentlich schön ist die Ausbildung der hellen, membranlosen Aushöhlung in Fig. 7 zu sehen. Wahrscheinlich ist wohl die Substanz, die die Spindelöhllung erfüllt, ziemlich zähflüssig und stabil. Es wäre sonst schwer zu verstehen, wie man in den fixierten Präparaten, die jedoch immer Artefakte enthalten, so schön erhaltene Spindelräume bekommen könnte. Das übrige Plasma, das doch nicht eben leichtflüssig ist, wird nämlich bei der Fixierung sehr alteriert.

Während in gewissen Fällen und in früheren Stadien die Spinderräume eine membranöse Begrenzung gegen das Plasma aufweisen, entbehren sie in späteren Stadien immer einer Membran. Dessen ungeachtet kann man in den Fällen, wo der Spindelraum gut ausgebildet ist und solange der Knäuelzustand erhalten wird, eine ziemlich gute äußere Begrenzung desselben beobachten. Die Strukturen des Plasmas und des Kerns in diesen Stadien wurden sehr genau in den Fig. 6 und 7, Taf. XI wiedergegeben.

Das Zytoplasma wird ziemlich unregelmäßig fixiert, man sieht durch Fäden verbundene schwammartige Massen und darin zerstreute kleine Körnchen, die die Farbe behalten haben. In Fig. 8, die ebenfalls sehr genau gezeichnet wurde, ist das Plasma an den Polen dicht angehäuft. Hier liegen auch eigentümliche Einschlüsse, die wie Zwergkerne aussehen, deren Natur mir aber unbekannt ist. Ihre Lage an den Polen spricht für eine Bewegung des Plasmas gegen diese in der Prophase (Kap. 5). Die Spindelhöhlung ist in Fig. 8 überall von einer Membran umgeben, nur rechts am Äquator sieht man keine membranöse Begrenzung derselben. Durch den hellen Kernraum verlaufen in verschiedenen Richtungen sehr dünne und schwach gefärbte Fäden, die meisten von ihnen verlaufen jedoch in der Längsrichtung der Figur. Diese Fäden verbinden die äußersten Spiremschlingen, die hier ungespalten erscheinen (das Präparat war in Safranin-Gentianaviolett gefärbt), mit der Membran oder dem Zytoplasma. In Fig. 8 sind diese Fäden spärlich vorhanden, in Fig. 3 sind sie etwas zahlreicher. Auch in letzterer Figur ist die Begrenzung des Spindelraumes nur an den Polen deutlich. Die genannten Fäden sind überall von derselben Art, glatt und hyalin; schon in Fig. 4 sehen wir sie an den Polen, einige sind hier in Bündeln gesammelt.

Wenn die Spindelhöhlung keine membranöse Begrenzung besitzt (Fig. 6, 7, Taf. XI), setzen die feinen Fäden an Waben oder Körnchen in dem umgebenden Plasma an. In Fig. 6 bildet das Plasma eine wellige Grenzlinie an dem Spindelraum, in Fig. 7 (unten) ist die Grenzlinie gezackt oder zerschlitzt. Wahrscheinlich stellt Fig. 6 ein etwas späteres Stadium vor, in welchem der Knäuel kontrahiert worden ist und die Begrenzung zwischen Spindelraum und Plasma sich eben zu verwischen beginnt. In Fig. 7 sieht man deutlich, daß die feinen, hyalinen Fäden an Körnchen oder kleine Protuberanzen des umgebenden Plasmas ansetzen. Die Körnchen sind ebenfalls hier, wie in Fig. 3, 7, 8, an den Polen stärker angesammelt.

Es ist nicht leicht zu entscheiden, ob die feinen Fäden als präformiert oder als Artefakte zu betrachten sind. Für eine artifizielle Entstehung derselben spricht der Umstand, daß sie an Körnern oder kleinen Vorsprüngen befestigt sind. Man sieht auch, daß sie kleinen

Höckern an den Chromosomen entspringen (bes. Fig. 3, 6, 7). Im Leben findet man jedenfalls keine solchen Fäden. Mit der Herkunft der Fäden sei wie ihm wolle, eine prinzipielle Bedeutung kommt ihnen siewer nicht zu. Für ihre Präformation kann der Umstand sprechen, daß sie zumeist in der Längsrichtung der Kernfigur verlaufen.

Die eben besprochenen Stadien verlaufen wahrscheinlich ziemlich schnell.

Der Spiremknäuel beginnt sich alsdann aufzulockern (Fig. 3, 7, 8), und die Karyotinschlingen (die Chromosomen) orientieren sich in der Längsrichtung der künftigen Teilungsfigur. In den Fällen, wo keine Kontraktion des Knäuels stattfindet, beginnt diese Orientierung schon früher. Der genannte Vorgang muß einen, je nach der Lage der Chromosomenschlingen in dem Spirem und der Totalgestalt des Kerns (ob rund oder oval) usw., in den einzelnen Fällen variierenden Verlauf haben. Die vorher beschriebene eigentümliche Orientierung der Spiremfäden (wenn sie schleifenförmig gebogen sind oder parallel verlaufen), der man aber nicht immer begegnet, übt wohl im allgemeinen keinen vorteilhaften Einfluß auf die spätere Manipulation der Chromosomen aus, denn diese Orientierung bringt selten die Chromosomen in eine mit der Teilungsachse parallele Lage. Allein in einzelnen Fällen können wohl die beiden Orientierungsachsen zusammenfallen, und sodann bedarf es offenbar — wenn das Stadium des dichten Knäuels (Fig. 3) übersprungen wird — keiner besonderen Umlagerungen, um die Chromosomen in die Lage zu bringen, die wir in Fig. 6 und 7 sehen. In den meisten Fällen bedarf es wohl zu diesem Zweck mehr oder weniger umständlicher Lageveränderungen der Schlingen. Man denke z. B. an solche Spiremstadien und Knäuel wie in Fig. 3 und an die Lage der Chromosomen in Fig. 4, Taf. XI.

Während der Umordnung der Chromosomen wird die Begrenzung zwischen Spindelraum und Plasma mehr und mehr verwischt (Fig. 9, Taf. XI), wobei jedoch immer ein heller Raum um den Chromosomenhaufen beibehalten wird.

Von Spindelfäden sieht man in diesen Stadien sehr wenig, besonders in Zellen, die nahe an der Peripherie der Wurzel liegen; dagegen wird wohl immer die polare Anhäufung des Plasmas beibehalten (Fig. 8).

Die vorzugsweise Plazierung der Chromosomen in der Längsrichtung der Figur, wie wir es in Fig. 6–8 sehen, kann wohl kaum als ein besonderes Stadium betrachtet werden. Sie macht nur einen häufig durchlaufenen Übergangszustand bei der Umordnung der Chromosomen vor der Bildung der Äquatorialplatte aus, die wohl unter Umständen, d. h. bei besonderer Vororientierung der Schlingen, durch andere ersetzt werden oder völlig wegfallen kann. Fig. 5 stellt eben

ein Vorstadium der Äquatorialplatte dar. Der Chromosomenhaufen nimmt immer bei dieser Umordnung seiner Elemente ein sehr verworrenes Aussehen an.

Während aller dieser Manipulationen werden die Chromosomen kürzer und dicker, und bei geeigneter Präparation kann immer das Bestehen ihres doppelten Aufbaues festgestellt werden.

### § 3. Bemerkungen über Fixierung und Färbung.

Die späteren Spiremstadien werden in der Flemmingschen Flüssigkeit sehr gut erhalten. Das Karyotin kommt ja jetzt in größeren Anhäufungen vor, auch ist es vielleicht zähflüssiger; der Umstand, der für die gute Fixierung die größte Rolle spielt, ist wohl aber das Fehlen von Anastomosen. Größere Umlagerungen bei der Fixierung der Stadien Fig. 3—9 können wir daher kaum behaupten, dagegen wird natürlich die feinere Struktur der Chromosomenschlingen, falls man von einer solchen reden soll, bei der Gerinnung mehr oder weniger verändert. Nach meinen Beobachtungen an lebendem Material sind die Spiremfäden nach dem Verschwinden der Anastomosen glatt, die raue Oberfläche derselben in Fig. 7 dürfte daher artifiziell erzeugt sein. Dagegen dürften die Hälften jedes Spiremfadens auch im Leben häufig eine umeinander gedrehte Lage einnehmen. Im einzelnen werden die Bänder wohl etwas aus ihrer natürlichen Lage verrückt, diese Verlagerungen sind aber sicher ziemlich unbedeutend, sonst würden nicht die Schlingen eine so harmonische Verteilung aufweisen (vgl. Fig. 2).

Man sieht der Polkappenbildung, der Membranauflösung und dem Kernraum entsprechende Bildungen und Erscheinungen auch im Leben. Das Verhalten der Nukleolen während der Membranauflösung muß ausschließlich an lebendem Material studiert werden (vgl. Lundegårdh 1912b). Auf ein Austreten der Nukleolen ins Plasma habe ich auf dem fixierten Material niemals direkt schließen können.

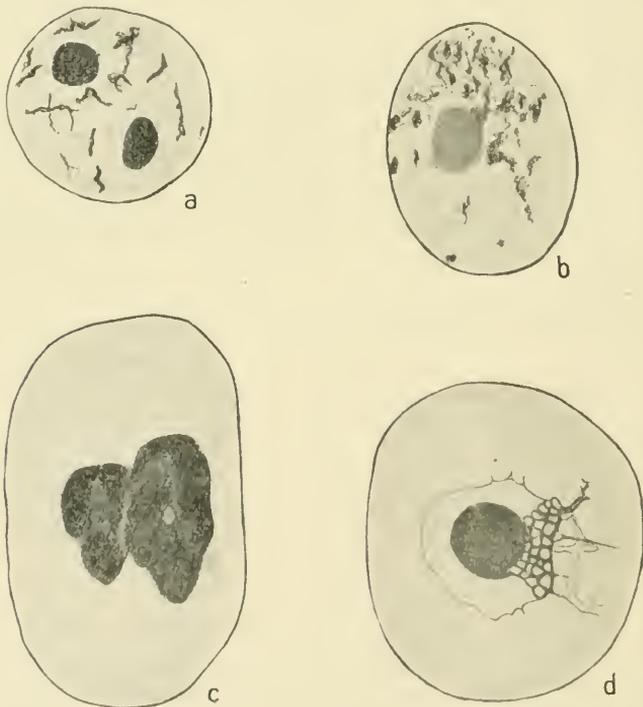
Auch die durch die Figuren 5—8 vertretenen Stadien dürften bei der Fixierung relativ sehr gut erhalten werden, obwohl sich vielleicht unbedeutende Verlagerungen abgespielt haben. Im Leben erscheinen die Schlingen oder Chromosomen in diesen Stadien durchaus frei und selbständig.

Betreffend die Längsspaltung sei erwähnt, daß dieselbe viel deutlicher und häufiger in Hämatoxylinpräparaten wie in SGO-Präparaten hervortritt, sofern nicht die letzteren sehr alt sind. Denn im Laufe der Zeit scheint eine außerordentlich scharfe Differenzierung stattzufinden, so daß alle Chromosomenschlingen in dem erwähnten Stadium (vgl. oben) deutlich mit Spalte versehen sind. Besonders solche dicke und anscheinend homogene Fäden wie in Fig. 3 und 4, Taf. XI, findet man niemals in diesen alten Präparaten. Merkel

ist in vielen Fällen eine sehr geeignete Flüssigkeit, wenn es sich um die Darstellung der Spalte im fertigen Spirem und den Chromosomen handelt, aber auch hier hängt das Ergebnis sehr von der Färbung ab.

Während die späteren Prophasestadien — wie gesagt — verhältnismäßig sehr gut in der Flemmingsehen Flüssigkeit konserviert werden, wirken dagegen die meisten der übrigen Flüssigkeiten mehr oder weniger alterierend. Nur Hermann und Merkel (vgl. Fig. 2) bewähren sich hier recht gut.

Ziemlich schlecht werden die früheren Prophasestadien in Kaiser, Tellyesniezky und Carnoy fixiert. Das junge Spirem tritt kaum als solches hervor; die feineren Strukturen werden entweder aufgelöst und sodann in anderer Weise gefällt — jedenfalls völlig zerstört (vgl. 1912c), sodaß der Kern mit einer granulierten, schlecht färbbaren Masse gefüllt erscheint, worin stärker gefärbte Partien oder Körner eingebettet sind (vgl. Textfigur 1). Die ungünstige Wirkung der Carnoy-Mischung spiegelt sich auch in einer einseitigen Anhäufung des Kerninhalts ab (Textfigur 1b). Auch in Merkel werden die



Textfigur 1a und b zwei Kerne aus der Teilungszone von *Allium Cepa*.  
 a. Fixiert in Kaiserscher, b. in Carnoyscher Flüssigkeit. Hämatoxylinfärbung.  
 c. Periblemkern aus einem Merkelpräparat. Nur die eigentümlichen Nukleolen sind gezeichnet. d. Kern aus einem Flemmingpräparat, die abnorme Kontraktion des Gerüsts um den Nukleolus zeugend.

früheren Prophasestadien sehr unvollkommen wiedergegeben. Die betreffenden Kerne enthalten zumeist ein grobes und schwach gefärbtes Gerüst und längliche, stark gefärbte Klumpen, die die erhaltenen stärkeren Teile der Spiremfäden vorstellen (vgl. 1912e). Diese Klumpen treten aber nicht in der Chromosomenzahl auf. Auch wenn die schwächeren Teile der Spiremfäden unter Umständen erhalten werden, sind sie so verändert, daß sie nur schlecht die Farbe annehmen (Textfig. 1a).

Die Fixierungsflüssigkeiten wirken auf die Strukturen der früheren Prophase im großen ganzen in derselben Weise wie auf die Ruherkerne ein. Die größeren Strukturen der späteren Prophase und der Metaphase werden jedoch auch in Merkel und Tellyesniezky gut erhalten. In Spiremkernen, die mit einem großen, zentralen Nukleolus versehen sind, scheinen die Chromosomenbänder an seine Oberfläche gezogen zu sein. Vielleicht handelt es sich hier um ein Fixierungsartefakt.

#### § 4. Kritik der Literaturangaben über Fasern usw.

Betreffend die besonderen Erscheinungen außerhalb des Kerns, die in der Prophase im Plasma sichtbar werden, sei erwähnt, daß Schaffner (1898) und Němec (1899) Polkappen beschreiben. Ersterer will zugleich Zentrosomen gesehen haben, was unrichtig ist.

Němec (1899) beschreibt mehrere eigentümliche Strukturen im Plasma. So findet er z. B. in den großen Zellen, aus denen sich später die großen Spiralgefäße entwickeln, sowie auch in den langgestreckten Zellen der künftigen Bastpartie „einen axial durch die Zelle ziehenden Streifen“, welcher auch während der Kernteilung erhalten bleiben soll (vgl. a. a. O. 1899, Fig. 10, Taf. III). Ich habe bisweilen Bilder gesehen, die eine solche Struktur aufwiesen, glaube aber, daß man ihnen kein großes Gewicht beilegen soll, da sie nicht allgemein vorkommend sind und auch nicht im Leben aufgefunden werden können<sup>1)</sup>. Němec hat auch „eine den Kern gleichmäßig umhüllende distinkte Plasmaschicht“ in den jüngeren Rindenzellen gesehen (a. a. O. 1899, Fig. 11, 12, Taf. III). Auch in einer späteren Arbeit beschreibt er „um den Kern herum ein intensiver tingierbares, gewöhnlich körniges Plasma“ (Němec 1900, S. 44). Dieses Plasma sei nicht selten an den Polen mächtiger entwickelt. Letztere Beobachtung kann ich bestätigen, dagegen scheint es sich mir dabei nicht um ein besonderes Plasma zu handeln. Auch habe ich keine dichtere Ansammlung um den ruhenden Kern gefunden. Es sei auch bemerkt,

<sup>1)</sup> Vergleiche hierzu auch Lundegårdh (1910b), S. 367.

daß ein mit Safräumen versehenes Plasma durchgehend schwieriger zu konservieren ist als das gleichförmigere Plasma der Urmeristemzellen. Eine ähnliche Ansammlung des Plasmas wie in der Fig. 117 bei Němce (a. a. O. 1899) habe ich ziemlich häufig beobachtet, sie findet aber mutmaßlich nicht in der von ihm geschilderten Weise statt (Němce 1899, S. 317).

Bisweilen habe ich auch „ziemlich dicke Fäden, die vom Kern zur Zellperipherie verlaufen“, gesehen (Němce a. a. O. 1899, Fig. 6, 8, 17), halte sie aber für Artefakte; hierfür spricht auch die Bemerkung Němces, daß man „zumeist an der Insertionsstelle eine knöpfchenförmige Ansammlung des peripheren, sich intensiv violett färbenden Hautplasmas beobachten“ kann (a. a. O. 1899, S. 321). Außerdem habe ich niemals so ausgeprägte Fäden wie Němce beobachtet<sup>1)</sup>. Sie bleiben auch nicht „während der ganzen Teilung erhalten“. Interessant ist es, daß nach Miss Merriman (a. a. O. 1904) schlechter fixierte Zellen mehr Strahlungen enthalten sollen als besser fixierte. — In seinen „Neuen zytologischen Untersuchungen“ bildete Němce sehr eigentümliche Strahlensysteme um den sich in Prophase befindenden Kern ab (a. a. O. 1900, Fig. 1, 2, S. 47). Da ich solche Strahlungen nicht im Leben und nicht in den mit Flemming, Merkel u. a. behandelten Zellen habe aufdecken können, muß ich sie, wenigstens zum großen Teil, für Artefakte halten. Es wäre undenkbar, daß solche Fäden in dem Körnerplasma vorhanden wären, ohne daß man sie im Leben beobachten könnte. Es ist aber dessenungeachtet schwierig, ein entscheidendes Urteil über diese und ähnliche Dinge in dem Protoplasma zu fällen. Ich begnüge mich mit der Bemerkung, daß diesen Fäden jedenfalls keine Bedeutung für die Mechanik der Kernteilung zukommen kann, sie mögen Artefakte vorstellen oder durch Strömungen und Ausfällungen in dem lebenden Plasma verursacht sein. Sie können höchstens als Symptome gewisser Erscheinungen oder Zustände in dem Plasma betrachtet werden, sollen aber nicht mit den bewegenden Ursachen der Metaphase in zu nahe Beziehung gebracht werden.

Dasselbe gilt von den Fasern innerhalb der Polkappen. Němce bemerkt richtig, daß das Innere der Polkappen anfangs hell ist, um dann teilweise durch Fasern oder Streifen erfüllt zu werden, die nicht in einem Punkt zusammenlaufen. Nach Němce sollen sie ferner immer „meridional“, nie unregelmäßig verlaufen; ich dagegen fand, daß zwar die meisten in der Längsrichtung der Figur, viele dagegen auch in anderen Richtungen verlaufen (vgl. Fig. 3, 6, 7, 8). Němce

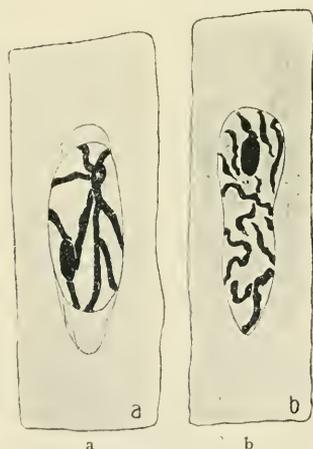
<sup>1)</sup> Auch Schaffner (a. a. O. 1898) hat ähnliche „systems of streams of cytoplasm passing out from the young spindle to the cell wall“ beobachtet.

hat durchgehends mehr Fasern als ich gesehen, und ich bringe dies mit der offenbar schlechteren Fixierung seines Materials in Zusammenhang. Denn Tatsache ist, daß schlechte Konservierungsmittel nicht selten auffallend gut entwickelte Strahlensysteme „konservieren“, was nicht in besonders hohem Grade für die Präformation derselben spricht.

Němec bildet in seinen Fig. 10 u. 34 (a. a. O. 1899) unregelmäßige oder abgeplattete Polkappen ab. Ich habe zwar im Leben in einem Falle unregelmäßige Polkappen gefunden (Lundegårdh 1912 b), und auch in fixierten Präparaten erscheinen die Spindelräume bisweilen etwas unregelmäßig (Fig. 8, Taf. XI), ich kann aber nicht mit Bestimmtheit sagen, ob es sich hier um abnormale Erscheinungen handelt. Jedenfalls ist die regelmäßige Form der Polkappen vorherrschend.

Dagegen ist es unrichtig, wenn Miss Merriman die reale Existenz derselben ganz und gar leugnet. Nach ihr soll sich der Kern nur bei den Polen erweitern oder verlängern. Ich glaube aber, daß dies auf fehlerhafter Beobachtung beruht. Hier sei zugleich bemerkt, daß die äußere Begrenzung der Polkappen anfangs sehr scharf und membranös ist (vgl. Fig. 8; auch Němec hat dieselbe Beobachtung gemacht). In denjenigen Fällen, wo in der vorgeschrittenen Prophase keine Polkappen ausgebildet sind, habe ich keine Erweiterung der Polseiten des Kerns beobachtet. In Textfigur 2 habe ich zwei Zellen aus Flemmingmaterial etwas schematisch abgebildet.

Die eine Zelle besitzt Polkappen, während dem anderen Kern (2b) solche abgehen. Der Kern ist in beiden Fällen etwa übereinstimmend beschaffen, nur scheint das eine Ende desselben in 2b etwas spitzer ausgezogen zu sein. Die Spirenfäden liegen der Kernmembran dicht an. Miss Merrimans Auffassung kann vielleicht auch aus der Beobachtung stammen, daß eben, wenn die Kernmembran aufgelöst wird, der Knäuel frei in dem von einer Membran nach außen begrenzten, erweiterten Kernraum zu liegen kommt (Fig. 3, Taf. XI; auch Fig. 7). Dieses Stadium scheint aber Miss Merriman ganz übersehen oder mißverstanden zu haben. Es sei bemerkt, daß das Plasma sich gegenüber dem Fixierungsmittel immer empfindlicher als der Kern erweist,



Figur 2.

Zwei lange Pleromzellen von *Alilium Cepa*. a, mit Polkappen; b, ohne solche. Fixierung: Flemming'sche Flüssigkeit. a, in Safran-Gentian. b, in Eisenhämatoxylin gefärbt.

so daß die Polkappen bei der Fixierung eventuell zerstört oder de-

formiert werden können. In den Präparaten sieht man auch Ausbuchtungen des Kerns und der Polkappen häufiger als im Leben. Miss Merriman hat ihre meisten Zeichnungen nach Chromessigsäure- und Pikrinsublimatpräparaten verfertigt. In ihrer Fig. 6 (a. a. O. 1904) „from another series fixed in Flemmings solution in which the chromatin is well preserved“ sieht man Polkappen!

Daß die Polkappen unter Umständen den ganzen Kern wie eine eiförmige Hülle umgeben können, wurde schon von Schaffner beobachtet.

### § 5. Die Bildung der Äquatorialplatte. Die Metaphase-Chromosomen.

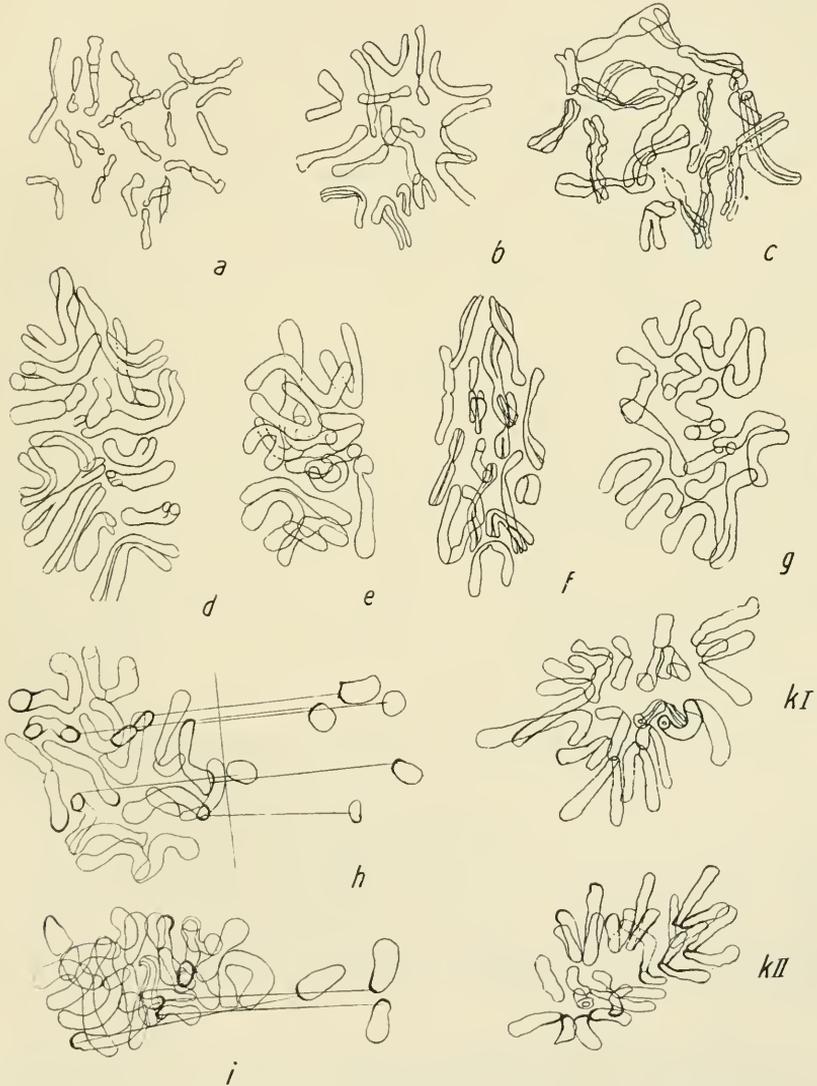
Wir schilderten in § 1, wie nach Auflösung der Kernmembran der Spiremknäuel zumeist in einer hellen Aushöhlung des Plasmas liegt (Fig. 3, 6—8, Taf. XI). Während der Vorstadien der Äquatorialplatte verschwindet allmählich, wie wir in Fig. 5, 6 und 9 sehen, die anfangs dentliche und relativ glatte Begrenzung dieser Aushöhlung, die durch die Polkappenbildung ursprünglich entstanden ist. In den Fällen, wo keine Polkappen gebildet wurden, dringt das Protoplasma nach der Membranauflösung bis an die äußersten Chromosomen hervor (vgl. Fig. 4, 5, 9, Taf. XI); die helle Aushöhlung entwickelt sich in diesen Fällen nur aus dem Raum innerhalb der Kernwandung.

Wir haben erwähnt, daß in dem hellen Raum um den Chromosomenhaufen häufig feine hyaline Fäden die äußersten Chromosomenbänder mit der Innenfläche der begrenzenden Plasmamasse verbinden (Fig. 3, 6—8, Taf. XI). Diese feinen und spärlichen Fäden können bei der Verwischung der Begrenzung zwischen dem Plasma und der hellen Aushöhlung noch erhalten werden (vgl. Fig. 6, Taf. XI); häufig vermißt man sie aber (Fig. 5, 9, Taf. XI). Das Plasma kann bei der unregelmäßigen Begrenzung nach innen feine Fortsätze bis an die Chromosomen treiben (vgl. Fig. 9, 11). Alle diese Fäden treten jedoch in solcher Weise auf, daß man ihnen keine morphologische Bedeutung zuschreiben kann.

Mittlerweile lagern sich die Chromosomen des Haufens so um, daß schließlich die Äquatorialplatte entsteht (Fig. 5 u. 9, Taf. XI). Diese Umlagerungen, die ziemlich schnell stattzufinden scheinen, können je nach der Konfiguration des Spiremknäuels (vgl. S. 386) in einfacheren oder komplizierteren Manipulationen der einzelnen Chromosomen bestehen. Ein näheres Verfolgen dieser Erscheinungen erscheint mir aber überflüssig. Ich möchte nur bemerken, daß nach der Auflösung der Kernmembran der Chromosomenknäuel entweder ziemlich dicht ist und in einer Spindelbildung liegt (vgl. Fig. 3, Taf. XI) oder, wie Fig. 5, Taf. XI, beschaffen ist. In der letztgenannten interessanten Figur sehen wir einen Spiremknäuel mit orientierten Chromosomen

schlingen kurz nach der Membranauflösung. Man ersieht, wie einige Schlingen noch ihre U-förmige Biegung beibehalten, während andere sich zu strecken begonnen haben. Die Chromosomen sind im Begriff, in die Äquatorialplatte eingeordnet zu werden, und vielleicht macht Fig. 9 ein späteres Stadium dieses Umordnungsvorgangs aus.

In der Äquatorialplatte lagern sich die Chromosomen gleichförmig, ohne daß jedoch eine bestimmte Orientierung in bezug auf-



Figur 3.

a—i Äquatorialplatten, k eine Anaphase aus einem in S.-G.-O. gefärbten Merkelpräparat. Schnittdicke 14  $\mu$ .

einander bemerkbar wird. Eine Paarigkeit der Chromosomen, wie dies für andere Objekte angegeben wird, habe ich bei *Allium Cepa* niemals entdecken können. Einen guten Beleg für die Richtigkeit dieses negativen Befundes machen die Äquatorialplatten aus, die ich in Textfig. 3 zusammengestellt habe. Sie sind sämtlich nach Querschnitten durch in Merkel fixierte und in Eisenhämatoxylin gefärbte Wurzeln gezeichnet, wobei alle Chromosomen mit der Camera in die Zeichnung eingetragen wurden (Fig. 3k stellt eine Anaphase dar). In keiner der hier wiedergegebenen Platten ist eine Paarigkeit der Chromosomen zu entdecken, und dasselbe gilt für alle anderen Äquatorialplatten, sei es an Seiten- oder Polansichten derselben, die ich in meinen Präparaten analysiert habe.

In geräumigen Zellen wird die Äquatorialplatte etwa kreisförmig (vgl. Textfig. 3a, b, e), in langen und schmalen Zellen wird sie in Polansicht langgestreckt und elliptisch, wobei sie eine schräge Lage einnimmt (Textfigur 3, d, e, f). Wie die Chromosomen unter Umständen liegen, und wie verflochten sie sein können, geht z. B. aus Textfigur 3i hervor.

Die Chromosomen bei *Allium Cepa* sind ziemlich lang und schleifenförmig. Sie sind von derselben Dicke, aber wahrscheinlich von etwas wechselnder Länge, ohne daß man jedoch dabei eine Konstanz beobachten kann (vgl. Textfigur 3). Sie nehmen in der Äquatorialplatte meistens eine solche Lage ein, daß ein mittlerer Teil in dem Äquatorialplan liegt, während die Enden nach den beiden Polen gerichtet sind. Fig. 12, Taf. XI stellt einen dünnen Schnitt durch die Platte dar, weshalb man hier nur Stücke der langen Chromosomen sieht.

Die Chromosomen bei *Allium* sind immer frei, sie scheinen nicht mit ihren Enden zusammenzuhängen, wie es z. B. die Chromosomen bei *Vicia* häufig tun (s. Kap. 2).

Dagegen werden sie häufig in anseheinend unregelmäßiger Weise in die Quere segmentiert. Diese Quersegmentierung kann vielleicht schon in den Stadien der Fig. 2, 7, 9, Taf. XI beginnen, sie kann hier aber leicht mit einer eventuellen temporären Endverklebung der Chromosomenschlingen verwechselt werden<sup>1)</sup>. In dem Stadium der Äquatorialplatte kommt diese Segmentierungstendenz sehr häufig in auffallender Weise zum Ausdruck. In Textfigur 3 sehen wir viele Beispiele derselben. Besonders wollen sich die Chromosomen gern in

<sup>1)</sup> Die Chromosomen der Metaphase sind, wie soeben gesagt, immer frei. Dies scheint auch zumeist schon im Stadium Fig. 2 der Fall zu sein. Jedoch könnten gewisse Erscheinungen in den Fig. 7 und 9 auf eine Endverklebung einiger Chromosomen hindeuten, wobei es freilich nicht ausgeschlossen ist, daß es sich hier um Artefakte handelt.

der Mitte segmentieren, in dem Winkel des V, den sie zumeist bilden. Die Segmente bleiben in der Regel noch verklebt, d. h. die Querspalte tritt nur wie eine mehr oder weniger tiefe Furche hervor, unter Umständen tritt aber eine vollständige Durchschnürung ein, so daß die Chromosomen in zwei oder mehrere Teile zerfallen. Auch in diesem Fall nehmen aber die Teilstücke eine solche Lage in bezug aufeinander ein, daß sich immer ihr gemeinschaftlicher Ursprung verrät (Beispiele in Textfigur 3).

Die erwähnte Tendenz der Chromosomen, in der Metaphase in zwei oder seltener mehrere Stücke zu zerfallen, ist sicher in verschiedenen Fällen und auch wohl bei verschiedenen Chromosomen desselben Kerns verschieden stark ausgeprägt. In Textfigur 3g sind z. B. alle Chromosomen ganz, während in Textfigur 3a eine sehr weitgehende Zerteilung stattgefunden hat. Und dazwischen gibt es alle denkbaren Übergänge. Auch läßt es sich nicht entscheiden, ob nur bestimmte Chromosomen in erwähnter Richtung instabil gebaut sind, oder ob die Zerteilung die Äußerung eines allgemeinen, nur in einzelnen Fällen verschieden ausgeprägten Zustandes ist. Die Wahrscheinlichkeit scheint mir jedoch für die letztere Behauptung zu sprechen.

Wichtig ist nun aber der Umstand, daß die Sichtbarkeit der Quersgmentierung anseheinend bis zu einem gewissen Grade von der Fixierung und Färbung der Präparate abhängig ist. Die Chromosomen sind bedeutend leichter zu fixieren als die Zustände des Kerns, in denen das Karyotin fein verteilt ist. In Flemming, aber auch in Hermann und Merkel werden sie z. B. gut erhalten. Die Äquatorialplatten in Textfigur 3 sind nach Merkelpräparaten gezeichnet. Am lebenden Material findet man einzelne quergeteilte Chromosomen<sup>1)</sup>. Es ist nun aber nicht ganz sicher, ob dergleichen Chromosomen auch in der ganz intakten Wurzel vorkommen. In Anbetracht der großen Stabilität der Kernteilungsfiguren (vgl. Lundegårdh 1912b) erscheint es mir aber recht unwahrscheinlich, daß die Chromosomen bei der schnellen Einwirkung der Fixierungsflüssigkeiten Zeit gehabt hätten, sich zu segmentieren. Die Möglichkeit einer artifiziellen Zerteilung kann zwar nicht ganz außer Betracht kommen, nach dem häufigen Auftreten der Erscheinung läßt es sich aber behaupten, daß sie manchmal einen ursprünglichen Zustand darstellt.

Die Frage wird aber noch mehr kompliziert dadurch, daß bei verschiedenartiger Färbung und verschiedener Differenzierung die Chromosomen ein verschiedenes Aussehen bekommen können. Wir erwähnten schon in § 1, daß die Längsspaltung des Spirems bei gewisser Färbung (Safranin) sehr schlecht oder gar nicht hervortritt.

<sup>1)</sup> Siehe Lundegårdh 1912b, Fig. 9–11, Taf. II.

Auch in der Metaphase ist es ebenso. Fig. 12, Taf. I stellt eine Metaphase aus einem in Safranin-Gentianaviolett gefärbten Präparat dar, und die Chromosomen zeigen hier keine Spur einer Längsspaltung<sup>1)</sup>. Und doch muß sie da sein, nach anderen Präparaten zu urteilen (vgl. Fig. 13, Taf. XI).

In ähnlicher Weise können wohl Querspalten bei ungenügender Differenzierung verdeckt werden. In den erwähnten Safranin-Präparaten erblickte ich viel weniger quergeteilte Chromosomen als in Hämatoxylinpräparaten oder in gut differenzierten oder alten S.-G.-O.-Präparaten. In einem Präparat nach einer in Merkel fixierten Wurzel, welches in Eisenhämatoxylin bei ziemlich weitgehender Differenzierung gefärbt wurde, treten sowohl die Längsspalte wie die Querspalten sehr scharf hervor (Fig. 10). In demselben Präparat waren die Spiremnäuel fast ganz entfärbt und die Chromosomen sehr dünn im Vergleich mit denen in Fig. 13, Taf. XI. Jedoch war eine Spiegelfärbung nicht sicher zu beobachten.

Es ist schwierig, aus den wechselnden Bildern, die man von den Chromosomen bei verschiedener Fixierung und Färbung erhält, ihr wahres Aussehen hervorzunonstruieren. Ziehen wir das lebende Material heran, so werden wir zu der Auffassung geleitet, daß ein solcher unregelmäßiger Aufbau der Chromosomen, wie in Fig. 10 oder in Textfigur 3a u. c, in der Regel nicht vorkommt. In dem Flemmingmaterial beobachtet man auch keine solchen Bilder. Die Chromosomen erscheinen hier gleich dick, und die Querspalten treten wie scharfe, helle Linien hervor. Ich kann also nicht umhin, zu behaupten, daß Merkel etwas alterierend wirkt. Andererseits kann es sich in Fig. 10 um durch die Färbung vorgetäuschte Strukturen in den Chromosomenhälften handeln. Die Farbe kann in unregelmäßiger Weise aufgelöst oder ausgewaschen worden sein. Die Chromosomen sind auch in der Wirklichkeit sicher bedeutend dicker als in dem nämlichen Fall. Daß sie nicht aus aneinandergereihten „Chromomeren“ bestehen, ist sicher (vgl. Lundegårdh 1912c). Dagegen müssen wir es noch unentschieden lassen, ob die Verdeckung der Spalten bei unzureichender Differenzierung auf einem kapillaren Zurückhalten der Farbe beruhe (vgl. S. 381) oder darauf, daß die Chromosomenhälften von einer Hülle umgeben würden. Beobachtungen im Leben lassen sich jedoch nicht für eine solche Annahme anführen. — Die erwähnten Tatsachen mahnen sehr zur Vorsicht bei der Beurteilung von Spaltungs-

<sup>1)</sup> Dies hängt z. T. mit der Differenzierung zusammen. Aus demselben Präparat ist Fig. 8 gezeichnet. Auch hier ist die Spalte verdeckt. In anderen Safranin-Gentianaviolettpräparaten, und besonders wenn in Orange G differenziert wurde, kann sie dagegen sehr gut hervortreten (vgl. S. 387).

erscheinungen und feineren Strukturverhältnissen in den Chromosomen ausschließlich nach fixiertem und gefärbtem Material.

Die Querspalten in den Chromosomen, die wir folglich als Tatsache, obwohl nicht immer in der von gewissen Präparaten angezeigten Ausdehnung betrachten müssen, machen bei *Allium Cepa* fast niemals die Zählung der Chromosomen unsicher. Als Resultat vieler Zählungen ergibt sich die völlig konstant erscheinende Chromosomenzahl 16. Die Äquatorialplatten und Anaphasengruppen, die in Textfig. 3 abgebildet sind, weisen alle dieselbe Zahl der Chromosomen auf. Die Zahl 16 der Chromosomen bei *Allium Cepa* wurde vorher von Schaffner, Strasburger, Guignard und Grégoire gefunden. Unrichtig ist die Behauptung Miss Merrimans (1904, S. 195), daß die Chromosomenzahl inkonstant wäre, „apparently varying from ten to thirty or more“, und daß „the number of segments is dependent upon size and course of the spireme in the nucleus“. Fräulein Bonnevie (1908, Fig. 56) hat eine Zählung gemacht, laut welcher *Allium Cepa* 24 Chromosomen hätte. Nach den Zeichnungen der beiden Verfasserinnen zu urteilen scheinen sie nicht das Quersegmentierungsbestreben der einzelnen Chromosomen beobachtet zu haben, ihre Ergebnisse sind wohl daher ausschließlich auf fehlerhafte Methodik zurückzuführen. Die Chromosomen bei *Allium* sind zwar nicht so leicht zu zählen, wie diejenigen vieler anderer Objekte mit kürzeren Chromosomen, jedoch bedeutend leichter als bei *Vicia Faba*, wo die Chromosomen häufig mit den Enden zusammenhängen.

In verschiedenartigen Zellen der Wurzelspitze können wohl die Chromosomen eine etwas verschiedene Dicke und Länge besitzen. In Textfig. 3a ist eine Äquatorialplatte aus einer Zelle gezeichnet, die sich ziemlich weit oberhalb des Teilungsoptimums befand. Die Chromosomen erscheinen hier etwas schlanker wie sonst. Möglicherweise hängt die hier außergewöhnlich starke Quersegmentierung derselben mit der Substanzarmut zusammen.

## § 6. Die Gestalt und Struktur der „Spindelsubstanz“.

In der Metaphase liegen die Chromosomen in einer hellen Masse, die nicht scharf von dem umgebenden Plasma abgegrenzt ist, und die der Polkappenbildung oder dem ursprünglichen Kernraum entstammt. Im Leben erscheint diese Masse völlig strukturlos, nur selten konnte eine unsichere Längsstreifung derselben beobachtet werden (vgl. Lundegårdh 1912b). In den fixierten Präparaten beobachtet man dagegen häufig feine Fasern, die zwischen den Chromosomen und den polaren Plasmaanhäufungen verlaufen (Fig. 9, 12, 13, Taf. XI). Diese Fasern sind in verschiedener Weise ausgebildet und in verschiedener Weise befestigt, wie man es aus den erwähnten Figuren ohne weiteres

ersieht. Sie können auch fast gänzlich fehlen oder sehr spärlich vorhanden sein. Überhaupt ist das Vorkommen dieser Fasern so wechselnd, daß es sich nicht in wenigen Worten schildern läßt; ich behaupte aber, daß wir in den erwähnten Figuren die meistens vorkommenden Typen dargestellt haben.

Recht selten findet man echte „Spindeln“, wo alle Fasern in zwei Punkte an den Polen der Kernteilungsfigur zusammenlaufen. In diesen Fällen liegt nicht selten an der Stelle, wo alle Fäden sich begegnen, ein kleines Körnchen.

Häufiger kommen Spindelfiguren vor, in denen die Fäden unregelmäßiger verlaufen und keine spitzigen Pole ausgebildet werden (vgl. Fig. 11, Taf. XI). Interessant ist die Spindelfigur in Fig. 14, Taf. XII. Die Fäden sind hier einzeln, ziemlich grob und gekörnelt. Ferner haben sie größtenteils einen ganz geraden Verlauf, nur einige sind sektorial verbogen.

In vielen Fällen wird gar keine Spindelfigur gebildet, sondern an die Chromosomen befestigen sich größere oder kleinere Fadenbüschel, die entweder an den Polen zusammenlaufen oder meistens von kleinen Höckern oder Unebenheiten an den Chromosomen ausstrahlen (Fig. 7, 11, 12, Taf. XI). Weiter haben wir die zahlreichen Fälle zu verzeichnen, die wie Fig. 11 aussehen und wo die Fäden fein und sehr spärlich sind und eine nur sehr unvollkommene Orientierung in meridionaler Richtung aufweisen. Endlich sind die Fälle zu nennen, wo gar keine Fäden vorkommen, sondern wo die Chromosomen nur in einer hellen, mehr oder weniger zentral belegenen Plasmapartie liegen. Diese helle Partie des Plasmas kann unter Umständen etwas schärfer begrenzt sein, und bisweilen sieht man die hervorragenden Chromosomenenden in kleinen sackartigen Aushöhlungen des Körnerplasmas stecken (Fig. 12). Allein es handelt sich hier vielleicht um Artefakte.

Da im Leben „Spindelfasern“ nicht sicher beobachtet werden können, läßt sich nur schätzungsweise ein Urteil über die eventuelle Präformation der oben beschriebenen Fäden gewinnen. Zuerst machen wir die Beobachtung, daß sogenannte Spindelfasern nicht nur in Präparaten zu sehen sind, die wir nach sachgemäßer Erwägung für gut konserviert halten sollen, sondern auch in schlechter konservierten, ja, man macht sogar die überraschende Entdeckung, daß sie in solchen Präparaten manchmal besser ausgebildet sind, als in den guten (vgl. S. 390). Nun läßt es sich zwar einwenden, daß das Plasma und die Kernstrukturen nicht immer in gleichem Maß für verschiedene Fixierungsflüssigkeiten empfindlich sind. Ich behaupte aber, daß so außerordentlich subtile Strukturen wie die Spindelfasern kaum durch ein Fixierungsmittel erhalten werden können, welches die immer relativ widerstandsfähigen groben Kernstrukturen deformiert. Jedoch soll

bemerkt werden, daß die helle Masse, worin die Spindelfasern erscheinen, vielleicht einen gelatinösen Charakter besitzt. Für Artefakte spricht wiederum die allgemeine Beobachtung, daß die Fasern auffallend häufig gerade sind (Fig. 3, 6—8, 12, 14). Wären sie präformiert, so würden sie wohl bei der durch die Fixierung eintretenden Kontraktion des Protoplasten verbogen worden sein, entstünden sie aber erst durch die ausfüllende oder körnenaureihende Wirkung des Fixierungsmittels (bzw. des Alkohols bei dem Auswaschen), so ließe sich ihr gerader Verlauf wohl verstehen. In anderen Fällen sind sie nun wirklich gebogen (Fig. 13, 15, Taf. XII), ebenso sind sie sichtbar in verschiedener Weise aufgebaut — man kann zwischen feinen, glatten (Fig. 11—13) und gekörneltten, gröberen Fäden (Fig. 14, 15), zwischen einzelnen Fäden und Fadenbüscheln (Fig. 12) unterscheiden — und treten überhaupt in so wechselnder Weise auf, daß man wohl der Wahrheit am nächsten kommt, wenn man eine teilweise Präformation und eine teilweise artifizielle Entstehung derselben annimmt. Tatsächlich ist unter Umständen an dem lebenden Material die Andeutung einer Streifung der hellen Masse, worin die Chromosomen liegen, zu beobachten (vgl. Lundegårdh 1912b, S. 251). In der Anaphase habe ich in einem Falle im Leben deutliche, grob gekörneltte Fäden, die die Chromosomenhaufen verbanden, beobachtet (vgl. Lundegårdh, 1912b, Fig. 11, Taf. II), und diese Fäden besitzen eine auffallende Ähnlichkeit mit den in Fig. 15, Taf. XII vorhandenen. Ähnliche grob gekörneltte Fäden sehen wir auch in Fig. 14; sie sind aber hier gerade.

Was nun die artifizielle Entstehung von Fäden anbetrifft, so haben wir uns diese entweder wie einen augenblicklichen Ausscheidungsvorgang oder in der Weise vorzustellen, daß präformierte oder neu gefällte Körnchen aneinandergereiht werden. Wie aus den Figuren zu sehen ist, verlaufen die Fäden häufig zwischen kleinen Höckern an den Chromosomen und Körnchen oder dichteren Massen im Plasma. Wie A. Fischer (1899) gezeigt hat, werden artifizielle Fäden unter ähnlichen mechanischen Bedingungen erzeugt. Andererseits dürften im Leben durch die während der Metaphase herrschenden Wechselbeziehungen zwischen den polaren plasmatischen Ansammlungen (die häufig Granula enthalten) und den Chromosomen Störungen verursacht werden, die feine Substanzverbindungen zwischen Plasmamassen und den den Polen am nächsten liegenden Teile der Chromosomen hervorrufen können (vgl. Kap. 5). Auch könnten durch die genannten Wechselbeziehungen kleine Warzen oder Pseudopodien an der Oberfläche der Chromosomen entstehen. Solche kleine Fortsätze sieht man bisweilen bei *Allium* (vgl. die Figuren), sie sind aber hier bedeutend weniger ausgeprägt, als bei gewissen anderen Pflanzen.

Wie man sieht, wird das Problem der Spindelfasern um so mehr kompliziert, je weiter man in es dringt. Wir wollen an dieser Stelle nur betonen, daß den Spindelfasern allem Anschein nach keine mechanische Bedeutung zukommt. Wir besitzen keine Anhaltspunkte für die Annahme, daß sie mit der Bewegungsmechanik der Chromosomen im direkten und aktiven Zusammenhang ständen. Sie sind also keine „Zugfasern“. Dieses geht wohl aus meinen morphologischen Untersuchungen wie auch aus theoretischen Betrachtungen hervor (vgl. Kap. 5).

Eine totale Abwesenheit von Fasern zeichnet zumeist die Epidermiszellen oder überhaupt die peripherischen Zellen der in Flemming fixierten Wurzeln aus. Dies darf nicht unbedingt als ein Argument für ihre artifizielle Entstehung im Innern der Wurzel angeführt werden. Denn die verschiedenen Bestandteile der Flemmingschen Flüssigkeit verbreiten sich nicht gleich schnell in dem Gewebe, sie dringen mit verschiedener Geschwindigkeit in dasselbe hinein, so daß häufig erst in nicht oberflächlich belegenen Zellschichten die maximal vorzügliche Wirkung derselben entfaltet werden kann (vgl. Lundegårdh 1912a).

Direkt gegen die Zugfaserhypothese spricht das Aussehen der meisten Spindelfiguren, wenn man sie eingehend analysiert. Keineswegs alle Chromosomen sind mit Fasern versehen, diese sind häufig nicht meridional gerichtet, und am meisten sind Fasern sowohl polwärts wie äquatorialwärts an den Chromosomen befestigt, ohne daß man eine Verschiedenheit der Fasern entdecken kann. Manchmal verlaufen die Fäden zwischen den polaren Plasmaanhäufungen, ohne die Chromosomen zu berühren (vgl. z. B. Fig 14, Taf. XII). Diese Fasern von denjenigen morphologisch zu unterscheiden, die nur bis an die Chromosomen reichen, finde ich sowohl in theoretischer wie praktischer Hinsicht völlig überflüssig.

Verlangt man entscheidende Argumente gegen die Zugfasertheorie, so bedarf es nicht langen Suchens. Betrachten wir uns z. B. näher Fig. 12, Taf. XI. Diese Figur stellt einen Schnitt durch eine Metaphasenfigur vor; die Längsspalte in den Chromosomen ist — wie oben erwähnt — verwischt<sup>1)</sup>. An einige dieser Doppelchromosomen setzen Fädenbüschel an, aber nur an der einen Seite. Die andere Chromosomenhälfte liegt völlig nackt!<sup>2)</sup>

Dieselbe Figur, die genau verfertigt wurde, ist auch in anderer Hinsicht interessant. Rechts unten sehen wir einen Fadenbüschel,

<sup>1)</sup> Man sah wohl eine Andeutung von derselben, so daß die Richtung der Teilungsebene bestimmt werden konnte.

<sup>2)</sup> Ein paar Bündel reichen nicht bis an die Oberfläche der Chromosomen: sie dürften durch die bei der Einbettung stattfindende Kontraktion des Zellinhalts davon entfernt worden sein.

der von einem kleinen Körnchen im Plasma ausstrahlt: Also ein guter Beweis für die geringe morphologisch-theoretische Bedeutung solcher Strahlungen! An der Oberfläche der roten Chromosomen findet man bei genauer Beobachtung kleine, unregelmäßige, violett gefärbte Körnchen, von welchen bisweilen (Fig. 12, das Chromosom links) Fäden ausgehen. Diese Körnchen ähneln völlig denjenigen, die ich an lebendem Material in Fig. 11, Taf. II einer andern Abhandlung (1912 b) abgebildet habe (S. 399). Man kann dies als ein Beweis für die gute Erhaltung der Chromosomen in der Flemmingschen Flüssigkeit betrachten.

### § 7. Die Nukleolen in der Prophase und Metaphase.

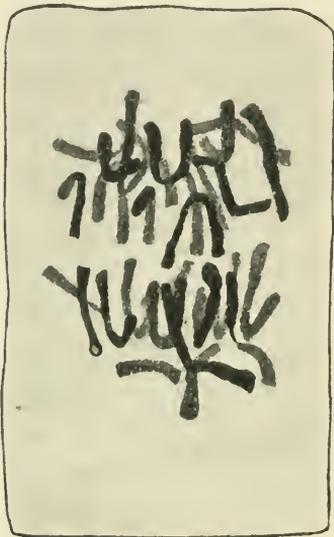
Die Nukleolen verhalten sich während der Spirembildung, nach den Beobachtungen an lebendem Material zu urteilen, in einer sehr eigentümlichen Weise. Während sie in dem Ruhezustand rund oder eiförmig sind, werden sie in der Prophase amöbenähnlich (s. Lundegårdh 1912 b, S. 248). Das fixierte Material eignet sich sehr wenig für das Studium dieser Formveränderungen des Nukleolus. Ich habe in fixierten und gefärbten Präparaten niemals amöbenähnliche Nukleolen in der Prophase gesehen. Sie erscheinen hier fortwährend rund oder eiförmig, oder sie werden etwas unregelmäßig, aber niemals sieht man pseudopodienartige Vorsprünge (vgl. die Figuren auf Taf. IX u. XII). Offenbar ist die Substanz der Nukleolen in diesen Stadien ziemlich leichtflüssig, sicher leichtflüssiger als das Karyotin, so daß sie nicht hinreichend schnell erstarren kann, um ihre besondere Form zu erhalten. Die Amöben lassen sich bekanntlich kaum in natürlichem Zustande konservieren.

In Übereinstimmung mit den Beobachtungen an dem lebenden Material konnte man auch in fixierten Präparaten extranukleare Nukleolen in der Metaphase erwarten. In Flemmingpräparaten sucht man aber vergebens nach solchen Bildungen. In Merkelpräparaten findet man aber häufig deutliche, runde Nukleolen, die zwischen den Chromosomenschnüngen liegen. Offenbar werden sie in Flemming aufgelöst. Ein Auswandern derselben habe ich auf dem fixierten Material in keinem Falle indirekt beobachtet, und überhaupt habe ich die Erfahrung gemacht, daß die Verwandlungszustände der Nukleolen bei der Fixierung ziemlich schlecht erhalten werden.

### § 8. Anaphase.

Das Auseinanderweichen der Chromosomenhälften geht, nach der Seltenheit solcher Bilder zu urteilen, rasch vonstatten. Zumeist weichen die Schlingen zuerst an der Mitte auseinander. Die nach

den Polen wandernden Chromosomenhälften bekommen daher häufig V-Form (Fig. 15, Taf. XII). Dies ist aber — besonders kurz nach dem Auseinanderweichen — keineswegs immer der Fall. Man findet neben V-förmigen Schlingen, welche den Winkel gegen die Pole wenden, auch mehr oder weniger gerade oder unregelmäßig gebogene Schleifen, ferner sieht man häufig U-förmige Schlingen, die mit den freien Enden



Figur 4.

Anaphase mit in verschiedener Weise gebogenen und orientierten Chromosomen. Merkel-Fixierung.

vorans nach den Polen wandern (Textfigur 4 und Fig. 14, Taf. XII). Der Vorgang bietet also einen ziemlich wechselnden Anblick dar. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß die Tochterchromosomen jedes Hanfens, wenn sie an die Pole gekommen sind, sich etwas mehr übereinstimmend orientieren (vgl. Fig. 15, Taf. XII). Jedenfalls treten sie dort ziemlich dicht zusammen, ohne jedoch zu verschmelzen oder einander innig zu berühren, und bilden ziemlich gleichmäßig ansiehende Gruppen. Dabei können aber fortwährend einzelne Schlingen aus einer Gruppe frei in das Plasma hinausragen, und eine völlig übereinstimmende Orientierung sämtlicher Chromosomen läßt sich wohl, mit Kenntnis ihrer unregelmäßigen Wanderungsweise, kaum behaupten. Die Chromosomen in den sich neu-

bildenden Kernen dürften daher meistens nicht so übereinstimmend orientiert sein, wie es die Spiremfäden in der Prophase manchmal sind (vgl. S. 382). Die lebenden Chromosomen sind in den Meta- und Anaphasen zylindrische Bildungen, die völlig glatte Konturen besitzen. Nach Fixierung und Färbung weisen sie aber zumeist eine rauhe oder wellige Oberfläche auf (Fig. 13, 14, Taf. XI). Zweifelsohne ist diese ein Artefakt. In anderen Fixierungsflüssigkeiten als Flemming wird auch die Deformation der glatten Oberfläche noch bemerkbarer (vgl. z. B. Textfigur 4, die nach einem Merkelpräparat gezeichnet wurde), ja die zylindrische Form der Chromosomen, die zumeist, aber nicht immer, in Flemming erhalten wird, wird in Merkel und noch mehr in Zenker, Tellyesniezky, Kaiser und Carnoy in der angegebenen Reihenfolge entsteht. Aus dem Umstand, daß die Oberfläche der Chromosomen runzelig oder wellig wird, läßt sich vielleicht die Annahme einiger Forscher erklären, daß die Chromosomen aus „Chro-

momenen“ aufgebaut wären. Bei weit getriebener Entfärbung wird nämlich die Farbe länger in den dickeren Partien erhalten. Bei unvorteilhafter Konservierung kann diese scheinbare Zerteilung der Chromosomen noch bemerkbarer werden (vgl. Fig. 10, Taf. XI; 1912a, S. 241).

In der Anaphase sieht man häufig Fäden zwischen den beiden Chromosomengruppen, seltener erblickt man aber — bei guter Fixierung — solche an den Polarseiten. Für diese Fäden gilt im allgemeinen dasselbe, was wir vorhin über die Spindelfäden erwähnten. Der Raum zwischen den Tochterchromosomenhaufen ist zu meist von einem Gerinnsel erfüllt, das jedoch nicht so dicht wie das umgebende Plasma erscheint (Fig. 14, 15). Fäden verbinden häufig die Enden antagonistischer Chromosomen miteinander (Fig. 15).

Sind die Chromosomen in den zwei polaren Plasmaanhäufungen definitiv angesammelt, so treten sie mehr oder weniger dicht zusammen, ohne jedoch einander direkt zu berühren, dann sieht man Anastomosen zwischen ihnen gleichzeitig damit, daß die zentrale Vakuolisierung der Chromosomen fortschreitet. Sodann entsteht die Kernmembran, die anfangs unregelmäßig zwischen den hervorragenden Chromosomenenden ausgespannt wird (Fig 16, Taf. XII). Die neugebildeten Tochterkerne sind häufig nierenförmig (vgl. Fig. 16, Taf. XII). Die unregelmäßige Gestalt der Kerne wird ziemlich lange beibehalten, sie gleicht sich nur bei fortgeschrittener Vakuolisierung der Chromosomen aus. Bald tauchen zwischen den letzteren die Nukleolen auf. Alle diese Stadien treten etwa in derselben Weise in dem fixierten wie in dem lebenden Material hervor. Die Gestalt des Kerns und die Verteilung des Karyotins werden in der Flemmingschen Flüssigkeit gut erhalten.

In der Anaphase und Telophase dürfte ebensowenig wie in der Prophase ein kontinuierliches Spirem entstehen (vgl. Fig. 16, Taf. XII). Ich schließe mich also hier Grégoire und Bonnevie an, während die gegenteiligen Angaben Schaffners, Némecs und Merrimans auf unzureichende Kritik hinsichtlich der Fixierungsmittel zurückzuführen sind. Selbstverständlich gilt über die Selbständigkeit der Chromosomenindividuen als morphologischer Bildungen dasselbe, wie in § 1 über die Prophase gesagt wurde. Ihre morphologische Selbständigkeit wird im Laufe der Rekonstruktion des Tochterkerns allmählich aufgegeben. Die Vakuolisations- und Anastomosierungsvorgänge sind schuld daran. Eine vorzugsweise Verbindung der Enden der Chromosomen findet aber nicht statt. Sie gehen getrennt in die Bildung des gleichförmigen Gerüstwerks auf, ebenso wie sie sich in der Prophase getrennt aus dem Gerüstwerk herausdifferenzieren. Als morphologische Individuen gehen sie in der Telophase zugrunde

(sofern sie nicht z. T. in einer kurzen Interphase überdauern; 1912e), aber ihre Substanzen könnten doch fortwährend getrennt bleiben.

Über die Anlage der Scheidewand habe ich nicht viel zu berichten. Am lebenden Material war von diesem Vorgang nichts zu sehen (1912 b, S. 253). Ein deutlicher Phragmoplast wird, nach den Präparaten zu urteilen, kaum gebildet. Jedoch zeichnet sich der Zwischenraum zwischen den Kernen durch eine besondere Plasmaart aus, in welcher in den Flemmingpräparaten zumeist wenige, bei anderer Fixierung häufig sehr viele in der Längsrichtung verlaufende Fäden zu beobachten sind. Die Scheidewandbildung schreitet in bekannter Weise zentrifugal fort (Fig. 16, Taf. XII).

Němecs Angaben über Spindelfäden. In den Spindeln hat Němec (1899, 1900) in seinen Präparaten „achromatische Fäden“ gesehen. Wir führten schon in § 4 die Němecschen Ergebnisse auf nicht einwandfreie Fixierung zurück, die die Entstehung artifizierlicher Fasersysteme bevorzugt. Schon in der Prophase observierte Němec eine große Menge Fasern. In der Metaphase kämen nach ihm „mehrere achromatische Elemente zum Vorschein: 1. feine Fäserchen, welche die eben getrennten Chromosomen verbinden oder von denselben in das Zytoplasma auslaufen; 2. dicke Fasern, welche die Knickungsstellen oder die Mittelpunkte der Chromosomen verbinden“ (Němec 1899, S. 328). „Die ersten Fäserchen erscheinen sofort nach dem Auseinanderweichen der Chromosomenhälften.“ Němec hat wohl hier die Körnchenreihen gesehen, die schon im Leben vorkommen (S. 399 und Fig. 15, Taf. XII, vgl. damit Fig. 22 bei Němec 1899). Die wellige Krümmung der Fasern führten wir oben auf die unvermeidliche Schrumpfung des Plasmas bei dem Präparieren zurück. Němec glaubt dagegen, „daß sie sich ungleich mehr verlängern, als die Chromosomen sich von einander entfernen.“ (!) Die unter Nr. 2 bei Němec beschriebenen Fasern habe ich bei guter Fixierung nicht aufgefunden. Die an den Polen befindlichen Fasern sollen nach Němec in der Anaphase sich zu einer „dunkel färbbaren, fast ganz homogenen, später körnigen Masse“ verwandeln (a. a. O. 1899, Fig. 9), aus der später die Nukleolen der Tochterkerne hervorgingen. Dies ist nicht zutreffend. Die „dunkle Masse“ kann man wohl andeutungsweise erkennen. Sie besteht aber einfach aus dem schon während der Prophase angehäuften Polarplasma. Die Nukleolen entstehen aber immer im Innern der Tochterkerne und niemals in der von Němec beschriebenen und abgebildeten Weise.

## Kapitel 2. Beobachtungen an *Vicia Faba*.

### § 1. Das Spirem.

Die Längsspaltung und die Fixierung des Spirems. Über diese gilt dasselbe, was schon in Kap. 1 § 1 mitgeteilt wurde. Die Spalzhälften scheinen sich einander in dem fertigen oder fast fertigen Spirem zu nähern, obwohl immer eine Kontinuität der Spaltung beobachtet werden kann. Durch die Fixierung verursachte Alterationen kommen bei *Vicia* häufiger als bei *Allium* vor. In Fig. 17, Taf. XII sind die Spiremschlingen z. T. recht sehr alteriert. Man sieht hier auch eine jener vakuolisierten Scheiben, die nach dem, was ich andersorts mitgeteilt habe (1912 a), immer ein Zeichen mangelhafter Fixierung sind. Man beobachtet in der erwähnten Figur sogar Verklebungen zwischen Spirembändern und Nukleolen.

Auch bei *Vicia* kann die Längsspaltung bei ungeeigneter Fixierung und Färbung verwischt werden. Flemming ist hier wie sonst die beste Flüssigkeit, obwohl sie selbstverständlich kein ideales Fixierungsmittel vorstellt. In Hermann werden besonders leicht künstliche Vakuolenbildungen im Karyotin erzeugt, wodurch die Spalte zum Verschwinden gebracht werden kann (vgl. 1912 c). Nach Fixierung mit Merkel kommt die Spalte zumeist deutlich zum Vorschein (Fig. 20, Taf. XII). Auch in den übrigen Fixierungsflüssigkeiten kann die Längsspalte der Spirembänder gut zutage treten. In Fig. 26, 27, 28, Taf. XII, sind drei Kerne aus einem Tellyesniezkypräparat abgebildet. Die Längsspaltung beobachtet man ebenso deutlich, wenn nicht deutlicher als in Flemmingpräparaten. Überhaupt werden die Spiremstadien sehr gut in der Tellyesniezky'schen Flüssigkeit erhalten, und keine Verklebungen der Schlingen treten ein. Die Kaisersche Flüssigkeit konserviert das junge Spirem weniger gut, was mit dem schlechten Erhalten der feineren Strukturen zusammenhängt. Fig. 25, Taf. XII stellt einen Kern aus einem Kaiserpräparat dar. Die Spiremfäden sind stellenweise schwächer gefärbt. Die Art und Weise, wie das etwas ältere und dickere Spirem bei der Fixierung erhalten wird, geht aus Fig. 24 hervor. Das fertige Spirem wird schon erheblich besser konserviert, wie man aus Fig. 23 ersieht. Man findet aber, daß die Schlingen stellenweise verdickt und verklumpt sind, daß seitliche Verklebungen stattfinden und daß die Längsspaltung schlecht hervortritt. Sie ist jedoch spurenweise zu erkennen, und dies ist sie auch in der früheren Prophase. In Sublimatessig scheint das Karyotin teilweise zusammenzuzießen, so daß Verklumpung oder Verdickung vorhandener Strukturen eintritt. Im Ruhestadium und der früheren Prophase ist der Kern häufig mit größeren und kleineren Klumpen angefüllt.

Auch in der Tellyesniezkyschen Flüssigkeit, die — wie gesagt — die späteren Spiremstadien sehr gut konserviert, werden die früheren Spiremstadien in einer eigentümlichen Weise alteriert. Das Spirem nimmt größtenteils die Farbe nur schlecht an, oder es wird teilweise aufgelöst, so daß es nur schwach hervortritt, während stellenweise stärker gefärbte Substanzhäufungen beobachtet werden können (siehe Fig. 30a, Taf. XIII).

Die Carnoysehe Flüssigkeit, die die früheren Prophasenstadien sehr entstellt, so daß man meistens nur gefärbte, in einer schwach gefärbten, körnigen, flockigen oder fädigen Grundmasse liegende Klumpen sieht, fixiert jedoch leidlich das fertige Spirem.

Im großen Ganzen muß daher das fertige Spirem als ein in Fixierungshinsicht sehr stabiles Stadium betrachtet werden, was mit dem massigen Auftreten des Karyotins, der Abwesenheit von Anastomosen und der Substanzarmut der Kerngrundflüssigkeit zusammenhängt (vgl. 1912a, b, c).

Nachdem das Spirem völlig ausgebildet ist, so daß die Chromosomen nicht seitlich durch Fäden verbunden werden, kann auch die Längsspaltung bei verschiedener Präparation verschieden deutlich hervortreten (Fig. 21, 22, 29, Taf. XII, 30, 33, 34, Taf. XIII). Im allgemeinen gilt hierüber dasselbe, was wir bei *Allium Cepa* fanden. Die Längsspaltung tritt folglich schlecht in neuen Safraninpräparaten, besser in Eisenhämatoxylin- und sehr gut in alten Safraninpräparaten hervor. Fig. 31, 32, Taf. XIII beziehen sich auf ein altes Safraninpräparat (Flemmingfixierung), und die Chromosomen sehen hier durchgehends wie Doppelfäden aus. In Fig. 30 dagegen, die nach einem in S. G. O. gefärbten Merkelpräparat gezeichnet ist, ist die Längsspaltung stellenweise ganz unsichtbar. Bei geeigneter Färbung kann man aber nach Fixierung mit Flemming und Merkel die Kontinuität der Längsspaltung durch alle Stadien des Spirems bis zur Äquatorialplatte verfolgen. In Hermannpräparaten ist sie aber auch in späteren Stadien manehmal völlig verschwunden. Fig. 33, Taf. XIII stellt einen Kern in späterem Spiremstadium nach Hermannfixierung und Eisenhämatoxylinfärbung dar. Die Chromosomen erscheinen völlig homogen. In anderen, wie z. B. in Fig. 21, Taf. XII, kann aber die Spalte sehr deutlich hervortreten, und das Stadium ist dasselbe. Man sieht also, daß Vorsicht geboten ist, wenn man sich über eine angeblich mangelnde Kontinuität der Spalte aussprechen will. Jedoch sind möglicherweise die Fixierungs- und Färbungsverhältnisse nicht allein schuld an der so wechselnden Konservierung der Längsspalte. Schon in dem lebenden Zustand könnte ja die Weite derselben bald größer bald kleiner sein.

In gewissen Fällen kann die Spalte sehr weit werden. Fig. 19,

Taf. XII stellt ein Stück eines in Flemming fixierten, in Hämatoxylin gefärbten Präparats vor, worin man drei Chromosomen im Spiremstadium beobachtet. Die Spaltheilften desselben liegen stellenweise sehr weit auseinander, und das ganze Bild erinnert lebhaft an das Strepsinemastadium der heterotypischen Teilung (vgl. hierzu die Ausführungen im Schlußkapitel meiner Abhandlung 1912 c). Auch in Fig. 31, 32, Taf. XIII, ist die Spalte in den Chromosomenschlingen sehr weit, was hier jedoch mit der starken Differenzierung zusammenhängen könnte.

Aussehen des Spirems. Das Spirem kann ein in verschiedenen Zellen wechselndes Aussehen darbieten, indem die Chromosomen bald länger und dünner, bald kürzer und dicker sind. Ob der Charakter des Spirems mit dem morphologischen Charakter der Anfangsstadien oder mit physiologischen Verhältnissen, wie Karyotingehalt und Lage der Zellen im Gewebeverband zusammenhängt, kann ich nicht sagen. In den großen und sich langsam teilenden Zellen des Pleroms findet man häufig ein langes und dünnes Spirem, wie in Fig. 22, Taf. XII, und in kleineren und sich schneller teilenden Kernen ein kürzeres und dickeres; genauere Angaben hierüber kann ich aber nicht geben.

Die Chromosomenschlingen. Die Chromosomen sind im Spiremstadium meistens frei, nicht selten beobachtet man aber in den Kernen einzelne Endverklebungen derselben (vgl. bes. Fig. 33, Taf. XIII), die vielleicht z. B. durch die Fixierung entstanden sind. In Anbetracht der Entwicklungsweise der Chromosomen ist es aber nicht überraschend, daß sie bisweilen durch Fäden endweise verbunden bleiben. In ganzen Kernen in 12—14  $\mu$  dicken Schnitten durch die Wurzelspitzen kann man nach sorgfältiger Abbildung derselben die langen Chromosomenschleifen zählen. In Fig. 26—28, Taf. XII, habe ich drei Kerne aus einem Tellyesniczkypräparat möglichst genau gezeichnet. Wegen der Endverklebung einiger Chromosomen und ihres Segmentationsbestrebens (siehe § 3), ist es nicht leicht, ihre Anzahl genau zu bestimmen. Wie man aus den Figuren ersieht, schwankt aber die Zahl nur unbedeutend; man kann die Zahl der Chromosomen auf etwa 12—15 feststellen.

Die Chromosomen sind in diesen Stadien meistens sehr lang und schleifenförmig, man sieht aber auch bisweilen kürzere Schlingen (z. B. oben in Fig. 28, Taf. XII). Ich kann nicht sagen, ob diese schon von Anfang an kürzer waren, oder ob die Verkürzung und Verdickung der Schlingen bei Annäherung an die Metaphase bei allen nicht gleich schnell erfolgte. Jedenfalls sind die Chromosomen der Metaphase deutlich verschiedener Größe (§ 3). Die Verkürzung und Verdickung der Chromosomen in den Stadien vor der Membranauflösung ist zugleich eine der Ursachen, die das wechselnde Aussehen der Spirem-

stadien veranlassen, jedoch werden am Ende nicht die Chromosomen aller Metaphasen übereinstimmend gestaltet, sondern man findet auch hier längere und schlankere, desgleichen kürzere und dickere, was wahrscheinlich eben auf die verschiedenen Gestalten der Spiremfäden zurückzuführen ist.

Orientierung der Chromosomenschlingen. Die Chromosomenschlingen im Spiremstadium sind häufig nach Rabl'scher Weise orientiert (vgl. Fig. 29, Taf. XII). Diese Anordnung ist aber keineswegs immer vorhanden (vgl. Fig. 26, 28, Taf. XII, 30, 34, Taf. XIII). Wie man sehr schön aus Fig. 27 ersieht, verlaufen die langen Schlingen in mehreren Buechten und Windungen; in Fig. 28 sind einige zweischenklig, andere schleifenartig gestaltet. Hier ist die Verkürzung der Schlingen auch weiter gegangen, und die Schlingen nehmen alsdann allgemeiner regelmäßigeren Gestalten an. Vielleicht gehen auch Umlagerungen im Kern kurz vor der Membranauflösung vonstatten. Keine Gesetzmäßigkeit läßt sich aber hier konstatieren.

## § 2. Polkappen. Nukleolen.

Ebenso wie bei *Allium Cepa* scheinen bei *Vicia* Polkappen kein unbedingt notwendiges Akzessorium bei der Kernteilung zu sein. Freilich sieht man häufig Polkappenanlagen, ich habe aber auch Kerne wie in Fig. 21, Taf. XII und 33, Taf. XIII, beobachtet, die mehr oder weniger spindelartig verlängert waren. Jedoch habe ich Polkappen bei *Vicia* häufiger als bei *Allium* beobachtet. Es sei auch bemerkt, daß ihre Anlage in beiden Pflanzen früher oder später beginnen kann, es ist daher schwierig, sich zugleich kurz und entscheidend über ihr Vorkommen zu äußern.

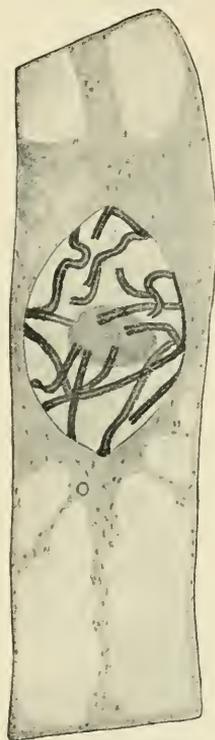
Die Morphologie der Polkappen ist bei *Vicia* etwa dieselbe wie bei *Allium*, so daß ich hier keine nähere Schilderung von denselben zu geben brauche. Selten heben sich beide Kappen gleichzeitig von der Kernmembran ab, weshalb sie auch später in verschiedener Stärke ausgebildet zu sein pflegen (Fig. 28, Taf. II, 34 Taf. III). Jedoch scheinen sie in vielen Fällen bei dem Zeitpunkt für die Membranauflösung übereinstimmend entwickelt zu sein (vgl. Fig. 32, 35, 36, Taf. XIII). Über das Vorkommen von feinen, schwach gefärbten Fasern in den verschiedenen Stadien ihrer Ausbildung gilt im großen ganzen dasselbe wie bei *Allium Cepa*, und da wir dort diese Verhältnisse ziemlich eingehend schilderten, begnüge ich mich hier mit einem Hinweis auf die betreffenden Abbildungen auf Taf. XII und XIII.

In Fällen, wo Polkappen nicht oder nur spät entwickelt werden, pflegen die polwärts belegenen Teile des Kerns etwas ausgezogen zu sein; der Kern nimmt mit anderen Worten eine ellipsoidische Gestalt an. Bisweilen sieht man eine Chromosomenschlinge eben an den

Enden der großen Achse liegen, und man kann dabei eine höckerartige Ausbuchtung der Membran beobachten (Textfig. 5). Vielleicht ist jedoch die Fixierung schuld an diesen Erscheinungen. Sonst würden die erwähnten Gestaltsveränderungen des Kerns für eine Attraktion zwischen dem Kerninhalt und dem Plasma, das hier wie bei *Allium Cepa* etwas stärker an den künftigen Polen der Teilungsfigur angesammelt wird, sprechen.

Wie bei *Allium Cepa* verkleinert auch hier der Kern sein Volumen während des Anwachsens der Polkappen (Fig. 28, Taf. XII, 35, Taf. XIII). Diese enthalten zur Zeit der Membranauflösung mehr Fäden als früher (Fig. 32, 35, Taf. XIII). Häufig sind die Chromosomenschlingen nach dem Ablauf dieses Vorgangs in der Längsrichtung orientiert (Fig. 39, Taf. II), in anderen Fällen finden komplizierte Umordnungen im Chromosomenhaufen statt, während sich die Chromosomen schnell verkürzen und verdicken. Diese Vorgänge sollen im folgenden Paragraphen geschildert werden.

Literatur. Die Polkappen bei *Vicia Faba* sind von Němec (1899), Strasburger (1900) und Hottes (1901) beobachtet worden. Nach Němec (1899, S. 242), erscheint die erste Anlage der achromatischen Spindel wie ein hyalines, den Kern umgebendes, am Pole kappenförmig entwickeltes Gebilde, das er „Periplast“ nennt. Němec verfißt in mehreren Abhandlungen die Hypothese, daß der Nukleolus und die Spindel-fasern genetisch zusammenhängen. Ebenso wenig wie bei *Allium* (vgl. S. 404), habe ich an *Vicia* diese Hypothese bestätigt gefunden. Über das Verhalten der Nukleolen während der Prophase ist nicht viel über das hinaus, was wir schon vorher darüber wissen, zu sagen; es sei bemerkt, daß bei der Fixierung nicht selten abnorme Verklebungen der Chromosomen mit denselben eintreten (vgl. Fig. 17, 26, Taf. III). Vielleicht hat Gardner Blanche ähnliche Bilder gesehen, wenn er annimmt, daß die Chromosomen wenigstens zum großen Teil aus den Nukleolen stammen. Vor der Kernteilung besitzt der Kern zwei Nukleolen. Dann sähe man — nach Blanche — wie der lange, fast kontinuierliche Kern-faden an einer oder mehreren Stellen in den Nukleolus tauche. Der Nukleolus soll seine Substanz an den Kernfaden überliefern. Diese Ansichten sind nun ganz falsch. Die eventuell sichtbaren Verklebungen



Textfig. 5.  
Zelle mit Kern im  
Spiremstadium.  
Flemmingfixierung.

sind immer abnorm, und der Nukleolus verschwindet keineswegs vor der Membranauflösung, sondern wird bei diesem Vorgang in das Plasma ausgestoßen, wo man seine Fragmente lange danach noch nachweisen kann (Fig. 38, 39, 41, Taf. XIII, 45, Taf. XIV).

Die Polkappen wurden auch von Strasburger (1900, S. 116) beobachtet. Er spricht betreffs früherer Stadien von einer Kinoplasmahülle um den Kern, was ich nicht bestätigen kann. Die Polkappen entstehen ganz simultan und besitzen anfangs eine einfache, dünne Membran (Fig. 28, unten), die später, im Zusammenhang mit der Anlage zarter Fäden in ihnen, undeutlicher wird. Die erwähnten Fäden haben hier ebensowenig wie bei *Allium* eine Funktion bei der Ortsbewegung der Chromosomen (s. § 5). Auch Hottes (1901) beschreibt „das Auftreten zarter Kinoplasmafäsern an entgegengesetzten Teilen des Kerns“ im Beginn der Spindelbildung. Nach Strasburger und Hottes divergieren die Fasern in den Polkappen häufig von mehreren Punkten an der Kappenwandung (vgl. Fig. 1 bei Hottes, 1901). Nach Hottes können die Kappenanlagen im Winkel zur Längsachse der Zelle angeordnet sein (vgl. auch Němec, 1899), und sie sind auch nicht immer übereinstimmend entwickelt. „Die eine Kappe kann schon Kegelform besitzen, während die andere erst die Form einer niedrigen Kappe hat“ (vgl. meine Fig. 28, Taf. XII). Auch können sie nach Hottes bisweilen sehräg zueinander orientiert sein. Was die Nukleolen anbelangt, so gibt Hottes unrichtig an, daß sie im Spiremstadium verschwinden. Zimmermann (1893, S. 22) hat das Verhalten der Nukleolen näher untersucht. Er hat auch die Gestaltsveränderungen des Nukleolus in der Prophase beobachtet. „Im Beginn des Knäuelstadiums“ soll „der zuvor ziemlich regelmäßig kugelförmige oder elliptische Umriß des Nukleolus in eine mehr gelappte Form übergehen“. „Es war diese Erscheinung viel zu konstant, um als zufällig betrachtet werden zu können.“ Zimmermann hält es nicht für ausgeschlossen, daß diese Gestaltveränderungen Vorstadien eines Teilungsvorgangs wären. In einem weiter vorgeschrittenen Stadium des Spirems hat er zahlreiche kleine Nukleolen im Kern beobachten können. Auch sieht er ähnliche Kugeln zwischen den Chromosomen im Asterstadium. Diese Angaben Zimmermanns stimmen mit meinen eignen Beobachtungen überein, obwohl ich selten eine Zerteilung des Nukleolus vor der Membranauflösung habe beobachten können. Zimmermann hat auch die Merkelsche Flüssigkeit benutzt, die einzige, die die extranuklearen Nukleolen nicht weitgehend aufzulösen scheint. Hottes glaubt nicht an extranukleare Nukleolen, sondern meint, daß die in den Präparaten beobachteten „einen nachträglichen Niederschlag gelöst gewesener Nukleolarsubstanz“ ausmachen. Meine Beobachtungen an *Allium* und *Vicia* haben jedoch das Gegen-

teil erwiesen. Daß verschiedene Forscher über diesen Punkt zu nicht übereinstimmenden Resultaten gekommen sind, schreibe ich zum Teil der auflösenden Wirkung vieler Fixierungsmittel zu, zum Teil dürften aber, wieschon Rosen erwähnt, Ernährungs- und Wachstumsbedingungen der Organe, welchen die Kerne angehören, eine Rolle spielen.

### § 3. Die Bildung der Äquatorialplatte.

Nach der Auflösung der Kernwandung beginnen die Umordnungen der Chromosomen, die zur Bildung einer Äquatorialplatte führen. Diese Umordnungsstadien können je nach dem Charakter des Spirems sehr verschiedenartig aussehen. Sind die Chromosomen lang und schleifenförmig, so werden offenbar die Umordnungen komplizierter, und der Chromosomenhaufen nimmt während des Vorganges ein verworrenes Aussehen an; sind die Chromosomen kurz und dick, so sind sie auch nicht so viel miteinander verschlungen, und die Umordnungsstadien spielen sich in einer einfacheren Weise ab.

Da der morphologische Charakter des Spirems vielfach wechselt (§ 1) und die Chromosomen sich während der Umordnungsstadien fortwährend verkürzen und verdicken, werden die letzteren selbstverständlich ziemlich wechselnd. Eine nähere Beschreibung mehrerer Typen scheint mir aber hier nicht zweckmäßig zu sein.

Das Essentielle dieser Stadien dürfte in einem Entwirren des Geflechts von Schlingen bestehen, so daß die Chromosomenhälften sich in der Metaphase ohne Schwierigkeit trennen können. Diese Bestrebung führt aber nicht immer zu einem vollkommenen Resultat, indem in engen Zellen, und wenn die Chromosomen fortwährend lang sind, keine typische und regelmäßige Äquatorialplatte gebildet werden kann. Die Mechanik der Mitose ist aber so zweckmäßig eingerichtet, daß der wichtige Vorgang des Trennens der Chromosomenhälften sich auch unter solchen ungünstigen Verhältnissen in befriedigender Weise abwickeln kann.

Ein wichtiger Faktor bei dem Entwirren des Chromosomenhaufens, der nach der Membranauflösung frei in der durch die Polkappenbildung geschaffenen hellen Aushöhlung im Plasma liegt, ist das jetzt erhöhte oder beschleunigte Verkürzungs- und Verdickungsbestreben der Chromosomenschlingen. Waren die Chromosomen schon vorher kurz und dick (wie in Fig. 21, Taf. XII, 30, 33, 36, Taf. XIII), so liegen sie auch schon bei Beginn der Metaphase ziemlich zerstreut. Sind sie aber anfangs lang und verflochten (wie in Fig. 26, 27, Taf. XII), so bilden sie nach der Membranauflösung einen ziemlich dichten Knäuel (wie in Fig. 31, 32, 35, Taf. XIII), so daß sie nicht ohne weiteres in eine Äquatorialplatte umgeordnet werden können. Der Knäuel lockert sich aber wahrscheinlich schnell auf, und die Chromosomenschleifen ver-

kürzen und verdicken sich sodann. Falls die langen Chromosomen wie in Fig. 27, Taf. XII lagen, also in der Längsrichtung des Kerns gestreckt waren, sieht der Chromosomenhaufen nach der Membranauflösung wie in Fig. 39, Taf. XIII, aus. Ich kann nicht sagen, ob diese Orientierung auch seitens nicht vorher orientierter Schlingen angenommen wird. Bei *Allium Cepa* trat diese Orientierung häufiger auf.

In dem Kern in Fig. 28, Taf. XII, haben die Chromosomen eine mittlere Länge, sie liegen hier auch ziemlich zerstreut und sind größtenteils mehr oder weniger gerade gestreckt, einige sind zugleich an den Enden ösenförmig gebogen. Fast alle Schlingen liegen hier völlig frei, sie sind nicht mit ihren Enden verklebt. In anderen Fällen scheinen sie zum Teil kettenartig zusammenzuhängen (Fig. 26, Taf. XII, 31, 33, 34, Taf. XIII). Sind sie kürzer und dicker, oder nachdem sie sich verkürzt und verdickt haben, wird diese Endverklebung meistens ausgeprägter (Fig. 33, 40, Taf. XIII). Die kurzen Chromosomen scheinen eine Tendenz zu besitzen, sich aneinander zu reihen. In vielen Fällen wird wohl dies schon durch die Entstehungsweise derselben aus einem zusammenhängenden Gerüst bedingt, ich behaupte aber, daß Endverklebungen auch sekundär eintreten können. Es ist nicht ausgeschlossen, daß solche in einigen Fällen auch durch die Fixierung geschaffen werden. Ich kann aber letztere Entstehungsweise nicht für alle Fälle annehmen. Bei *Allium Cepa*, wo ich auch lebendes Material benutzen konnte, traten Endverklebungen bei guter Fixierung niemals ein.

Der Chromosomenhaufen besitzt nach der Auflösung der Kernmembran und eine Zeit nachher eine mehr oder weniger kugelige oder ellipsoidische Gestalt. Sind die Chromosomen kurz, so liegen sie häufig teilweise kettenartig nacheinander, einen lockeren Knäuel bildend (vgl. Fig. 40, Taf. XIII). Waren sie schon vor der Membranauflösung kurz, so nehmen sie auch später meistens eine ähnliche Lage ein (vgl. Fig. 21, Taf. XII, 33, Taf. XIII).

Fig. 40, Taf. XIII, ist besonders interessant, weil sie eben den Übergang vom Knäuel zur Äquatorialplatte vorführt. Die in der Figur abgebildete Zelle ist nach einem Tellyesniezkypräparat mit 12  $\mu$  Schmittdicke gezeichnet. Der Chromosomenhaufen ist daher intakt. Die 12 Chromosomen sind z. T. schleifenartig gebogen; oben in der Figur bildet eines fast ein O, links liegen drei J-förmige Chromosomen, während oben eines ösenförmig gebogen ist. Unten in der Figur hängen vier Chromosomen kettenweise zusammen und bilden einen kleinen, lockeren Knäuel. Außerdem hängen oben in der Figur zwei J-förmige und zwei andere Chromosomen zusammen. Die zwölf Chromosomen sind derartig im Raume verteilt, daß man sie in eine Sphäre einfügen könnte. Ich habe dies in der Figur durch verschiedene

Schattierung der hoch- und der tiefliegenden Teile anzugeben versucht. In der planen Zeichnung sieht man deutlich — was man hingegen nicht bei direkter Beobachtung sehen konnte — daß die Anordnung der Chromosomen eine unverkennbare Ähnlichkeit mit der typischen Äquatorialplatte verrät. Man vergleiche die nebeneinanderliegenden Fig. 40 und 41, wovon die letztere eine Äquatorialplatte darstellt (vgl. auch Textfig. 6 und 7). Die Äquatorialplatte dürfte also durch „Projizieren“, Flachdrücken des Chromosomenknäuels zustandekommen, d. h. sie dürfte unter dem Einfluß von Kräften, die den Chromosomenhaufen von zwei entgegengesetzten Seiten (den Polen) her zusammendrücken, entstehen. Diese Beobachtung ist für das Verständnis der Mechanik der Äquatorialplattenbildung von großem Interesse.

Bei diesem Abplatten des Chromosomenknäuels, das natürlich etwas Zeit in Anspruch nimmt, weichen die Chromosomen augenscheinlich etwas auseinander, gleiten aneinander vorbei, denn seitliche Verklebungen sieht man niemals. Wie aus der geschilderten Entstehungsweise der Äquatorialplatte erhellt, kann die Anordnung der Chromosomen in derselben wechseln. In der Regel wird aber ihr Umriß kreisförmig oder elliptisch, wie es der Projektion einer Kugel oder eines Ellipsoids geziemt, und häufig nimmt ihre Konfiguration, von oben gesehen, ein sternähnliches Aussehen an, indem die meisten Chromosomen durch das Zentrum gehen. Für die Entstehung einer solchen Anordnung bedarf es keiner besonderen Vororientierung der Chromosomen im Knäuel. Wie man aus den betreffenden Figuren auf Taf. XII und XIII ersieht, sind die Chromosomenschlingen entweder so lang, daß sie ein- oder zweimal den Kernraum durchkreuzen, oder sie hängen, falls sie kurz sind, kettenartig zusammen. Immer sind sie auch im Kernraum oder im Knäuel gleichmäßig verteilt. Beim Abplatten des Knäuels wird natürlich das Zentrum am dichtesten, die meisten Chromosomen laufen durch dasselbe oder strahlen von ihm aus, während ihre Enden nur selten am Zentrum liegen. Hängen sie endweise zusammen, so separieren sie auch früher an der Peripherie (vgl. Fig. 40). Die Konfiguration der Äquatorialplatte wird also mechanisch völlig verständlich, und die wechselnde Lage der Chromosomen im Knäuel verursacht ebenso wechselnde Äquatorialplattentypen. Ein Blick auf Textfig. 6 und 7, wo 26 Äquatorialplatten abgebildet sind, zeigt dies.

Dem Zusammendrücken des Knäuels zu einer Platte folgt ein Bestreben der Chromosomen, sich gerade zu strecken. Da die Chromosomen bei *Vicia* relativ sehr lang sind, haben sie in dem Plan der Platte nicht Platz genug, sie verlaufen daher meistens schräg, wie man es an Seitenansichten der Äquatorialplatte sieht (vgl. Fig. 44,

Taf. XVI). Die Bezeichnung „Äquatorialplatte“ ist daher hier etwas unzutreffend, da aber der Mechanismus der Mitose auf die Bildung einer solchen hinarbeitet, wenn sie auch, wegen Mangels an Raum, in gewissen Fällen nicht in typischer Ausbildung entstehen kann, soll sie wohl beibehalten werden.

Die von uns behaupteten Vorgänge in der Metaphase lassen sich durch Beobachtung vielfach bestätigen. In Fig. 43, Taf. XIV sehen wir z. B. in Seitenansicht einen ähnlichen, obwohl späteren, Fall wie in Fig. 40, Taf. XIII. Oben in Fig. 43 liegen einige freie oder durch den Schnitt zerteilte Chromosomen, unten in derselben Figur sehen wir 5 Chromosomen, die mit ihren Enden zusammenhängen. Das in Fig. 37, Taf. XIII abgebildete Stadium können wir als einen Nachfolger der Stadien Fig. 21, Taf. XII, 36, Taf. XIII ansehen. Die auffallend kurzen Chromosomen in Fig. 37 sind unregelmäßig plaziert und wurden möglicherweise bei der Fixierung verlagert. Wenigstens beobachtet man abnorme Verklebungen und Verklumpungen derselben. Auch die kurzen Chromosomen in Fig. 38, Taf. XIII sind in ähnlicher Weise unregelmäßig angeordnet. Diese Stadien stellen offenbar Vorstadien der Äquatorialplattenbildung vor.

#### § 4. Die Chromosomen.

Quersegmentierung. Wie bei *Allium Cepa* macht sich auch bei *Vicia Faba* ein Segmentierungsbestreben der Chromosomen kenntlich. Bei *Allium* konnte dessenungeachtet jedes ursprüngliche Chromosom unterschieden werden, bei *Vicia* ist dieses manchmal schwierig wegen der besprochenen Endverklebungen der Chromosomen. Diese Endverklebungen bestehen nämlich zumeist in der Metaphase fort, wie man aus Fig. 42, Taf. XIII, 43, Taf. XIV, Textfig. 6 u. 7 ersehen kann. Da die Chromosomen lang, aber von verschiedener Größe sind, macht es manchmal Schwierigkeiten zu sagen, was Endverklebung und was Segmentierung ist. Dies wirkt natürlich beeinträchtigend bei dem Zählen der Chromosomen.

Die Quersegmentierung der einzelnen Chromosomen, die wir bei *Vicia* als ein normales Phänomen betrachten müssen<sup>1)</sup>, scheint hier ebenso wenig wie bei *Allium* regelmäßig aufzutreten. Schon frühzeitig kann man in einzelnen Fällen Querspalten des Spirems beobachten (Fig. 29, 34), jedoch scheinen sie eigentlich zuerst nach der Ausbildung der Chromosomen angelegt zu werden, jedenfalls gibt es keine Belege für eine Zerstückelung derselben schon bei ihrer Anlage. In der Metaphase erblickt man ziemlich häufig Querspalten in den Chromosomen, die zu vollständigem Abtrennen der Segmente führen können.

<sup>1)</sup> Hierüber gilt dasselbe, das wir schon S. 395 auseinandersetzen.

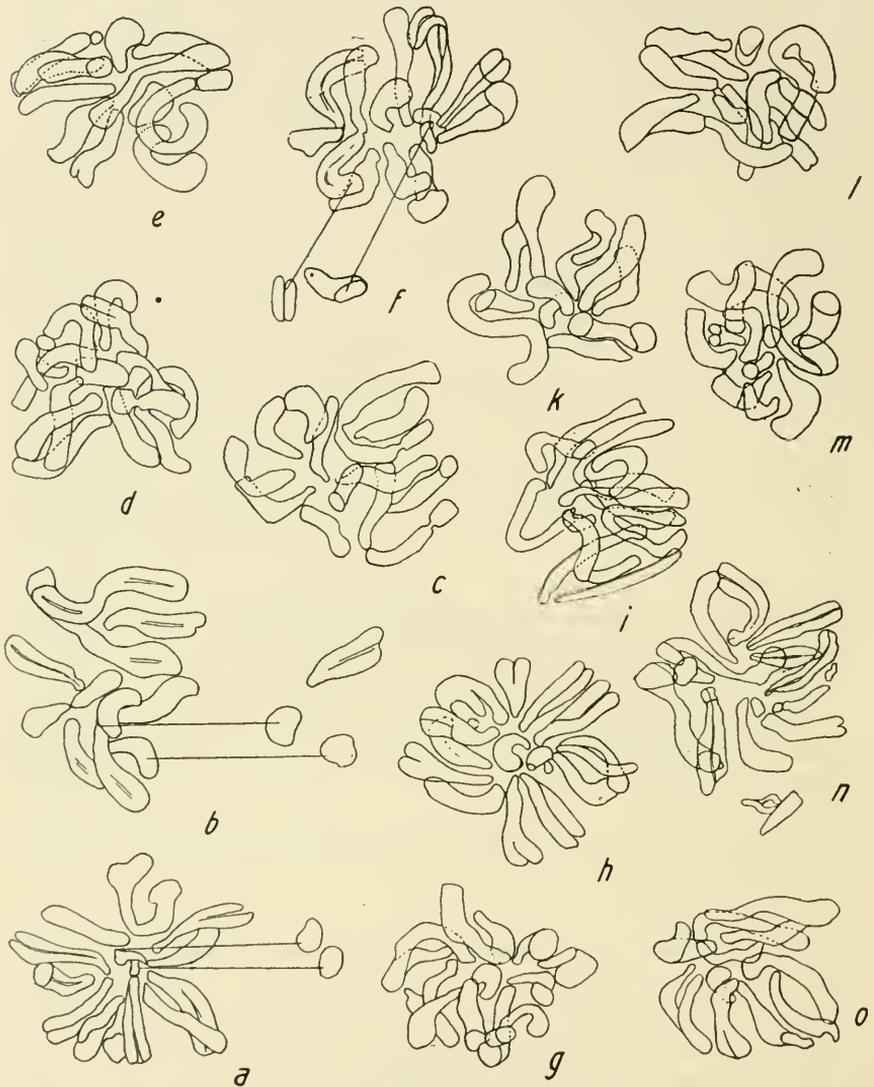
Die Chromosomen werden bei *Vicia* im allgemeinen nicht wie bei *Allium* in zwei etwa gleich große Hälften zerlegt, sondern meistens findet ein Abtrennen kleinerer Stücke statt (Fig. 43, 44, 50, 51, Taf. XIV, Textfigur 6a, c, d, e, h, n, 7u). Über die Präformation dieser Querspalten und über ihr verschiedenes Hervortreten bei verschiedenartiger Fixierung und Färbung gilt hier dasselbe, was wir über die entsprechenden Verhältnisse bei *Allium* auseinandersetzen (S. 396). Bemerkenswert ist, daß die Querspalten sich immer über die beiden Hälften der Chromosomen erstrecken (Fig. 43, 44, 50, 51, Taf. XIV). Bei normaler Färbung habe ich keine Querspalten beobachtet, die nur in einer Chromosomenhälfte angelegt waren. Bei besonders starker Differenzierung bekommen aber hier wie bei *Allium* (S. 396) die Chromosomen ein unregelmäßiges Aussehen; sie erscheinen aus Körnchen oder Stäbchen zusammengesetzt (Fig. 31, 32, 42, Taf. XIII), oder besitzen wenigstens eine sehr raue oder wellige Oberfläche (Fig. 44, Taf. XIV), so daß Spalten an beliebigen Stellen vorgetäuscht werden können. Bei *Vicia* kann man die Chromosomen nicht im Leben beobachten (vgl. 1912b, S. 261), es gibt aber keinen Anlaß, einen andersartigen Aufbau derselben wie bei *Allium* anzunehmen, da sie sich bei verschiedenartiger Fixierung und Färbung genau so wie die *Allium*-Chromosomen verhalten. Wir haben demgemäß die unregelmäßige Struktur der *Vicia*-Chromosomen, wie sie in Fig. 42, Taf. XIII, 44, Taf. XIV erscheint, für ein Artefakt zu halten.

Die Längsspaltung der Chromosomen wird in der Metaphase meistens sehr deutlich, sie kann aber auch hier wie bei *Allium* bei gewisser Präparation verdeckt werden (vgl. Fig. 38, Taf. XIII, die nach einem in S.-G.-O. gefärbten Merkelpräparat gezeichnet ist). Die Längshälften der Chromosomen sind bisweilen umeinander gedreht (Fig. 46, Taf. XIV).

Fixierung. Die Metaphase-Chromosomen werden allgemein in Flemming, Hermann und Merkel gut fixiert. Differenzen kommen jedoch betreffs der Erhaltung der Längsspaltung vor. Nach Merkel-fixierung wird diese z. B. häufig undeutlich. Meistens dürften jedoch Färbungsverhältnisse hier mit hineinspielen. Eine verschiedenartige (artifizielle oder wenigstens unzuverlässige) feinere Struktur der Chromosomen kann auch nach verschiedenartiger Fixierung beobachtet werden.

In Sublimatessig (Kaiser) werden die Chromosomen dick und kräftig, nicht selten zugleich verklebt und verklumpt. Zenker und Tellyesniczky (Fig. 47, 50, 51, Taf. XIV) fixieren die Chromosomen besser. Nach Behandlung mit diesen Flüssigkeiten, sowie mit Kaiser bekommt man aber häufiger Kleinsegmentierung der Chromosomen als z. B. nach Flemmingfixierung zu sehen. In gewissen Fällen, wie

in Fig. 50, Taf. XIV scheint es, als wären die Segmente auf artifiziellem Wege entstanden.

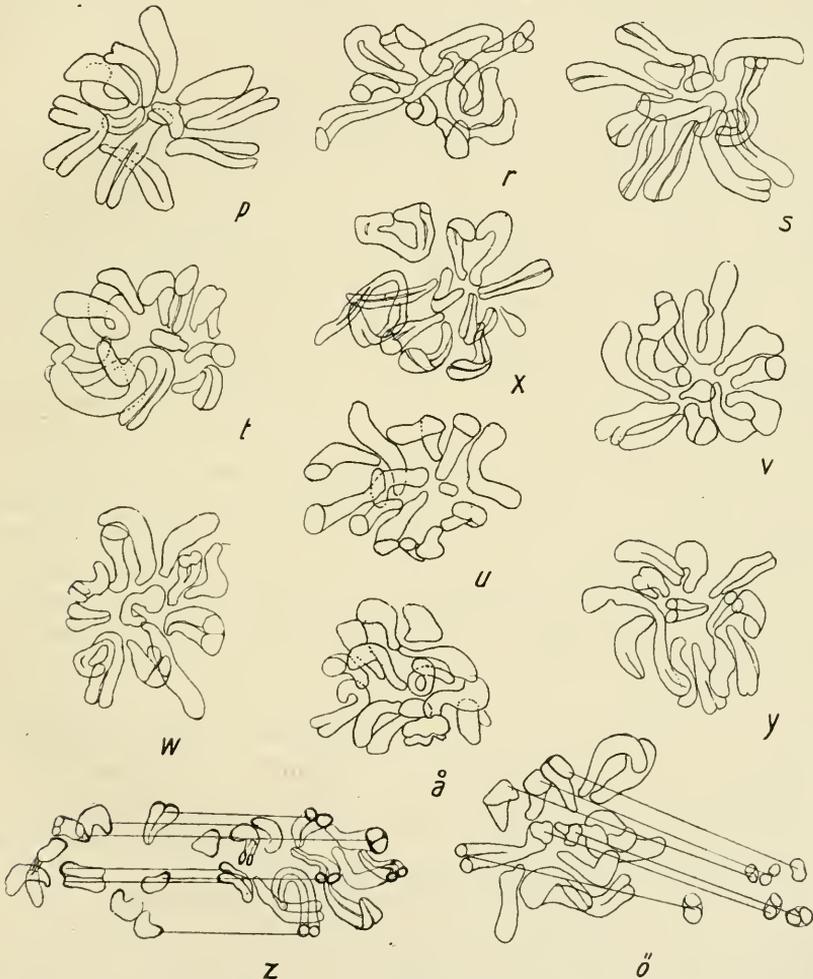


Textfigur 6.

Äquatorialplatten von *Vicia Faba* aus einem Merkelpräparat.

Chromosomenzahl. An Polansichten der Äquatorialplatten können die Chromosomen gezählt werden. Die meisten Zählungen habe ich an einem in S.-G.-O. gefärbten Merkelpräparat vorgenommen, das etwa 75  $14 \mu$  dicke Querschnitte durch die Wurzelspitze enthielt. Alle Äquatorialplatten, die sich für das Zählen geeignet erwiesen, wurden genau abgebildet. Im ganzen konnten Zählungen an etwa

30 Äquatorialplatten mit einigermaßen großer Sicherheit ausgeführt werden, und 26 dieser Platten sind in Textfigur 6 u. 7 zusammengestellt. Wie man schon beim ersten Blick auf diese Figuren sieht, sind die Platten nur selten so beschaffen, daß Zählungen ohne Mühe und Bedenken vorgenommen werden können. Meistens nehmen die teilweise sehr langen Chromosomen eine solche Lage ein, daß sie einander mehr oder weniger verdecken oder nicht in einem Schnitt



Textfigur 7.

Äquatorialplatten von *Vicia Faba* aus einem Merkelpräparat.

Platz finden<sup>1)</sup>. Dazu kommen die oben erwähnten Endverklebungen und Segmentierungen. Werden aber alle diese Verhältnisse, die die

<sup>1)</sup> Dickere Schnitte als  $14 \mu$  können kaum in Bändern zusammenhängend erhalten werden. Auch ist es sehr schwierig, dicke Schnitte gut zu färben.

Resultate zweifelhaft machen können, mit in Rechnung gezogen, so deuten die gemachten Zählungen doch unzweifelhaft darauf hin, daß die Chromosomenzahl bei *Vicia Faba* nicht völlig konstant ist. Meistens findet man 12 Chromosomen. Diese Zahl haben die Chromosomen unzweifelhaft in Fig. 40, Taf. XIV. Sehr schöne Äquatorialplatten, in denen die Chromosomen so frei liegen, daß kein Zweifel über die rechte Zahl möglich ist, sehen wir in Textfig. 6g, m, n; 7p, u, v, w, x und y, also in etwa 35% der Fälle. Ziemlich unzweifelhaft ist auch die Zahl 12 in Textfig. 6i. In diesen Platten lagen entweder alle Chromosomen ganz frei, oder sie waren ausnahmsweise verklebt, aber in einem so unbedeutenden Grade, daß ich keinen Zweifel über den wahren Sachverhalt hegen konnte. Seltener gelang es mir aber, eine andere Zahl als 12 ganz unzweifelhaft festzustellen. Die in Textfig. 7t abgebildete Äquatorialplatte besteht aber ganz deutlich aus nur 11 Chromosomen. Ebenso unzweifelhaft setzt sich die Äquatorialplatte in 6h aus 13 Elementen zusammen. Ein Chromosom in dieser Platte ist außerdem durch eine Querspalte in zwei Stücke zerfallen. 13 Chromosomen finden wir auch in 6e. Hier hängen freilich zwei Paare endweise zusammen, sie sind aber ebenso deutlich voneinander zu unterscheiden wie die Chromosomen in 7v, wo 12 Chromosomen vorhanden sind. Sodann kommen die zahlreichen Fälle, in denen es schwierig ist — wegen Segmentation oder Endverklebung der Chromosomen — die Zahl exakt zu bestimmen. In 6a finden wir sogleich 11 Chromosomen, dazu kommen aber diejenigen, die mit den Enden mit zwei von ihnen verklebt sind und welche z. T. in einem folgenden Schnitt lagen<sup>1)</sup>. Will man diese für selbständige Chromosomen halten, so bekommt man die Zahl 13, jedenfalls wird die Normalzahl 12 nicht eingehalten. Ebenso ist es in 6b. Hier entdeckt man aber nur 10 Chromosomen, wovon eines vielleicht aus zwei endverklebten zusammengesetzt wird. Mustern wir die Äquatorialplatten in Textfig. 6 u. 7 weiter durch, so finden wir in 6d 11 sichere und 2 zweifelhafte Chromosomen, in 6e 11 sichere und 1 zweifelhaftes. Die entsprechenden Zahlen sind in 6f 11 und 2, in 6l 10 und 2, in 6o 11 und 1, in 7r 12 und 1, in 7z 13 und 2, in 7â 12 und 2, in 7ö 12 und 1.

Wir sehen somit, daß auch, wenn man Endverklebungen und Segmentationen mit in Rechnung zieht, man sicher konstatieren kann, daß die Chromosomenzahl bei *Vicia* nicht völlig konstant ist. Die „Normalzahl“ scheint 12 zu sein, weil sie in etwa 35% der Fälle unzweifelhaft auftritt, während in anderen Fällen die Zahl 11, 13 und bisweilen sogar etwas höher ausfällt. Bei den Zählungen wurden

<sup>1)</sup> Es sei hier bemerkt, daß es bei allen Platten untersucht wurde, ob sie nur in einem oder in zwei oder drei Schnitten verteilt waren.

Chromosomenteile, die augenscheinlich demselben Spiremchromosom entstammten, nicht mitgenommen (vgl. z. B. Textfig. 6 a, n; 7 u, v). Über die theoretische Bedeutung der Befunde will ich mich erst in einer folgenden Studie aussprechen. Hier sei nur gesagt, daß die nicht völlig konstante Chromosomenzahl von keiner Bedeutung bei den Vorgängen in den Meta- und Anaphasen oder überhaupt bei der vegetativen Teilung ist, denn von jedem Segment wandern die Hälften nach verschiedenen Polen. Betreffs der Ursachen der inkonstanten Chromosomenzahl bei *Vicia Faba* kann durch direkte morphologische Beobachtungen kein sicheres Resultat erzielt werden. Es scheint mir aber bemerkenswert zu sein, daß nur in wenigen Fällen eine Zahl (11) gefunden wurde, die unter der Normalzahl liegt. Dies deutet auf Segmentierungen als einen wichtigen Faktor bei der Entstehung überzähliger Chromosomen hin, obwohl man auch andere, wenig bekannte Ursachen annehmen muß. Wären die Chromosomen kürzer und hätten sie eine bestimmte Orientierung im Verhältnis zu der Teilungsachse oder dem Äquatorialplan, so ließen sich wohl durch Messung der Längen bestimmtere Aufschlüsse über die Herkunft der einzelnen Chromosomen erzielen. Bei der unregelmäßigen Lage der z. T. sehr langen und in verschiedenen Gestalten gebogenen Schlingen bleibt aber ein solches Unternehmen fruchtlos. Daß die inkonstante Zahl schon im Spiremstadium auftritt, wird durch die vorher gemachten Zählungen (S. 307; Fig. 26—28, Taf. XII) wahrscheinlich gemacht.

Gestalt und Anordnung. In Polansicht erscheinen die langen Chromosomen nicht völlig gleich dick. Sie sind dünner in der Mitte und schwellen bei den Enden etwas an (Fig. 41, Taf. XIII, Textfig. 7 x). Von der Seite betrachtet erscheinen sie aber meistens gleich dick (Fig. 41, Taf. XIII; 43, 44, 45, 46, 48, Taf. XIV). Vielleicht beruhen die wechselnden Gestalten auf veränderlicher Spaltweite und der Drehung der Hälften umeinander.

Am Schluß der Metaphase ist die Anordnung der Chromosomen augenscheinlich keine besonders regelmäßige. Nicht selten sieht man Chromosomenketten wie in Fig. 42, Taf. XIII, worin alle Chromosomen nach einem Pole gerichtet sind (vgl. auch Fig. 43, Taf. XIV). Die langen Chromosomen liegen jedoch meistens wie in Fig. 44, Taf. IV.

Eine Paarung der Chromosomen kann hier ebensowenig wie bei *Allium Cepa* entdeckt werden (vgl. Textfig. 6 u. 7, wo alle Platten genau mit der Kamera gezeichnet wurden). In einzelnen Fällen kann wohl eine Paarung dadurch vorgetäuscht werden, daß zwei Chromosomen endweise zusammenhängen oder kurz vorher verklebt waren (zahlreiche Beispiele in Textfig. 6 und 7). Aber auch in diesen Fällen liegen sie selten in derselben Ebene.

### § 5. Spindelbildung. Spindelfasern.

Betreffs der Entwicklung von Struktureigentümlichkeiten im Plasma, die die beschriebenen Veränderungen im Kern begleiten, ist hier nicht viel über das hinaus, was wir bei *Allium* erwähnten, hinzuzufügen. Bei dem Zeitpunkt der Auflösung der Kernmembran liegt der Chromosomenhaufen entweder in einer hellen Aushöhlung, die von Fäden durchzogen wird (Fig. 35—37, Taf. XIII), oder das umgebende Plasma dringt zwischen die Chromosomen ein (Fig. 38, Taf. XIII). Die helle Aushöhlung, die der Polkappenbildung entstammt (Fig. 36), ist anfangs durch eine Faserschicht von dem umgebenden Plasma abgegrenzt (Fig. 35—36). Bisweilen ist die Begrenzung sogar membranartig (Fig. 37). Später wird diese Begrenzung unschärfer, während mehr Fäden den Inhalt durchsetzen. Überhaupt spielen sich diese Vorgänge in ein und derselben Weise bei *Allium* wie *Vicia* ab. Typische „Spindelfiguren“ sieht man bei *Vicia* im allgemeinen häufiger als bei *Allium*. Zu bemerken ist hierbei, daß das Plasma bei *Vicia* durchgehends schlechter konserviert wird wie bei *Allium*. Die Spindeln können genetisch aus der Polkappenbildung hergeleitet werden, wie man durch einen Vergleich der Fig. 28, Taf. XII; 32, 35, 36, Taf. XIII; 52, Taf. XIV sieht. Die äußere Begrenzung der Spindel ist aber niemals membranartig. Bisweilen sind die Spindelpole spitzig ausgezogen (Fig. 52, Taf. IV). Die meisten Spindelfäden verlaufen zwischen den Spindelenden, andere zwischen diesen und den Chromosomen, während einige in dem umgebenden Plasma endigen. Diese sind mit Körnchen besetzt. Häufig werden keine spitzigen Spindelpole formiert, oder die Fäden laufen auch in mehreren Punkten zusammen (Fig. 43, 49, Taf. XIV). Nicht selten sieht man bei diesen Punkten kleine Körner (Fig. 49). Nähere oder gesetzmäßige Beziehungen zwischen den Spindelfasern und den Chromosomen lassen sich nicht feststellen, wie man aus den Figuren sieht. Man vergleiche hierzu die betreffenden Auseinandersetzungen in Kap. I, § 3. Häufig sieht man auch bei *Vicia* keine Spindelfigur, sondern die Chromosomen liegen in hellen Aushöhlungen im Plasma, die von Fäden durchzogen sein können (Fig. 48, Taf. XIV), oder sie liegen auch direkt im Plasma (Fig. 41, Taf. XIII; 44, 45, Taf. XIV). In Fällen, wie in Fig. 48, Taf. XIV, kann man Doppelchromosomen wie in Fig. 47 beobachten. Diese Figur gibt einen Aufschluß über die Art des Auseinandergehens der Chromosomenhälften, sie kann aber nicht als Beweis für die Zugfasertheorie angeführt werden.

Daß die Nukleolen nach dem Austreten aus dem Kern bei der Membranauflösung nicht sofort aufgelöst werden, sieht man aus den Fig. 38, 41, Taf. XIII; 45, Taf. XIV, die nach Merkelpräparaten gezeichnet sind. Die tropfenähnlichen Nukleolenfragmente liegen teils

zwischen den Chromosomen, teils sind sie im Plasma zerstreut. In S.-G.-O. werden sie rot gefärbt, während die Chromosomen einen mehr violetten Farbenton annehmen. In den übrigen Fixierungsflüssigkeiten werden diese extranuklearen Nukleolen wahrscheinlich aufgelöst (vgl. S. 401).

### § 6. Anaphase.

Die Hälften jedes Chromosoms gehen auseinander (Fig. 44, 47, 48, 51, Taf. XIV), wobei sich meistens die Spalte allmählich erweitert, nicht erst partielle Öffnungen zwischen den Hälften entstehen. Fig. 47 ist einem Tellyesniczky-Präparat entnommen. Es ist nicht unmöglich, daß solche lokalisierte Spalterweiterungen Artefakte sind. Jedenfalls hat die Morphologie des Trennungsvorgangs keine prinzipielle Bedeutung, die verschiedenen Gestalten der auseinanderweichenden Chromosomen spiegeln nur die für den Augenblick herrschenden mechanischen Konstellationen ab. Da die *Vicia*-Chromosomen lang sind, bekommen die Anfangsstadien der Anaphase ein charakteristisches Aussehen, indem sich die Chromosomen schlängeln und umeinander schlingen (Fig. 52, XIV). Wie man aus dieser Figur sieht, sind auch die *Vicia*-Chromosomen — wenigstens in diesem Falle — mit einer Hülle von kleinen Körnchen oder Schüppchen versehen (vgl. S. 401).

Die auseinanderweichenden Chromosomen nehmen später häufig eine sehr regelmäßige V-Form an (Fig. 54, Taf. XIV), so daß die beiden Tochterchromosomenhaufen einen ziemlich regelmäßigen Bau erhalten (Fig. 55, 56). Wie man aus Fig. 53 sieht, werden jedoch einige Chromosomen in ihrer Wanderung etwas verspätet, während andere polwärts aus dem Haufen hinausragen. Die Tochterchromosomen schließen sich ziemlich dicht zusammen, ohne jedoch auch nur teilweise zu verschmelzen.

Die neugebildeten Tochterkerne besitzen einen anfangs unregelmäßigen Umriß (Fig. 57, Taf. XIV), sie werden jedoch früher als bei *Allium Cepa* abgerundet. Zwischen ihnen sieht man den Phragmoplasten (Fig. 57).

In den Tochterchromosomen findet man manchmal Querspalten. Besonders deutlich tritt die Segmentation der Chromosomen in dem eben erwähnten alten Flemming-Safranin-Präparat hervor (vgl. Fig. 55, Taf. XIV).

Auch in der Anaphase sieht man zumeist keine „Spindelfigur“. Man beachte z. B. die in Fig. 53, Taf. XIV abgebildete Zelle, wo nur einige dünne Fäden zwischen den Chromosomenhaufen zu sehen sind (vgl. auch Fig. 54). Besonders in mangelhaft konservierten Zellen kann man aber zahlreiche Fäden zwischen den Tochterhaufen erblicken. Im großen ganzen herrschen hier ähnliche Verhältnisse, wie vorher bei *Allium* geschildert wurde (Kap. I, § 8).

Die Chromosomen, die leidlich gut auch in Sublimat- und Chromsäuregemischen konserviert werden, scheinen sich nicht alle auf einmal zu separieren. Besonders in Kaiser, aber auch in Zenker und Tellyesniezky, sieht man nicht selten bei dem Auseinanderweichen derselben, daß sie mit ihren Enden zusammenhängen, so daß J-förmige Figuren entstehen. Vielleicht hat man es hier mit Kunstprodukten zu tun. Da die betreffenden Vorgänge sich im Leben relativ schnell abspielen, können wohl dergleichen Artefakte auch bei nicht momentaner Tötung oder Erstarrung der Kernteilungsfiguren entstehen.

## B. Allgemeiner Teil. Besprechung der Literatur und theoretische Fragen.

### Kapitel 3. Die Chromosomen.

#### § 1. Bemerkungen über die Eigenschaften der jungen Chromosomen.

Ein Punkt, auf den wir hier besonders aufmerksam machen wollen, ist der, daß die Längsspaltung der Chromosomen, die, wie man jetzt weiß, sehr früh angelegt ist (1912c), durch die ganze Prophase ihre Kontinuität erhält. Wir haben in der speziellen Darstellung nachgewiesen, daß die Unsichtbarkeit derselben, die man in gewissen Fällen nicht leugnen kann, ausschließlich auf Färbungs- und Fixierungsverhältnisse zurückzuführen ist. Und daß die Färbung und Fixierung hier häufiger als manehmal in früheren Stadien versagen, scheint darauf zu beruhen, daß sich die Spalthälften in späteren Stadien einander nähern oder daß sie von einer farbeabsorbierenden Hülle umgeben werden. Offenbar hängen viele Angaben in der Literatur über eine erst in dem dicken Spirem eintretende Längsspaltung mit den angedeuteten Verhältnissen zusammen. Sogar in der Metaphase kann der dualistische Bau der Chromosomen wegen nicht ganz tadelloser Fixierung und Färbung undeutlich hervortreten.

Ein anderer hier hervorzuhebender Punkt betrifft das Freiliegen der jungen Chromosomen. Das Spirem ist diskontinuierlich, und die langen Schlingen haben dieselbe Zahl wie die Chromosomen. Das konnten wir an *Allium* und *Vicia* feststellen. Bei dem Studium der frühen prophasischen Stadien (1912c) stellte es sich als wahrscheinlich heraus, daß die Chromosomen auch hier als relativ selbständige Bildungen figurieren. Der Grund, weshalb die Chromosomen als relativ selbständige Bildungen von relativ oder absolut konstanter Zahl auftreten (vgl. § 3), muß daher in der Organisation des Kerns und des Karyotins gesucht werden.

## § 2. Die Orientierung der Chromosomen innerhalb der Kernwandung.

Die älteren Angaben über die Lage der Spiremschlingen beziehen sich nur auf die gleichmäßige Verteilung und den häufig parallelen Verlauf derselben.

Strasburger (1880, S. 323) erwähnt, daß die Kernfäden „namentlich in runden Zellkernen annähernd gleichmäßig durch den ganzen Kernraum verteilt“ sind. „In langgezogenen Zellen folgen sie mehr oder weniger der Längsachse“. Flemming (1882, S. 201) bemerkt, daß es keine formalen oder sonstigen Beziehungen zwischen der dizentrischen Anordnung im Plasma und der Lage der Kernfäden gibt. Retzius (1881, S. 115 und Fig. 3, Taf. XII)<sup>1)</sup> äußert sich über die Orientierung der Spiremschlingen folgendermaßen: „Wie Flemming hervorhebt, ziehen die Schlingen, obwohl in gewundenem Verlauf, größtenteils und in der Regel quer über den Kern, also ziemlich senkrecht gegen seine Längsachse“. Heuser (1884) hat gesehen, wie „die kurzen, vielfach hin und her gebogenen Windungen sich von Innen des Kerns aus gegen seine Peripherie annähernd parallel zueinander und zur kurzen Achse des Kerns umordnen“.

Wir haben diese Angaben zitiert, um zu zeigen, wie verschiedenartig die Orientierungsfrage von den früheren Verfassern aufgefaßt wurde. Seit dem Erscheinen der Arbeit Rabls (1885) richtete man vornehmlich die Aufmerksamkeit auf die Orientierung der Schlingen in bezug aufeinander. Rabls Entdeckung ist zu allgemein bekannt, als daß ich seine Worte hier zu zitieren brauchte. Rabl unterschied bekanntlich eine „Polseite“ und eine „Gegenpolseite“ des Kerns, und zwischen diesen Seiten waren die U- oder J-förmigen Fäden gestreckt.

Rabls Beobachtungen sind ohne Zweifel richtig, und sie sind ja sehr häufig bestätigt worden. Jedoch handelt es sich hier nicht um eine in allen Fällen vorhandene Orientierung. Das haben auch unsere speziellen Untersuchungen gezeigt.

Die Rablsche Orientierung der Chromosomenschlingen hat in der theoretischen Literatur eine große Rolle gespielt. Man hat ja in der Telophase eine ähnliche Lage der Chromosomen gefunden, und in dieser Übereinstimmung zwischen telophasischem und prophasischem Spirem wurde ein Beweis für die Individualität der Chromosomen erblickt. Obwohl wir hier nicht auf die Theorie der Chromosomenindividualität näher eingehen können, wollen wir aber dieses angebliche Argument etwas betrachten.

Gesetzt den Fall, daß die Chromosomen in der Prophase in derselben Lage zum Vorschein kommen, wie wir sie in der Telophase

<sup>1)</sup> Auch Flemming bildet 1882, Fig. 32, 34, Taf. III a ähnliche Kerne ab, ohne sie jedoch im Text besonders zu erwähnen.

hatten — ein solcher Fall scheint wirklich bei *Ascaris* vorzukommen (Boveri 1909a) — so braucht dies keineswegs zu bedeuten, daß die Chromosomen immer in ähnlicher Weise in irgend einer Form in der Interphase persistieren. Der Fall beweist nur, daß bei kurzen Interphasen oder in gewissen Fällen die Chromosomensubstanz so beharrlich ist, daß sie lange an derselben Stelle verbleibt, daß sie mit anderen Worten sehr wenig diffusibel ist. Wie sie sich bei langen Interphasen verhält, wissen wir nicht. So weit über die theoretische Bedeutung der übereinstimmenden Orientierung in Prophase und Telophase.

Eine andere Frage ist es, ob eine solche Übereinstimmung in allen denjenigen Fällen herrscht, wo man sie als erwiesen betrachtet hat. Am sichersten ist wohl die Übereinstimmung bei den namentlich von Boveri untersuchten *Ascaris*-Kernen. Wenn es sich aber um Gewebe handelt, ist es zumeist sehr schwierig, zu sagen, in welcher Richtung eine vorhergehende Teilung vor sich ging. Ferner gibt es viele Fälle, wo gar keine Rabl'sche Orientierung in der Prophase vorhanden ist, obwohl die Kernfäden in den ersten Stadien der Telophase in der Regel einen Verlauf parallel der Teilungsachse haben. Allerdings kommen auch hier Ausnahmen vor, und während des späteren Wachstums des Kerns und der in ihm stattfindenden Rekonstruktionsprozesse wird die gegenseitige Lage und die Gestalt der sich auflösenden Chromosomenbänder vielfach in unberechenbarer Weise verändert. Diese Fälle mit unregelmäßiger oder allmählich gestörter Orientierung in der Telophase könnten freilich mit den Fällen in Verbindung gebracht werden, wo in der Prophase die Schlingen einen regellosen Verlauf haben — und tatsächlich verwertet Grégoire (1903) seine Entdeckung, daß in *Trillium* die Chromosomen weder in der Telophase noch in der Prophase eine Orientierung aufweisen, in ähnlicher Weise wie Boveri und Rabl es bei ihren Fällen getan haben. Als Moment, das auf eine Erhaltung der telophasischen Orientierung störend wirken könnte, ist außer dem schon Erwähnten noch auf das dauernde Wachstum des Kerns in der Prophase hinzuweisen. Ferner können sekundär entstandene oder schon durch die Entstehungsweise der Chromosomen bedingte Endverklebungen derselben eine überlieferte Orientierung nachträglich zerstören. Wir können jedenfalls die Tatsache, daß in günstigen Fällen eine genetische Beziehung zwischen Prophaseorientierung und Telophaseorientierung der Chromosomen herrscht, nicht leugnen, obwohl wir nicht wissen, wie weit verbreitet eine solche Erscheinung ist. Aber wenn sie auftritt, so kann dies nicht als Beweis für die Individualität der Chromosomen im allgemeinen sprechen. Es beweist — wie schon erwähnt — nur, daß die aufgelöste Chromosomensubstanz wegen be-

harrlicher Konsistenz und geringer Diffusibilität eine gewisse Zeit eben an der Stelle des Kerns verbleibt, wo die Auflösung bzw. Vakuolisierung und Aufblähung des Chromosoms stattfand. In einem solchen Ruhe- oder richtiger Interphasekern (denn das Phänomen wurde nur in schnell wachsenden Geweben oder Zellen beobachtet) würden also die Chromosomen als aneinander grenzende Bezirke von morphologisch nicht deutlich unterscheidbarer Substanz überdauern — etwa in der Weise wie sich Rabl und Boveri die Sache vorstellen. Aber dieses Überdauern ist physikalisch erklärbar (denn warum sollten nicht die neuen Chromosomen die schon vorhandene Substanz, die schon umgrenzten Bezirke benutzen?), ohne daß man eine durchgehende morphologische und physiologische Selbständigkeit der Chromosomen annehmen müßte.

Unsere Erfahrung ist folglich durch Rabls, Boveris und anderer Entdeckungen dahin bereichert worden, daß bei Interphase von nicht zu langer Dauer die Chromosomensubstanz infolge ihrer allgemeinen physikalischen Eigenschaften auch nach der morphologischen (und z. T. chemischen) Auflösung die durch die Zahl und Orientierung der in dem neuen Kern befindlichen Tochterchromosomen bedingte Lokalisation nicht aufgeben. Wie lange die Lokalisation erhalten wird, wissen wir nicht. Wir haben aber mehrere Umstände erwähnt, die sie zu zerstören versuchen, und es ist wahrscheinlich, daß bei längeren Interphasen die Orientierung der Telophasechromosomen verloren geht. Allerdings fanden wir auch bei langsamer Teilung die Rabl'sche Orientierung in den Prophasekernen. Aber ist es nun sicher, daß eben diese so häufig beobachtete Orientierung nicht zugleich oder ausschließlich aus den inneren Bedingungen in dem Prophasekern entspringt? Wir können diese Frage nicht beantworten. Sie würde sehr eingehender, vergleichender Untersuchungen bedürfen.

Daß die Chromosomen in dem Kern immer harmonisch verteilt sind, d. h. nicht etwa eine einseitige Lage einnehmen, läßt sich wohl aus den Symmetrieverhältnissen verstehen; allerdings stehen wir vor einer kausalen Erklärung einer eventuell spontanen Annahme einer bestimmten Orientierung ziemlich machtlos. Eine „erbliche Polarität“ des Kerns sind wir jedenfalls nicht berechtigt anzunehmen. Tatsächlich scheint schon ein so einfaches Verhältnis wie die Gestalt des Kerns einigen Einfluß auf die Lage der Spiremfäden zu haben (vgl. oben und S. 383), und die Gestalt des Kerns wird ja von dem Plasma beeinflusst. Wenn Zentrosomen vorhanden sind, pflegen diese die Lage der Chromosomenschlingen in gewissen Fällen zu bestimmen; das Zentrosom liegt zumeist in einer Einbuchtung des Kerns; nach Rabl, Retzius u. a. war die „Polseite“ des Kerns im allgemeinen mehr abgeflacht als die „Gegenpolseite“. Dies kann wohl aber auch

mit einer erhaltenen Telophasegestalt der Kerne zusammenhängen, denn auch bei Pflanzen wurden nierenförmige Kerne beobachtet (Strasburger 1888, Guignard 1885). Im Innern des Kerns müssen wohl die allgemeinen physikalischen und chemischen Bedingungen zusammen mit den speziellen Zahl- und Längeverhältnissen der Chromosomen auch ohne äußere oder überlieferte Beeinflussungen auf eine gewisse gegenseitige Lage derselben hinarbeiten. Allerdings ist es schwierig zu verstehen, warum in gewissen Fällen eine ausgesprochene Orientierung, in anderen Fällen eine völlige Regellosigkeit herrscht. Wir stehen somit, wie man sieht, vor mehr als einer Frage. Und ehe noch spezielle, eingehende Untersuchungen angestellt sind, kann man sich an die Wahrscheinlichkeit des genetischen Zusammenhangs zwischen Telophase- und Prophasorientierung halten.

### § 3. Zahl und Gestalt der Metaphasechromosomen.

Tatsachen über die Chromosomenzahl. Rabl-Boveris Zahlengesetz. Eine morphologische Regel der Chromosomenzahl.

Unter den ersten Forschern, die Zählungen der Metaphasechromosomen vornahmen, waren Flemming, Strasburger und Retzius.

Flemming (1882 S. 210) fand in 3 Fällen von 4 24 Schleifen in Epithelzellen von Salamander. Er bemerkt aber, daß er das zeitraubende Suchen behufs des Zählens aufgegeben hat, weil er von vornherein sah, „daß es sich um ein ganz durchgehendes Zahlengesetz“ nicht handelte. Er meint damit wohl vornehmlich, daß die Schleifenanzahl bei verschiedenen Pflanzen- und Tierarten verschieden ist, allein er hat wohl auch an eine Inkonstanz der Zahl bei verschiedenen Elementarorganen geglaubt und wurde, wie es scheint, zu diesem unrichtigen Schluß durch die Beobachtung der bedeutend niedrigeren Zahlen in Hodenepithelien geleitet (1882 S. 211). Erst 5 Jahre später, als Flemming diese einer erneuten Untersuchung unterwarf, kam er zu einer richtigeren Auffassung dieser eigentümlichen Verhältnisse (s. unten).

Auch Retzius (1881a S. 109) schien die Chromosomenzahl nicht konstant zu sein. Er zählte in Triton 10—16 Schleifen.

Strasburger (1882, 1884) äußert sich nicht über die Konstanz der Zahl der Chromosomen. Er zählte sie aber in einer Anzahl Pflanzen (meistens in den Sporenmutterzellen und Pollenmutterzellen).

Genauere Zählungen wurden von C. Rabl (1885 S. 248, 250) vorgenommen. Er fand in Übereinstimmung mit Flemming in Epithel- und Bindegewebezellen von Salamanderlarven die konstante Zahl 24. Er behauptet, daß „für jede Zellenart ein ganz bestimmtes Zahlengesetz existiert“, vermutet aber zugleich unrichtigerweise, daß

die Anzahl der Schleifen von der Karyotinnmenge abhängt. Auch Rabl hat die geringere Zahl der Schleifen in Hodenepithelien beobachtet, er findet aber hier 16 Chromosomen.

Flemming (1887) trat 1887 für Rabls Zahlengesetz ein. Er macht auch in derselben Arbeit die epochemachende Entdeckung des „Dimorphismus der Mitose bei den Spermatozyten“ und daß hier eine Reduktion der Chromosomenzahl ausgeführt wird.

Das „Gesetz der Zahlenkonstanz“ wurde namentlich von Boveri (1887, 1888) weiter ausgebaut und näher formuliert. Er sprach den Satz so aus, „daß die Zahl der aus einem ruhenden Kern hervorgehenden chromatischen Elemente direkt und ausschließlich davon abhängig ist, aus wie vielen Elementen dieser Kern sich aufgebaut hat“ (Boveri 1888 S. 175). Und dieser Satz wurde eine Grundsäule der von demselben Forscher 1887 aufgestellte „Individualitätshypothese“.

Von anderer Seite wurde aber die Gültigkeit dieses Gesetzes bestritten, und jedenfalls finden sich viele Tatsachen, die wenigstens eine Beschränkung seiner Gültigkeit fordern.

Strasburger (1888 S. 175) konnte nicht für eine volle Konstanz der Segmentenzahl in vegetativen Geweben der Pflanzen eintreten. 1905 (S. 9, 28) führte er auch Belege hierfür an (*Galtonia*). Auch die vegetative Chromosomenzahl von *Wikstroemia indica* soll nicht konstant sein (Strasburger 1909). Dagegen erklärt sich die abnorme Zahl der Chromosomen in dem unteren Kern der Embryosackanlage von *Lilium*, die schon von Guignard, Sargent und Mottier beobachtet wurde, nach Strasburger (1909) in der Weise, daß einzelne Chromosomen eine doppelte Längsspaltung erfahren.

Bei *Hyacinthus* fand Rosen (1894) 24 Chromosomen, es schien ihm aber sehr zweifelhaft, ob die Kerne der Gefäßzellen gleichfalls 24 Chromosomen besitzen. van Wisselingh fand im Embryosackbelag und im jungen Endosperm von *Lilium* 50 bis 60 Chromosomen, im Nucellargewebe deren 24. Farmer und Shove (1905) haben über schwankende Chromosomenzahlen in den somatischen Zellen von *Tradescantia* berichtet. Noch zahlreiche Angaben über eine inkonstante Chromosomenzahl ließen sich verzeichnen, ich verzichte hier aber um so eher auf eine ausführliche Zusammenstellung, als neuerdings eine solche, namentlich über die zoologische Literatur, von P. della Valle (1909) gemacht worden ist.

Unsere eigenen Untersuchungen (Kap. IV) haben zu dem Ergebnis geführt, daß die Chromosomenzahl bei *Allium*, wenn man von den Segmentationen absieht, völlig konstant ist, während sie unter derselben Vorbedingung bei *Vicia Faba* als etwas schwankend betrachtet werden muß.

Über die Faktoren, die einerseits die auffallende Konstanz, anderer-

seits die Variation der Chromosomenzahl bedingen, lassen sich einstweilen keine genaueren Angaben machen. In einer anderen Arbeit werde ich auf die allgemeinen hier in Betracht zu ziehenden Verhältnisse näher eingehen, hier kann es aber geeignet sein, auf einige Punkte aufmerksam zu machen, die die methodische und morphologische Seite der Frage betreffen.

Daß in gewissen Fällen wirklich eine hohe Konstanz der Chromosomenzahl erreicht wird, kann nach den Angaben hervorragender Forscher, sowie nach unseren Zählungen an *Allium Cepa* (Kap. 1, § 5 und Textfig. 3) nicht bezweifelt werden. Dagegen läßt es sich nicht ohne weiteres behaupten, daß diese Konstanz eine absolute werden könnte. Zählungen können auch bei großer Mühe und Zeitaufwand nur in relativ sehr begrenzter Anzahl vorgenommen werden. Da man aber hierbei immer beliebige Kernplatten wählt, müssen z. B. die von mir abgebildeten 11 Fälle bei *Allium* auf eine sehr hohe Konstanz hindeuten. In der Literatur hat man meistens nicht angegeben, wie viele sichere Zählungen vorgenommen wurden, daher läßt es sich nicht entscheiden, wie weit verbreitet eine so hohe Konstanz der Chromosomenzahl wie bei *Allium* ist<sup>1)</sup>.

Geht man von der wohlbegründeten Behauptung aus, daß die Konstanz der Chromosomenzahl nicht zufällig in einigen Spezies erreicht ist, so ließe es sich denken, daß viele Angaben über schwankende Chromosomenzahlen auf fehlerhafter Methodik beruhen. Wir haben ja gesehen, daß bei nicht ganz vorzüglicher Fixierung Chromosomen leicht verklebt werden können. Die Kernplatten können beim Schneiden zerschnitten und die im fixierten und eingebetteten Zustand spröden Chromosomen zerbrochen werden usw. Ich weiß nicht, ob man die fehlerhaften Zählungen Merrimans und Bonnevies an *Allium* (s. S. 397) auf solche Verhältnisse oder auf reine Beobachtungsfehler zurückführen soll.

Wo dieselben Spezies von verschiedenen Forschern untersucht worden, hat man auch daran zu denken, daß verschiedene Rassen verschiedene Chromosomenzahlen besitzen können. Als Beleg hierfür kann angeführt werden, daß nach Yoshinari Kuwada (1911) die Zahl der Doppelchromosomen („Gemini“) bei der Reduktionsteilung verschiedener Rassen von *Zea Mays* L. zwischen 9 und 12 variiert. Daß Varietäten und verwandte Spezies sehr verschiedene Chromosomenzahlen aufweisen können, ist genugsam bekannt.

Eine Tatsache, die für das Zählen der Chromosomen sicherlich von größter Bedeutung ist, ist die Quersegmentierung derselben. Bei *Allium Cepa* fanden wir sehr häufig Chromosomen, die etwa in der

<sup>1)</sup> Vgl. die Zusammenstellung bei della Valle (1909) S. 14—18.

Mitte eingeschnürt oder sogar völlig segmentiert waren. Berücksichtigt man nicht diese Segmentierungstendenz der Chromosomen, die nicht in regelmäßiger Weise aufzutreten scheint und die übrigens durch Fixierung und Färbung in verschiedener Weise scheinbar verstärkt oder abgeschwächt wird, sondern zählt man alle Karyotinssegmente, die freie Enden haben, so kann man zu sehr schwankenden Ergebnissen kommen. Ein Blick auf Textfig. 3 zeigt dies sogleich.

Nun fragt man vielleicht: Wie kann es entschieden werden, was als Segment von ganzen Chromosomen und was als freies Chromosom betrachtet werden soll? Ja, diese Frage kann in der Tat kaum befriedigend beantwortet werden. Besonders komplizierte Fälle entstehen bei gleichzeitiger Verklebungstendenz und Segmentierungstendenz der Chromosomenenden (vgl. *Vicia Faba*).

In einem solchen Fall wie bei *Allium* bietet die Beantwortung der obigen Frage keine größeren Schwierigkeiten dar. Hier sind die Chromosomen erstens niemals endverklebt. Außerdem sind sie im Spiremstadium selten segmentiert und können hier gezählt werden. Endlich entfernen sich die Segmente der Metaphase-Chromosomen nicht viel von einander (Textfig. 3). Alles dies macht das Zählen hier relativ sicher.

Anders ist es in solchen Fällen, wie bei *Vicia Faba*, wo offenbar sowohl Segmentierungstendenzen wie Endverklebungstendenzen der Chromosomen herrschen. Ähnliche Verhältnisse begegnen einem vielleicht in *Funkia Sieboldiana*<sup>1)</sup>, *Galtonia*<sup>1)</sup> und anderen Pflanzen. Besonders bei *Vicia*, wo die Chromosomen so lang und in verschiedener Weise gekrümmt und gebogen sind, daß ihre Länge sich nicht messen läßt, kann wohl niemals entschieden werden, ob die beobachteten Querspalten in denselben durch Endverklebung freier Chromosomen oder durch Segmentierung ganzer dergleichen entstanden sind. Daß man dessenungeachtet berechtigt ist, hier eine Inkonstanz der Chromosomenzahl zu behaupten, setzen wir S. 418 auseinander.

In Fällen, wo nicht hinreichend viele Zählungen vorgenommen wurden, kann wegen der erwähnten Verhältnisse aus schwankenden Zahlen nicht sicher eine inkonstante Chromosomenzahl gefolgert werden. In der Tat wären kritische Untersuchungen hier sehr wünschenswert und unbedingt notwendig, um die Faktoren präzisieren zu können, die in einzelnen Fällen das Schwanken der Zahl bedingen. Besonders sollte man vergleichende Zählungen im Spiremstadium und in der Metaphase anstellen. Bei einer Annahme von Segmentierungen oder Verklebungen könnten allerdings die meisten Angaben über schwankende Chromosomenzahlen in einer mit dem „Gesetz der Zahlenkonstanz“ überein-

---

<sup>1)</sup> Vgl. E. Strasburger (1905); Sykes (1908).

stimmenden Weise erklärt werden. Solange die Merkmale der Chromosomen nur morphologisch sind, muß man aber an der morphologischen Selbständigkeit derselben festhalten. Da aber Endverklebungen und Segmentierungen zumeist nur temporär sind, können durch vergleichende Zählungen im Spiremstadium, in Metaphase und in Anaphase die hierdurch entstehenden Unzulänglichkeiten zum großen Teil beseitigt werden. Eigentlich würde man wohl nur diejenigen Chromosomen für ganz oder morphologisch selbständig halten, die selbständig aus dem Gerüstwerk heraus differenziert werden. Aber dies zu entscheiden ist eine heikle Sache, denn das Merkmal der Morphogenese der Chromosomen ist eben eine von Null aus gesteigerte morphologische Selbständigkeit der Karyotinsegmente. In der Interphase bildet ja das Karyotin ein zusammenhängendes Gerüst, aus dem die Chromosomen durch allmähliches und lokalisiertes Verschwinden der Anastomosen herausdifferenziert werden (vgl. 1912e).

Die von uns beobachtete ausgesprochene Segmentierungstendenz der Chromosomen bei *Allium* (und *Vicia*) erlaubt uns zwar, eine Konstanz der Zahl derselben zu behaupten, sie läßt aber — wie es mir scheint — kaum zu, dem Gesetz der Zahlenkonstanz immer eine solche Formulierung zu geben, wie es Boveri gemacht hat (s. oben). Denn bei der bei *Allium* manehmal zum völligen Zerfall der Chromosomen in zwei oder mehrere Stücke führenden Segmentierung derselben treten in die Tochterkerne bedeutend mehr getrennte Karyotinsegmente herein als solche in der Prophase wieder herausdifferenziert werden. In der Prophase sind nämlich die Chromosomen unsegmentiert, und es kann übrigens kaum behauptet werden, daß der Ort der Segmentierung und die Zahl der Segmente immer dieselben sind. Zusammen mit der Individualitätshypothese und da — wie schon gesagt — die Merkmale der Chromosomen zurzeit nur morphologisch sind, erscheint mir daher die von Boveri gewählte Formulierung nicht völlig geeignet. Im Anschluß an das oben Gesagte könnte man folgende Regel anstellen: In vielen Fällen ist die Zahl der bei vegetativen Kernteilungen in der Prophase herausdifferenzierten morphologisch selbständigen Karyotinsegmente (Chromosomen) konstant. Dieses Gesetz oder diese Regel, wie ich lieber sagen möchte, gilt selbstverständlich nur bei normalen Kernteilungszyklen. In abnormen Fällen, wie z. B. bei vorheriger Verschmelzung zweier Kerne, gilt sie nicht, denn hier wird der normale Zyklus gestört und die Entwicklungsbahn der Zellen eine andere.

Das Gesetz Boveris hat eine so allgemeine Formulierung, daß auch diese abnormen Fälle mit hineinbezogen werden. Tatsächlich kann es nicht wegräsonniert werden, daß Boveris Gesetz auch in vielen abnormen Fällen gültig ist, ich ziehe es aber wegen der oben

erwähnten Verhältnisse und des wichtigen Umstandes, daß es auch Fälle gibt, wo die Chromosomenzahl inkonstant ist, vor, kein Gesetz, sondern eine Regel, die, wie alle Regeln, nicht ohne Ausnahmen ist, aufzustellen und dieser die obige Formulierung zu geben.

Ein allgemeines physiologisch-morphologisches Gesetz der Chromosomenzahl. Unsere eigenen Untersuchungen und die oben angestellten Betrachtungen haben gezeigt, daß man bei der Chromosomenzahl eben seine Aufmerksamkeit auf die aus dem Gerüst hervorgehenden Chromosomen richten soll. Nach der Auflösung der Kernmembran werden die Chromosomen so vielen neuen Beeinflussungen ausgesetzt, daß sie — wie wir gefunden haben — sehr häufig quersegmentiert werden. Es leuchtet ein, daß man deshalb die Chromosomen nicht wie morphologisch kontinuierliche Bildungen, wie eine Art elementare Organismen betrachten kann, denn eine Querteilung würde in diesem Falle gleichbedeutend mit einer Längsspaltung sein, und man hätte die absurde Annahme zu machen, daß die Chromosomen als Individuen betrachtet bei der Quersegmentierung eine wirkliche Vermehrung erfahren. Verläßt man aber die in dieser Weise unmöglich gemachte Hypothese von einer morphologischen Kontinuität der Chromosomen und richtet man vornehmlich die Aufmerksamkeit auf die Eigenschaften des Karyotins und des Kerns, in jeder Prophase in der Regel eine bestimmte Anzahl Segmente hervorgehen zu lassen, so fallen die durch die nachherigen Quersegmentierungen entstandenen Schwierigkeiten weg. Das Hauptgewicht wird jetzt auf die stofflichen Eigenschaften des Karyotins oder überhaupt auf die Spezifität der inneren Bedingungen im Kern gelegt. Offenbar sind diese Bedingungen sehr konstant, und vielleicht sollten wir eine stoffliche Verschiedenheit, eine stoffliche Kontinuität der Chromosomen annehmen. Wir können nicht näher auf diese theoretisch wichtige, aus der Tatsache der Quersegmentierungen und der konstanten Zahl der Segmente in der Prophase hervorgegangenen Folgerungen eingehen. Es leuchtet aber ein, daß ein Zahlengesetz eben auf die erwähnten Verhältnisse Rücksicht nehmen muß. Wir verstehen jetzt auch, daß überhaupt kein allgemein gültiges Zahlengesetz aufgestellt werden kann, solange unsere Merkmale der Chromosomen nur morphologische sind, und weil es sich bei der Verteilung des Karyotins auf eine Anzahl Segmente nicht um morphologisch kontinuierliche und wie Organismen sich teilende Individuen handelt, sondern auf eine durch die inneren Verhältnisse gegebene Stoffverteilung (d. h. im Karyotin) ankommt. Eben diese Stoffverteilung ist es, die konstant zu sein scheint und in der Prophase eine gewisse Anzahl Chromosomen hervortreten läßt. Ob diese Chromosomen dann ganz bleiben oder sich segmentieren, ist ganz nebensächlich, eben weil die pro-

phasische Stoffverteilung eine viel konstantere Erscheinung ist als die Verhältnisse, die den inneren Zusammenhang der einzelnen Chromosomen in der Meta- und Anaphase bedingen.

Ein „Zahlgengesetz“ ließe sich in Übereinstimmung mit dem Gesagten vielleicht in folgender Weise formulieren. Im Karyotin herrscht ein Bestreben, eine Tendenz, den Stoff so zu verteilen, zu gruppieren, daß eine bestimmte Anzahl Chromosomen in der Prophase herausdifferenziert wird. Dieses Bestreben scheint auch fortwährend vorhanden zu sein, wenn das Karyotin mit einem anderen zusammenkommt (bei der Befruchtung), oder wenn es nur partiell in einen Kern eingetreten ist (bei abnormen Kernteilungen). Gegen das erwähnte, mit den stofflichen Eigenschaften des Karyotins eng verknüpfte Bestreben können andere variable Verhältnisse wirken, die einen Zerfall, ein Endverkleben usw. der Kernfäden herbeiführen. Diese variablen Verhältnisse, Faktoren, setzen namentlich dann ein, wenn die Kernwandung aufgelöst ist und die Chromosomen in der Spindelsubstanz liegen. Sie können wohl aber — obwohl seltener und in geringerem Grade — schon im geschlossenen Kern während des Bildungsvorgangs der Chromosomen selbst einsetzen und so ein Schwanken der Chromosomenzahl von Anfang an bewirken. Man hat also hier wohl zwei Dinge aneinanderzuhalten: Einmal die Tendenz zur konstanten Gruppierung des Karyotins und dann ein Bestreben der Umgebung, diese Gruppierung zu stören. Die erstgenannte Tendenz hat man wohl als ein in den stofflichen Eigenschaften liegendes erbliches Vermögen des Karyotins zu betrachten, während das andere, störende Bestreben aus den Beeinflussungen der Umgebung des Karyotins hervorgehen könnte. Wir wollen nicht diese Sachen weiter ausmalen. Was ich betonen will, ist, daß in das „Gesetz der Zahlenkonstanz“ ein physiologisches Moment hineingebracht werden muß. Dieses physiologische Moment hängt eben mit der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen und den Eigenschaften des Karyotins überhaupt zusammen, und hier hat die künftige Forschung viel zu tun. Das obige „Zahlgengesetz“ enthält — wie gesagt — ein physiologisches Moment; wir haben uns hier auf die Argumente für die Verschiedenwertigkeit der Chromosomen gestützt (vgl. Boveri 1907 und unten). Diejenigen, die hierin ein unzulässiges Hypothesisieren erblicken, können sich an die vorhin aufgestellte, nur auf die nächstliegenden morphologischen Tatsachen bauende Regel halten.

Weitere Tatsachen. Aus unseren bisherigen Erörterungen und unseren Befunden über Quersegmentation der Chromosomen geht hervor, daß das Problem der Chromosomenzahl noch nicht erledigt ist, daß es vielmehr weiterer und — wie oben gesagt — besonders eingehender und vergleichender Untersuchungen bedarf, um es zur

Lösung zu bringen. Wahrscheinlich wird dies nicht gelingen, ehe man nachgewiesen hat, ob die Chromosomen wirklich qualitativ verschieden sind oder nicht, ehe man also statt unsicherer morphologischer Merkmale derselben physiologische hat einführen können.

Bis dahin bleibt es unwidersprechlich, daß unsere morphologische Regel (S. 430) nicht allgemein gültig ist. Ausnahmen kommen vor. Ein Teil dieser Ausnahmen ist vielleicht nur scheinbar und, wie wir vorher erwähnten, auf fehlerhafter Methodik oder sonstigen Differenzursachen begründet. In Fällen, wo man doppelte oder halbe Zahlen gefunden hat, kann dies vielleicht mit Quersegmentierungen sämtlicher Chromosomen in der Mitte (vgl. *Allium*) zusammenhängen. Nach Julin<sup>1)</sup> treten in Oozyten von *Stylopsis* (einer Ascidie) bald 8, bald 4 Chromosomen auf, Boveri und Stevens fanden bei *Echinus microtuberculatus* die Zahlen 18 und 36. Stevens (1904) bei der Eireifung von *Planaria* bald 6, bald 3 Chromosomen, bald Mittelzahlen, vom Rath, Lee, Prowazek fanden bei *Helix pomatia* 48, aber Anceel ebenda nur 24 Chromosomen<sup>2)</sup>. Grégoire und Deton (1906) wiesen in somatischen Mitosen von *Ophryotrocha* die Zahlen 8 und 4 nach.

In anderen Fällen, wo unregelmäßigere Zahlen erhalten werden, kann man kaum ohne die Annahme einer schwankenden Zahl der aus dem Gerüst herausdifferenzierten Chromosomen auskommen<sup>3)</sup>. Und wie aus der Zusammenstellung della Valles (1909) hervorgeht, scheinen diese Fälle sogar zahlreicher als diejenigen zu sein, in denen man eine konstante Zahl beobachtet hat. Freilich reduziert sich wohl die Anzahl der unzweifelhaftesten Fälle, wenn man Beobachtungsfehler und dergleichen (vgl. oben) berücksichtigt.

Interessant ist die Beobachtung della Valles (1909), daß in *Salamandra maculosa* die Chromosomenzahl wie übrige Eigenschaften der Individuen variiert. della Valle hat sich freilich bei den 12 genau ausgeführten Zählungen (a. a. O. Taf. I) nicht an ein und dieselbe Phase gehalten, sondern Prophasen, Metaphasen und Telophasen benutzt, so daß es nicht ausgeschlossen ist, daß Segmentierungen bei der Variation eine Rolle gespielt haben können; aber auch in Metaphase und Prophase allein findet er inkonstante Zahlen.

Die von uns beobachteten Unregelmäßigkeiten in der Chromosomenzahl bei *Vicia Faba* (S. 418, Textfig. 6 u. 7) scheinen nicht

<sup>1)</sup> Zitiert nach Montgomery 1906, S. 154.

<sup>2)</sup> Lit. bei Häcker, Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger, Ergeb. und Fortschr. der Zoologie, Spengel, Bd. I, 1907, S. 38 ff. Man beachte hier auch das oben über Rassen Gesagte. Boveri fand für *Ascaris megalocephala* und *lumbricoïdes* zwei Rassen mit 4 und 2 bzw. 48 und 24 Chromosomen.

<sup>3)</sup> Vgl. die Angaben S. 427 f. und die Zusammenstellung bei P. della Valle (1909) S. 23—37.

einfachen Variabilitätsregeln zu folgen. Auch ist dies nicht der Fall bei der Segmentation der *Allium*-Chromosomen. Hierbei sind aber die methodischen Schwierigkeiten zu beachten. Ein Aufschluß über die Art der Variation läßt sich natürlich nicht durch bloße Zählungen gewinnen.

Wie große Schwierigkeiten bei der Zählung von Chromosomen in sogar relativ sehr einfachen Fällen entstehen können, geht aus einer neuerdings erschienenen Arbeit von Alice M. Boring (1909), einer Schülerin Th. Boveris, hervor. Die Zahl der Chromosomen von *Ascaris megaloccephala* var. *bivalens* wurde ursprünglich auf 4 diploid bestimmt (Boveri 1887). Herla (1895) fand ein kleines fünftes Chromosom in den Eiern von zwei Pferdespulwürmern derselben Varietät. In den meisten Eiern fand er, daß eins von den großen Chromosomen kürzer als die drei anderen war, und vermutete daher, daß eine Segmentation vorläge. In einigen Eiern fand er aber neben dem fünften kleinen Chromosom 4 von normaler Länge, und er glaubte dann disperme Eier vor sich zu haben, die von einem *bivalens*- und einem *univalens*-Spermatozoon befruchtet waren. Fräulein Boring, welche das Verhältnis näher untersucht hat, kann nicht mit Bestimmtheit sagen, ob dieses kleine Chromosom, das häufig bei *bivalens*-, sehr spärlich bei *univalens*-Würmern beobachtet wird, eine „Chromosomeneinheit“ oder nur ein Fragment eines langen Chromosoms darstellt. Es gibt sogar eine dritte Möglichkeit, nämlich, daß man es hier mit zwei verschiedenen Dingen, einer Chromosomeneinheit und einem Fragment, zu tun hätte. Boveri (1909) will es wahrscheinlich machen, daß es sich um ein Hetero-Chromosom („Geschlechts-Chromosom“) handelt, wobei er aber verschiedene neue Annahmen aufstellen muß.

Zusammenfassend läßt es sich sagen, daß unsere Erfahrungen über die Chromosomenzahl dahin gehen, daß in vielen Fällen die aus dem Kerngerüst hervorgehenden Chromosomen bei normalem Kernteilungszyklus eine konstante Zahl besitzen, daß diese Zahl aber in anderen Fällen wechselnd ist. Über die Faktoren, die letzteres bedingen, läßt sich nichts genaueres aussagen (vgl. jedoch unsere obigen Erörterungen), es scheint aber, als ob Fragmentation und Endverklebung der Chromosomen nicht zu vernachlässigende Faktoren wären.

Eine konstante Zahl oder wenigstens eine um ein Mittel wenig schwankende Zahl muß für die Chromosomen jeder Zellenart als Regel betrachtet werden, woher man annehmen muß, daß dies für die Zelle wichtige Vorteile mit sich bringe.

Die Verschiedenwertigkeit der Chromosomen. Mit der Regel der Zahlenkonstanz und natürlich auch mit der Individualitätshypothese nahe zusammenhängend (vgl. oben) sind die Angaben über

konstant wiederkehrende Chromosomenformen oder -Größen. Hierbei ist zu bedenken, daß man unter dem Mikroskop die Chromosomen nur von einer Seite her betrachtet. Ferner verändern die Chromosomen ihre Länge im Laufe der Meta- und Anaphasen (und Telophasen). Detaillierte Angaben über Größen- und Formenunterschiede der Chromosomen sind daher mit Vorsicht aufzunehmen. Dagegen kann es im Hinblick auf die besonders in den letzten Jahren reiche Literatur hierüber nicht gelegnet werden, daß die Chromosomen manchmal einander morphologisch unähnlich sind (besonders betreffs der Länge), und daß die Unähnlichkeiten vererbt werden, d. h. daß sie bei der Teilung verschiedener Zellgenerationen wiederkehren. Da ich selbst kein Material über diese Verhältnisse gesammelt habe, gebe ich in dem folgenden eine kleine Auswahl der vielen in der Literatur zerstreuten Angaben.

Den älteren Zytomorphologen schien die verschiedene Größe der Chromosomen nicht auffallend zu sein. Wenigstens geben Flemming, Retzius, Heuser u. a. in ihren in dem vorhergehenden wiederholt erwähnten Arbeiten mehrmals an, daß die Fadensegmente alle annähernd die gleiche Länge hätten. Es ist aber darauf aufmerksam zu machen, daß dies für viele Organismen zutreffend zu sein scheint. Bei *Allium* z. B. konnten wir keine bestimmten Längenunterschiede feststellen (S. 394), bei *Vicia* beobachtet man zwar anscheinend variierende Chromosomenlängen, infolge der immer beträchtlichen Länge und der verschiedenen perspektivischen Verkürzung der Chromosomen dieser Pflanze kann aber näheres hierüber nicht ermittelt werden.

Daß die Länge der Kernfäden sowohl in Geweben wie in einzelnen Knäueln variieren kann, wurde von Rabl (1885 S. 252) beobachtet. Nachher machte Strasburger<sup>1)</sup> ähnliche Beobachtungen.

Erst in neuerer Zeit widmete man aber den Größenunterschieden der Chromosomen besondere Aufmerksamkeit. Botanischerseits fand Guignard (1899) in den Pollenmutterzellen und in der Antherenwandung von *Najas major* konstante Größenunterschiede der Chromosomen. O. Rosenberg (1905) fand in den Gonotokonten von *Listera* 5 große und 11 kleinere Chromosomen, Strasburger (1900 a, 1905) beschrieb ebenfalls große und kleine Chromosomen in *Galtonia* und *Funkia* (siehe auch Miyake 1905). Clemens Müller (1909) beschreibt neuerdings auffallende Größenunterschiede der Chromosomen in Wurzelspitzen von *Yucca*, und Rosenberg (1909) fand bei *Crepis virens* 2 sehr kleine, 2 etwas längere und 2 sehr lange Chromosomen.

<sup>1)</sup> Verschieden große Chromosomen hatte Strasburger schon 1882 und 1884 bei *Funkia* und anderen Pflanzen beobachtet.

In vielen Fällen wurde es nachgewiesen, daß bei der ersten Reifungsteilung Chromosomen derselben Größe paarweise verbunden sind.

Zoologischerseits findet man hierher gehörende Angaben (vgl. V. Häcker 1907, S. 40 ff.) bei Montgomery (1901, 1904), Sutton (1902), Wilson (1906), Baumgartner (1904), Boveri (1890, 1904, 1907), Hewitt (1906), A. und K. E. Schreiner (1904), Kr. Bonnevie (1906) u. a. Besonders deutlich sind die von Wilson gegebenen Bilder über Chromosomenpaare verschiedener Größe. In Anbetracht der hier sichtbaren, manchmal sehr geringen Größenunterschiede muß man jedoch diese und ähnliche Angaben z. T. mit Vorsicht aufnehmen (vgl. oben). Fast alle Forscher geben auch zu, daß die Größenunterschiede nicht ohne weiteres klar zutage treten. Montgomery (1906), der jedoch ein besonders eifriger Vorkämpfer der doppelten Chromosomenreihen ist, gibt an, daß bei *Harmostes* die Komponente jedes Chromosomenpaares leichte Unterschiede, Form und Größe betreffend, aufweisen.

Andererseits scheinen im Spiremstadium und in der Metaphase sehr konstante Verhältnisse zu herrschen, die das Wiederkehren sogar besonderer Gestalten der Chromosomen bedingen können. Wenigstens gibt Montgomery (1906) an, daß bei *Oedancala dorsalis* die Chromosomenpaare eher an Besonderlichkeiten der Form als Größe zu erkennen sind. Konstante Formenverhältnisse der Chromosomen fanden u. a. auch Mc Clung (1902), Baumgartner (1904), Moore und Arnold (1906), Vejdowsky und Mrazek (1903). Diese Forscher haben in den Prophasen und Metaphasen der ersten Reifungsteilung ring-, kreuz- oder f-förmige Chromosomen konstant gesehen. Nach den Angaben Boveris (1907) lassen sich bei den Echiniden deutlich konstante Größenunterschiede beobachten.

Ein konstantes Auftreten bestimmter Chromosomenformen setzt wohl eine Verschiedenwertigkeit derselben voraus, denn nur innere formgestaltende Verhältnisse können eine solche Konstanz hervorbringen. Andererseits müssen wohl auch, bei der Flexibilität oder zähflüssigen Konsistenz der Chromosomen, zur Realisierung solcher spezifischen inneren Fähigkeiten die während der Kernteilung entfalteten allgemeinen Kräfte, die die dabei eintretenden Ortsveränderungen der Chromosomen bewirken, in genau geregelter Weise einsetzen oder jedenfalls auf alle Chromosomen eine übereinstimmende Wirkung haben. Da spezifische Chromosomengestalten vorwiegend bei der Reifungsteilung I beobachtet worden sind, scheint dies für eine besonders fest eingerichtete Mechanik bei dieser Teilung zu sprechen.

Auch in vegetativen Kernteilungen können gemäß der zweckmäßigen und hoch entwickelten Mechanik, die um so fester eingerichtet sein muß, als die Teilung der Zellen ein Vorgang ist, der

sich im Leben jedes Individuums tausend- oder millionenmal abspielt, in bestimmten Phasen konstant wiederkehrende Chromosomengestalten erwartet werden; es leuchtet aber ein, daß die Variabilität hier einen größeren Spielraum haben muß als bei den Reifungsteilungen. Und auch bei diesen können natürlich nicht immer oder sogar als Regel konstante Chromosomenformen erwartet werden. In der Tat liegen auch positive Angaben hierfür vor (siehe Häcker 1907 S. 40 ff.). Blackman (1905), Lerat (1905), Tretjakoff (1904), Zweiger (1906), Foot und Strobell (1907) u. a. führen Belege dafür an, daß die Form der Chromosomen nicht konstant ist und daß die Chromosomen verschiedenzeitig entwickelt und deshalb verschiedenartig gestaltet werden. Inkonstante Größenunterschiede hat Tischler (1906) bei einem *Ribes*-Bastard und bei einer seiner Elternformen gefunden, und zoologischerseits liegen Angaben von Conklin (1902), Janssens und Erlington (1904), Dublin (1905), Foot und Strobell (1907), C. Rabl (1906) u. a. vor, die das Vorkommen ungepaarter oder das inkonstante Auftreten verschieden langer Chromosomen bestätigen.

Inkonstante und wechselnde Formen der Chromosomen hängen selbstverständlich damit zusammen, daß die Vorgänge der Äquatorialplattenbildung, der Chromosomentrennung nicht immer in genau derselben Weise ablaufen (vgl. die speziellen Angaben im Kap. 1, § 8), sondern daß kleine und für den Zweck des Kernteilungsvorgangs nebensächliche Variationen stattfinden, darauf beruhend, daß die Präorientierung der Chromosomenschlängen nicht immer dieselbe ist (vgl. Kap. 2, § 3 und dieses Kapitel § 4) usw. Selbstverständlich werden die möglichen Variationen in der Gestalt der einzelnen Chromosomen, sowie in der Konfiguration der ganzen Äquatorialplatte um so mannigfaltiger, je länger und schlanker die Chromosomen sind (vgl. *Allium* und *Vicia*). Daß auch die Karyotinmenge der einzelnen Chromosomen wechselt und dieses zu einer erhöhten Variationsfähigkeit beitragen kann, ist nicht ausgeschlossen, nach obigen Angaben zu urteilen scheint jedoch häufig eine gewisse Relation der Volumina der einzelnen Chromosomen zueinander erhalten zu werden. Überhaupt lehren die positiven Angaben über konstante Gestalten und Volumina der Chromosomen, daß diese in irgend einer Weise verschiedenwertig sind, obwohl nicht behauptet werden kann, daß diese Verschiedenwertigkeit immer erhalten wird, sehr verbreitet ist, oder vorwiegend auf qualitativen Differenzen beruht.

Wie schon vorher bemerkt, betreffen die meisten Angaben über konstante Verschiedenheiten der Gestalt und des Volumens der Chromosomen die heterotypische Kernteilung. Vielleicht deutet dies auf überhaupt konstantere Verhältnisse bei diesem wichtigen Vorgang hin oder beruht einfach darauf, daß die meisten Forscher sich nur mit



sitzen zehn lange Chromosomen von unter sich gleicher Länge und zahlreiche, sehr kleine Chromosomen, die nicht gezählt werden können (Müller 1909, S. 103). Nach Müller trat ihm in fast jeder Kernplatte, die er in Polansicht zu sehen bekam, eine paarweise Anordnung sowohl der großen wie der kleinen Chromosomen entgegen, „wenn es auch meist nur eine Auswahl von Paaren war, die sich als solche sofort der Beobachtung aufdrängten“ (Müller 1909, S. 104). Zwar findet man in mehreren der Müllerschen Zeichnungen und Photographien eine deutliche Paarigkeit der großen Chromosomen, allein zu sagen, daß auch die kleinen in Paaren auftreten, bleibt — wie es mir scheint — immer etwas willkürlich. Auch kann wohl der unbefangene Beobachter aus diesen Figuren nicht zu der Einsicht kommen, daß es sich um gesetzmäßige Paarungen handelt.

Zoologischerseits sind, soweit mir bekannt ist, Paarungen der Chromosomen in vegetativen Metaphasen nicht beobachtet worden. Jedenfalls ist Strasburgers (1909) Behauptung, „daß es sich um eine allgemeine Erscheinung in diploiden Kernen dabei handelt, wenn sie auch nicht immer auffällig ist“, ziemlich schlecht begründet. In den von uns genau untersuchten Kernplatten von *Allium* und *Vicia* vermißt man jede Spur einer ähnlichen Paarung, und solchen sorgfältigen Untersuchern, wie z. B. Flemming, müßte sicher eine solche aufgefallen sein, wenn sie vorhanden wäre. Daß Strasburger die einzelnen von ihm und anderen gemachten Befunde verallgemeinern will, hängt offenbar mit aprioristischen Annahmen zusammen, nämlich damit, daß die Paarlinge verschiedenen Eltern abstammen würden. Solche Annahmen, auch wenn sie zutreffend wären, berechtigen aber nicht dazu, Paarigkeit anzunehmen, wo solche nicht zu beobachten ist.

Gegen Strasburgers Behauptung sprechen übrigens seine eigenen Befunde über die Doppelkerne in chloralisierten Erbsenwurzeln. Er fand (1907) nämlich bei der Teilung dieser Kerne die Chromosomen nicht etwa zu Vieren, sondern fortwährend zu Paaren angeordnet. Strasburger hilft sich aus dieser Schwierigkeit durch eine neue Annahme, nämlich, „daß jene Affinitäten, welche die homologen Chromosomen zusammenführen, mit der Annäherung zweier solcher Gebilde gesättigt sind“. Němec (1910) äußert sich auf Grund seiner Chloralisierungsexperimente dahin, daß die Paarigkeit der somatischen Chromosomen — wenn sie beobachtet wird — nicht mit sexuellen Verhältnissen zusammenhängt. Da es wahrscheinlich ist, daß die Paarlinge in der heterotypischen Teilung den somatischen Chromosomen entsprechen (vgl. 1912c), wäre es natürlich nicht besonders überraschend, wenn in gewissen Pflanzen die Bedingungen, die zur Paarung führen, sich auch über die vegetativen Karyokinesen erstreckten, obwohl sie hier

schwächer wären oder jedenfalls die übrigen Faktoren fehlten, die den Paarungsvorgang zu einem Glied besonderer Lokalisationsvorgänge der Chromosomen machen. Überhaupt gilt nämlich von den Kernteilungsvorgängen, oder richtiger von den Faktoren, die dabei mitspielen, daß sie allgemein in dem Sinne sind, daß sie in allgemeinen und daher immer wiederkehrenden und stabilen Eigenschaften der lebenden Materie begründet sind. Verschiedene Tatsachen sprechen auch dafür, daß diejenigen Momente, die die äußersten Ursachen des Verhältnisses sind, daß in den Gonotokonten statt einer vegetativen eine heterotypische Teilung eintritt, in selbigem Sinn allgemein sind. Daher kann es nicht überraschen, wenn gewisse Vorgänge, die für die heterotypische Teilung charakteristisch sind, unter Umständen auch bei der vegetativen realisiert werden, obwohl sie hier nur als Fragmente, nicht als Symptome eines besonderen Mechanismus betrachtet werden dürfen, der nur in besonderen Meristemzellen zur vollständigen Ausbildung kommt.

Solche Fragmente oder Andeutungen eines mehr speziellen Vorgangs sind natürlich interessant, wenn sie auftreten, da sie eben auf das hindeuten, was wir soeben auseinandersetzen, nämlich, daß alle normalen mitotischen Vorgänge, also auch die Reifungsvorgänge, im tiefsten Sinn des Wortes „allgemein“ sind, es hängt aber mit einer fehlerhaften oder einseitigen Auffassung dieser Dinge zusammen, wenn man fordert, daß sie regelmäßig auftreten müßten.

Oben haben wir ja auch erwähnt, daß die Paarung der Chromosomen in der Metaphase der vegetativen Teilung keineswegs eine regelmäßige Erscheinung ist, und außerdem ließen sich einige Bedenken gegen die Homologisierung dieser Paarung mit den in der heterotypischen Teilung zu beobachtenden erheben. Hier soll nun außerdem auf einige Tatsachen aufmerksam gemacht werden, die vielleicht eine einfachere Deutung der erwähnten Verhältnisse ermöglichen.

Die Lage der Chromosomen in der Äquatorialplatte ist bis zu einem gewissen Grad von der Anordnung und den Beziehungen der Chromosomen zu einander abhängig. Sind die Chromosomen z. T. mit den Enden verklebt, so muß dies natürlich einen Einfluß auf ihre Lokalisation in der Metaphase haben, indem zwei Chromosomen, die in dieser Weise zusammenhängen, in die Nähe voneinander zu liegen kommen (vgl. *Vicia* S. 413, Textfig. 6, 7). Und es leuchtet ein, daß bei den Manipulationen, die bei der Bildung der Äquatorialplatte durch Zusammendrücken usw. des ursprünglich sphärischen Chromosomenhaufens stattfinden (s. § 4), zwei endverklebte Chromosomen selten in gerade Linie zu liegen kommen, sondern sie müssen in den meisten Fällen miteinander einen kleineren oder größeren Winkel bilden und

nicht selten ziemlich parallel plaziert werden. Wird dann die Verklebung aufgehoben, so hat man offenbar ein „Chromosomenpaar“ vor Augen.

Gewisse Angaben von Strasburger scheinen mir eine derartige Entstehungsweise der von ihm beobachteten Chromosomenpaare nicht unwahrscheinlich zu machen. Er bemerkt nämlich folgendes (1907, S. 429): „Tatsächlich folgen die homologen Chromosomen in dem den Knäuel bildenden, aus dem Gerüstwerk des Kerns herausgesonderten Faden fortlaufend aufeinander (a. a. O. Fig. 41 und 42, Taf. VII), und erst eine später stattfindende Gruppierung bringt sie in eine mehr oder weniger parallele, sie als Paare kennzeichnende Lage“. Man sieht auch in mehreren der von Strasburger abgebildeten Äquatorialplatten, wie zwei Chromosomen endweise zusammenhängen. Fragt man nach der Ursache dieser Endverklebung der Chromosomen zu zwei und zwei, so muß ich antworten, daß ich darin nichts besonderes finde. Erstens tritt sie nicht regelmäßig auf (die Paarung ist auch nicht regelmäßig), und zweitens muß es bei primärer Endverklebungstendenz und nachherigem Trennungsbestreben sehr natürlich erscheinen, daß zuletzt nur einfache Verklebungen übrig bleiben, weil bei den in der Metaphase stattfindenden Umordnungen zwei zusammenhängende Chromosomen in viel geringerem Maße Gefahr laufen, auseinandergerissen oder getrennt zu werden, als eine Kette mehrerer Chromosomen. Bei *Vicia* sahen wir auch häufig Beispiele einer Endverklebung zweier Chromosomen, obwohl diese hier zu geschwind wieder auseinandergehen, um zu „Paaren“ Entstehung geben zu können.

Wenn ich es also nicht für unwahrscheinlich halte, daß in vielen Fällen die in der Metaphase beobachteten „Paare“ eine ziemlich einfache und verständliche Genese haben, so kann ich selbstverständlich gleiches nicht für alle Fälle, wo Paarung von Chromosomen in der vegetativen Kernteilung beschrieben wurde (diese Fälle sind jedoch nicht zahlreich), behaupten. Besonders die Chromosomenpaare, die Müller in *Yucca* beobachtete, scheinen anderen Verhältnissen ihre Entstehung zu verdanken, und hier könnte man an das oben über die Verbreitung heterotypischer Merkmale Gesagte denken. Müller (1909, S. 105) gibt nämlich an, daß er „trotz der hierauf besonders gerichteten Aufmerksamkeit, niemals die Chromosomen von *Yucca* mit ihren Enden verbunden aus der Kernruhe hat treten sehen“. Stets bekam er von Anfang an Paare zu sehen. Jedoch fügt er hinzu: „Manchmal berührten sich zwei solche Chromosomen mit ihren Enden, nur recht selten hingegen lagen sie ihrer Länge nach einander an.“

Ein anderer Umstand, der vielleicht Paarungen vortäuschen könnte, ist ungünstige Fixierung. Endverklebungen können ja künstlich er-

zeugt werden, und in Analogie mit dem, was ich für Leukoplasten und ähnliche Dinge im Protoplasma fand (1910b), können unter Einwirkung des Fixiermittels vielleicht abnorme Attraktionen zwischen den Chromosomen ausgelöst werden. Jedenfalls ist die Paarung der Chromosomen nicht im Leben observiert worden. Näheres hierüber läßt sich aber noch nicht aussagen. Wenigstens in *Allium* und *Vicia* scheinen bei guter Fixierung Verlagerungen der Chromosomen nur in geringem Maße stattzufinden. Bei *Cucurbita* waren dagegen die Chromosomen niemals intakt zu erhalten.

Morphogenetische Beziehungen zwischen der angeblichen Paarung der Karyosomen („Prochromosomen“) in somatischen Zellen und der Paarigkeit der Metaphasechromosomen lassen sich kaum annehmen. Nach Angaben von Rosenberg (1908, S. 19) und Laibach (1907) liegen die „Prochromosomen“ der Länge nach nebeneinander, während die paarigen Chromosomen in vielen Fällen nacheinander folgen. Übrigens beziehen sich Rosenbergs Angaben auf Tapetenzellen, deren Kerne immer eine gewisse Übereinstimmung mit den Pollenmutterzellkernen aufweisen, und Laibach kann vielleicht längsgespaltene Karyosomen vor sich gehabt haben (vgl. 1912e). Auch die agglutinierende Wirkung der Fixierungsmittel ist hier zu berücksichtigen. In *Vicia* und *Cucurbita* habe ich häufig längsgespaltene, dagegen niemals paarweise angeordnete Karyosomen gesehen (1912c). Ich muß daher eine Paarung von Karyosomen in vegetativen Kernen, ausgenommen Tapetenkernen, für noch unbewiesen halten.

#### § 4. Die Bildungsweise der Äquatorialplatte und das Verhalten der Chromosomen in der Metakinese.

Unsere eigenen Beobachtungen über das Verhalten des Spiremknäuels nach der Auflösung der Kernmembran haben uns zu einer Vorstellung von der Mechanik bei der Bildung der Äquatorialplatte geführt, die — wie es mir scheint — als eine allgemeine Erklärung dieser Stadien gelten könnte. Wir haben gefunden (S. 413), daß die Lageveränderungen der Chromosomen in dem freiliegenden Spiremknäuel am einfachsten in der Weise aufgefaßt werden können, daß der anfangs sphärische Knäuel von zwei gegenüberliegenden Seiten her zusammengedrückt wird, so daß die Chromosomen etwas auseinandergehen und aneinander vorübergleiten in der Weise, daß sie endlich alle in einem Plane zu liegen kommen. Und die Stellung der Platte wird dabei notwendig senkrecht auf die Richtung der behaupteten zusammendrückenden Kräfte oder deren Resultante. Über die Natur dieser Kräfte wird damit nichts ausgesagt. In einem späteren Kapitel werden wir etwas näher auf diese für die Kernteilungstheorie wichtige Frage eingehen.

Schon eine einfache Überlegung und unsere vergleichenden Beobachtungen in Teil A lehren, daß die in der geschilderten Weise entstandene Äquatorialplatte nur dann ganz dünn und plan wird, wenn die Chromosomen klein und mehr oder weniger isodiametrisch sind, wie es z. B. bei *Cucurbita* und Pflanzen mit ähnlichen Chromosomen der Fall ist. Sind aber die Chromosomen sehr lang — wie bei *Allium* und *Vicia* — so verbieten schon die Raumverhältnisse eine ganz flache Ausbreitung des Chromosomenhaufens, und die Chromosomen nehmen daher in diesen Fällen eine mehr oder weniger axiale Orientierung an (d. h. in der Richtung der künftigen Teilungsachse), wobei sie jedoch meistens in ihren mittleren Teilen in dem Äquatorialplan liegen.

Bei der geschilderten Mechanik der Bildung der Äquatorialplatte leuchtet es ein, daß die vorherige Orientierung der Chromosomen in dem Spiremknäuel, bzw. in dem nach der Membranauflösung freiliegenden sphärischen Chromosomenhaufen einen Einfluß auf die spätere Lage derselben in der Äquatorialplatte haben kann. Wir schilderten ja am Schluß des vorigen Paragraphen, wie sich die Verhältnisse bei Endverklebung der Chromosomen gestalten können.

Da die Vororientierung der Chromosomen außerordentlich mannigfaltig sein kann, und da Verhältnisse wie Endverklebung, Kettenbildung usw. zu den verschiedenartigsten Konstellationen Anlaß geben müssen, leuchtet es ein, daß die Konfiguration der ausgebildeten Äquatorialplatte im einzelnen sehr wechselnd sein muß, wie wir dies an der Hand unserer speziellen Objekte auseinandergesetzt haben. Am mannigfaltigsten werden natürlich die in jedem Fall realisierten Anordnungen, wenn die Chromosomen sehr lang sind, so daß sie in dieser und jener Weise verbogen werden und komplizierte Ortsveränderungen durchmachen müssen, um in der Äquatorialplatte eine geeignete Lage zu bekommen. Am einfachsten und am meisten konstant spielen sich aber die entsprechenden Vorgänge bei Pflanzen ab, die kleine Chromosomen besitzen, und hier bekommt auch die Äquatorialplatte ein einfaches und gleichförmiges Aussehen.

Sind die Chromosomen langgestreckt, so nehmen sie nicht selten eine sternförmige Gruppierung an, und S. 413 geben wir eine Erklärung dieses häufig wiederkehrenden Plattentypus. Dabei variieren doch — wenigstens bei vielen Pflanzen (vgl. *Allium*, *Vicia*) — die Anordnungen der Chromosomen im einzelnen nicht unbeträchtlich. „Regelmäßige Muttersterne“ scheinen mir überhaupt bei Pflanzen nicht so häufig wie bei Tieren beobachtet worden zu sein, womit dies nun zusammenhängen mag. Die Bildung der Äquatorialplatte verläuft wohl auch nicht ganz übereinstimmend bei höheren Pflanzen und Tieren, denn hier pflegen Zentrosomen oder dergleichen Bildungen aufzutreten, die mehr lokalisierte Auflösungsvorgänge der Kernmembran

bewirken und außerdem schon vorher die Lage der Chromosomen beeinflussen können. Die regelmäßiger Muttersterne, wo die Chromosomen V-förmig sind und derart liegen, daß die beiden Schenkel zentrifugal gerichtet sind, werden wohl durch die gegebenen Raumverhältnisse und die in der Metaphase tätigen, äquatorialwärts gerichteten Kräfte bedingt. Hierbei ist vielleicht auch die V- oder J-Form, die die Chromosomen bei der Rabl'schen Orientierung erhalten, von Bedeutung.

Eine genaue Analyse der Stadien der Äquatorialplattenbildung läßt sich selbstverständlich noch nicht ausführen, es scheint mir aber, daß wir in dem Obigen die wichtigsten Punkte berührt hätten (vgl. auch Kap. 6).

In der Metaphase tritt bekanntlich die Längsspaltung deutlich hervor (vgl. § 1). Ob die Chromosomen sich immer durch Drehung oder Ortsveränderung so orientieren, daß die Längshälften je nach einem Pole gerichtet sind, kann nicht bestimmt gesagt werden. Bei kurzen Chromosomen kann man doch dies sehr deutlich und regelmäßig beobachten, und allem Anschein nach herrscht immer ein Bestreben, den durch die Längsspaltung entstandenen ovalen oder bisquitförmigen Querschnitt so einzustellen, daß die längere Achse mit der Achse der Spindelfigur parallel wird. Bei gedrehten Doppelehrosomen kann dies natürlich nicht für alle Teile derselben realisiert werden. In Textfig. 6 u. 7 und Fig. 46, 48, Taf. XIV sehen wir zahlreiche Beispiele, wo die beiden Hälften z. T. nebeneinander im Äquatorialplan liegen. Jedoch scheint die aus dem Spiremstadium stammende Drehung der Längshälften umeinander bei der Äquatorialplattenbildung allmählich aufgehoben zu werden, bei welchem Vorgang vielleicht die hier stattfindende Verdickung und Verkürzung der Schlingen von Bedeutung ist. Bei *Allium*, wo die Drehung der Doppelehrosomen überhaupt ziemlich wenig ausgeprägt ist (vgl. Fig. 6–9, Taf. XI), pflegen die Hälften in der Äquatorialplatte parallel zu liegen (Fig. 10, 11, Taf. XI; 13, Taf. XII). Bei *Vicia*, wo Drehungen der Chromosomenhälften umeinander häufiger vorkommen, kann man auch noch in diesem Stadium solche beobachten (Fig. 43, 46, Taf. XIV). Ob auch diese ausgeglichen werden, so daß die Hälften zuletzt immer, z. B. wie in Fig. 44, Taf. XIV zu liegen kommen, kann nicht sicher entschieden werden. Jedenfalls dürfte aus den Figuren hervorgehen, daß die langen Chromosomen niemals völlig in einer prinzipiell ähnlichen Lage wie die kurzen zu liegen kommen. Die regelmäßige Äquatorialplatte mit kleinen Chromosomen können wir als einen Grenzfall betrachten, auf dessen Realisierung die in der Kernspindel tätigen Kräfte immer hinarbeiten. Entgegen diesem Bestreben setzen sich aber bei langen Chromosomen örtliche Verhältnisse und wohl auch Trägheitsmomente. Die Be-

ziehungen zwischen den Polen und den Chromosomenhälften herrschen offenbar unabhängig von der Lage der letzteren, und es wäre auch sehr sonderbar, falls die Mechanik der Karyokinese von so unsicheren Momenten, wie genaue Orientierung der Schlingen ganz abhängig wäre (vgl. Kap. 6). Der Zufall entscheidet sicher darüber, welche Hälfte eines Chromosoms nach dem einen oder nach dem andern Pole wandert. Bei kurzen und symmetrisch orientierten Doppelsehromosomen gehen die Hälften selbstverständlich nach dem am nächsten liegenden Pol, bei langen Chromosomenshlingen, die nicht genau orientiert sind, kommt wohl ein gewisser Wettstreit zustande, wobei sich die einzelnen Attraktionswirkungen der Chromosomenteile summieren und die Summe dann darüber entscheidet, nach welchem Pol die eine und die andere Hälfte gehen muß.

Die Metakinese. Der Zweck der metaphasischen bzw. prophasischen Längsspalte wurde von den ersten zytomorphologischen Untersuchern nicht völlig durchschaut. Die Längsspaltung wurde von Flemming, Retzius, Pfitzner u. a. entdeckt, und man beobachtete, wie die Fäden der Äquatorialplatte auseinanderweichen, wobei eine Anzahl von ihnen nach dem einen, der Rest nach dem andern Pole wandern, und daß etwa die Hälfte aller Segmente in dieser Weise jedem Tochterkern überliefert wird. Über die Umlagerungen, die dem Auseinanderweichen der Segmente vorausgehen, vermochte man einstweilen keine näheren Aufschlüsse zu geben. Jedoch hatte man sich wohl z. T. schon eine Vorstellung von denselben gebildet<sup>1)</sup>.

Retzius (1881a, S. 119), schreibt also: „Die Schleifen scheinen sich in zwei ungefähr gleich große Gruppen zu verteilen, in welcher Weise dies geschieht, bleibt uns bis auf weiteres ebenso rätselhaft, wie die trennende oder anziehende Kraft selbst. Durch die Annahme, daß sich die durch die Flemmingsche Längsspaltung der Fäden entstandenen feinen Fadenschleifen zu zwei solchen verschiedenen Gruppen anordnen, ließe sich einiges erklären; es liegen aber noch keine direkten Beweise dafür vor, daß die zwei Zwillingsfäden jedes Mutterfadens nach den beiden entgegengesetzten Zentren sich trennen und ziehen lassen.“

In seinem Zellenbuch sprach Flemming eine ähnliche Vermutung aus. Er hatte auch beobachtet, daß die Zahl der Schleifen „in jedem Tochterstern ebenso groß ist wie in seinem Mutterstern, der noch keine Längsspaltung hatte“ (1882, S. 235). Guignard (1884, S. 26) sah in den Endospermikernen die Flemmingsche Längsspaltung, und in einer Figur (Fig. 108) bildet er in dem Spindelkern Segmente ab, die „augen-

---

<sup>1)</sup> Die Literatur findet man auch bei Strasburger, Progr. rei bot., Bd. I, 1906, zusammengestellt.

scheinlich im Begriff sind, eine longitudinale Verdoppelung zu erfahren und sich so in zwei Hälften zu trennen, die für je einen der beiden Tochterkerne bestimmt sind<sup>4</sup>. E. van Beneden (1883, S. 328, 380) gibt an, daß in den *Ascaris*-Eiern jedes primäre Segment sich der Länge nach teilt und daß es „eine Schleife seiner Substanz jedem der beiden Tochterkerne liefert“. Dieser Tatsache wird auch seitens van Benedens eine große Bedeutung zugemessen.

Die Beobachtungen und Behauptungen der erwähnten Forscher gingen also dahin, daß der Zweck der Längsspaltung der Chromosomen sehr wahrscheinlich der ist, daß die Tochterkerne von jedem Chromosom genau die Hälfte empfangen sollen. Völlig bewiesen war dies noch nicht und wurde es wohl auch nicht durch die späteren Untersuchungen Heusers (1884) und Rabls (1885). Jedoch waren diese so eingehend und lieferten so überzeugende Resultate, daß man nicht an der Richtigkeit der erwähnten Behauptung zweifeln kann, und kein Zytomorphologe hat es wohl auch getan. Nur Berthold (1886, S. 204) sagt: „In komplizierten Fällen, wo die Äquatorialplatte aus zahlreichen Fadensegmenten besteht, läßt sich wohl absolute Sicherheit hierüber nicht gewinnen, es dürfte auch nicht für alle Fälle ohne weiteres als wahrscheinlich anzunehmen sein“.

Heuser (1884) konnte in den großen Kernteilungsfiguren bei *Fritillaria* mit Deutlichkeit nachweisen, daß das sogenannte „Umordnungsstadium“ (Metakinese) der Äquatorialplatte darauf beruht, daß die Spaltheilfäden der Chromosomen sich voneinander entfernen, und daß es sehr wahrscheinlich ist, daß die Hälften jedes Chromosoms nach verschiedenen Seiten gehen. Zoologischerseits kam Rabl (1885) zum gleichen Ergebnis, obwohl er die Umordnung in etwas anderer Weise vor sich gehen sah.

Auf die Einzelheiten der erwähnten Angaben wollen wir nicht eingehen. Wir haben in Kap. 1 und 2 eingehende Untersuchungen über diese Stadien mitgeteilt. Die aus guten Gründen gemachte Annahme, daß die Chromosomenhälften durchgehends nach verschiedenen Polen gehen, hat im Laufe der Zeit bedeutend an Sicherheit gewonnen. Man hat die Metakinese und die Zahlenverhältnisse der Chromosomen sehr genau analysiert, und außerdem sind zahlreiche Tatsachen ermittelt worden, die den einzelnen Chromosomen eine viel größere Bedeutung oder Selbständigkeit zu geben scheinen als man früher geglaubt hat. Alles dies macht es möglich, daß man jetzt mit sehr großer Sicherheit sagen kann, daß bei der Karyokinese der höheren Organismen alle Chromosomen so manipulieren, daß die Hälften nach verschiedenen Polen gehen.

Die Lageveränderungen und der Formwechsel der einzelnen Chromosomen in der Metakinese sind sehr mannigfaltig, und besonders

dann natürlich, wenn die Chromosomen lang und schleifenförmig sind (vgl. *Vicia* und *Allium*).

In der Literatur, die auf die erwähnten grundlegenden Arbeiten folgte, findet man eine außerordentliche Menge Angaben über die Gestaltungsverhältnisse der Chromosomen bei dem Auseinanderweichen der Kernplattenhälften. Es scheint mir überflüssig, auf diese speziellen Angaben näher einzugehen. Es leuchtet ein, daß in jeder Zellenart Konstellationen der in der Metakinese zusammenwirkenden Kräfte herrschen, die auch einer Reihe aufeinanderfolgender morphologischer Veränderungen einen bestimmten Charakter geben können. Daher pflegen die Chromosomen derselben Zellenart unter Umständen in den ersten Stadien des Auseinanderweichens charakteristische Figuren zu bilden, die wie  $\Delta$ ,  $\int$  usw. aussehen. Eine prinzipielle Bedeutung kommt natürlich diesen Figuren nicht zu, sie lehren aber, daß in der Karyokinese alles so fein ineinander greift und alle einzelnen Vorgänge so besonders abgemessen sind, daß auch scheinbar willkürliche Gesehnisse ein gewisses konstantes Aussehen bekommen. Wir sagen „willkürliche“, weil es eben für den Sinn des Vorgangs gleichgültig ist, ob die sich trennenden Tochterchromosomen auf Grund der Adhäsionsverhältnisse usw. diese oder jene Gestalten annehmen. Häufig sind auch diese Gestalten ziemlich wechselnd, wie wir dies z. B. bei *Allium* und *Vicia* gefunden haben.

An denselben Objekten ermittelten wir, daß die Spindelfasern, auch wenn sie zwischen den Polstellen und den Chromosomen verlaufen, morphologisch betrachtet nicht so regelmäßig vorkommen oder in soleher Weise befestigt sind, daß man den Verdacht haben könnte, sie würden wie Bewegungsorgane, wie „Zugfasern“ funktionieren. Wir werden in einem folgenden Kapitel (5) näher auf diese in der Literatur häufig figurierenden Verhältnisse eingehen, hier erwähnen wir nur, daß die Gestalten, die die Chromosomen bei dem Auseinanderweichen annehmen, sowie mehrere Angaben über Fadenverbindungen zwischen den Polen und den Chromosomen für folgende Behauptungen sprechen: 1. Daß die Chromosomen eine bedeutende physikalische Selbständigkeit besitzen, indem sie aneinander liegen können, ohne zu verschmelzen; 2. daß ihre Spalthälften nach verschiedenen Seiten gehen, und 3. daß die Chromosomen in dieser oder jener Weise (jedoch nicht so wie die Zugfasertheoretiker behaupten) nach den Polen hin gezogen werden, nicht dahin geschoben werden oder amöbenartig schwimmen. Für Attraktionskräfte zwischen den Chromosomenhälften und den Polen sprechen auch die von verschiedenen Forschern beschriebenen kleinen Höcker oder Warzen an den den Polen am nächsten liegenden Teilen der Tochterchromosomen. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß solche Bildungen auch bei der Fixierung entstehen könnten. Sehr skeptisch

muß man sich gegen die Angaben über schöne, wohlausgebildete und regelmäßig vorkommende Spindelfasern verhalten (s. Kap 5.). Vergleichende Untersuchungen vermißt man völlig in der Literatur über diesen Gegenstand. Zumeist scheint man völlig in der Literatur über diesen Gegenstand. Zumeist scheint man einfach die „schönsten“ Bilder, d. h. diejenigen, die mit der Zugfasertheorie am besten übereinstimmen, für die naturgetreuesten gehalten zu haben, und sodann hat man diese speziellen, unrichtigen Befunde generalisiert. In unserer speziellen Darstellung haben wir das Unberechtigte eines solchen Unternehmens hervorgehoben. Wir haben auf dieses Thema wieder in Kapitel 5 zurückzukommen.

### § 5. Anaphase und die früheren Stadien bei der Rekonstruktion der Kerne.

Die Wanderung der Chromosomen nach den Polen ist ein Vorgang, der immer ziemlich schnell abläuft. Zumeist wandern alle Chromosomen in gesammelter Truppe, ausnahmsweise werden wohl einige verspätet (die Fixierung kann nicht selten durch Verklebung der Chromosomenenden eine solche Verspätung vortäuschen; vgl. S. 422). Waren Nukleolen in der Äquatorialplatte vorhanden, so pflegen auch diese sich auf die beiden Polplasmen zu verteilen (vgl. *Cucurbita* und die vorher zitierten Arbeiten von Němce, Wager, Mano).

An den Polen angelangt, schließen sich die Chromosomen beiderseitig zu einem Haufen zusammen. Unter Umständen entstehen ähnliche Anordnungen wie in der Äquatorialplatte, Tochtersterne (Diaster), wie sie von Flemming benannt wurden. Besonders bei den Tieren, die wenig umfangreiche oder als Zentrosomen verkörperlichte Polplasmen besitzen, scheinen Sterngruppierungen zu entstehen. Die Chromosomen weisen, gemäß der Art des Auseinanderweichens (§ 4), V oder J-Form auf, sofern sie nicht kurz oder isodiametrisch sind, in welchem Falle sie gebogene Tochterplatten bilden, die alsdann durch Zusammenziehen ihrer Elemente in mehr kugelige Bildungen übergehen. Überhaupt gehen die Chromosomen ziemlich viel zusammen. Zu einer völligen gegenseitigen Berührung derselben scheint es aber nicht immer zu kommen (vgl. *Allium* und *Vicia*). Dieses Zusammentreten der Chromosomen wurde von Flemming, Rabl, Meves, Bolles, Lee, Hof, van Wisselingh, Němce, Schaffner, Coker, Grégoire et Wygaerts, Kowalski, Grégoire, Bonnevie u. a. beschrieben. Da es aber nicht immer oder vielleicht nicht als Regel zu einer Berührung oder partiellen Verschmelzung der Chromosomen kommt, kann ich Grégoires Auffassung über dieses „tassement polaire“ nicht völlig beitreten. Wir haben ja auch gezeigt, daß Grégoires Angaben wenigstens an *Allium Cepa* eine wahrscheinlich durch die Fixierung verursachte Verklumpung betreffen. Ich

hege auch Zweifel über die Naturgetreueheit der neuerdings von Lawson (1903a) und Wager (1904) beschriebenen Fälle, wo die Chromosomen zu einem anfangs homogenen Klumpen verschmelzen sollen. Schon Flemming (1882, S. 239) machte darauf aufmerksam, daß eine solche Verklumpung nur die Folge mangelhafter Fixierung ist, denn er sah solche Figuren um so häufiger, „je weniger gut es überhaupt mit der Konservation der Kernfiguren bestellt“ war. Ganz ähnliche Beobachtungen habe ich selbst gemacht.

Wieweit sich die Chromosomen in der polaren Anhäufung nähern, dürfte je nach der Zellenart, Chromosomenart und anderen hierbei in Betracht kommenden Verhältnissen wechseln, und natürlich kann nicht prinzipiell ein völliges Aneinanderlegen der Chromosomen und eine teilweise Verklebung derselben gelehrt werden, obwohl etwas ähnliches noch nicht (für höhere Organismen) einwandfrei beobachtet worden ist. Grégoire will bekanntlich durch seine Deutung der polaren Anhäufung eine Erklärung der später auftretenden Anastomosen zwischen den Chromosomen schaffen, diese scheinen mir aber in einfacherer und generellerer Weise durch die Vakuolisierung, Auflösung und physikalische Zerkleinerung derselben verständlich zu werden, obwohl natürlich unter Umständen reine Verklebungen und sekundäre Ausziehungen bei dem Entfernen der Chromosomen voneinander nach der Membranbildung hierbei eine Rolle spielen könnten (vgl. 1912c).

Wie sich die Chromosomen in der Metakinese fortwährend verkürzen und verdicken, machen sie es auch in der Anaphase, etwas, was schon Flemming (1882, S. 236) beobachtet hat.

Nachdem die Chromosomen einen mehr oder weniger dichten Haufen an den Polen gebildet haben, entfernen sie sich wieder ein wenig voneinander, beginnen sich aufzulockern, und alsdann wird eine Kernmembran angelegt.

Die neugebildeten Kerne weisen zumeist ein rasches Wachstum auf, was schon von Flemming, Strasburger, Heuser u. a. beobachtet wurde. Die Chromosomen anastomosieren immer mehr und verteilen ihre Substanz gleichmäßig in der Kernhöhle. Teils wegen der Kleinheit der Kerne im Vergleich mit solchen in Prophase, teils wegen der Schwierigkeiten der Fixierung ist es manchmal schwierig, einen guten Einblick in die bei der Rekonstruktion der Kerne stattfindenden Strukturveränderungen der Chromosomen zu gewinnen.

Das Tochtterspirem. Gegenstand fast ebenso lebhafter Kontroverse wie die Zusammensetzung des Prophasespirems ist die Frage gewesen, ob in der Telophase ein kontinuierliches Spirem gebildet wird oder nicht (vgl. 1912c).

Flemming hat in seinem Zellenbuche in Textfig. K auf S. 205 zwei Tochterkerne aus einer platten Bindegewebezelle einer Larve

von *Salamandra* abgebildet, worin die Chromosomen wegen der platten Gestalt der Kerne besonders deutlich unterschieden werden können. Man sieht hier deutlich, daß getrennte Fadenstücke vorhanden sind.

Auch Rabl (1885, S. 28 f.) gibt an, daß die Fäden in den Tochterkernen nicht an ihren freien Enden in Verbindung treten<sup>1)</sup>. Er hat in loekeren Tochterknäueln mehrmals etwa ebensoviele Fadenstücke wie in der Metaphase zählen können (24 bei *Salamandra*).

Flemming (1882, S. 242) findet aber in anderen Fällen die Fäden vielfach auf so lange Strecken ununterbrochen verlaufend, daß er in Übereinstimmung mit Retzius (1881) annimmt, daß die „Faden-segmente in den Knäueln sich größtenteils durch Verschmelzung der Enden, vielleicht auch durch Zusammenschmelzung an Kreuzungsstellen, miteinander vereinigen mögen“. Kontinuierliche Tochterknäuel wurden botanischerseits von vielen Forschern, u. a. Strasburger, Heuser, Guignard und Mottier, angenommen.

Dagegen verteidigten in neuerer Zeit besonders Grégoire und seine Schüler Wygaerts, Martins Mano, Kowalski, Berghs in vielen Arbeiten die Selbständigkeit der Tochterchromosomen oder mit andern Worten ein diskontinuierliches Tochtterspirem.

Unsere eigenen Untersuchungen scheinen auch in derselben Richtung wie die Befunde Grégoires zu sprechen (vgl. Kap. 1, 2), und wir konnten nachweisen, daß die gegenteiligen Angaben Nèemes, Hofs, Hottes, Schrammens nicht mit den tatsächlichen Verhältnissen übereinstimmen.

Wir konnten auch nachweisen, daß unter der Einwirkung der Fixierungsmittel leicht Verklebungen der Chromosomen eintreten, die Endverbindungen vortäuschen können. Oben erwähnten wir, daß die Chromosomen in der polaren Anhäufung unter ähnlichen Verhältnissen mehr oder weniger verschmelzen können. Strasburger (1880)<sup>2)</sup> beobachtete in den jungen Tochterkernen ein Verkleben der Kernfäden an der Polseite. Flemming (1882, S. 237, 239) stellt aber mit Recht diese Angabe in Abrede und erklärt sie aus der „quellenden“ Wirkung der Fixierungsmittel. Auch in sonst ziemlich gut fixierten Präparaten dürften bis zu einem geringeren Grade Verklebungen stattgefunden haben, die den Beobachter täuschen können.

Quersegmentierung der Tochterchromosomen. Bei *Vicia* und besonders bei *Allium* machten wir die Beobachtung, daß die Chromosomen in der Anaphase und manehmal schon früher quer-

<sup>1)</sup> In ähnlicher Weise äußert sich Boveri (1887).

<sup>2)</sup> In neuerer Zeit wurde ein Zusammentreten der Kernfäden an der Polseite des Kerns in fixierten Präparaten von van Wisselingh (1899, S. 170) beobachtet.

segmentiert werden, so daß in die neuen Kerne mehrere Chromosomenfragmente einzutreten pflegen (vgl. Textfig. 3k). In der Literatur findet man wohl hie und da Angaben über ähnliche Fragmentationen der Chromosomen, nähere Untersuchungen hierüber sind aber bisher nicht angestellt worden. Flemming (1882, S. 236) äußert sich hierüber in einer Weise, die mit dem von uns Gesagten (S. 395) gut übereinstimmt. „Man findet ausnahmsweise“, sagt er, „in den Äquatorialplatten einzelne Segmente, die viel kürzer sind, als alle übrigen“. „Jedenfalls ist dies nichts Reguläres“ — sagt Flemming in der Fortsetzung — „man muß es möglich lassen, daß es sich dabei wirklich um vitale Abtrennung kleinerer Segmente handelt, wahrscheinlicher ist es mir aber, daß die Sache auf einer künstlichen Zerfällung durch die fixierenden Reagentien beruht“. In engeren Knäuelformen erscheint es Flemming als möglich, daß Trennungen der Schleifen an ihren Winkeln vor sich gehen<sup>1)</sup>.

Ob es sich bei den Fragmentierungen wirklich um vitale Erscheinungen handelt, ist in der Tat recht schwierig zu entscheiden. Ich habe zwar solche Trennungen im lebenden Material beobachtet, (1912b), es ist aber nicht ausgeschlossen, daß es sich hier um durch den Schnitt usw. hervorgerufene abnorme Erscheinungen gehandelt hat (vgl. 1912b, S. 251). Andererseits werden Quersegmentierungen so häufig an in verschiedener Weise fixierten Präparaten beobachtet, daß ich nicht umhin kann, sie wenigstens z. T. für präformiert zu halten (vgl. S. 396). Für die Präformation der Querspaltens spricht auch der Umstand, daß man solche selten in den Stadien vor der Äquatorialplattenbildung sieht, obwohl die Chromosomen hier dünner sind als in der Anaphase.

Die Tatsache, daß Fragmentierungen der Chromosomen eintreten, nachdem sie aus dem Mutterkern ausgetreten sind, ist in theoretischer Hinsicht interessant, weil dabei angenommen werden muß, daß die Faktoren, die die Konstanz der Chromosomenzahl bewirken, wesentlich andere und in der Organisation des Kerns tiefer begründet sind, als was von den Forschern behauptet wird, die die morphologische Selbständigkeit und Kontinuität der Chromosomen als den einzigen hierfür in Betracht kommenden Umstand betrachten (vgl. S. 430).

Gestalt und Anordnung der Tochterchromosomen. Sind die Chromosomen langgestreckt, so nehmen sie in der Anaphase, wie

---

<sup>1)</sup> a. a. O. 1882, S. 237. In der Anaphase der zweiten Reifungsteilung haben Belajeff, Ishikawa, Atkinson und Andrews eine transversale Spaltung jedes Tochterchromosoms beobachtet (zitiert nach Grégoire, Les résultats acquis sur les éinèses de maturation. La Cellule, T. 21, S. 236, 239 ff.).

oben gesagt, V- oder J-Form an und sind in der „polaren Anhäufung“ zumeist alle übereinstimmend orientiert, indem sie die freien Enden nach der äquatorialen Zone kehren. Diese Orientierung behalten sie auch nach der Anlage der Kernwandung, so daß die sich auflösenden und anflockernden Chromosomenschnügel häufig eine charakteristische Anordnung bekommen.

Eine charakteristische Orientierung der Telophasechromosomen wird nur in Fällen wahrgenommen, wo die Chromosomen langgestreckt sind. Sind sie dagegen kurz (isodiametrisch), so bilden sie nur einen Haufen ohne bestimmte gegenseitige Orientierung.

Interessante Lokalisationsverhältnisse findet man bei Zellen mit sowohl kurzen wie langen Chromosomen. In der Äquatorialplatte pflegen die kleinen Chromosomen die Mitte einzunehmen, während die langen Chromosomen an der Peripherie eine radiäre Anordnung annehmen (Strasburger 1900, 1905; Miyake 1905; Müller 1909). In der Anaphase wandern die kleinen Chromosomen schneller und kommen daher am meisten an der Polseite (vgl. Müller 1909, Fig. 42, 47—56) zu liegen. Ähnliche Beobachtungen machte zoologischerseits Moenkhaus (1904) in Bastarden zwischen *Fundulus* und *Menidia*. In allen Fällen bleibt diese Anordnung der Chromosomen in den Tochterkernen ziemlich lange erhalten, und die übereinstimmende Lage der sich herausdifferenzierenden Prophasechromosomen kann vielleicht bei schnell aufeinanderfolgenden Teilungen hierauf beruhen (vgl. Kap. 6).

Positive Angaben über mangelnde Orientierung der Chromosomen in den Tochterkernen sind spärlich. Bemerkt sei hier nur, daß Grégoire und Wygaerts (1903, S. 30, 58, Fig. 3, 4) bei *Trillium* keine ausgesprochene Polarität der Tochterkerne gefunden haben. — Bei der zweiten Teilung der Pollenmutterzellen dieser Pflanze wurden Karyomeren beobachtet. Karyomerenbildung trifft man häufiger unter niederen Tieren an (bes. in Eiern von Würmern und Mollusken). Mit Karyomeren meint man bekanntlich Kleinkerne, die aus einzelnen Chromosomen entstehen und die sich später zu einem einzigen Kern vereinigen. Neuerdings beobachtete Nè mee (1910, S. 175) Karyomeren bei der Kernteilung von *Chara fragilis*. Es leuchtet ein, daß in diesen Fällen keine besondere Orientierung der Schleifen in den sich rekonstruierenden Kernen entsteht.

Die Karyomerenbildung kann als ein Spezialfall der Kernbildung betrachtet werden, der wahrscheinlich damit zusammenhängt, daß die Chromosomen nicht hinreichend dicht zusammentreten. Auf ähnlichen Verhältnissen, obwohl sie hier weniger ausgeprägt sind, dürfte es beruhen, daß die Kerne bei *Allium* anfangs Aussackungen besitzen, die dadurch entstanden sind, daß sich die frei auseinander-

spreizenden Chromosomenenden frühzeitig mit einer Membran umgeben haben.

Überhaupt muß die anfängliche Form der neuen Kerne etwa derjenigen des vorherigen Tochterchromosomenhaufens entsprechen, und daher sind Kerne mit kurzen Chromosomen von Anfang an ziemlich glatt, während solche, die sich aus langen und äquatorialwärts auseinander spreizenden Chromosomen aufbauen, anfangs entsprechend unregelmäßig sind. Nachdem sich der Chromosomenhaufen mit einer Membran umgeben hat, wird der osmotische Druck in der Kernhöhle erhöht und die Membran demgemäß ausgespannt, wobei die anfänglichen Aussackungen und Unregelmäßigkeiten verschwinden. Letzteres kann natürlich schneller oder langsamer vor sich gehen, je nach der Schnelligkeit, womit osmotisch wirksame Stoffe produziert werden. Auch dürfte die Zähigkeit der Kernsubstanzen, namentlich der Kerngrundflüssigkeit, hierbei von Bedeutung sein. Bei *Allium* werden die die Chromosomenenden kennzeichnenden Aussackungen länger erhalten als bei *Vicia*, und bei gewissen Kernen, wie z. B. in den Blastomeren von *Ascaris*, sind sie so stabil, daß sie die ganze Interphase überdauern (Boveri 1887, 1909a).

#### Kapitel 4. Das Verhalten der Nukleolen während der Kernteilung.

Dieser Punkt hat um sich eine große Anzahl Angaben gesammelt, die z. T. einander recht widersprechend sind.

Die widerstreitenden Angaben scheinen mir teils mit dem Mangel eines guten Kriteriums auf Nukleolarsubstanz, teils mit der verschiedenen Art der Untersuchung zusammenzuhängen.

Die Merkmale der Nukleolarsubstanz sind zwar z. T. chemisch, meistens muß man sich aber mit morphologischen oder physikalischen Kennzeichen begnügen, da mikrochemische Untersuchungen noch nicht an Material ausgeführt werden können, das mit gebräuchlichen Fixierungsmitteln fixiert wurde, in dem also die Strukturen am besten erhalten sind.

Morphologisch-physikalisch zeichnet sich die Nukleolarsubstanz dadurch aus, daß sie zumeist in runden Tropfen auftritt. Man kann die Nukleolen auf Grund dieser Eigenschaft zumeist von den nicht-runden Karyosomen unterscheiden (vgl. 1912c). Bisweilen und besonders bei mangelhafter Fixierung werden sie aber entstellt, verklebt usw., und es kann dann schwierig sein, sie von den Karyotinstrukturen zu unterscheiden. Färbungsverhältnisse lassen sich in der Regel nicht benutzen, um Nukleolarsubstanz und Karyotin voneinander zu unterscheiden.

Die meisten fehlerhaften und widerstreitenden Angaben scheinen mir darauf zurückzuführen zu sein, daß man die benachteiligende Wirkung der Fixierungsmittel nicht gebührend berücksichtigt hat. Vergleichende Untersuchungen sind in dieser Hinsicht vorher nicht angestellt worden.

In der Tat sind die Nukleolen schwierig zu fixieren. Sie werden viel leichter deformiert als die Karyotinklumpen. Sie sind auch leichtflüssiger als diese, und bei ihrer Fixierung hat man daher ähnliche Deformationen zu befürchten, wie ich (1910b) es bei den Leukoplasten beobachtet habe. Gemäß ihrer leichtflüssigen Konsistenz kontrahieren sie sich bei der Gerinnung ziemlich viel. Sie können fädig ausgezogen werden, und sie werden leicht miteinander oder mit den Karyotinstrukturen verklebt. Haben sie im Leben eine amöbenähnliche Gestalt, wie es in der Prophase der Fall ist (Kap. 1, 2), so wird diese fast niemals erhalten, sondern die Nukleolen treten nach der Fixierung wie mehr oder weniger glatte Bildungen hervor (S. 401).

In den Anfängen der Kernforschung (vgl. z. B. Klein 1878, S. 315; Strasburger 1880; Retzius 1881, S. 135) verstand man im allgemeinen unter Nukleolen alle Klumpen in dem Kern. Flemming (1879) erkannte aber schon 1879, daß man es unter diesen mit zwei verschiedenartigen Bildungen zu tun hat. Nur gewisse, besonders charakterisierte Körper sollten mit dem Namen Nukleolus belegt werden. Man sieht bei Flemming (1882, S. 138 ff.) die Schwierigkeiten, aber auch die Notwendigkeit, einen solchen Unterschied zu machen. In derselben Richtung wie Flemming sprachen sich Rabl (1885) und spätere Forscher aus. Wir wollen aber die zoologische Literatur über Nukleolen<sup>1)</sup> nicht weiter verfolgen, weil darin Dinge figurieren, die man bei den höheren Pflanzen nicht wiederfindet. Es ist wohl aber wahrscheinlich, daß unsere Ergebnisse über die leichte Deformation usw. der Nukleolen sich auch auf die entsprechenden zoologischen Bildungen übertragen lassen. —

Eine erste Streitfrage in der botanischen Literatur ist diese gewesen, ob der Nukleolus mittels Fäden oder feiner Fortsätze mit dem Gerüstwerk zusammenhängt, oder ob er darin völlig isoliert liegt. Es will mir scheinen, daß beide diese Modalitäten vorkommen können. Man kann an lebendem Material beobachten, daß die Oberfläche des Nukleolus in ruhenden Kernen fein gezaekt ist, weil das Gerüstwerk ihn dicht umgibt, und in der Prophase kann man sowohl freiliegende Nukleolen, wie solche, die mittels Fäden mit den Kernfäden zusammenhängen, beobachten (1912b). An der Hand von fixierten Präparaten soll diese Frage nicht beurteilt werden, weil bei der Fixierung das

<sup>1)</sup> Vgl. Häcker (1899) und Montgomery (1899).

Gerüst alteriert wird, der Nukleolus sich zusammenzieht und Verklebungen entstehen können, die Fadenverbindungen vortäuschen. Die Höfe, die häufig um die Nukleolen in fixierten Präparaten ausgebildet sind, kommen viel seltener im Leben vor (vgl. 1912b, S. 239, 256). In der Literatur findet man Angaben sowohl über isolierte Nukleolen<sup>1)</sup>, wie über solche, die mit dem Karyotingerüst in irgend einer Weise morphologisch verbunden sind<sup>2)</sup>. Diesen Angaben kommt aber nur eine nebensächliche Bedeutung zu, weil sie ausschließlich an fixiertem Material ermittelt worden sind.

Eigenartige Nukleolen hat P. Cavara (1897, 1898, 1899, 1902) bei Pflanzen beobachtet. Nach ihm sollen sie aus einem Kern von „Plastin“ und einer Rindenschicht von „Chromatin“ bestehen. B. Longo (1900) behauptet aber, daß die von Cavara beschriebenen Nukleolen nur hohle, daher im Innern heller erscheinende, im übrigen aber nur aus der gewöhnlichen Nukleolarsubstanz bestehende Bildungen gewesen sind. Ähnliche Nukleolen hat Charles F. Hottes<sup>3)</sup> bei *Vicia Faba* in Wurzelspitzen, die bei niedrigen Temperaturen gewachsen waren, gesehen. „Um den vergrößerten Nukleolus ballt sich alsdann das Chromatinnetz des Kerns oft zu einer Hülle zusammen. Nicht selten wird unter diesen Bedingungen ein Teil der Nukleolarsubstanz als besonderer Nukleolus, von einer solchen netzartigen Chromatinhülle umgeben, aus dem Kern herausgedrängt“. Einen mutmaßlich ähnlichen Fall habe ich in Textfig. 1d aus einem Flemmingpräparat einer normal gewachsenen Wurzel abgebildet. Ich vermute, daß es sich hier um ein Fixierungsartefakt handelt. Bei *Vicia* habe ich ebenfalls ähnliche ausgehöhlte Nukleolen wie die von Cavara beschriebenen beobachtet (vgl. 1912c). Sofern sie nicht Artefakte sind, kann man wohl diese Nukleolen für einen Spezialfall der mit großen Vakuolen versehenen betrachten. In zoologischen Objekten (z. B. Eiern von Echinodermen) kommen „Amphinukleolen“ oder „Mischnukleolen“ vor, die aus zwei Substanzen bestehen, wovon die eine als Kalotte oder Hohlkugel die andere umgibt. Bei Pflanzen sind ähnliche Bildungen nicht beschrieben worden, sofern nicht die von Cavara erwähnten solche wären.

Die meisten und auch die widerstreitendsten Angaben betreffen das Verhalten der Nukleolen bei der Karyokinese. Betrachten wir zuerst diejenigen, die eine direkte Beteiligung der Nukleolarsubstanz an der Chromosomenbildung beweisen wollen.

Man hat sich hier auf zweierlei Erscheinungen berufen: 1. daß

<sup>1)</sup> Vgl. z. B. Rosen (1894); Zimmermann (1896).

<sup>2)</sup> Strasburger (1880); Heuser (1884); Wager (1904).

<sup>3)</sup> Zitiert nach Strasburger 1900, S. 138.

in den Präparaten der Nukleolus nicht selten mit den Chromosomen morphologisch verbunden ist, und 2., daß die Menge der Nukleolarsubstanz häufig in der Prophase abnimmt, gleichzeitig damit, daß die Chromosomen anwachsen.

Heuser<sup>1)</sup> beobachtete, daß die Nukleolen im Wandbelag des Embryosacks von *Fritillaria imperialis* mit den Kernfäden in Verbindung stehen, „indem sie durch schnabelartige Fortsätze in dieselben überfließen“. Strasburger<sup>2)</sup> beobachtete bei *Galanthus nivalis*, daß Substansteile des Nukleolus den Kernfäden anhafteten. Er war jedoch nicht geneigt, eine direkte Aufnahme der Nukleolarsubstanz seitens der Kernfäden anzunehmen. F. Went (1887) widmete den Beziehungen zwischen Nukleolen und Kernfäden eine besondere Aufmerksamkeit, und er läßt die Substanz des Kernkörperchens direkt von den Fäden aufgenommen werden. Zimmermann (1896, S. 68) hat im Embryosackwandbelag von *Lilium Martagon* nach Fixierung mit  $\text{CrO}_3$  und  $\text{PtCl}_2$  und Färbung mit Fuchsin-Jodgrün in den Endstadien des Spirems beobachtet, wie „einzelne rote Kugeln, die außerdem auch in großer Zahl in der Umgebung der betreffenden Kerne beobachtet wurden, den violett gefärbten Chromosomen teils seitlich ansaßen, teils auch ganz von denselben aufgenommen waren“. Neuerdings hat Wager (1904) in Präparaten von *Phaseolus* Verbindungen zwischen Nukleolus und Chromosomen in der Prophase gesehen, und er deutet sie in derselben Weise wie Heuser, Went u. a. Mano (1904), der später *Phaseolus* untersuchte, konnte aber nicht Wagers Befunde betätigen. Er findet keine Verbindungen zwischen Nukleolus und Chromosomen. — Zoologischerseits nehmen u. a. O. Hertwig (1893), Reinke (1894), Czermak (1899) und neuerdings u. a. Janieki (1903), Bläckmann (1905), Günther (1903, 1904) genetische Beziehungen zwischen Nukleolus und Chromosomen an.

Betreffs des Werts dieser Angaben über morphologische Beziehungen zwischen Nukleolus und Chromosomen soll bemerkt werden, daß sie ausschließlich an der Hand fixierten Materials gemacht sind. Und die Verfasser scheinen dabei zumeist keine vergleichenden Untersuchungen über die Wirkung verschiedener Fixierungsflüssigkeiten angestellt zu haben. Es erscheint mir daher nicht unberechtigt, unsere eigenen, durch vergleichende Untersuchungen gewonnenen Erfahrungen auf diese Angaben zu übertragen.

Im Leben habe ich bei *Allium* und *Vicia* wohl dünne Fadenverbindungen zwischen den Nukleolen und dem Gerüst oder den Spiremfäden konstatieren können, dagegen habe ich niemals „schnabelartige“ Fortsätze u. dgl. beobachtet (1912b, S. 239, 249, 256). Solche Fort-

<sup>1)</sup> 1884, S. 53, Fig. 5—7, Taf. I.

<sup>2)</sup> 1884, S. 23, Fig. 46, 47, Taf. II.

sätze und andersartige Verklebungen zwischen dem Nukleolus und dem Spirem habe ich dagegen in fixierten Präparaten (409) und, was besonders wichtig ist, vorwiegend in schlecht fixierten Präparaten beobachtet. Bei *Allium* sahen wir bei Flemmingfixierung niemals solche Verbindungen zwischen Nukleolus und Chromosomen, dagegen nach derselben Behandlung bei *Vicia* (vgl. z. B. Fig. 17, Taf. XII), was sicher damit zusammenhängt, daß die Wurzeln bei *Vicia* im allgemeinen schwieriger zu fixieren sind als diejenigen von *Allium*. Man bemerkt auch, daß in Kernen, wo solche artifizielle Verbindungen und Verklebungen beobachtet werden, die Chromosomen auch mehr oder weniger alteriert sind. Die dünnen Fäden, in denen die Nukleolen zuweilen aufgehängt sind, können kaum als Beweise einer genetischen Beziehung zwischen dem Nukleolus und den Chromosomen angeführt werden, denn außerdem, daß sie nicht immer oder vielleicht nur ausnahmsweise vorkommen, scheinen sie kaum Fortsätze der Nukleolarsubstanz selbst vorzustellen. Die Pseudopodien der Prophasenukleolen sind immer breit und stumpf. Die dünnen Fäden scheinen eher aus einer anderen, unbekanntem Substanz zu bestehen, die als dünne Hülle den Nukleolus umgäbe. Aber auch wenn dies nicht der Fall wäre, ließen sich die Fäden leicht so erklären, daß der anfangs in dem Gerüst dicht eingebettete Nukleolus an einzelnen Stellen an Teile des Gerüsts adhäriert, so daß bei der in der Prophase stattfindenden Zusammenziehung des Karyotins die Nukleolarsubstanz (die leichtflüssiger als das Karyotin ist) an diesen Stellen fadenartig ausgezogen wird.

Nach dem Gesagten finde ich es berechtigt, daß wir uns, bis eingehendere Untersuchungen vorliegen, ablehnend gegen die oben zitierten Angaben über morphogenetische Beziehungen zwischen dem Nukleolus und den Chromosomen stellen.

Infolge der mangelhaften Untersuchungsmethoden, die man bei dem Studium der leicht alterierten Nukleolen benutzt hat, vermißt man in der Literatur fast überall solche Angaben über das Verhalten dieser Körper in der Prophase, die mit den von uns ermittelten Tatsachen übereinstimmen. Wir haben ja gefunden, daß der Nukleolus in der Prophase immer bedeutende amöboide Formveränderungen aufweist (1912b, S. 248, 258), und der Umstand, daß sich zwei sonst so verschiedenartige Objekte wie *Allium Cepa* und *Vicia Faba* in dieser Hinsicht übereinstimmend verhalten, scheint darauf hinzudeuten, daß wir es hier mit einer allgemeinen und weit verbreiteten Erscheinung zu tun haben. Zacharias, der, soweit ich finden kann, der einzige Forscher ist, der die Veränderungen des Nukleolus in der Prophase an lebendem Material verfolgt hat, kommt auch zu ähnlichen Resultaten wie wir. Als Untersuchungsmaterial benutzte er Rhizoiden von

*Chara*. Die teilungsfähigen Rhizoidzellen dieser Pflanze besitzen je einen Kern mit sehr großem Nukleolus. „Naht die Kernteilung heran“, — schreibt Zacharias (1885, Sp. 279, vgl. 1902, S. 320) — „so verliert der Nukleolus an Deutlichkeit, er erfährt langsame Gestaltsveränderungen, die schließlich einen amöboiden Charakter annehmen“. Schließlich verschwindet er ganz. Auch in Pollenmutterzellen von *Larix* hat Zacharias amöboide Formveränderungen des Nukleolus beobachtet.

Die Bedeutung dieser Formveränderungen des Nukleolus scheint mir ziemlich klar zu sein. Sie deuten auf erhöhte stoffliche Beziehungen (erhöhten Stoffaustausch) zwischen dem Nukleolus und dem Kernsaft hin, und das Undeutlichwerden und der später eintretende Zerfall des Nukleolus spricht unzweifelhaft für die Behauptung, daß diese erhöhten Beziehungen auf ein Auflösen, ein Entfernen der Nukleolarsubstanz hinarbeiten.

Der Auflösungs Vorgang kann längere oder kürzere Zeit dauern, je nach der Größe der Nukleolen und den sonst in jeder Zellenart herrschenden inneren Bedingungen. In gewissen Fällen dürfte also die Auflösung schon zur Zeit der Membranauflösung beendet sein, in anderen Fällen werden die Nukleolen oder Fragmente derselben länger erhalten, und sie wandern alsdann nach der Membranauflösung in das Plasma hinaus (vgl. 1912b, S. 250 und Textfig. 2b). Besonders lange werden die Nukleolen natürlich bei Kernen mit viel Nukleolarsubstanz (wie bei *Cucurbita* Fig. 58, 59, Taf. XIV) erhalten.

Lassen sich, wie oben erwähnt, die Gestaltsveränderungen des Nukleolus nicht an in gebräuchlicher Weise konserviertem Material verfolgen, so kann man doch an solichem eine gewisse Vorstellung über den Grad der Auflösung der Nukleolarsubstanz bekommen.

Ein allmähliches Verschwinden der Nukleolen haben somit Flemming (1882, S. 201), Strasburger (1882, 1884), Guignard (1885), Belajeff (1894), van Wisselingh (1899) u. a. beobachtet. Über den Zeitpunkt des völligen Verschwindens derselben machen die Verfasser verschiedene Angaben. Flemming (1882, S. 201) und Strasburger (1888, S. 136 ff.) fanden, daß die Nukleolen schon im Knäuelstadium verschwinden, Zacharias (1885) und Belajeff (1894) geben an, daß der völlige Schwund erst nach der Membranauflösung stattfindet.

Nach Korschelt (1895) vergrößert sich der Nukleolus in der Prophase, im Spiremstadium ist er umfangreich mit gleichmäßig wabiger Struktur. Als dann wird er aufgelöst. Er liegt jedoch in dem Kernsaft noch zu dem Zeitpunkt, wo die Sphären zu strahlen beginnen. Nach Häcker (1895) liegen Nukleolen noch im Kernsaft, wenn die Chromosomen völlig ausgebildet sind.

Wiederum andere Verfasser nehmen eine längere Erhaltung oder völlige Persistenz der ausgetretenen Nukleolenfragmente (der extranuklearen Nukleolen) an. Eine Persistenz der Nukleolen und eine Ausstoßung derselben in das Plasma wurde zuerst von Tangl (1888) in Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* beobachtet. Besonders hat aber Zimmermann (1893) nach extranuklearen Nukleolen gesucht. Er stellte bekanntlich den Satz auf, daß die ausgetretenen Nukleolen eine hohe Selbständigkeit hätten, so daß sie sich in der Anaphase wieder in die Tochterkerne versammeln würden. Einige Jahre später verließ er aber (1896, S. 64) diese Hypothese. Das Auftreten extranuklearer Nukleolen bei gewissen Pflanzen ist jedoch eine festgestellte Tatsache<sup>1)</sup>. Ein Austreten der Nukleolen wurde von Farmer in den Pollenmutterzellen von *Lilium Martagon* nachgewiesen. Bei *Solanum* wird nach Martins Mano der große Nukleolus niemals in der Prophase aufgelöst. Er verhält sich übrigens etwa ebenso wie der große Nukleolus von *Cucurbita*. Er wandert folglich in das Plasma hinaus und persistiert hier (in Fragmenten) längere Zeit.

Schon a priori kann man die oben gemachte Behauptung aufstellen, daß die Nukleolen bei verschiedenen Pflanzen zu verschiedener Zeit aufgelöst werden, und die oben zitierten Angaben bestätigen anscheinend diese Behauptung. Jedoch ist eine gewisse Vorsicht bei der Verwendung der in der Literatur vorfindlichen Angaben geboten. Unsere eigenen Untersuchungen haben ja gelehrt, daß die Nukleolarsubstanz unter Umständen bei der Fixierung aufgelöst werden kann. Besonders scheint dies für die extranuklearen Nukleolen zu gelten (vgl. S. 401, 410).

Worauf die Auflösung beruht, kann nicht sicher gesagt werden. Entweder wird sie durch Komponente der Fixierungsflüssigkeit selbst<sup>2)</sup> oder auch durch intrazelluläre Enzyme verursacht. Tatsache ist, daß nur gewisse Flüssigkeiten, wie Merkel, PtCl<sub>3</sub> u. a., die extranuklearen Nukleolen erhalten. Flemming und Hermann z. B. sind in dieser Hinsicht ziemlich unzuverlässig. Da besonders die Flemmingsche Flüssigkeit häufig benutzt wird, versteht man, daß die Angaben in der Literatur, die sich auf das Fehlen extranuklearer Nukleolen beziehen, zumeist nicht einwandfrei sind. — Die noch innerhalb der Kernwandung eingeschlossenen Nukleolen scheinen dagegen sonderbarerweise viel widerstandsfähiger gegen die abnorme auf-

<sup>1)</sup> Die Behauptung Humphreys (1894, S. 108), daß die extranuklearen Nukleolen Kunstprodukte wären, ist schlecht begründet. Auch kann ich nicht Hottes (1901) Ansicht beitreten, daß ebendieselben Bildungen Niederschlagsprodukte gelöster und aus dem Kern herausdiffundierter Nukleolarsubstanz wären. Ich habe den Austrittsvorgang selbst beobachten können (1912 b, S. 250).

<sup>2)</sup> Vgl. Lundegårdh 1910 b, S. 345.

lösende Wirkung vieler Fixierungsmittel zu sein. Vielleicht hängt dies mit einer Art Schutzwirkung der Kernmembran zusammen. Die Möglichkeit läßt sich aber nicht ausschließen, daß die Nukleolen in der Prophase eine chemische Veränderung erfahren, die sie auch seitens der Fixierungsflüssigkeiten leichter auflösbar macht, sofern nun nicht im Plasma ein nukleolenlösendes Enzym (eine „Nukleolase“) produziert würde. Hier ist ein Feld für neue Untersuchungen.

Die allmähliche Auflösung der Nukleolarsubstanz in der Prophase wurde von mehreren Verfassern in der Richtung gedeutet, daß sie als Baumaterial der Chromosomen diene. Daß keine morphogenetischen Beziehungen zwischen Nukleolus und Chromosomen herrschen oder nachgewiesen worden sind, haben wir oben auseinandergesetzt. Es wäre völlig willkürlich, nur aus einer zeitlichen Koinzidenz der Vorgänge des Chromosomenwachstums und Nukleolenverschwindens morphogenetische Beziehungen zwischen diesen Bildungen zu folgern. Dagegen kann diese Koinzidenz selbstverständlich ein Argument für stoffliche oder energetische Beziehungen zwischen Nukleolen und Chromosomen sein. Besonders stark ist dieses Argument allerdings nicht. Denn die Kernteilung ist eine Folge zyklischer Veränderungen in dem Stoffwechsel der Zelle (siehe Kap. 6), und dabei werden natürlich mehrere einzelne Vorgänge koordiniert, ohne daß man eine direkte Abhängigkeit derselben voneinander behaupten kann. Ich selbst kann keine näheren stofflichen Beziehungen zwischen Nukleolen und Chromosomen bei dem Wachstum der letzteren annehmen. Allem Anschein nach ist der Besitz von Nukleolarsubstanz für den Kern nicht besonders vorteilhaft, sonst würde sie wohl nicht bei jeder Kernteilung entfernt.

Unter den vielen Hypothesen über die Bedeutung der Nukleolarsubstanz finde ich daher die sog. Kernsekrettheorie Häckers (1895, 1899) am wahrscheinlichsten. Ziemlich apokryphisch erscheint mir dagegen die von Pfitzner, Guignard, Strasburger, Went, Farmer, Sargent, Andrews u. a. verfochtene Hypothese, daß die Nukleolen ein „Ernährungsmittel“, einen Reservestoff für die Chromosomen darstellen würden. Völlig willkürlich ist auch die Behauptung, die von Strasburger, Debski, Czermak, Němec u. a. aufgestellt wurde, daß die Nukleolen bei ihrer Auflösung zu den Spindelfäden Entstehung gäben. Auch hier stützt man sich vornehmlich auf „indirektes Beweismaterial“, nämlich „den Schwund der Nukleolen zur Zeit der Spindelbildung“ (Strasburger 1900, S. 125). Eine eigentümliche, der Strasburgerschen verwandte Auffassung wurde von Carnoy und Grégoire (1899) vertreten.

Überhaupt fehlt es nicht an Ansichten über die Bedeutung der Nukleolen, während die wirklich ermittelten Tatsachen ziemlich spär-

lich und — nach dem oben Auseinandergesetzten — auch zumeist recht unsicher sind. Alle diese mehr oder weniger lose begründeten Ansichten hier vorzuführen und ihren Wert zu bestimmen, wäre aber ein wenig erfreuliches Unternehmen.

Was aus den aufgelösten oder in der Metaphase ausgewanderten Nukleolen wird, wissen wir garnicht. Es bleibt noch zu untersuchen<sup>1)</sup>. So viel können wir aber sagen, daß die Nukleolen als morphologische Bildungen verschwinden. Bei kleiner Masse und großer Auflösungsgeschwindigkeit geschieht dies früher, eventuell schon in der Prophase, bei großer Masse oder geringerer Auflösungsgeschwindigkeit werden sie erst nach der Membranauflösung desorganisiert. In der Metaphase kann man unter Umständen kleine Nukleolenfragmente zwischen den Chromosomen beobachten (vgl. Fig. 38, 41, Taf. XIII). Zimmermanns oben zitierte Angaben, daß morphologische Beziehungen hierbei vorhanden wären, kann ich für mein Material nicht bestätigen. Färbungsverhältnisse, die man auch in erwähnter Hinsicht herangezogen hat, können natürlich nichts entscheiden (vgl. 1912a). Bei besonders großen Nukleolen, wie bei *Solanum* und *Cucurbita*, können diese in der Äquatorialplatte durchschnürt werden, und die Spalthälfte alsdann nach verschiedenen Polen wandern, somit „Pseudozentrosomen“ darstellend. Wie Mano (1904) an *Solanum* und ich an *Cucurbita* (vgl. Kap. II) haben feststellen können, verschwinden aber auch diese Nukleolen zuletzt, so daß also, nachdem auch Zimmermann seine früheren Anschauungen verbessert hat, keine Belege für ein funktionelles Einwandern der extranuklearen Nukleolen in die Tochterkerne existieren.

Wie der Zeitpunkt des Verschwindens der Nukleolen bei verschiedenen Pflanzen wechselt und ein Schwanken hierbei überhaupt keine prinzipielle Bedeutung haben kann, kommen wohl auch mutmaßlich Variationen der Auflösungszeit bei wechselnden äußeren Bedingungen vor. In dieser Richtung hat sich Rosen (1894, S. 22) geäußert, und Hottes (1901, S. 20) erwähnt, daß er durch unveröffentlichte Experimente den Gedanken Rosens hat bestätigen können.

Betreffs des Entstehens der Nukleolen in den Tochterkernen gehen

---

<sup>1)</sup> Nach Auerbach (1876) zeigen die Nukleolen eine Tendenz, Vakuolen im Plasma zu erzeugen. Bei *Vicia* habe ich nicht Vakuolen um die ausgetretenen Nukleolen beobachtet, dagegen habe ich solche bei *Allium* in lebendem Zustand und häufig bei *Cucurbita* in fixierten Präparaten gesehen. Die Vakuolen werden wohl durch die bei der Auflösung der Nukleolen entstandenen osmotisch wirksamen Stoffe erzeugt. Überhaupt pflegen ja im Plasma sich lösende Körper von einer Vakuole umgeben zu werden (vgl. z. B. Pfeffer, Über Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper, Abh. d. math.-phys. Klasse d. königl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. 16, 1891, S. 149).

die Meinungen ebenso auseinander wie betreffs deren Verhalten in der Prophase. Diejenigen, die annehmen, daß die Chromosomen Nukleolarsubstanz empfangen, behaupten, daß in der Telophase die Nukleolen durch Abgabe dieser Substanz wieder entstünden. Die Belege, die vorgeführt werden, sind denen, die man für die prophasischen Verhältnisse angezogen hat, ganz analog. Da man aber in keinem Falle kritisch verfahren hat, müssen wir uns auch gegen die für die Telophase beschriebenen Verklebungen zwischen Nukleolen und Chromosomen ablehnend stellen, da wir doch bei unsern eigenen Untersuchungen keine Beweise für die reale Existenz solcher Verklebungen gefunden haben. Die neu entstandenen Nukleolen liegen immer wie kleine Kugeln völlig frei in der Kernhöhle, und die Vermehrung der Nukleolarsubstanz gleichzeitig mit der Auflösung der Chromosomen ist nur ein sehr schwaches Argument (vgl. oben S. 460). Wäre die Nukleolarsubstanz als Kernsekret oder Stoffwechselprodukt des Karyotins zu betrachten, so würden sich außerdem auch eigentümliche Lokalisationsverhältnisse hierdurch erklären. Flemming (1882, S. 143) erwähnt, daß die Nukleolen als „Substanzansammlungen im Bereiche des Gerüsts entstehen“. Nach Guignard (1885) und Strasburger (1888, S. 185) findet das Wiederauftreten der Nukleolen im Kontakt mit den Kernfäden oder Fadenwindungen statt. Nach Strasburger ist es öfters zu beobachten, „daß die der Teilungsebene zugekehrte Zellkernhälfte in der Bildung der Nukleolen zunächst bevorzugt ist“. Ganz entgegengesetzte Verhältnisse hat Němec (1899b) gefunden. Strasburgers Hypothese, daß ein Teil der Nukleolarsubstanz bei der Membranbildung verwandt wird, hatte, wie schon Zacharias und Zimmermann erwähnten, nur sehr schwache Stützen. Bei allen in der Literatur an der Hand fixierter Präparate gemachten Angaben über morphologische Beziehungen zwischen den Nukleolen und den Tochterfäden ist an das oben über diese Verhältnisse Gesagte zu denken. Sehr skeptisch muß man sich gegen solche Verhältnisse in den Tochterkernen höherer Pflanzen wie die von Wager (1904) bei *Phaseolus* beschriebenen verhalten. Martins Mano hat ja auch an demselben Objekt Wagers Ergebnisse nicht bestätigen können. Allem Anschein nach hat Wager schlecht fixierte Präparate benutzt (Percuyische Flüssigkeit).

Im allgemeinen scheinen zuerst mehrere Nukleolen in den Tochterkernen aufzutauhen, um dann z. T. zu verschmelzen. Zacharias (1885, Sp. 279) beschreibt den Vorgang in den Rhizoiden von *Chara*, wo er ihn im Leben beobachtet hat. Zuerst wurden in jedem Tochterkern vier kleine Nukleolen bemerkt. Dann verschmolzen sie nach bzw.  $3\frac{1}{2}$  und  $1\frac{1}{2}$  Stunden zu zwei und zu einem Nukleolus. „Bei der Verschmelzung bilden die Nukleolen zumeist einen biskuitförmigen Körper, der sich

später kugelig abrundet. Die Deutlichkeit der Nukleolen nimmt während des Vorgangs der Verschmelzung stark ab, um später wieder zu steigen.“ —

Verlaufen also die Verwandlungen der Nukleolen mutmaßlich bei allen höheren Pflanzen (und vielleicht auch Tieren)<sup>1)</sup> in prinzipiell übereinstimmender Weise und wie wir es oben geschildert haben, so scheinen unter den niederen Organismen, entsprechend den hier viel mannigfaltigeren Kernteilungstypen, die Nukleolen, d. h. die den Nukleolen der höheren Pflanzen äußerlich ähnelnden Bildungen, z. T. recht komplizierte Bildungen zu sein, die man nicht ohne weiteres mit denjenigen der höheren Organismen homologisieren kann.

Sicher ist es, daß bei vielen niederen Organismen die Chromosomen aus nukleolusähnlichen Körpern entwickelt werden. In *Spirogyra* z. B. scheint dies der Fall zu sein<sup>2)</sup>. Unter den Protisten sind die Kernverhältnisse sehr mannigfaltig und können nukleolusähnliche

<sup>1)</sup> Carnoy und Lebrun (1897—1903) und Fick (1899) haben in den Eiern der Amphibien eigentümliche Verhältnisse beschrieben. Während der mehrere Jahre dauernden Wachstumsperiode soll das „Chromatin“ zeitweilig auf die Nukleolen konzentriert werden und diese sich wiederum periodisch in eine Anzahl „Chromatinfiguren“ auflösen. Aus den Untersuchungen Borns (1902) scheint aber hervorzugehen, daß die Behandlung der Objekte z. T. Schuld an diesen Verhältnissen ist. Er sieht aber z. T. ein Heraussprossen der Figuren aus den Nukleolen, ist aber der Ansicht, daß „die Bildung und Auflösung der Nukleolarsubstanz unabhängig von den Schicksalen des chromatischen Gerüsts erfolgt“ (a. a. O. S. 758). Oben (S. 456) erwähnten wir einige zoologische Arbeiten, in denen die Annahme genetischer Beziehungen zwischen Nukleolen und Chromosomen verfochten wird. Es erschien uns aber nicht unberechtigt, auch diese Angaben durch unsere Ergebnisse zu beleuchten. Obwohl also auch zoologischerseits eine Anzahl Beobachtungen über genetische Beziehungen zwischen Nukleolen und Chromosomen wohl auf unrichtige Behandlungsweise der Objekte zurückzuführen sind, dürften jedoch unter den Tieren beträchtlich verwickeltere Verhältnisse als bei den Pflanzen herrschen. Carnoy unterschied bekanntlich vier Arten von Nukleolen: nucléoles nucléiniens, nucléoles-noyaux, nucléoles plasmatiques, nucléoles mixtes. Meistens sind wohl solche und ähnliche Angaben in mehr nebensächlichen Verhältnissen, wie Färbung, Gestalt usw. begründet. Macallum wollte zwischen mindestens drei Arten von Nukleolen bei *Erythronium* unterscheiden. Er bediente sich hierbei aber der Eisenreaktionen, welche nach Zacharias (Progr. rei bot. 1909) betreffs der Zelle bzw. des Kerns völlig unzuverlässig sind. Angaben über eigentümliche tierische Nukleolen findet man in der Zusammenstellung Montgomerys (1899). Offenbar ist die Lehre von den tierischen Nukleolen einer durchgreifenden Revision bedürftig.

<sup>2)</sup> J. W. Moll, Observations on karyokinesis in *Spirogyra*. Verh. d. Akad. van Wetensch. Amsterd. Tweedle Sectie, Deel I, No. 9; Mitzkienitsch, Über die karyokinetische Teilung des Zellkerns von *Spirogyra*, Flora, Bd. 85, 1898, S. 81; van Wisselingh, Über den Nukleolus von *Spirogyra*, Bot. Ztg., 1898, I, S. 195; Derselbe, Über abnorme Kernteilung, ebenda 1903 I, S. 215; J. Berghs, Noyau et la cinèse chez la *Spirogyra*, La Cellule, T. 23, 1906.

Körper eine sehr verschiedene Bedeutung haben. Ich erinnere z. B. an die Nukleozentrosomen bei *Euglena viridis*<sup>1)</sup>. Wir wollen hier nicht auf alle diese Angaben eingehen, wir werden uns mit ihnen hoffentlich in einer späteren Arbeit ausführlicher beschäftigen können.

Offenbar sind die bis jetzt mangelhaften Merkmale der Nukleolarsubstanz (vgl. S. 453) Schuld an den Unklarheiten über die Bedeutung der Nukleolen, die dadurch entstanden sind, daß man die Merkmale der Nukleolen höherer Organismen auf diejenigen der niederen und umgekehrt übertragen hat. Unsere zytomorphologische Nomenklatur ist nur provisorisch und nicht allgemein gültig. Daher soll man entweder ein Übertragen der Termini auf Organismen auf sehr verschiedenen Entwicklungsstufen vermeiden oder sie mit so allgemeinen Begriffen verknüpfen, daß darin später nach Bedürfnis mehrere speziellere Termini untergebracht werden können.

## Kapitel 5. Verlagerungen und Strukturveränderungen im Protoplasma.

### § 1. Übersicht der Erscheinungen.

Das Protoplasma ist wegen seiner leichtflüssigen Konsistenz meistens schwieriger zu fixieren als der Kern. Besonders in den Pflanzenzellen, deren Protoplasma manchmal beweglicher als das in den Tierzellen ist, gelingt es nur in ganz besonders günstigen Fällen, eine einigermaßen naturgetreue Erhaltung der lebenden Struktur zuwege zu bringen. Nach den Untersuchungen von Lidforss (1908) sind die embryonalen Zellen in Fixierungshinsicht günstiger beschaffen als die mit großen Vakuolen versehenen ausgewachsenen Zellen. Aber wir besitzen keine Belege dafür, daß die feinsten Strukturen des Plasmas jemals ohne bedeutende Alteration fixiert werden könnten. Meine eigenen Untersuchungen über das Protoplasma der Wurzelmeristemzellen von *Vicia Faba* (1910b, S. 329 ff.) haben gezeigt, daß sogar die relativ großen Leukoplasten durch die beste Fixierungsflüssigkeit, die wir kennen, nämlich die Flemmingsehe, bedeutend deformiert werden. Es ist selbstverständlich nicht ausgeschlossen, daß man spezielle Plasmakonservierungsmittel auffinden könnte (vgl. die von Lidforss, 1908, benutzte Fixierung mit Osmiumsäuredämpfen). Die Erfahrung hat ja gelehrt, daß die Kriterien für ein gutes Fixierungsmittel sehr kompliziert und je nach dem zu fixierenden Gegenstand wechselnd sind (vgl. 1912a).

<sup>1)</sup> Keuten, Die Kernteilung von *Euglena viridis* Ehr., Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60, 1895.

Wie aber unsere Methodik jetzt steht, muß es als sehr eigentümlich erscheinen, daß trotz der unsicheren Fixierung des Plasmas, die man immer mit den ausgesprochenen Kernfixierungsmitteln erzielt, sehr feine Spindelfasern häufig beobachtet werden. Offenbar ist die Wahrscheinlichkeit nicht groß, daß diese in den fixierten Präparaten beobachteten Bildungen präformiert wären.

Tatsächlich sind Spindelfasern niemals einwandfrei im lebenden Zustand beobachtet worden. Die von Treub (1878) beobachteten „stries“, sowie die von mir in einem Falle beschriebenen Fäden gehören anscheinend einer ganz anderen Kategorie als den bekannten Spindelfasern der Meta- und Anaphasenfigur an (vgl. 1912b, S. 278). Über die von mir beobachteten Fäden wurde schon S. 399 berichtet, und was die Treubschen „stries“ anlangt, so gehören sie eher mit den sogenannten Polstrahlungen als mit den Spindelfasern zusammen. Und Polstrahlungen und Spindelfasern sind nicht ganz identische Dinge.

Polstrahlungen sind im lebenden Zustand beobachtet worden, d. h. vornehmlich in tierischen Objekten. Bei den Pflanzen wurden in dem lebenden Zustande ähnliche Strahlungen von Fitting (1900) beobachtet. Wir werden uns unten näher mit Fittings wichtigen Befunden beschäftigen. Nach den Abbildungen, die man von den Polstrahlungen, wie sie im lebenden Zustande beobachtet werden, gegeben hat, zu urteilen, bestehen sie nicht aus Fasern, sondern es dürfte sich hier eher um bestimmte Anordnungen der plasmatischen Substanzen handeln. Ähnliches dürfte für die Treubschen „stries“ gelten.

Obwohl das Zustandekommen der Polstrahlungen kausal gar nicht erforscht ist, scheint es mir nicht ganz unberechtigt zu sein, sich eine Vorstellung von demselben zu bilden, die mit unserer Theorie der karyokinetischen Erscheinungen im Einklang steht. Ich stelle mir vor, daß das Protoplasma unter dem Einfluß der in den mittleren Stadien der Kernteilung herrschenden dualistischen Beziehungen zwischen den Zentrosomen, bzw. den Polplasma (vgl. Kap. 6 und unten), welche Beziehungen in einem lebhaften Stoffwechsel oder in chemotaktischen Verhältnissen begründet sein dürften, in strömende Bewegung versetzt wird. Da nun aber ein und dasselbe Plasma nicht gleichzeitig in zwei entgegengesetzten Richtungen strömen kann, entstehen mehrere kleine nebeneinander liegende und entgegengesetzte Strömungen, die die einzelnen „Polstrahlen“ vorstellen. Es leuchtet ein, daß diese Erklärung des Zustandekommens von Strahlungen, die nicht aus materiellen Fäden bestehen, auch für andere Fälle paßt, wo ein lokalisierter Teil des Plasmas, bzw. ein Plasmaorgan, in lebhaften Wechselbeziehungen mit dem übrigen Plasma steht.

Was nun die Spindelfasern anbetrifft, die man in den fixierten Präparaten beobachtet, so besteht die Möglichkeit, daß sie den Pol-

strahlen analoge Dinge wären. Die nichtfädigen Strahlungen könnten vielleicht bei der Fixierung als Fäden gerinnen. Andererseits ist es — wie schon gesagt — sehr wohl möglich, daß sie zu einem größeren oder geringeren Teil bloße Fixierungsprodukte sind.

In der Literatur werden die Spindelfasern sehr selten ohne theoretische Voreingenommenheit beurteilt. Die Auffassung von denselben hängt vielmehr fast immer direkt mit hypothetischen Vorstellungen über ihre Funktion zusammen, ohne daß man die Mängel der Methodik gebührend berücksichtigt hat. Die meisten in der Literatur vorfindlichen Angaben sind von der sogenannten Zugfasertheorie influirt worden. Da nun Spindelfasern nicht im Leben beobachtet worden sind, leuchtet es ein, daß man diejenigen Präparate oder diejenigen Zellen für am besten konserviert gehalten hat, die mit dieser Theorie gut übereinstimmende Bilder geben. Daher können maneh Angaben und Abbildungen nicht als objektives Material gebilligt werden, und dadurch erhebt sich selbstverständlich eine neue Schwierigkeit bei einer kritischen Behandlung dieses Gebiets.

Wenn ich hinzufüge, daß im Leben sieher Fäden auch ganz passiv durch Ausziehen zäher Substanzen entstehen können (vgl. S. 399), und daß endlich unter dem Einfluß der im Zellinneren herrschenden physikalischen Bedingungen kleine Tröpfchen sich aneinanderreihen oder Fadenstrukturen sogar bei gewissen Zuständen der lebenden Materie simultan angenommen werden können, glaube ich zur Genüge gezeigt zu haben, welch ein verwickeltes Gebiet wir betreten haben, und welch ein schwieriges Unternehmen es ist, hier das Gute von dem Schlechten, das Wichtige von dem Nebensächlichen zu trennen.

In der folgenden Darstellung, wo wir uns vorwiegend an die Pflanzen halten wollen, werden wir, in Übereinstimmung mit unseren für die ganze Arbeit maßgebenden Intentionen, die in der Literatur vorhandenen Angaben durch die von uns erhaltenen Beobachtungsergebnisse beleuchten, und zugleich wollen wir, gemäß den in der Einleitung hervorgehobenen Gesichtspunkten, unsere Aufmerksamkeit auf diejenigen Angaben richten, die für die Theorie der Kern- und Zellteilung von Bedeutung sein können. Da viele Angaben in der Literatur — wie wir schon oben angeführt haben — eine kritische Betrachtung nicht aushalten können und übrigens auch bei kritischer Beobachtung, wegen der Mängel unserer Methodik, keine ganz sicheren Aufschlüsse über die Spindelfasern und homologe Dinge sich gewinnen lassen, haben wir uns nicht zu sehr mit Einzelheiten zu beschäftigen. Einzelheiten sind nur insofern von Bedeutung, daß sie unrichtige Auffassungen über die Mechanik der Teilungsvorgänge berichtigen und Hinweise auf die bei ihrer Ausgestaltung maßgebenden Kräfte geben.

## § 2. Im Protoplasma stattfindende Verlagerungen und Symmetrie- veränderungen. Die Polstrahlungen.

Die Substanzverlagerungen und Symmetrieänderungen im Zellenleib, die die Karyokinese begleiten, sind bei Pflanzen und Tieren im Prinzip übereinstimmend. Sie können aber nachweislich verschieden stark ausgeprägt sein, was schon mit der allgemeinen Beweglichkeit und Zähigkeit des Plasmas zusammenhängen kann. Jedoch hängt ihre verschiedene Ausprägung größtenteils mit der Natur der Polplasma zusammen. Bei den Tieren, wo Zentrosomen häufig vorkommen, sind die plasmatischen Veränderungen deutlich ausgeprägt: besonders schön sind hier die Polstrahlungen zu beobachten. Auch diejenigen Pflanzen, die Zentrosomen oder homologe Bildungen besitzen, weisen deutliche Polstrahlungen auf. Im Zusammenhang mit dem Auftreten von Polstrahlungen geschehen immer Lageveränderungen im Protoplasma, was am deutlichsten an vorhandenen Einschlußkörpern beobachtet werden kann. Diese Lage- und Symmetrieänderungen treten aber immer auf, auch in Fällen, wo keine Polstrahlungen vorkommen. Sie spiegeln in deutlichster Weise die Umwälzungen der Symmetrie im Zellenleib ab, die mit einer Teilung notwendig verknüpft sind. Um einen ruhenden Kern herum ist das Plasma — wenigstens das direkt an den Kern grenzende Plasma — immer monozentrisch oder radiär angeordnet. Bei der Teilung nimmt es eine dizentrische oder bipolare Anordnung an. Diese Tatsache ist ein allgemeines Charakteristikum der Veränderungen im Plasma, die im Zusammenhang mit der Karyokinese stattfinden. In den einzelnen Fällen sind die betreffenden Erscheinungen sehr verschieden ausgeprägt — wie wir es soeben bemerkt haben. Gleichzeitig mit diesen in der nächsten Umgebung des Kerns stattfindenden Umlagerungen und Veränderungen finden in gewissen Fällen bedeutendere Lageveränderungen des ganzen Zellinhalts statt. Alle diese Erscheinungen deuten einerseits darauf hin, daß bei den karyokinetischen Vorgängen die Veränderungen im Plasma eine bedeutende Rolle spielen, während sie andererseits zeigen, daß die bei den Teilungsvorgängen primär stattfindenden Erscheinungen in die Mechanik der ganzen Zelle eingreifen können, so daß durch sie eine Reihe sekundärer Symmetrieänderungen oder sonstiger Umlagerungen ausgelöst werden.

Die Polstrahlungen sind die mit der Karyokinese verknüpften Veränderungen im Protoplasma, die man zuerst beobachtet hat. Sie können bisweilen sehr deutlich werden, z. B. in tierischen Eiern, wo sie auch zuerst aufgefunden wurden. Bei Flemming (1882, S. 295) findet man eine Zusammenstellung der ältesten Literatur über den Gegenstand. Fol (1873, S. 475 f.) beschreibt, wie in dem sich teilenden Ei der Geryoniden das Keimbläschen zunächst verschwommen wird und gänzlich verschwindet (am lebenden Material). Nach Essigsäure-

zusatz sah er ein „Kernüberbleibsel“, auf dessen beiden Seiten sich zwei Protoplasmaanhäufungen zeigten, „deren dicht angesammelte Körnchen zwei regelmäßige sternförmige Figuren darstellten“<sup>1)</sup>. Die Sterne „sind auch ohne Essigsäurezusatz, jedoch sehr undeutlich, sichtbar“. Auch Bütschli (1875, S. 428) beobachtete in den Hodenzellen von *Blatta germanica* solche „Sterne“ in „prächtiger Ausbildung“. Flemming (1882, S. 199) beschreibt die ersten Veränderungen in der Zellsubstanz bei der Zellteilung als die Anlage der Pole, wobei eventuell vorhandene Pigmentkörner etc. fast immer radiäre Anordnung annehmen. Bei den niederen Organismen und auch z. T. bei höheren Tieren wird die Symmetrieveränderung im Plasma, oder der Übergang von monozentrischer zu dizentrischer Anordnung, besonders akzentuiert durch das Vorkommen von Zentrosomen (vgl. Kap. 6).

Bei den höheren Pflanzen gehen prinzipiell ähnliche Symmetrieänderungen vor sich, jedoch sind sie zumeist weniger hervortretend, weil Polstrahlungen hier fehlen.

Solche Strahlungen (die nicht mit den eigentlichen Spindelfasern zu verwechseln und auch im lebenden Zustande beobachtet worden sind) kommen dagegen bei vielen Pflanzen vor, die nicht so hoch im System stehen. Eines der am besten studierten Beispiele ist *Isoëtes*. Besonders interessant sind hier die Umlagerungen und Strahlungen in dem Plasma der sich teilenden Makrosporenmutterzellen. Diese schon von Tschistiakoff und Strasburger (1880, S. 166 ff.) beobachteten Erscheinungen wurden neuerdings von Fitting (1900, S. 122 ff.) an lebendem Material verfolgt. Sie gestalten sich nach diesem Forscher in folgender Weise.

Die Makrosporenmutterzellen sind so durchsichtig, daß sich alle Veränderungen in ihrem Innern ohne Mühe an lebendem Material beobachten lassen (bei *Isoëtes Durieui* und *I. lacustre*). Die ersten mit der Teilung in Beziehung stehenden Anzeichen von Umlagerungen im Plasma machen sich bemerkbar schon in den noch nicht isolierten Sporenmutterzellen. Diese enthalten reichlich feinkörniges Protoplasma, und im Zentrum liegt der große, hyaline, mit großen Nukleolen versehene Kern. Diesem einseitig angelagert befindet sich ein aus zahlreichen kleinen Stärkekörnern und grobkörnigem Plasma bestehendes Klümpehen. Zunächst treten im Plasma Strahlungen auf, die von diesem Klumpen ausgehen und fast bis zur Wand der Mutterzelle reichen (diese Strahlungen gehen nicht von einem bestimmten Punkt in dem Stärkekumpen aus, vielmehr gehen Strahlen von der ganzen gegen das Sporennere gerichteten Seite der Klumpen gleichmäßig nach allen Richtungen aus). Kurze Zeit nachher, während die Mutterzelle noch etwas an Größe zunimmt, streckt sich der Klumpen parallel zur Längsachse der Zelle in die Länge und teilt sich durch Einschnürung in zwei Teile, von denen jeder

<sup>1)</sup> Vgl. Fol 1873, Taf. XXIV, Fig. 2h.

etwa die Hälfte der Stärkekörner aufnimmt. Die Tochterklumpen, zwischen denen neue hyaline Plasmastrahlen ausgebildet werden, entfernen sich voneinander solange, bis sie etwa in die Brennpunkte der ellipsoidischen Mutterzelle gelangt sind. Während dieser Vorgänge war der Kern aus dem Zentrum in die Nähe der Peripherie gedrängt worden, er wandert nun wieder in dasselbe zurück. Wenn dieses Stadium erreicht ist, hat sich die Mutterzelle, die von jetzt ab nur langsam wächst, vollständig von den Tapetenzellen losgelöst. Nachdem die beiden rundlichen Tochterklumpen ihre Wanderung beendet haben, strecken sie sich, immer von den Plasmastrahlungen umgeben, die bei *Isoëtes Durieui* sehr dick sind, in zwei aufeinander senkrecht stehenden Ebenen und Richtungen in die Länge. Die dicht gedrängt nebeneinanderliegenden Stärkekörner jedes Klumpens ordnen sich dabei meist in lange, gerade Linien an. Von der Mitte jeder dieser Stärkekörnerreihen fangen nun die Körner an, nach beiden Seiten hin zu wandern. Nur ganz kurze Zeit, nachdem sich die Körner getrennt haben, sind in der Mitte der Linie noch ein oder mehrere — anscheinend aus Plasma bestehende — Stränge zu erkennen, die, wie es scheint, die Körnchen umhüllt haben. Die letzteren ballen sich an den Enden der Linien wieder zu rundlichen, von dunklem, körnigen Plasma umhüllten Klumpen zusammen. Der Erfolg dieser Umlagerungen ist, daß nun in der Mittelzelle vier solche Inhaltmassen in tetraëdrischer Anordnung<sup>1</sup> und in gleichen Abständen voneinander an der Peripherie des Plasmakörpers vorhanden sind, von denen nach allen Seiten in das Plasma Strahlungen ausgehen, die in den künftigen Zellplatten der Spezialmutterzellen zusammentreffen. Die Mutterzellen haben jetzt Kugelgestalt angenommen und eine sekundäre Verdickungsmembran bekommen. Jetzt verschwindet plötzlich der große Kern am lebenden Material vollständig. Er ist in Teilung getreten, wovon man sich auf mikrotomiertem Material überzeugen kann. Bei den Polen der Spindel sieht man deutliche Ansammlungen körnigen Plasmas. Sie liegen in der Mitte zwischen je zwei der vier tetraëdrisch angeordneten Stärkekumpen und zwar, wie es scheint, zwischen je zwei Schwesterklumpen. In den Anaphasen sieht man zahlreiche Verbindungsfäden und eine deutliche Zellplatte, diese verschwinden aber sehr bald und die Kerne schicken sich zur zweiten Teilung an, die in aufeinander senkrecht stehenden Ebenen so stattfindet, daß die Pole der Teilungsfiguren dicht seitlich an — aber nie in — je einen Stärkekumpen zu liegen kommen. Durch Ansammlungen feinkörnigen Plasmas heben sich auch die Pole deutlich ab. Bemerkenswert ist, daß die Strahlungen nicht von der Spindel und den Spindelfäden beeinflußt werden. Erstere haben jedoch durch die Fixierung sehr an Deutlichkeit eingeübt. (Alkohol, 1—2% Sublimat und Flemming wurden mit gleichem Erfolg verwendet). Nur zwischen den Schwesterkernen bilden sich Verbindungsfäden und Zellplatten aus. Die Strahlungen zwischen den Stärkekumpen werden stark vermehrt und Zellplatten ausgebildet, wo die Strahlen aufeinander treffen. Dann entstehen in allen sechs Ebenen simultan die Zellwände, von denen vier also ohne die zwischen den Kernen ausgespannten Verbindungsfäden zustande kommen.

Wir haben die Beobachtungen Fittings so ausführlich zitiert, weil Fittings Arbeit eine der wenigen Untersuchungen ist, die an lebendem pflanzlichen Material gemacht sind, und uns Verlagerungen im Protoplasma vorführt, die für die Auffassung der Zytomechanik sehr wichtig und interessant sind. Freilich werden die Verlagerungen in den Makrosporenmutterzellen von *Isoëtes* besonders kompliziert durch das Vorhandensein der mit Stärke ausgerüsteten Plasmaballen, sie werden aber auch dadurch um so instruktiver. Prinzipiell herrscht kein größerer Unterschied zwischen den Plasmaballen bei *Isoëtes* und den tierischen Zentrosomen oder den Polplasma bei den höheren Pflanzen. Alle diese Erscheinungen stellen Kriterien für die sich verändernden Symmetrieverhältnisse vor, indem sie bei diesen eine Rolle als auslösende Faktoren spielen oder dieselben nur sekundär abspiegeln.

Die Erscheinungen in den Makrosporenmutterzellen von *Isoëtes* lehren, daß mit der Kern- und Zellteilung bedeutende morphologische Veränderungen im Plasma koordiniert sein können, Veränderungen, die ebenso wie die Veränderungen im Kern zyklisch sind. Solche Veränderungen müssen offenbar mit bedeutenden Schwankungen in dem ganzen Zellbetrieb verbunden sein. Daher werden bei Zellen, die zugleich Produkte enthalten, welche den spezialisierten Zustand kennzeichnen, diese bei den Umlagerungen in Mitleidenschaft gezogen. Ein Beispiel bilden die Stärkeballen bei *Isoëtes*. Noch deutlicher machen sich die bedeutenden Umlagerungen im Zellenleib, die indirekt mit der Kern- und Zellteilung zusammenhängen, bei der von Berthold studierten Teilung der Sporen von *Equisetum* kenntlich. In Anbetracht der großen allgemeinen Bedeutung dieser und ähnlicher Verhältnisse will ich auch Bertholds (1886, S. 188 ff.) Untersuchungen ebenso ausführlich wie diejenigen Fittings zitieren.

Etwa zwölf Stunden nach der Aussaat der Sporen von *Equisetum* war der anfangs zentral gelegene Kern stark nach einer Seite hinübergewandert. Zwischen ihm und der Membran liegt jetzt nur noch eine dünne Plasmahaut, die außer den dunklen Körnchen in der unmittelbaren Umgebung des Kerns wenige Chlorophyllkörper und unmittelbar der Wand benachbart wenige stark glänzende linsenförmige Tröpfchen enthält. An der gegenüberliegenden Seite sind alle Plasmahäute stark verdickt.

Während nun der Kern sich mehr und mehr in tangentialer Richtung ansbreitet und der Nukleolus in ihm sich zu lösen beginnt, fangen an der gegenüberliegenden Zellseite die wandständigen Plasmahäute an, sich gegen die chlorophyllführende Schicht vorzustülpen und in sie hineinzuwandern. Man sieht bei anhaltender Beobachtung, wie sich von ihnen dicke, plumpe Fortsätze erheben, wie diese sich ablösen und in das Innere der chlorophyllhaltigen Schichten hineinwandern. So sammelt sich hier allmählich ein dunkler Haufen von Wandplasma an.

Der Kern hat sich mittlerweile noch mehr in radialer Richtung abgeflacht, die Plasmamasse, in der er liegt, noch mehr ausgebreitet. Die Konturen des Kerns sind im Leben nicht mehr scharf zu erkennen, die helle Plasmamasse, die ihn enthält, zeigt aber sternförmige Umrisse. Der Nukleolus ist verschwunden.

Im Innern der Zelle haben wir jetzt eine invers geschichtete Plasmamasse, deren Mitte das Wandplasma einnimmt, umgeben von einer chlorophyllführenden Schicht. Der letzteren liegt der Zellkern einseitig auf. Die Membran bleibt in ihrer ganzen Ausdehnung von einem dünnen Wandbeleg mit normaler Schichtung belegt. Zwischen diesem Wandbeleg und der zentralen, invers geschichteten Masse ist aber eine scharfe Grenzlinie nicht nachweisbar, die Grenze wird von den den Kern aufnehmenden Plasmaschichten gebildet, welche beiden Systemen angehören.

Der helle, den Kern enthaltende Fleck zeigt langsame, unregelmäßige Gestaltsveränderungen, schließlich streckt er sich etwas und es erscheint in der Mitte eine schwache Einschnürung. Der übrige Teil der inneren, invers geschichteten Plasmamasse streckt sich aber ebenfalls, jedoch in einer dazu senkrechten Ebene. Hiermit sind nun langsam sich abspielende Umlagerungsvorgänge eingeleitet, infolge deren zuletzt die währenddem entstehende Teilungsfigur des Kerns eingelagert wird in einen äquatorialen Plasmazyylinder, der sich aus dem invers geschichteten Plasmahaufen herausbildet. Die Kernfigur wandert damit wieder in das Innere der Zelle hinüber.

Während die Einschließung der Kernfigur durch das chlorophyllhaltige Plasma allmählich und ziemlich unmerklich erfolgt, entsteht aus dem tropfenführenden Wandplasma, welches ihm eingelagert war, meist mehr oder weniger plötzlich, allerdings nach manchen vergeblichen Anläufen, ein äquatorialer Ring, der aber ebenfalls dem kurz vorher entstandenen chlorophyllführenden Plasmazyylinder wieder eingelagert ist. Bei Beginn der Bildung des erwähnten äquatorialen Ringes aus Wandplasma lösen sich zunächst von der Hauptmasse einzelne Partien ab und verteilen sich in die Äquatorialebene, oft sieht man kurze Zeit deutlich ringförmig angeordnete, einzelne, graue Plasmahaufen, dann sind sie wieder kaum zu erkennen. Schließlich ist dann ein dauernd geschlossener Ring nach den Einzelfällen wechselnder Dicke und Masse nachzuweisen. Während die vorstehend beschriebenen Umlagerungsvorgänge erfolgen, ist der innere Rand des chlorophyllhaltigen Plasmazyinders in der Äquatorialebene mehr oder weniger tief in die Kernfigur eingedrungen. Es ist nicht daran zu zweifeln, daß sie dieselbe, wie bei *Tradescantia*, schließlich vollständig durchtrennt. Doch ist das hier zunächst darum nicht sicher nachzuweisen, weil anfangs die Chlorophyllkörper selbst jedenfalls nur in geringer Zahl bis zur Mitte vordringen. Bald nachher kann man sie aber der Innenseite der in Bildung begriffenen neuen Kerne, wie bei *Tradescantia* die Stärkekörner, aufliegen sehen. Bald darauf erscheint auch hier in der Äquatorialebene in Form einer bikonvexen Linse die hyaline Masse, in welcher die Zellfäden und die neue Membran auftreten.

Hinsichtlich der von Berthold (1886, S. 191) angegebenen Abweichungen von dem soeben geschilderten Verlauf der Umlagerungen

bei den Teilungsvorgängen, die er an altem Sporenmateriale von *Equisetum* beobachtet hat, sei erwähnt, daß es nach dem seitdem auf diesem Gebiet Entdeckten unsicher ist, ob die von ihm beschriebene „stark lichtbrechende, hyaline Masse“, die in dem zentralen Teil des Wandplasmas von sternförmigem Umriß sich ansammelt und dann sich zwischen den sich bildenden Tochterkernen einzwängt, wirklich mit dem Phragmoplast identisch ist. Berthold (1886, S. 188) erwähnt auch, daß es ihm in der Regel nicht gelungen ist, an demselben Materiale den „Teilungsvorgang ohne Unterbrechung von Anfang bis zu Ende zu verfolgen“. Jedoch beobachtete er (1886, S. 192) in anderen, noch älteren Sporen eine Ausscheidung von Zellulose in den erwähnten, im zentralen Wandplasma liegenden Tröpfchen. Nachuntersuchung wäre hier sehr wünschenswert. Was die Zelluloseausscheidung anbetrißt, so ist sie nicht so streng auf gewissen Schichten lokalisiert, wie es Berthold behauptete.

Bekanntlich legte Berthold großes Gewicht auf einen „geschichteten Bau“ des Zellkörpers. Zweifelsohne kommen bei mehreren Zellen (bes. unter den niederen Organismen) solche Schichten im Plasma vor, und das von Berthold in Angriff genommene Studium dieser Verhältnisse in dem ruhenden Zustand und bei der Reproduktion der Zellen muß als grundlegend betrachtet werden. Dagegen dürfte es unzweckmäßig sein, eine ähnliche strenge Schichtung bei allen Zellen zu behaupten, und gewisse Funktionen, z. B., wie erwähnt, die Zelluloseausscheidung, an bestimmte Schichten zu binden. Die Plasmaströmung muß der Entstehung morphologischer und auch funktioneller Schichtungen hinderlich sein.

In der Tat lassen sich die Kern- und Zellteilungsvorgänge, wie wir schon aus den kurzen Mitteilungen in Kap. 6 sehen werden, ohne Annahme einer ausgesprochenen Schichtung des Plasmas erklären.

Wo aber Schichten vorhanden sind, wie in den soeben beschriebenen Sporen von *Equisetum*, geben ihre Verlagerungen und Wanderungen bei der Zellteilung interessante Aufschlüsse darüber, welche durchgreifenden Veränderungen der statischen oder Symmetrieverhältnisse im Plasma mit der Zellreproduktion verknüpft sind.

Bei *Equisetum* werden offenbar keine Polstrahlungen ausgebildet, welches lehrt, daß diese nebensächliche Phänomene sind. Polstrahlungen scheinen nur bei kleiner Ausdehnung der Teilungszentren ausgebildet zu werden. Sie beruhen wahrscheinlich auf intensiven und lokalisierten Wechselbeziehungen zwischen diesen und dem übrigen Plasma (vgl. S. 465).

Bei den höheren Pflanzen werden keine besonders umgrenzten Teilungszentren gebildet. Hier vermißt man auch Polstrahlungen. In der Literatur findet man dessenungeachtet bisweilen Angaben über

solche Strahlungen. Es handelt sich in diesen Fällen aber immer um Dinge, die man in fixierten Präparaten gesehen hat, und welche ganz ebenso wie die Spindelfasern aussehen.

Die echten Polstrahlungen sind nicht Fäden, sondern Züge oder Strömungen im Plasma, welche bei der Fixierung meistens undeutlich werden (vgl. die oben zitierten Angaben Fittings). Die „Polstrahlungen“, die man bei höheren Pflanzen beschrieben hat und welche von den Spitzen der Kernspindel ausgehen sollen, dürften zumeist Ausfallungsprodukte oder in anderer Weise erzeugte Artefakte sein. Dies konnte ich speziell für die von Němec (1900, S. 43) beschriebenen „Polstrahlungen“ bei *Allium* nachweisen (vgl. S. 390). Im Leben sind niemals solche Faserbildungen, wie die von Němec und anderen beschriebenen, beobachtet worden (vgl. 1912 b)<sup>1)</sup>.

Die einzigen Erscheinungen im Plasma, die man während der Teilung des Kernes bei höheren Pflanzen an lebendem Material beobachtet hat, sind relativ schwache polare Anhäufungen von Plasma, die die Entstehung einer bipolaren (dizentrischen) Symmetrie um den Kern kennzeichnen.

Im allgemeinen scheint während der Kernteilung das Plasma sich stärker an den Kern anzusammeln, was besonders bemerkbar wird in Zellen, die große Vakuolen besitzen. Die Beobachtungen hierüber, außer denen, die von Treub und von den Forschern gemacht worden sind, die die Teilung der Staubfädenhaarzellen von

---

<sup>1)</sup> In fixierten Präparaten wurden „Strahlungen“ außerdem von Strasburger (1888, 1897, 1900), Guignard (1885), Körnicke (1906) beobachtet. Ihr Auftreten ist aber wechselnd. Guignard erwähnt, daß an ein und demselben, dem gleichen Entwicklungsstadium entnommenen, in derselben Weise fixierten und tingierten Objekte das eine Mal die Strahlung sichtbar sein kann, das andere Mal unkenntlich bleibe, ohne daß die Präparate sonstige Verschiedenheiten zeigen. Auch um ruhende Kerne hat man Strahlungen (in fixierten Präparaten) gesehen. Diese wie jene Beobachtungen können kein größeres Zutrauen für die Existenz dieser Bildungen im Leben einflößen. Unsere eigenen Befunde (Kap. 1 und 2) sind entschieden negativ. Es wäre ja etwas sehr eigentümliches, falls so feine präformierte Strukturen genau erhalten werden könnten, da Leukoplasten, Vakuolen und Polplasmen auch bei sehr guter Kernfixierung bedeutend entstellt werden.

Man könnte einwenden: „Woher entstünden artifizielle Strahlungen eben um die Spindelpole?“ Ja, beim ersten Blick könnte dies vielleicht als ein Argument für ihre Präformation betrachtet werden. Nähere Untersuchungen lehren aber, daß Strahlungen auch an ruhenden Kernen und an beliebigen kleinen Verdichtungen und Körnehen im Plasma erzeugt werden können (vgl. Kap. 2), und daß sie vorzugsweise um die Spindelpole entstehen, kann einfach damit zusammenhängen, daß hier das Plasma immer dichter ist, so daß die hier reichlich vorkommenden Körnehen usw. als ebensoviele Strahlenwecker dienen. Nicht selten stellen kleine Körnehen die „Spindelpole“ vor (Kap. 2).

*Tradescantia* beobachtet haben, sind aber ziemlich spärlich. Auch dürfte unter Umständen bei der Fixierung eine Verdichtung des Plasmas an der Oberfläche des Kerns entstehen.

Andererseits sind auch die Angaben über polare Anhäufung des Plasmas ziemlich spärlich, was außer mit mangelnder Aufmerksamkeit auf diesen Punkt damit zusammenhängen dürfte, daß durch die Fixierung häufig gewaltsame Umlagerungen im Plasma hervorgerufen werden. Das Plasma bietet ja in den Präparaten nicht selten ein zerrissenes Aussehen, die Vakuolen erscheinen deformiert usw. In meiner Arbeit 1910b findet man speziellere Angaben hierüber.

Unzweifelhaft wird aber in der Prophase immer eine, obwohl morphologisch schwach ausgeprägte, dizentrische Anordnung in der den Kern umgebenden Plasmamasse der höheren Pflanzenzellen ausgebildet.

Auch wenn keine Verdichtung des Plasmas optisch beobachtet werden kann, pflegt jedoch die dizentrische Anordnung in Fällen klar zutage zu treten, wo im Plasma besondere Körper, wie Chromatophoren oder Nukleolen, eingeschlossen sind.

Daß Chromatophoren (Leukoplasten) bei der Zellteilung dizentrisch verteilt werden, konnte ich (1910b, S. 362 ff.) in den Wurzelspitzen von *Vicia Faba* nachweisen. Eine Ansammlung extranuklearer Nukleolen und dergleichen Körper an den Polen wurde von mehreren Forschern beschrieben (vgl. z. B. Debski 1897; Němec 1901). Auch kleine Körnchen (Granula) im Plasma können an den Polen dichter angehäuft werden, was für die Entstehung von Spindelfasern von Bedeutung sein kann (vgl. unten).

Die polare Anhäufung, d. h. die dizentrische Anordnung des Plasmas, die bei höheren Organismen in der Prophase immer ausgebildet wird, kann, wie gesagt, mehr oder weniger ausgeprägt sein, und ebenso kann man sagen, daß bei dieser Anordnung ein größerer oder geringerer Teil des Plasmas in Mitleidenschaft gezogen wird. Für die Mechanik der Zellreproduktion ist es gleichgültig, ob die anfängliche und während der Kernteilung herrschende dizentrische Anordnung des Plasmas nur diejenigen Partien betrifft, die den Kern unmittelbar umgeben, oder ob sie weiter um sich greift und bis an die Hautschicht reicht. Das prinzipiell Wichtige ist, daß eine dizentrische Anordnung überhaupt auftritt, die sodann die folgenden Vorgänge dirigiert. Die primäre dizentrische Anordnung wird im Organismenreich in sehr wechselnder Weise realisiert (vgl. Kap. 6), bei den höheren Pflanzen besteht sie in der bipolaren Anhäufung eines Teiles des Plasmas. In beinahe allen Fällen muß diese dizentrische Anordnung, wie wenig umfangreich sie auch anfänglich ist, mehr und mehr um sich greifen, bis sie in der völligen Zweiteilung

der Zelle endigt. In speziellen Fällen, wie z. B. in Embryosackwandbelegen, hört die weitere Ausbildung der bipolaren Symmetrie nach der Teilung des Kerns auf. Solche Fälle sind aber nur Spezialfälle, die durch Wegfallen einiger Glieder des Zellreproduktionszyklus zustande kommen. In der Regel folgt ja bei höheren Organismen auf eine Kernteilung immer eine Zellteilung.

Bei größeren Zellen, oder solchen, die — wie die Sporen von *Equisetum* — speziell ausgebildet sind und demgemäß ein heterogenes Plasma besitzen, pflegt sich anfangs, um eine Ausdrucksweise Bertholds zu gebrauchen, das Plasma in der Umgebung des Kerns zu individualisieren, und hier wird zunächst eine dizentrische Anordnung ausgebildet, die nicht zugleich die peripherischen Plasmateile mit einbegreift. Aus der nach Berthold oben zitierten Beschreibung der Teilungsvorgänge der *Equisetum*sporen kann man ersehen, wie sich diese Verhältnisse im einzelnen gestalten.

Nach Berthold kommen prinzipiell ähnliche Verhältnisse in sich teilenden Zellen des jungen Markes und Grundparenchyms von Stengeln und Blättern bei *Tradescantia subaspera*, *Hyacinthus*, *Galanthus*, *Leucojum* u. a. Amaryllideen, im Mark von *Papaver Rhoeas*, *Rumex*, *Tragopogon* u. a. vor.

Diese anfangs lokalisierte dizentrische Anordnung des Plasmas geht wahrscheinlich notgedrungen aus der durch die Raumverhältnisse besonders bemerkbaren Arbeitsverteilung innerhalb der Zelle hervor, indem das Plasma gleichzeitig den allgemeinen Stoffwechsel, den Stoffaustausch mit der Umgebung und die ähnlichen Beziehungen zu dem Kern zu besorgen hat. Dadurch kann natürlich zunächst nur eine begrenzte Plasmamenge (obwohl diese freilich die größte zu sein pflegt) um den Kern gesammelt werden und an den für die Teilung derselben so wichtigen Symmetrieänderungen teilnehmen. Erst später und durch die besondere Wirksamkeit des „Phragmoplasten“ werden diese Symmetrieänderungen über den ganzen Protoplasten fortgepflanzt.

Da diese „Individualisierung“ einer zentralen Plasmapartie — wie gesagt — nur die Folge einer „Arbeitsverteilung“ ist, oder da sie besser so erklärt wird, daß die bei der dizentrischen Anordnung des Plasmas tätigen Kräfte nicht stark genug sind, um diese Anordnung sogleich der totalen Plasmamasse aufzudrücken, kann sie nicht als prinzipiell bedeutungsvoll betrachtet werden, obwohl selbstverständlich das Vermögen des Plasmas, eine solche Arbeitsverteilung zustande zu bringen, als für die gegebenen Fälle sehr zweckmäßig betrachtet werden muß und namentlich die Vorbedingung für Kernteilungen in mehrkernigen Zellen ausmacht (z. B. Embryosäcken). Denn bei kleinen Zellen, die ohne größere Safräume sind, tritt nachweislich keine solche „Individuali-

sicherung“ ein, oder (da die Hautschieht und die an dieser adhärierende Plasmamasse wohl immer ziemlich unberührt bleiben) sie wird nicht besonders ausgeprägt.

Die Variationsmöglichkeiten bei der Ausdehnung der für die Kernteilung (vgl. Kap. 6) zunächst ausreichenden dizentrischen Anordnung im Plasma sind aber sehr interessant, weil sie lehren, daß diejenige Bildung, die wir „Phragmoplast“ nennen und welche die Teilung des Zellenleibs vollführt (s. § 3), eine unbedingt notwendige und sehr zweckmäßige Einrichtung ist, indem in dieser Bildung eine dizentrische Anordnung erhalten wird, die durch Lagewechsel bzw. Ausdehnung des Phragmoplasten auch in großen Zellen vollständige Zweiteilungen des Zellenleibes bewirken kann.

In tierischen Zellen sind die „zentrierenden“ Kräfte meistens viel stärker und vor allem lokalisierter (vgl. Polstrahlung!), und hier kommt der wichtige Umstand hinzu, daß die Zweiteilung auch von außen nach innen beginnt. Wir wollen hier nicht näher auf diese interessanten mechanischen Verschiedenheiten der Pflanzen- und der Tierzellen eingehen (vgl. die Andeutungen in Kap. 6).

Der Phragmoplast entsteht nicht aus den in den Zwischenraum zwischen den Tochterkernen eingewanderten peripheren Plasmaschichten, wie es Berthold behauptete. Wenn er betreffs seiner Bildung an ein bestimmtes Plasma gebunden wäre, müßte es wohl das zwischen den Tochterkernen hinterlassene Spindelplasma sein. Überhaupt ist eine solche Wanderung von Schichten, wie es Berthold beschreibt, kein mit der Zellreproduktion notwendig verknüpftes Phänomen, obwohl in gewissen Fällen solche Wanderungen tatsächlich beobachtet werden (vgl. oben über *Equisetum*) und überhaupt durch die mit der Kern- und Zellteilung verbundenen zyklischen Stoffwechseländerungen weitgehende Strömungen und Verlagerungen in dem ganzen Protoplasten verursacht werden können.

Berthold (1886, S. 187) beschrieb bei *Tradescantia*, wie sich im Moment, in dem sich die Kernplatte gebildet hat, der Wandbelag (die Zellen führen „einen großen zentralgelegenen Zellkern, das Plasma füllt in wenig dicker hohlkugeliger Schicht den Raum zwischen ihm und der zarten Membran aus. Eine mehr oder minder große Zahl von Stärkekörnchen finden sich gleichmäßig durch dasselbe verteilt, nur die unmittelbare Nähe der Membran und des Kerns meidend“) an den Polen der Kernspindel dünner wird und die Hauptmasse der Stärke sich zu zwei Ringen sammelt, die jederseits der Kernplatte gelagert sind. Je weiter die Kernplattenhälften an die Pole hervordrängen, desto dichter wird der Stärkering, sein innerer Rand dringt allmählich vor und es entsteht zuletzt eine ziemlich dicke geschlossene äquatoriale Platte. Nach Zacharias (1888, Sp. 39) sollen aber die

Stärkemassen nicht so weit in den Äquatorialplan vordringen, wie es Berthold angibt, somit entsteht nach ihm der Phragmoplast nicht aus dem Wandplasma.

Selbstverständlich gehen die Umlagerungen und Strömungen, mit denen uns Berthold zuerst bekannt gemacht hat, in gesetzmäßiger Weise vonstatten, wie aus den gegebenen Schilderungen, sowie aus den unten mitzuteilenden späteren Angaben hervorgeht. Sie spiegeln somit das Wechselspiel der bei der Karyokinese und Zytokinese tätigen, die Symmetrie verändernden Kräfte ab. Diese Phänomene dürften aber weniger auf durch bestimmte Plasmateile bewirkte morphogene Prozesse (Membranbildung) hinzielen, als mit den Symmetrieänderungen notwendig verknüpfte sekundäre Prozesse vorstellen.

Da die bei den Teilungsvorgängen tätigen Kräfte sehr allgemeiner Natur sein dürften, d. h. da sich die Teilung bei verschiedenen Spezies in prinzipiell übereinstimmender Weise abspielt, sind auch die dabei hervorgerufenen Umlagerungen und Strömungen im Plasma meistens überall von demselben Charakter.

Die Strömungen und Verlagerungen in Tierzellen und bei niederen Organismen kann ich hier nicht schildern. Betreffs der Pflanzen konnte Zacharias bei *Tradescantia* die Ergebnisse Bertholds bis auf die Herkunft des Phragmoplasten bestätigen. In einem Referat über eine Abhandlung von Doflein erwähnt Zacharias<sup>1)</sup>, „daß er die Wanderung der blassen Stäbchen“<sup>2)</sup> in den Wurzelhaaren von *Chara* „von den Polen der Kernteilungsfiguren zu ihrem Äquator, und die spätere Rückwanderung der Stäbchen in die Umgebung der Tochterkerne“ hat beobachten können.

Da die bei der Kernteilung beobachteten Strömungen und Verlagerungen in dem sich nicht in der Nähe des Kerns befindenden Plasma als sekundäre Phänomene zu betrachten sind, leuchtet es ein, daß sie, ohne daß dadurch der Verlauf der Kernteilung beeinträchtigt wird, auch mehr oder weniger ausgeprägt sein und unter Umständen völlig fehlen können. Sogar in demselben Objekt scheinen große Schwankungen vorkommen zu können. So gibt Samassa (1898) an, daß er während der Kernteilung in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia* keine Strömungen im Plasma hat beobachten können.

### § 3. Der Phragmoplast.

Wir erwähnten oben, daß der „Phragmoplast“ nicht aus dem Wandplasma entsteht, sondern eher in Beziehung zu der Kernspindel

1) Bot. Ztg. 1901, Sp. 107.

2) a. a. O. 1888. Sp. 55.

stehen dürfte. Wir wollen jetzt etwas näher auf diese eigentümliche Bildung eingehen.

Zuerst müssen wir einige allgemeine Bemerkungen vorausschicken.

Während der Zellteilung wird außer der Zellmembran nichts spontan neu produziert. Man verstehe mich hier recht! Es entstehen zwei Kerne aus einem, zwei Zellplasmen aus einem usw., aber es handelt sich hier einfach um Fortpflanzung durch Teilung, nicht um wirkliche, morphologische Neuschaffung. Die Zellwand entsteht aber bei höheren Pflanzen auf Grund morphogenetischer Vorgänge im Plasma.

Als Glieder der zyklischen Vorgänge, die zusammen den Teilungsprozeß bilden, treten einige morphologische Bildungen auf, die bestimmte, temporäre Funktionen haben, und welche sodann wieder vergehen. Sie differenzieren sich aus dem Plasma ev. durch Entmischungsvorgänge aus, aber besitzen keine mit dem Zellkern und den Plastiden vergleichbare Selbständigkeit. Diese Bildungen sind der Phragmoplast und die Kernspindel. Von diesen scheint der Phragmoplast diejenige zu sein, die meist zu deutlicher und von dem übrigen Plasma abgegrenzter Ausbildung kommt, und welche eine notwendige Funktion zu erfüllen hat, während der Kernspindel vielleicht nur eine sekundäre Aufgabe zukommt.

Wir gehen nunmehr zu einer näheren Betrachtung des Phragmoplasten über.

Nach den Angaben, die hierüber nach lebendem Material gemacht worden sind (vgl. 1912b, S. 280), scheint der Phragmoplast zur Zeit seiner typischen Funktion von dem umgebenden Plasma scharf abgegrenzt zu sein. In den fixierten Präparaten tritt die Begrenzung zwar nicht so scharf hervor, denn die Lichtbrechungsverhältnisse sind hier z. T. ausgeglichen, der Phragmoplast hebt sich aber durch seine andersartige Struktur von dem übrigen Plasma ab.

Schon oben beschäftigten wir uns ein wenig mit der Herkunft des Phragmoplasten. Wir konnten nicht mit Berthold behaupten, daß er aus in den Zwischenraum zwischen den Tochterkernen eingewandertem Wandplasma gebildet würde, jedenfalls konnten wir dies nicht als Regel annehmen.

Die meisten Verfasser behaupten, daß der Phragmoplast aus der Substanz der Kernspindel gebildet wird. Nach der Art Zacharias' diese Sachen aufzufassen (vgl. unten), entwickle sich der Phragmoplast aus dem „Mutterkernrest“, er stelle den „Kernraum“ dar. Nach unseren eigenen Untersuchungen (Kap. 1, 2) scheint die Substanz, aus welcher der Phragmoplast gebildet wird, in Beziehung zu dem Inhalt der hellen Aushöhlung, in der die Chromosomen in der Metaphase liegen, zu stehen. Allerdings läßt sich weder aus den Angaben in

der Literatur noch aus unseren eigenen Untersuchungen entnehmen, daß die Bildung des Phragmoplasten immer in derselben Weise verläuft.

Verschiedene Tatsachen und Überlegungen scheinen nun aber darauf hinzudeuten, daß seine Genese nicht besonders streng an den Charakter des Plasmas gebunden ist, daß der Phragmoplast vielleicht nur durch einen Entmischungsvorgang entsteht, wobei die im Plasma aufgeschwemmten Körner und Tröpfchen entfernt werden, und daß die helle Aushöhlung im Plasma, die die Kernfigur hinterläßt, vielleicht nur benutzt wird, weil sie selbst das Resultat einer Entmischung darstellt, und also die Bildung des Phragmoplasten erleichtern dürfte.

Das wenigstens anfangs relativ hyaline Aussehen des Phragmoplasten ist wahrscheinlich keine für die Membranbildung unerläßliche Eigenschaft, denn tatsächlich kann die Scheidewand, z. B. in Embryosackbelegen, auch ohne Phragmoplasten gebildet werden. Wie wir oben erwähnten, ist auch die hauptsächliche Bedeutung des Phragmoplasten darin zu suchen, daß in ihm eine ausgeprägte dizentrische Anordnung entsteht, die eine Zweiteilung der ganzen Zelle durch eine plane Wandung ermöglicht. Wir können ja beobachten, daß bei den höheren Pflanzen die Polplasmen meistens zu so schwacher Ausbildung kommen, daß sie zwar die Zweiteilung des Karyotins (des Chromosomenhaufens) zu Ende führen können (Kap. 6), aber keine ausgeprägte bipolare Symmetrie im ganzen Plasma herzustellen vermögen. Und damit eine plane Wandung entstehe, muß offenbar eine ziemlich ausgeprägte und feste Anordnung der dieselbe bildenden Substanzen vorherrschen.

Eine solche regelmäßige und konstante Anordnung des Materials wird nun statt dessen in dem Phragmoplasten erzeugt. Über die Mechanik dieses Geschehens können wir uns hier nicht auslassen. Hier wollen wir uns nur mit den dabei stattfindenden morphologischen Veränderungen bekannt machen. Jedoch sei erwähnt, daß der Phragmoplast deutlich unter dem Einfluß richtender Kräfte seitens der beiden Tochterkerne steht. Daher kann man sagen, daß in ihm eine dizentrische Anordnung zustande kommt, obwohl die Zentren (d. h. die Tochterkerne bzw. Chromosomenhaufen) außer ihm liegen, oder man kann jedenfalls sagen, daß das Material in ihm eine Orientierung in bezug auf zwei opponierte und gleich starke Zentren annimmt.

Als eine Folge des hierdurch entstandenen „dynamischen Gleichgewichts“, wie wir uns ausdrücken können, werden gewisse Partikel, die in dem Phragmoplasten erzeugt werden oder dort hineinkommen, in der Äquatorialebene akkumuliert.

Diese Akkumulation in der Äquatorialebene, d. h. in einer Fläche,

die in der Mitte zwischen den wirksamen Zentren (hier den Tochterkernen) liegt, scheint eine allgemeine Erscheinung zu sein, die kein besonderes Merkmal der Funktion des Phragmoplasten ist. Wir sahen ja oben, daß ähnliche Platten im Plasma der Makrosporenmutterzellen von *Isoëtes* entstehen, und in den Embryosackwandbelegen können auch ohne weiteres im Plasma zwischen den Tochterkernen Äquatorialplatten gebildet werden. Noch andere Beispiele solcher Äquatorialplattenbildungen könnten hier genannt werden, falls wir an die Tiere und die Einzelligen gingen, und ein naheliegender Fall ist ja die Äquatorialplatte, die von den Chromosomen gebildet wird. Die Akkumulation von Körpern in einer Äquatorialebene kann also immer eintreten, wo zwei Zentren eine gleich starke Wirkung auf eine Plasmamasse ausüben. Mit den hierbei in Betracht kommenden Kräften wollen wir uns etwas in Kap. 6 beschäftigen.

Die Äquatorialplattenbildung ist auch in dem Sinne eine allgemeine Erscheinung, daß die akkumulierten Körper sehr verschiedener Natur sein können. Dies sieht man besonders deutlich, wenn man die verschiedenen Typen der erwähnten Kraftkonstellation betrachtet, aber es geht schon aus dem Umstand hervor, daß in dem Phragmoplasten oder überhaupt bei der Zellplattenbildung die Elemente der Platte sehr verschiedener Herkunft sein können.

In *Chara* z. B. bildet sich nach Debski (1897) eine Zellplatte aus extranuklearen Nukleolen. Zacharias (1890) fand bei Untersuchung lebenden Materials die Zellplattenanlage bei *Chara* aus kleinen Körnern und größeren, länglichen, blassen Körpern, welche sich auch im übrigen Plasma befanden, gebildet. Bei *Hemerocallis* bestand auch die junge Zellplatte aus „kleinen, länglichen, blassen, zu einander parallel gerichteten Körperchen“. In meiner Arbeit über Kernteilung an lebendem Material (1912b, S. 280) habe ich einige Angaben Strasburgers und Treubs über die Zellplattenbildung im Phragmoplasten bei *Tradescantia* und *Epipactis* zitiert. Treub (1878, S. 18) konnte sogar die Einwanderung der „kleinen, lebhaft bewegten Körnchen“ beobachten.

Die primäre Zellplatte scheint also aus recht verschiedenartigem Material bestehen zu können, selbstverständlich kann es aber nicht entschieden werden, ob nicht in den einzelnen Fällen die Elemente derselben aus Substanzen bestehen, die für die später erfolgende Zelluloseausscheidung von Bedeutung sind.

Nach den Angaben der meisten Forscher entsteht die endgültige Scheidewand wie eine Zelluloseausscheidung in der erwähnten primären Zellplatte. Selbstverständlich sind wohl Variationen bei der Bildung der letzteren zulässig, so daß sie nach Umständen stärker oder schwächer entwickelt und auch wohl diskontinuierlich sein kann.

Aber offenbar müssen wir diese primäre Zellplatte als eine sehr zweckmäßige Einrichtung betrachten, die die Stabilität der Scheidewandbildung sichert. Denn die Zellulose wird nur allmählich ausgeschieden, und eine zusammenhängende Schicht wäre wohl schwierig ohne solche materielle Stützpunkte zu realisieren. Bei einer solchen Auffassung der Bedeutung der primären Zellplatte wäre es ohne Belang, ob sie aus Körpern zusammengesetzt würde, die in keiner chemischen Beziehung zu der Zellulosebildung stünden, aber die Tatsache, daß die Zellulosewand in der primären Zellplatte entsteht, scheint dafür zu sprechen, daß die Natur hier zwei Funktionen an ein Substrat gebunden hat, was natürlich auch das Zweckmäßigste ist.

Die Bildungsweise der Scheidewandung bleibt dieselbe, ob der Vorgang sich in einem Phragmoplast oder in einem gewöhnlichen Plasma abspielt, ein Beweis für die oben mehrmals betonte nur relative Bedeutung der erstgenannten Bildung.

Bei unserer Auffassung der Aufgabe des Phragmoplasten versteht sich auch, daß diese nach Umständen in verschiedener Stärke zur Ausbildung kommen kann und daß nur quantitative Verhältnisse darüber entscheiden, ob die Zellteilung simultan oder sukzedan erfolgt.

Zu dem von uns oben über die plasmatische Natur des Phragmoplasten Erwähnten kann noch folgendes hinzugefügt werden.

Die Tatsache, daß die Phragmoplasten verschieden stark ausgebildet sein können und daß sie bei freier Zellbildung in Embryosackwandbelegen zu fehlen pflegen, spricht vielleicht dafür, daß sie nur eine Art Fortsetzung des Kernraumes (der hellen Aushöhlung bzw. der Kernspindel) vorstellen und daß ihre besondere Ausbildung und Abgrenzung nur eine unmittelbare Folge dieses „zufällig“ aufgedrückten stofflichen Gepräges ausmacht.

Offenbar wird aber die Abgrenzung und der besondere Charakter des Phragmoplasten eben durch die lebhaften Wechselbeziehungen, in denen er mit den Kernen während der Scheidewandbildung steht, hervorgerufen, denn ist diese beendet, so wird er blasser und verliert seine besondere Abgrenzung.

Die lebhaften Wechselbeziehungen, die während der Membranbildung zwischen den Tochterkernen und zwischen diesen und dem Plasma herrschen dürften, spiegeln sich fast immer in besonderen Anordnungen des letzteren ab. Es entstehen nämlich zumeist Strahlungen zwischen den Tochterkernen.

Solche Strahlungen wurden von Fitting in den Makrosporenmutterzellen von *Isoëtes* beschrieben (vgl. oben S. 469), und sie sind, nach allem zu urteilen, prinzipiell derselben Natur wie die „Polstrahlungen“ bei den Tieren, die wir als Bahnen für einen erhöhten

H. Lundegårdh, Chromosomen, Nukleolen u. d. Veränderung. i. Protoplasma etc. 482

Stoffaustausch halten müssen, oder welche vielleicht auch in mehr energetischer Weise entstehen.

Bei den höheren Pflanzen vermißt man — wie vorher gesagt — in der Regel Polstrahlungen, und wir führten dies oben auf die hier weniger ausgeprägten Polbildungen zurück. Falls die Strahlungen als Stoffwanderungsbahnen zu betrachten sind, können sie nur bei einer entsprechenden zähen Konsistenz des Plasmas entstehen, denn ist dieses beweglicher, so kann es offenbar ebensowohl en masse strömen. Die Pflanzenzellen haben nun bekanntlich im allgemeinen ein mehr bewegliches Plasma als die Tierzellen, und dies kann möglicherweise eine beitragende Ursache des Fehlens von Polstrahlungen ausmachen. In Pflanzenzellen kommen ja auch — wie wir vorher geschildert haben — während der Vorgänge der Zellreproduktion bedeutende Umlagerungen im ganzen Plasmakörper vor, was natürlich dem Entstehen von Strahlungen hinderlich ist.

Vermißt man Polstrahlungen bei höheren Pflanzen, so scheinen dagegen ihnen entsprechende Phänomene in dem Phragmoplasten vorzukommen.

Die einzigen Beobachtungen, die hierüber an lebendem Material gemacht worden sind, rühren von Treub (1878) her. Ich habe (1912b, S. 280) seine Beobachtungen zitiert. Aus der Beschreibung Treubs geht deutlich hervor, daß die Streifen oder Fäden („stries“), die er gesehen hat, das Resultat von Strömungen sind.

Wie weit verbreitet solche in dem Zwischenraum zwischen den auseinanderweichenden Tochterkernen befindliche Dinge sind, läßt sich nun nicht mit Sicherheit sagen, denn die fixierten Präparate, in denen man fast immer Fäden zwischen den Tochterkernen sieht, sind für die Beurteilung solcher Dinge nicht besonders geeignet. Wir haben ja dies oben bei dem Bericht über die Polstrahlungen bemerkt. Die präformierten Strahlungen pflegen bei der Fixierung undeutlich zu werden, während statt ihrer artifizielle Fadenstrukturen entstehen können.

Jedoch sprechen verschiedene Argumente dafür, daß die in fixierten Präparaten beobachteten Verbindungsfäden wenigstens z. T. lebenden Strukturen entsprechen. Zuerst seien die erwähnten Beobachtungen Treubs angeführt. Dann hat man an die übereinstimmende Richtung aller Fäden zu denken: Sie stehen alle mehr oder weniger senkrecht auf der Zellplatte. Schließlich erwähnen wir die relativ bedeutende Dicke der Verbindungsfäden und den Umstand, daß sie manchmal nicht bis an die Kerne reichen, sondern nur eine äquatoriale Zone einnehmen.

Selbstverständlich können Artefakte leicht erzeugt werden, und wir haben daher anzunehmen, daß ein Teil der Fäden und Strukturen in den Phragmoplasten Ausfällungsprodukte aus einer fällbaren Lösung

darstellen. Hierfür kann der Umstand sprechen, daß die Phragmoplasten nicht selten stark fädig sind in Präparaten, die sonst nicht besonders gut fixiert sind (vgl. S. 465).

Auch treten wohl leicht Deformationen und Verschmelzungen der Elemente der primären Zellplatte unter dem Einfluß der Fixierungsmittel ein. Hier sei eine Beobachtung von Zacharias (1888, Sp. 56) erwähnt. Er sagt bei Besprechung einer Arbeit von Strasburger, daß es an Alkoholmaterial freilich zuweilen so aussieht, als ob die Elemente der primären Zellplatte seitlich miteinander verschmelzen, „die Untersuchung frischen Materials in Eiweiß oder lebenden Zellen zeigt jedoch selbständige Körperchen in der Zellplatte“.

Da wir die Verbindungsfäden („Zellfäden“) als das Resultat reger Wechselbeziehungen in dem Phragmoplasten definiert haben, folgt hieraus, daß diese Bildungen in wechselnder Anzahl und Gestalt oder überhaupt in verschiedener Weise ausgebildet sein können, obwohl sie immer eine gewisse, durch die Kraftkonstellation bedingte Orientierung einnehmen. Und da die primäre Zellplatte eben durch eine Wanderung von Partikeln in Richtung gegen die Äquatorialzone zustande zu kommen scheint, leuchtet es ein, daß unter Umständen die Elemente der Äquatorialplatte mit den Verbindungsfäden korrespondieren können. Strasburger (1882b) und Berthold (1886, S. 208) nahmen auch an, daß die Zufuhr von Substanz zu der Zellplatte in der Richtung der Verbindungsfäden vor sich ginge. Diese Annahme deckt sich aber kaum mit allen Tatsachen, denn, wie Treub, Zacharias u. a. nachwiesen, werden Körnchen der Zellplatte auch von der Seite zugeführt.

Unsere allgemeine Definition der Zellfäden als das sichtbare Ergebnis der in dem Phragmoplasten tätigen opponierten und zusammenwirkenden Kräfte läßt sich auch mit den Beobachtungen Zacharias' (1888, Sp. 56) vereinigen, daß die Körperchen in der primären Zellplatte nicht unmittelbar mit den Zellfäden korrespondieren oder wie Verdickungen derselben auftreten. Er sagt hierüber: „Daß diese Körperchen Verdickungen von Fasern sein sollen, welche erst nach Reagentienbehandlung in dem Mutterkernrest sichtbar werden, in welchem erstere schon im Leben deutlich zu erkennen sind, dafür liegt kein Grund vor“. Tatsächlich haben Strasburger u. a. auch den Satz allzu dogmatisch getrieben, daß die Zellplatte nur durch äquatoriale Anschwellungen („Dermatosomen“) der Zellfäden entstünde. Wir wissen überhaupt nichts über die physikalische Natur dieser Fäden, aber verschiedene Tatsachen sprechen dafür, daß sie — wenn sie präformiert sind — eher wie ein Ausdruck des Zustands einer unter dem Einfluß einer bestimmten Kraftkonstellation stehenden heterogenen Plasmamasse als wie feste Fäden aufzufassen sind.

Die tatsächlichen Belege für die Auffassung Strasburgers sind auch nach den kritischen Untersuchungen A. Fischers (1899) bedeutend entkräftet worden. Denn gesetzt den Fall, daß der Phragmoplast eine verdünnte Eiweißlösung enthielte, — was keineswegs unwahrscheinlich ist — so würden ja die Elemente der primären Zellplatte besonders leicht wie „Strahlenwecker“ funktionieren und so Bilder wie die von Strasburger vorgeführten vortäuschen können. Es ist auch nicht undenkbar, daß unter dem Einfluß des Fixierungsmittels die Elemente der Zellplatte in axialer Richtung ausgezogen würden und so falsche grobe Zellfäden hervorbrächten. Überhaupt soll man sehr vorsichtig bei einer morphologischen Verwertung der Fixierungsbilder des Phragmoplasten sein, denn die Beobachtungen im Leben sind ja zumeist negativ ausgefallen.

Bei unserer Definition der Verbindungsfäden, die unserer allgemeinen Auffassung der Zellteilungsmechanik (vgl. Kap. 6) entsprungen ist, spielen die besonderen morphologischen Erscheinungen in dem Phragmoplasten eine untergeordnete Rolle, und wir werden nicht überrascht, ob die „Fäden“ in Verbindung mit den Elementen der Zellplatte stehen oder nicht oder ob sie überhaupt nicht ausgebildet werden. Alles dies muß mit quantitativen Variationen zusammenhängen, also mit der Intensität der tätigen Kräfte, mit dem Gehalt an festen oder überhaupt aufgeschwemmten Partikeln in der hellen Grundmasse des Phragmoplasten, usw.

Während einerseits Verbindungsfäden nicht immer bei der Zellplattenbildung auftreten (vgl. *Isoëtes*; Embryosäcke), so werden sie andererseits in dem Phragmoplasten nur so lange erhalten, bis die Zellmembran angelegt ist. Dies deutet darauf hin, daß für das Zustandekommen der „Strahlen“ oder „Fäden“ eine offene Kommunikation, eine ungehinderte Wechselwirkung zwischen den Tochterkernen erforderlich ist. Durch die Anlage einer lückenlosen Zellulosehaut fällt offenbar eine notwendige, allgemeine Vorbedingung für die Entstehung von Strahlungen zwischen den Zentren weg. Daher sieht man bei sukzedaner Zellwandbildung, daß die Verbindungsfäden zuerst in der Mitte, wo die Haut zuerst ausgeschieden wird, verschwinden.

Hier pflegt auch das Plasma eine körnige oder grob vakuolige Struktur anzunehmen<sup>1)</sup>. Die Elemente, die vorher unter dem Einfluß der richtenden Kräfte sich zu Fäden oder Zügen anordneten, zerstreuen sich nach der Schwächung dieser Kräfte und nehmen Anordnungen an, die durch die allgemeinen Gesetze für Emulsionen bestimmt werden. Ausnahmsweise können wohl dickere Stränge zwischen

<sup>1)</sup> Vgl. Strasburger 1880; Berthold 1886, Fig. 9, Taf. IV.

der Zellplatte und den Kernen persistieren. Strasburger (1880, S. 162) macht eine Angabe in dieser Richtung; jedoch ist es nicht ausgeschlossen, daß es sich hier um Artefakte handelt.

#### § 4. Spindelbildung. Allgemeines.

Nachdem wir uns jetzt mit den temporären morphologischen Erscheinungen im Plasma, die wir Polstrahlung und Verbindungsfäden, bzw. Phragmoplast nennen, bekannt gemacht haben, sind wir präpariert, auf eine Besprechung der umstrittensten Plasmadifferenzierungen während der Zellteilung einzugehen, nämlich auf die Probleme der Spindelbildung und der Struktur der Kernspindel.

Wir erwähnten in § 2, daß das Plasma bei bevorstehender Teilung sich häufig an dem Kern ansammelt. Die meisten Angaben hierüber beziehen sich zwar auf fixierte Präparate, aber auch im Leben hat man eine solche Ansammlung gesehen (vgl. S. 473f). Bei der Ansammlung oder Verdichtung des Plasmas um den Kern in fixierten Präparaten kann es sich auch um Artefakte handeln. Bei *Allium* z. B. fanden wir keine ausgesprochene Plasmaverdichtung um den Kern, Němec beschreibt dagegen eine solche in Kleinenberg-Präparaten, wobei es sich mutmaßlich um Artefakte handelt. Jedoch ist es natürlich nicht berechtigt, alle in fixierten Präparaten beobachteten Ansammlungen um den Kern in der Prophase für Artefakte zu halten.

Daß das Plasma in der Umgebung des Kerns eine Veränderung erfährt, geht schon aus der Beobachtung Flemmings (1879) hervor, daß um den Kern in „lockerer Knäuelform“ sich eine helle Zone ausbildet, die auch im Leben sichtbar ist.

Nach einigen Forschern entwickelt sich die Kernspindel aus der Plasmaschicht in der Umgebung des Kerns. Nach Strasburger (1888, S. 101 ff.) entsteht die Spindel in den Embryosackbelägen bei *Galanthus nivalis* in folgender Weise. Die Spindelanlage kennzeichnet sich zuerst als eine Plasmaansammlung um den Kern. Dann beginnt sich diese Ansammlung spindelförmig zu strecken. Mit beginnender Streckung des Zytoplasmas zur Spindelform fängt auch die longitudinale Streifung derselben an hervorzutreten. Die Pole spitzen sich ziemlich scharf zu und treten bei weiterer Streckung der Zytoplasmamasse warzenförmig hervor. Der Kern wird allseitig von der gestreiften Zytoplasmamasse umhüllt. Um die Pole der spindelförmigen Figur zeigt sich das angrenzende Plasma stärker angesammelt als um die äquatorialen Teile derselben.

Die Ansammlung um den Kern steht in anderen Fällen in keiner näheren Beziehung zu der Spindelanlage. In den Wurzelspitzen von

*Ephedra major* sammelt sich nach Strasburger (1900) in der Prophase eine dünne faserige Schicht um den Kern. Die Spindel wird aber hier in Gestalt von Polkappen angelegt.

### § 5. Die heterotypische Spindelbildung.

Nähere Beziehungen zwischen der Ansammlung des Plasmas um den Kern und der Spindelanlage wurden namentlich bei der heterotypischen Teilung aufgefunden. Hier verläuft die Spindelbildung nach einem etwas andersartigen Schema als bei der vegetativen Kernteilung. Wir haben uns zwar im Vorhergehenden nicht mit der heterotypischen Kernteilung beschäftigt, da aber die meisten Angaben über Spindelbildung eben betreffs dieser Teilung gemacht wurden, und da die Art der Spindelbildung bedeutend mehr variiert als die der Chromosomenbildung, scheint es mir geeignet, hier auch auf die heterotypische Spindelbildung einzugehen.

Fast alle Forscher, die sich mit dem Studium dieser beschäftigt haben, geben an, daß in der Prophase die Kernmembran von einer filzartigen Schicht umgeben wird. Belajeff (1894) beschrieb diese Schicht als ein „konzentrisch um den Kern gewundenes Fadenknäuel“, welches aus „der Kernwandung parallel in die Länge gezogenen Schlingen (Maschen) besteht“. Strasburger (1895) konnte bei *Larix*, das das Objekt Belajeffs war, seine Angaben bestätigen, jedoch fand er die Filzschicht schwächer als Belajeff. Bisweilen konnte sie sogar fehlen (vgl. Strasburger 1895, Fig. 18, Taf. II). Eine Filzschicht wurde außerdem von folgenden Forschern beobachtet: Osterhout (1897) bei *Equisetum*, Mottier (1897) bei *Podophyllum* u. a., *Helleborus* (Mottier 1898), Juel (1897) bei *Hemerocallis*, Lawson (1898) bei *Cobaea scandens*, *Gladiolus* (Lawson 1900), *Iris florentina*, *Disporum Hookeri*, *Hesperaloe Davyi*, *Hedera Helix* (Lawson 1903), Byxbee (1900) bei *Lavatera*, Smith (1900) bei *Osmonda*, Osterhout (1902) bei *Agave*, Allen (1903) bei *Larix*, Berghs (1905) bei *Paris quadrifolia*.

In anderen Fällen konnte man bei der heterotypischen Teilung keine Filzschicht nachweisen, oder deren Auftreten blieb fraglich. So konnten sich z. B. Strasburger (1895), Farmer (1895, S. 56), nicht von der Anwesenheit einer solchen Schicht bei *Lilium* überzeugen, wo sie von Belajeff (1894, S. 438) beschrieben wurde. Die Spindel wird hier erst in der Metaphase angelegt.

Die Filzschicht um die Membran des Kerns in Sporenmutterzellen pflegt zu dem Zeitpunkt aufzutreten, wo diese Membran aufgelöst wird.

Auch bei der Auflösung der Kernmembran bei vegetativer Kernteilung pflegen ähnliche fädige Strukturen aufzutreten, obwohl

hier meistens weniger ausgeprägt und jedenfalls nicht in der Regel. Ich verweise auf unsere eigenen Angaben in Kap. 1, 2. Mottier (1898, S. 152) hat auch in der Prophase in vegetativen Zellen einen „kinoplasmatischen Filz“ um den Kern gesehen, der aber so fein und gleichmäßig sein soll, daß er nur bei sorgfältigster Färbung sichtbar wird. Strasburger (1900, S. 118) hat auch etwas ähnliches in den Zellen der in Entwicklung begriffenen Samenanlagen und Antheren beobachtet.

Es ist jedoch schwierig, zu sagen, ob hier nicht auch Kunstprodukte vorliegen. Daß zur Zeit der Membranauflösung eine konzentrische Schichtung um den Kern auftritt, läßt sich wohl so erklären, daß die Faktoren, die das Entstehen einer Membran zwischen Kernsaft und Plasma bedingen, nicht momentan zu wirken aufhören, woher aus einer von innen nach außen fortschreitenden Auflösung eine konzentrische, regelmäßige und nicht zusammenhängende Schichtung resultiert. Eine höhere morphologische Bedeutung kann jedenfalls diesen unregelmäßig auftretenden und nicht selten fehlenden Schichten oder Fäden nicht zugeschrieben werden. Wir haben sie — wie schon gesagt — für ein sekundäres Phänomen zu halten, das im Zusammenhang mit den membranauflösenden Tendenzen steht.

In den meisten mit der heterotypischen Spindelbildung sich beschäftigenden Arbeiten wird aber dieser Filzschicht eine wichtige Rolle zuerteilt, indem man sie für die erste Anlage der Kernspindel hält. Man glaubt eine zusammenhängende Entwicklungsreihe konstatiert zu haben, in welcher die mit der Kernwandung anfangs parallelen „Fäden“ sich mehr senkrecht gegen diese stellten und in verschiedener Weise gruppiert würden, so daß die bekannte multipolare Spindelanlage der ersten Reifungsteilung bei den Pflanzen entstünde.

Suchen wir aus diesem Gewirr von Fäden das Wesentliche der heterotypischen Spindelanlage herauszukonstruieren, so würde es etwa so lauten, daß diejenige Plasmaschicht, die die Kernwandung umgibt, und welche nach Auflösung der Membran an den Kernsaft grenzt, eine etwas andersartige Beschaffenheit als das übrige Protoplasma bekommt und Gestaltsveränderungen erfährt, die so aussehen, als ob stumpfe pseudopodienartige Vorsprünge in das umgebende Plasma hineingeschoben würden. Diese kegelartigen Vorsprünge, die der erwähnten Plasmaschicht im Querschnitt ein Aussehen geben, das an die „Corona“ der Sonne erinnert, gehen allmählich zusammen, so daß schließlich aus der multipolaren Plasmaschicht eine zweipolige Spindel resultiert.

Welcher Natur die erwähnte Plasmaschicht ist, kann nicht gesagt werden. Man bekommt aber den Eindruck, daß sie entweder durch einen Entmischungsvorgang entsteht oder daß der Kernsaft z. T. nach

außen transportiert wird und eine Veränderung des angrenzenden Plasmas verursacht, denn die Substanz, aus der die Spindelanlage gebildet wird, hat ein helleres und wesentlich anders strukturiertes Aussehen als das umgebende Plasma. Dagegen kann kaum gesagt werden, daß sie von diesem scharf abgesetzt ist. Jedenfalls wird keine einheitliche Membran gebildet, vielmehr pflegt die Substanz der Spindelanlage nach außen eine ähnliche Begrenzung anzunehmen wie diejenige, die zwischen Kern und Plasma zur Zeit der Membranauflösung herrscht. Die besondere Struktur der Spindelangesubstanz lehrt, daß sie von wesentlich anderer Natur als das Körnerplasma ist. Es handelt sich hier offenbar um zwei Plasmamodifikationen, die sich in stofflicher Wechselbeziehung miteinander befinden, aber sich nicht leicht miteinander mischen.

Daß rege stoffliche Wechselbeziehungen zwischen der Spindelangesubstanz und dem übrigen Plasma herrschen, erscheint mir aus dem Umstand wahrscheinlich, daß man die kegelartigen Vorstülpungen der ersteren als Pseudopodien zu betrachten hat. Daß sie wechselnd sind, geht schon aus der wechselnden Konfiguration dieser „Corona“ hervor, und interessant ist in dieser Hinsicht folgende Bemerkung Lawsons (1903b, S. 91): „The fusion of the cones is probably a very rapid process, as the multipolar stages were only obtained from material fixed in field, immediately after being dissected from the plant. They are never found as frequently as the bipolar stage“.

Welche Kräfte das Entstehen dieser sonderbaren Vorstülpungen bedingen, kann nicht genau gesagt werden, voraussichtlich handelt es sich aber hier um ganz allgemeine Relationen zwischen dem ganzen Körnerplasma und der Spindelangesubstanz, sonst würden wohl die Vorsprünge keinen so stumpfen, kegelartigen Charakter annehmen.

Anfangs haben diese Kräfte eine isotrope Wirkungssphäre, denn die Kegel sind etwa gleichmäßig über die ganze Oberfläche des Kerns verteilt. Unter der soeben genannten Voraussetzung heißt dies, daß das Plasma noch eine monozentrische Anordnung besitzt. Bald, und nach dem oben Gesagten sogar schnell, lokalisieren sich die Kegel an zwei entgegengesetzten Seiten des Kerns, und dies heißt, daß das Plasma jetzt eine dizentrische Anordnung erhalten hat.

In der vorhergehenden Darstellung sind wir notwendig in das Gebiet der Kernteilungsmechanik eingetreten, und ein voraussehender Leser gewahrt vielleicht schon jetzt die Grundlinien unserer Theorie. Für diesmal dringen wir aber nicht weiter darin vor. In methodischer Hinsicht ist es aber sehr interessant und belehrend, wenn wir darauf acht geben, daß wir uns bei der Besprechung der Spindelfiguren nicht auf eine so reine morphologische Betrachtungsweise wie bei den Kernstrukturen beschränken können. Dies hängt mit dem Umstand zu-

sammen, den wir schon in der Einleitung berührt haben, daß die Spindelfiguren als morphologische Bildungen von geringerer Bedeutung sind als die Kernstrukturen. Zahlen und besondere Strukturverhältnisse, die die so wichtigen Kennzeichen der letzteren ausmachen, spielen bei den plasmatischen Bildungen, die während der Kernteilung auftreten, gar keine Rolle. Niemand glaubt, daß die erwähnten Kegel der heterotypischen Spindelanlage in bestimmter Zahl auftreten, und, wie wir unten sehen werden, bedarf es sogar keiner ausgeprägt zweipoligen Spindel, um die Verteilung der Chromosomen in gesetzmäßiger Weise vor sich gehen zu lassen.

Gemäß dieser in mechanischer Hinsicht untergeordneten Bedeutung der auffallenden Variationen bei der Spindelbildung kann man den einzelnen Zuständen der Spindelfigur keine besondere morphologische Bedeutung zuschreiben, und es verrät nur eine schiefe Auffassung unseres Gegenstandes, eine fehlerhafte Würdigung der Tatsachen, wenn man z. B. die Spindelfasern zu morphologischen Bildungen ersten Ranges erheben will.

Die bei der Spindelbildung herrschenden Kräfte dürften, wie wir vorhin erwähnten, von allgemeiner und relativ einfacher Natur sein. Daher sind große morphologische Variationen unter der Vorbedingung zulässig, daß immer dasselbe Endresultat erreicht wird.

Kehren wir nunmehr, nach dieser der Klarlegung der Natur unseres in Betracht genommenen Gegenstands dienenden Abweichung, zu unserem eigentlichen Thema zurück, so stoßen wir zunächst auf eine ziemlich verwickelte Frage, nämlich die Natur und Bedeutung der Faserstrukturen in der Spindelsubstanz.

Die Spindelfasern in der heterotypischen Spindelanlage. Da niemand diese Bildungen im Leben hat untersuchen können, wird hier die faserige Struktur in fixierten Präparaten gemeint. Diese Erklärung macht uns sogleich argwöhnisch. Denn wir wissen ja, daß die bedeutend gröberen Polstrahlungen, die im Leben beobachtet werden können, häufig ziemlich schlecht fixiert werden und daß Fadenstrukturen durch Ausfällung aus homogenen Eiweißlösungen künstlich entstehen können. Wir sind also nicht imstande, die Naturgetreueheit der Spindelfasern in anderer Weise zu beurteilen, als daß wir die Argumente zusammenstellen, die für Präformation oder für artifizielle Herkunft sprechen.

Für eine Präformation der Fäden in den multipolaren Spindelanlagen bei der heterotypischen Teilung spricht der Umstand, daß diese Fäden z. T. nur in gewissen Richtungen verlaufen. In den „Kegeln“ pflegen sie nämlich meistens längsgerichtet zu sein.

Für artifizielle Herkunft spricht der Umstand, daß viele Fäden

kreuz und quer verlaufen und daß sie z. T. von Körnchen oder Unebenheiten ausgehen. Bei Mottier (1897, Fig. 32—34) sieht man einige Faserbündel an Körnchen ansetzen. Die Fig. 4 Taf. VI bei Juel (1897) erinnert lebhaft an die künstlichen Strahlenfiguren A. Fischers (1899). Viele Forscher geben auch an, daß die Fäden an Körnchen haften oder aus Körnerreihen bestehen.

Daß die Fäden in der Substanz der Spindelanlage wenigstens zum Teil artifizielle Bildungen sind, erscheint mir auch deshalb wahrscheinlich, weil man in denselben Präparaten, die die genannten Strukturen aufweisen, Strahlungen um die Ruhekerne oder um Körnchen im Plasma beobachtet hat. Eine radiäre Strahlung um den Ruhekerne wurde von Belajeff<sup>1)</sup> bei *Larix*, Osterhout (1897) bei *Equisetum*, Mottier (1897, 1898) bei *Podophyllum* u. a., Allen (1903) bei *Larix* beobachtet. Mottier (1898) beobachtete Strahlungen von bestimmten Punkten im Zytoplasma („Zytoastern“). Schöne Strahlungen um Einschlußkörper im Plasma wurden von Bernard (1905) bei *Lilium* beschrieben. Auch in der Fig. 5, Taf. V bei Körnicke (1906) findet man schöne Strahlungen. Verdächtige Strahlungen sind auch mehrere andere, die in den erwähnten Arbeiten Mottiers abgebildet sind. Wir erwähnen diese Bildungen nur, weil sie von Mottier in Übereinstimmung mit Strasburger unter der sehr ungeeigneten Benennung „Kinoplasma“ geführt werden.

Im Leben können mutmaßlich Fäden oder Strahlen außer durch einfache Ausziehung bei dem Entstehen der Kegel auch in ähnlicher Weise, wie wir es oben bei dem Phragmoplasten geschildert haben, gebildet werden. Wir stellten ja die Behauptung auf, daß die Substanz, aus welcher die Spindelanlage besteht, sich unter dem Einfluß gewisser Kräfte befindet, die das Entstehen der Kegel bedingen. Diese Kräfte könnten in ähnlicher Weise wie bei dem Phragmoplasten besondere Anordnungen in dem Stoffinhalt herbeiführen, so daß eine gestreifte Struktur aufträte. Feste Bildungen können die Fäden jedenfalls nicht sein, denn die Kegel bewegen sich.

### § 6. Die vegetative Spindelbildung.

Ein Merkmal der heterotypischen Spindelbildung bei höheren Pflanzen ist die anfangs radiäre und allmählich bipolar werdende Anordnung der Spindelsubstanz. Wir führten dies darauf zurück, daß die dizentrische Anordnung im Plasma erst ziemlich spät ausgebildet wird (vgl. Kap. 6).

<sup>1)</sup> 1894; vgl. über *Larix* auch Guignard 1885, Schaffner 1898, Strasburger 1888.

In den vegetativen Zellen wird dagegen die dizentrische Anordnung des Plasmas, wie wir im Anfang dieses Paragraphen sahen, früh kenntlich, und in Übereinstimmung damit ist die Spindelanlage hier in der Regel von Anfang an zweipolig. Nur ausnahmsweise werden mehrpolige Spindeln gebildet, und werden solche mehrpolige Spindeln noch in der Metaphase erhalten, so tritt — wie zu erwarten — eine abnorme Distribution der Chromosomen ein. In Embryosackwandbelägen von *Galanthus nivalis* beobachtete Strasburger ausnahmsweise dreipolige (1888, Fig. 43) oder mehrpolige (Fig. 34) Spindeln. Auch bei der heterotypischen Teilung muß die Spindel bipolar oder wenigstens „diarch“ sein. Mottier (1897, S. 179) hat unter vielen Tausenden von ihm studierten Spindeln „nur einen einzigen Fall bemerkt, wo eine dreipolige Spindel bis zu den Anaphasen erhalten blieb. In diesem Fall begaben sich übrigens nur ein oder zwei Chromosomen nach dem dritten seitlich gelegenen Pole“. Da die typische Ausbildung der Spindel von einer dizentrischen Anordnung im Plasma abhängig ist, so leuchtet es ein, daß abnorme Spindeln immer zweckwidrig sind, denn eine mehrzentrische Anordnung im Plasma kann bei normalen Teilungen keine regelrechte Zweiteilung des Zellinhalts und des Kerninhalts zuwege bringen.

Die Art und Weise, in welcher die vegetative Kernspindel angelegt wird, kann auch ebenso, wie bei der heterotypischen Spindel, obwohl in etwas anderer Richtung, ziemlich wechselnd sein.

Ein besonderes Merkmal der vegetativen Spindelanlage außer dem, daß sie von Anfang an bipolar ist, besteht darin, daß sie von einer besonderen Membran von dem übrigen Plasma abgegrenzt zu sein pflegt. Es werden mit andern Worten in der vegetativen Prophase Polkappen gebildet.

Die Polkappen werden von allen Forschern in übereinstimmender Weise geschildert. Sie sind anfangs hyalin, an den künftigen Polen stärker entwickelt, wie schon der Name angibt, und werden erst allmählich mit longitudinal verlaufenden Fäden erfüllt. Polkappen wurden von uns bei *Allium Cepa* und *Vicia Faba* (Kap. 1, 2), und früher von Rosen (1894, S. 249) bei *Hyacinthus* u. a., Fulmer (1898, S. 239) bei *Pinus*keimlingen, von Němec (1898) u. a. bei *Solanum tuberosum*, von Grégoire und Berghs (1904) bei *Pellia epiphylla* usw. beschrieben. Němec (1899) gibt eine Zusammenstellung von Pflanzen, die Polkappen ausbilden, und bei Strasburger (1900, S. 118, 120) findet man auch einige hierher gehörige Angaben.

Die Polkappen können verschieden entwickelt sein. Bald stellen sie wahre Kappen an den Polseiten des Kerns vor, bald wird rings um den Kern eine Vakuole gebildet, die eine ellipsoidische Form hat, und deren große Achse die Polplasma verbindet.

Ungeachtet, daß Polkappen bei vielen Pflanzen das erste Zeichen der Spindelbildung vorstellen, kommen solehe bisweilen nicht vor. Wir erwähnten oben (§ 4) die Spindelbildung in den Embryosackwandbelegen von *Galanthus nivalis*, die von Strasburger beschrieben wurde. Hier werden keine Polkappen angelegt, sondern die Spindel entwickelt sich aus einer Plasmaansammlung um den Kern. Bei *Galanthus* und vielleicht immer in Embryosackwandbelegen hat also die Spindelbildung eine gewisse Ähnlichkeit mit derjenigen bei der heterotypischen Teilung, abgesehen davon, daß die Spindel im ersteren Falle von Anfang an bipolaren Charakter besitzt.

Auch bei Zellarten, die als Regel Polkappen ausbilden, kommen Schwankungen vor, derart, daß die Kappen ausnahmsweise sehr klein sein oder sogar fehlen können. Strasburger (1900, S. 118, 120) teilt einige Angaben hierüber mit. Grégoire et Berghe (1904, S. 213) fanden bei *Pellia epiphylla* Fälle, wo Polkappen nicht ausgebildet werden. In diesen Fällen soll sich statt dessen der Kern ellipsoidisch strecken. Diese Beobachtung ist interessant, weil wir bei *Allium* und *Vicia* etwas Ähnliches gefunden haben (vgl. S. 391 und 408.)

Die Variationen bei der Spindelbildung können noch weiter gehen, wie aus den Beobachtungen von Guignard (1891, Embryosackmutterzellen von *Lilium*), Went (1887, S. 222) und Strasburger<sup>1)</sup> hervorgeht. Sie haben nämlich Bilder gesehen, wo die fertige Spindel von der erhalten gebliebenen Kernwandung umschlossen blieb. Bei Pilzen u. a. ist dies bekanntlich eine normale Erscheinung.

Bei höheren Kryptogamen, die sonst ähnliche Kernverhältnisse wie die Phanerogamen aufweisen, vermißt man manehmal Polkappen. Bei *Equisetum* werden solehe nicht gebildet (Němec 1900, S. 63). Auch bei *Chara* (Debski 1897, S. 236) werden keine Polkappen angelegt.

### § 7. Die Bedeutung der Spindel.

Sowohl allgemeine wie individuelle Schwankungen in dem Aussehen der Spidelanlagen kommen also vor, und da sie doch in allen Fällen prinzipiell ähnliche Spindeln hervorbringen, deutet das erwähnte Sachverhältnis darauf hin, daß die Spindel kein morphologisch wichtiger Körper ist, daß sie nur eine Lösung einer Aufgabe darstellt, die auch in anderer Weise befriedigend gelöst werden kann. Wir begegnen also hier wieder einem Zeichen der großen Allgemeinheit (dies Wort in dem S. 440 entwickelten Sinn genommen) der Kernteilungsprozesse, die mit ihrem unter den verschiedenartigsten Umständen immer gleichen mechanischen Charakter zusammenhängt.

<sup>1)</sup> (1888); vgl. auch Belajeff 1894, Fig. 2; Strasburger (1895), S. 169 (Pollenmutterzellen von *Orchis mascula*).

Wie die früheren Entwicklungsstadien der vegetativen Spindel, so kann auch der morphologische Charakter der fertigen Spindel sehr wechselnd sein. Und bei allen wechselnden Gestalten muß sie nur eine Eigenschaft konstant erhalten, nämlich ihre Zweipoligkeit, denn eben in der dizentrischen Anordnung des plasmatischen Materials liegt das allgemeine und unerläßliche Kennzeichen der Rolle, die das Plasma während der Kernteilung zu spielen hat. Und damit wir diese Rolle recht auffassen, müssen wir berücksichtigen, daß die Zweipoligkeit der Spindel kein streng morphologisches Kennzeichen in dem Sinne ist, daß diese wie eine wahre Spindel oder ein Doppelkegel aussehen soll. Die Kernspindel kann vielmehr beliebig gestaltet sein, also beliebig viele spitze Ausprünge besitzen, sofern nur diese in zwei diametral entgegengesetzten Gruppen gesammelt sind, die Spindel also nur ihre größte Ausdehnung zwischen den Polplasma hat. Wir können diese Dinge zwar hier nicht vollständig entwickeln, schon bei Besprechung der heterotypischen Spindel erwähnten wir aber, daß die letzte Ursache der Entstehung der zweipoligen Spindel bei höheren Pflanzen (die also keine Zentrosomen oder dergleichen Bildungen besitzen) in einer dizentrischen Anordnung im Plasma zu suchen ist. Daß die Zweipoligkeit der heterotypischen Spindel erst in einem späteren Entwicklungsstadium erreicht wird, dürfte nach unserer Meinung folglich damit zusammenhängen, daß hier die dizentrische Anordnung im Plasma erst später erreicht wird; die Multipolarität der heterotypischen Spindelanlage wäre somit einfach durch die anfängliche Isotropie des Plasmas verursacht. Bei der vegetativen Teilung tritt aber die dizentrische Anordnung im Plasma früh auf, schon ehe die Spindel angelegt ist, und daher bekommt diese auch von Anfang an eine typisch bipolare Ausgestaltung.

Der Leser dürfte jetzt klar einsehen, daß das Essentielle bei der Anordnung der plasmatischen Teile während der Zellteilung die Bipolarität ist. Diese dizentrische Anordnung in dem Körnerplasma teilt sich der Substanz der Spindelanlage mit, so daß auch diese bipolar ausgestaltet wird. Daher wurden wir zu der Annahme geführt, daß eine gewisse Attraktion, eine Wechselbeziehung zwischen Körnerplasma und Spindelsubstanz herrsche.

Die bipolare Anordnung der Spindelsubstanz kann die treibende Ursache der dualistischen Verteilung der Chromosomenhälften in der Anaphase sein, aber offenbar kann die Chromosomenwanderung ebensowohl auf die dizentrische Anordnung im Plasma direkt zurückgeführt werden. Man kann, mit andern Worten, eine Attraktion, oder, allgemeiner gesagt, Wechselbeziehungen zwischen Polplasma und Chromosomen annehmen (vgl. Kap. 6).

In der Tat sprechen die unten zu erwähnenden morphologischen

Tatsachen für die letztere Behauptung, und wir haben demnach die Kernspindel vielleicht nur als ein vorteilhaftes Medium, einen geeigneten Raum zu betrachten, in dem die Manipulationen bei den Chromosomenverlagerungen ungestört fortlaufen können.

Die Ausbildung der Spindel kann nämlich mehr oder weniger vollkommen sein, und nicht selten hat der helle Raum, in dem die Chromosomen in der Metaphase liegen, eine so willkürliche Gestaltung und Begrenzung, daß man mit bestem Willen nicht von einer wahren Spindel reden kann. Wir haben solche Erfahrungen in reichem Maße bei unseren eigenen Untersuchungen gesammelt (Kap. 1 u. 2), und diese speziellen Erfahrungen lassen uns aus guten Gründen behaupten, daß mehrere Angaben und Abbildungen von schönen Spindeln in der Literatur nicht unbedingt dem allgemeinen Sachverhältnis entsprechen dürften. Wir wollen uns mit dieser Andeutung begnügen und keine eingehende Kritik anstellen, die, wie man versteht, in den Einzelheiten nicht eben leicht zu führen wäre. Wir zweifeln keineswegs daran, daß schöne Spindeln existieren, wir wollen nur feststellen, daß es auch Fälle gibt, in denen keine typischen Spindeln ausgebildet werden und die Kern- und Zellteilungen dessen ungeachtet gleich glatt vor sich gehen.

Offenbar ist die Substanz der hellen Aushöhlung in dem Plasma in der Metaphase in kernteilungsmechanischer Hinsicht homolog mit der wohl ausgebildeten Spindel. Diese Substanz unterscheidet sich von dem übrigen Plasma dadurch, daß sie nicht emulsionsartig, körnerfrei ist. Dagegen kann sie Fadenstrukturen enthalten, die in dieser oder jener Weise entstanden sind. Wahrscheinlich sind diese von dem Körnerplasma abweichenden Eigenschaften der Spindelsubstanz von großer Bedeutung für die Erhaltung der Chromosomen während der notwendigen Manipulationen in den Meta- und Anaphasen, denn im Körnerplasma werden sie, wie man weiß, schnell aufgelöst. Dieses sieht man schon, wenn sie an die Polplasmata gekommen sind. Die neuen Kerne entstehen ja eben durch partielle Auflösung, Vakuolisierung der Tochterchromosomenhaufen. Nach meiner Meinung haben wir die Bedeutung der hellen Aushöhlung im Plasma bzw. der damit homologen Spindel oder kurzweg der Spindelsubstanz, wie wir zusammenfassend sagen können, in dieser chemischen Neutralität aber auch darin zu suchen, daß sie eine Konsistenz besitzt, die der ganzen Kernteilungsfigur eine gewisse Stabilität gibt.

Verschiedene Umstände sprechen dafür, daß die Spindelsubstanz ziemlich zähflüssig ist: 1. Sie stammt zum großen Teil aus dem Kern, und dieser besitzt eine sehr zähflüssige Konsistenz, worüber verschiedene Angaben vorliegen, die ich hier nicht zusammenzustellen brauche; 2. nach meinen Untersuchungen an lebendem Material muß

man annehmen, daß die Meta- und Anaphasefiguren recht stabil sind (vgl. 1912b, S. 252); 3. fassen die Zoologen (z. B. Carnoy, Hermann) die Spindel als ein ziemlich resistentes Gebilde auf.

Daß die Natur bei der Spindelbildung in erster Linie auf einen allgemeinen Endzweck hingezielt hat, geht schon daraus hervor, daß die Spindelanlage mit keinem besonderen morphologischen Bestandteil des Plasmas genetisch verknüpft wird. Wir haben ja oben geschildert, wie die Spindel als Polkappen angelegt werden kann, oder daß sie sich aus einer Plasmaansammlung um den Kern bildet, oder daß sie endlich nur den erweiterten Kernraum vorstellt. Der Zweck wird offenbar erreicht, wenn nur die Spindelsubstanz einen so großen Platz einnimmt, daß es Raum genug für die darin stattfindenden Chromosomenmanipulationen gibt.

Wir können sogar nicht behaupten, daß in stofflicher Hinsicht die Spindelanlagen, die aus Polkappen oder aus dem erweiterten Kern hervorgehen, übereinstimmend wären. Offenbar ist es namentlich von Wichtigkeit, daß gewisse Eigenschaften des Körnerplasmas fehlen, und die fertige Spindel wird jedenfalls zum größten Teil aus dem Kernraum gebildet, nachdem sich die diese umhüllende Membran aufgelöst hat. Die Spindelsubstanz kennzeichnet sich vornehmlich durch eine ziemlich große Armut an fällbaren Körpern. Der Kernsaft ist ja zu dem Zeitpunkt der Membranauflösung in dieser Hinsicht beinahe vollständig leer, und sicher ist es, daß der Kernsaft nicht auflösend auf die Chromosomen wirkt. In einem Spindelraum von derselben oder beinahe derselben Zusammensetzung wie der Kernsaft haben die Chromosomen also nichts Besonderliches zu befürchten.

Jedoch geht schon aus der unscharfen Begrenzung der Spindelsubstanz gegen das Körnerplasma hervor, daß von hier aus Stoffe leicht in sie eindiffundieren können, und tatsächlich kann man eine allmähliche Vermehrung von fällbaren Körpern in dem Spindelraum konstatieren.

Ebenso werden ja in den Polkappen, die anfangs ganz leer an fällbaren Körpern sind, allmählich Fäden sichtbar, was auf einen erhöhten Stoffinhalt hindeutet. Woher die Substanz der Polkappen ursprünglich kommt, ist nicht leicht zu entscheiden. Die meisten Forscher behaupten, daß sie aus dem Kern herausdiffundiert sei, und unsere Beobachtung (Kap. 1, 2), daß das Volumen des Kerns bei dem Wachstum der Polkappen häufig verkleinert wird, stimmt mit dieser Behauptung überein. Jedoch könnten wohl die fällbaren Stoffe, die in den Polkappen allmählich auftreten, vielleicht aus dem Plasma stammen, denn im Kernsaft kommen zu diesem Zeitpunkt solche nicht gelöst vor.

Daß diejenigen Kräfte, die nicht selten eine spindelförmige Gestalt

des hellen Raumes um die Chromosomen bedingen, allgemeiner Natur sind, geht daraus hervor, daß sowohl die Substanz der Polkappen, wenn solche vorhanden sind, wie die Substanz des Kerns (der Kernsaft), wenn Polkappen fehlen<sup>1)</sup>, eine bipolare Ausziehung erfahren. In allen Fällen wird offenbar die bipolare Gestalt durch die dizentrische Anordnung im Plasma bedingt, die sich durch das Entstehen der Polplasmen kenntlich macht.

### § 8. Die Spindelfäden.

Nachdem wir uns nun mit den wichtigsten morphologischen Gestalten der Spindelsubstanz beschäftigt und auch die mutmaßliche mechanische Bedeutung derselben gestreift haben, bleibt auf die Einzelheiten in der Struktur der Spindel einzugehen. Es kann aber nützlich sein, vorauszuschicken, daß wir damit ein Gebiet berühren, das, wie wir schon im Anfang dieses Kapitels hervorgehoben haben, im allgemeinen nicht kritisch behandelt wurde. Wir haben daher, hier wie in vorher behandelten ähnlichen Fällen, so zu verfahren, daß wir die in der Literatur vorfindlichen Angaben durch unsere eigenen Ergebnisse beleuchten und zugleich nachsehen, inwieweit namentlich die Ergebnisse A. Fischers (1899) hier Berücksichtigung finden können.

Zuerst stellen wir fest, daß auch die Angaben in der Literatur in der Richtung gehen, daß die Kernspindel und namentlich die Pole derselben sehr verschieden gestaltet sein können. Bei *Galanthus* und *Fritillaria* (Embryosackwandbeläge) sitzen nach Strasburger die Spindelpole wie flache stumpfe Kegel auf den Tochterkernen und verschwinden dann. Belajeff (1894), Farmer (1895), Osterhout (1897), Mottier (1897, 1898) geben an, daß die Spindelpole entweder scharf zugespitzt oder abgestumpft sind. Häufig wurden auch mehrspitzige Pole beobachtet. Gehen wir so zu einer Betrachtung der Spindelfasern über.

In der Literatur hat man unter „Kernspindel“ nur diejenige Figur, die durch die Spindelfasern gebildet wird, verstanden. Oben haben wir den Begriff Spindelsubstanz aufgestellt und meinen, daß die echte Kernspindel nur eine spezielle und freilich häufig auftretende morphologische Zustandsform dieser Substanz ansmacht. Diese erweiterte Begriffsstellung wird dadurch geboten, daß wir am lebenden Material keine Spindelfasern gesehen (vgl. 1912b) und auch in fixierten Präparaten häufig nur eine helle Anshöhlung im Plasma, aber keine typische Spindelfigur gefunden haben.

<sup>1)</sup> Vgl. hierzu die oben zitierten Angaben Grégoires et Berghs über *Pellia epiphylla*, sowie unsere eigenen diesbezüglichen Angaben in Kap. 1 u. 2.

Wir fanden bei unseren vergleichenden Untersuchungen (Kap. 1, 2), daß die Spindelfasern recht verschiedener Herkunft sein dürften, indem einige vielleicht präformiert sind, während andere als Fällungsprodukte betrachtet werden müssen usw., wie es im Anfang dieses Kapitels erwähnt wurde.

Besonders verdächtig müssen natürlich diejenigen Fälle sein, wo Fasern zwischen Körnchen im Plasma und Höckern an den Chromosomen verlaufen. Ich habe zahlreiche solche Fälle in Kap. 1, 2 (vgl. S. 398 und 420) erwähnt. Farmer (1895, S. 59) fand in den *Lilium*-Antheren, daß die Fäden in der Regel an den Spindelpolen „zu verschiedenen Punkten hin konvergieren. Und an den Punkten, wo sie zusammentreffen, liegen Körnchen verschiedener Größe“. Außer diesen Körnchen sieht man aber auch andere ganz ähnliche, die in keiner Beziehung zu Spindelfäden stehen, „obwohl es nicht selten ist, daß ein Faserbündel den Hauptverlauf der Fäden verläßt und nach einigen der außerhalb liegenden Körnchen hin konvergiert“<sup>1)</sup>. Die Körnchen sollen von Nukleolen stammen, auch sind sie „oft durch Plasmafäden miteinander verbunden, und dies ist namentlich bei den nahe den Enden der Spindel gebildeten der Fall“. Wenn die Körnchen ungewöhnlich groß sind, was bei gewissen Varietäten von *Lilium Martagon* der Fall ist, beeinflussen sie die Spindelfasern mehr, als wenn sie klein sind. Wenn die Körnchen sehr zahlreich sind, kann die ganze Spindel unregelmäßig werden<sup>2)</sup>. Auch Grégoire (1899) fand, daß die zahlreichen Körperchen, welche im Zytoplasma verteilt sind, einen Einfluß auf die Entstehung der Spindelfasern ausüben. Jedoch hat er keine Beziehungen zwischen der Lage dieser Körperchen und den Stellen, nach welchen die Fasern konvergieren, gefunden. Früher verwechselte man bekanntlich bei höheren Pflanzen gewisse Körper, die auf Grund der dizentrischen Anordnung im Plasma an den Polen angesammelt waren (§ 2), mit Zentrosomen, was zeigt, daß diese Körper in Beziehung zu den Spindelfasern standen.

Belajeff (1894) fand in den Pollenmutterzellen von *Larix* einen „Knoten“, aus welchem ein Faserbündel entspringt, das gegen den Kerninhalt gerichtet ist. Guignard bildete bekanntlich prächtige „Sonnen“ ab, die aber nach späteren Untersuchungen nur zufällige Bildungen waren<sup>3)</sup>.

<sup>1)</sup> a. a. O. S. 60, vgl. Farmer, Fig. 17 u. 18, Taf. III.

<sup>2)</sup> Vgl. Farmer a. a. O. Photogr. 18a—d.

<sup>3)</sup> In der Kontroverse über die Zentrosomen bei höheren Pflanzen waren folgende Forscher mit beteiligt: Farmer (1895), Zimmermann (1896), Strasburger (1895, 1900), Schaffner (1895, 1896, 1901), Mottier (1897), Raeborski (1897), Demoor (1894), Guignard (1898), Yamanouchi (1901), Körnieke (1903, 1906), Bernard (1900, 1906).

Němec (1898) machte eine Zusammenstellung über das Vorkommen zentrosomenähnlicher Körper. Er unterschied dabei zwei Gruppen: Gebilde, die schon in ruhenden Zellen bestehen und bei der Kernteilung an die Pole transportiert werden, ferner Gebilde, die erst zur Zeit, wo die Spindel ausgebildet ist, an deren Polen auftreten und nach Fertigstellung der Tochterkerne verschwinden. Einmal sind es dichte, körnige, mit zahlreichen winzigen Vakuolen durchsetzte Plasmamassen, dann wieder sind es homogen erscheinende, öfters in mehrere Körperchen zerfallene, plasmatische Gebilde, ferner solche, die sich in der Färbung wie Nukleolen verhalten und zum Teil wohl auch echte extranukleäre Nukleolen sind. Daß ähnliche Bildungen sich besonders an den Polen ansammeln, hängt selbstverständlich mit der dizentrischen Anordnung im Plasma zusammen (vgl. S. 474). Körnieke (1903, S. 94) erwähnt, daß ihm häufig Fälle begegnet sind, wo „extranukleäre Nukleolen jene Stellen im Plasma einnehmen, an welchen man ebenfalls Zentrosomen vermuten konnte. Auch können Anlagen von Chromatophoren hier und da in den Eizellen Stellungen einnehmen, welche an die von Zentrosomen erinnern, und so Anlaß zu Täuschungen geben“. Polstellungen von Nukleolen fanden Němec und Mano in *Solanum*, Mano in *Phaseolus* und ich in *Cucurbita* (Kap. 2). Hier beobachtet man aber keine Beziehungen zwischen den bedeutenden Nukleolen und den Spindelfasern.

Bei *Larix europaea* fand Juel (1900) neben den Polen in der Embryosackmutterzelle Körneransammlungen. Bei *Chara fragilis* fand Debski zahlreiche nukleolenartige Körper an den Polen. In einigen Fällen sind die Spindeln hier mehrspitzig, „indem die Fasern nach einigen von den nukleolenartigen Körpern konvergieren“<sup>1)</sup>. In den Anaphasen und Telophasen endigen die Verbindungsfasern vielfach bei kleinen Körperchen (Debski 1897, S. 239). Strasburger (1900, S. 128) fand in den strahlungsreichen Pollenmutterzellen von *Larix* kleine extranukleäre Nukleolen vornehmlich auf den Fasern verteilt, oder als Endpunkte der Fäden. — Daß die Spindelfasern häufig an die Chromosomen, und zwar vorwiegend an Vorsprünge, Höcker oder Schleifenwinkel derselben ansetzen, ist eine allbekannte Tatsache.

Alle die hier zitierten Angaben können bis zu einem gewissen Grade mit den von A. Fischer (1899) erhaltenen Resultaten verglichen werden. Die Körnerchen usw. könnten als „Strahlenwecker“ fungieren. Will man annehmen, daß die in erwähnter Weise befestigten Spindelfasern und Bündel Fällungsprodukte seien, so stehen auch nicht die Beobachtungen, die einige Forscher an *Solanum* und *Phaseolus* und

<sup>1)</sup> Debski 1897, S. 237, u. Fig. 13, 16, Taf. IX.

ich selbst besonders an *Cucurbita* gemacht habe, daß nicht immer Strahlungen von polständigen Nukleolen und Körnchen oder besonders von Körnchen in dem Körnerplasma ausgehen, im Wege. Die Spindelsubstanz dürfte für die Schaffung künstlicher Strahlungen besonders geeignet sein. Daß aber auch von Körnchen in dem übrigen Plasma Strahlen ausgehen können, haben wir bei *Allium* (S. 400) gesehen.

Wenn also Spindelfasern mutmaßlich durch Ausfällung entstehen können, so kann gleichwohl nicht ohne weiteres angenommen werden, daß alle Spindelfasern in dieser Weise entstanden sind.

Für Präformation scheint der Umstand zu sprechen, daß die meisten Fasern in Polkappen und Spindeln meridian verlaufen (vgl. § 5), auch wenn man in Erwägung zieht, daß wegen der dizentrischen Anordnung im Plasma die meisten strahlenweckenden Körper an den Polen gesammelt sind. Es muß jedoch immer eigentümlich erscheinen, daß so feine Fäden wie die Spindelfasern bei der Fixierung erhalten werden, während das Körnerplasma zumeist stark entstellt wird (vgl. S. 465). Man sieht ja häufig Spindeln mit fast graden Fasern in einem bedeutend deformierten Plasma liegen (vgl. S. 420). Möglicherweise können diese Beobachtungen auf eine ziemlich hohe Konstanz der Spindel hindeuten (vgl. S. 494).

In einzelnen Fällen, wie bei den von mir bei *Allium Cepa* beobachteten körnigen Fäden zwischen den auseinanderweichenden Chromosomen, kann man mit ziemlich großer Sicherheit eine Präformation behaupten. Solche Fäden entstehen wahrscheinlich durch Ausziehung (vgl. S. 399).

Im Leben hat man freilich keine Spindelfasern gesehen, es ließe sich aber vielleicht denken, daß sie unsichtbar wären. Sie könnten in diesem Fall auch durch die in der Spindel herrschenden Wechselbeziehungen zwischen den Polen (Polplasma) und den Chromosomen entstehen. Wir haben oben (§ 3) prinzipiell ähnliche Verhältnisse in dem Phragmoplasten geschildert. In solcher Weise könnten vielleicht Fasern zwischen den auseinanderweichenden Chromosomen und den Polplasma entstehen.

Es ist nämlich unverkennbar, daß Attraktionskräfte zwischen den Chromosomen und den Polen herrschen und daß diese Kräfte allgemeiner Natur sind (vgl. S. 494 und Kap. 6). Unter dem Einfluß dieser Kräfte, die in meridionaler Richtung einsetzen, könnten wohl in der Spindelsubstanz vorhandene, suspendierte Substanzmassen sich in gewisser Richtung anordnen, und so Fasern vortäuschen. Wir können hier nicht näher auf diese Verhältnisse eingehen, es leuchtet aber ein, daß die erwähnten Attraktionskräfte, die zwischen den Polplasma und den Chromosomen herrschen, sofern sie nicht reine Fernwirkungen sind, auch eventuell dazwischenliegende Teile beein-

flüssen müssen, denn sie sind, wie schon gesagt, allgemeiner Natur. Das Medium könnte einfach seine Teile in eine Anordnung bringen, die diesem Kraftspiel entspräche, etwa wie in einem elektrischen Kraftfeld, oder es könnten auch wahre Mikroströmungen entstehen, den oben geschilderten Polstrahlungen analog, in welchem Falle die „Fasern“ wie winzige Strombahnen aufzufassen wären.

Für unsere hier sehr kurz skizzierte Auffassung sprechen verschiedene Beobachtungen.

Zuerst können diejenigen Fälle, wo „Fasern“ von an den Polen liegenden dichteren Plasmamassen oder Körnehen oder Nukleolenfragmente ausgehen, in Übereinstimmung mit dieser Auffassung auch so gedeutet werden, daß diese Bildungen, gemäß der allgemeinen Natur der besprochenen Attraktionskräfte, in eine infolge der dichteren Masse besonders hervortretenden Wechselbeziehung mit den Chromosomen treten und so Entstehung zu „Fasern“ bzw. von diesen Stellen ausgehenden Substanzzügen oder Strombahnen geben.

Man begegnet häufig in der Literatur der Angabe, daß die Spindelfasern an polwärts gerichtete Vorsprünge der Chromosomen ansetzen. Diese Vorsprünge könnten unter dem Einfluß der erwähnten Attraktionskräfte ausgezogen sein, und die „Fasern“ könnten an ihnen aus ähnlichen Gründen wie bei den zufälligen Plasmaein schlüssen ansetzen. Tatsächlich weisen gewisse Beobachtungen auf eine energische Ausziehung der Chromosomensubstanz hin, so daß man versucht sein könnte, zu behaupten, daß die „Fasern“ z. T. aus Chromosomensubstanz beständen. Man beachte z. B. die Fig. 1, 2, 7, Taf. IV, 3—11, Taf. V bei Bernard (1900). Ähnliche Verhältnisse hat Debski an den bei den Polen liegenden Körnehen bzw. Nukleolen beobachtet. „In einigen Fällen sieht man, daß einzelne Fasern in der Nähe dieser Körner dicker und stärker gefärbt sind als die anderen“<sup>1)</sup>. Ähnliche Verhältnisse hat er bei der primären Zellplatte beobachtet. „Die Spindelfasern werden in der Nähe dieser Körper nicht selten stärker tingiert und erscheinen dick“<sup>2)</sup>. „Es macht den Eindruck, als ob die Fasern aus diesen Körperchen ausgesponnen wären“ (Debski 1897, S. 239).

Man versteht, wie kompliziert die Strukturverhältnisse in den fixierten Spindeln sind, am besten daraus, daß Fäden, wie wir dies oben geschildert haben, unter ähnlichen Verhältnissen, wie die soeben geschilderten, auch durch Ausfällung entstehen könnten.

Sowohl präformiert und in der vorhin erwähnten Weise entstanden wie Ausfällungsprodukte können diejenigen Fasern sein, die von Pol zu Pol verlaufen oder abweichend gerichtet sind (vgl. S. 400 und 420).

1) Debski, 1897, S. 237, Fig. 13, Taf. IX. 2) a. a. O., Fig. 23, 24, Taf. IX.

Jedenfalls besitzen die Spindelfasern keine primäre mechanische Bedeutung. Sie können gänzlich fehlen, ohne daß die Kernteilung im mindesten beeinträchtigt wird. Daß sie entstehen, hängt, wie wir es oben und bei Besprechung der Strukturen in dem Phragmoplasten geschildert haben, mit sekundären Verhältnissen zusammen.

Morphologisch zwischen verschiedenen Arten von Spindelfasern zu unterscheiden, wie man es gemacht hat und noch macht, ist daher so ziemlich oder völlig sinnlos. Übrigens sind die in diesen Richtungen (natürlich nur an schönen Spindeln in fixierten Präparaten) gemachten Beobachtungen schon an sich recht widerstreitend. Folgende Literaturangaben seien erwähnt.

Strasburger (1880, 1882, 1884) und Flemming (1882) nahmen an, daß die Spindelfasern von Pol zu Pol verlaufen; Berthold (1886, S. 201) hat sich aber durch Behandlung von Alkoholmaterial von *Hyacinthus* mit 10% Sodalösung aufs bestimmteste davon überzeugen können, daß sie „jedenfalls zum größten Teil die Mitte der Kernfigur nicht durchsetzen, sondern hier endigen“. Strasburger (1888) bestreitet diese Angabe. Es ist aber schwierig zu verstehen, was er (1888, S. 146) damit meint, „daß nur in Präparaten, die während der Fixierung gelitten haben, die Spindelfasern wirklich unterbrochen sein können“. Flemming (1887, S. 432) konnte nichts anderes sehen, als daß die Spindelfasern in den Spermatozyten von *Salumandra* vollkommen kontinuierlich wären, „allerdings ist die Faserung so fein und so dicht, daß es nicht möglich ist, eine Einzel-faser ganz sicher von Pol zu Pol zu verfolgen“. Carnoy (1886) dagegen hatte so dicke Fasern beobachtet, daß sie sich leicht von Pol zu Pol verfolgen ließen. Die beiden letzteren Angaben lehren, daß man auch zoologischerseits verschieden dicke Fäden, die in verschiedener Weise entstanden sein können, gesehen hat. Zoologischerseits wiesen van Beneden (1883), van Beneden et Neyt (1887), Boveri (1887) nach, daß einige Fasern von Pol zu Pol laufen, die meisten aber in der Äquatorialebene endigen. Strasburger verläßt (1895, S. 179) seine frühere Ansicht und unterscheidet jetzt ebenfalls zwei Fasertypen. Hermann unterscheidet bei zoologischen Objekten zwischen „Halbspindeln“ und „Zentralspindeln“.

Wie schon im Anfang dieses Kapitels (§ 1) erwähnt wurde, wachsen die Schwierigkeiten, die Spindelliteratur kritisch zu bewerten, außerordentlich durch den Umstand, daß man fast immer von der unrichtigen Auffassung ausgegangen ist, daß die Spindelfasern eine mechanische Funktion hätten. Beobachtungen und Hypothesen gehen hier Hand in Hand. So betrachtete z. B. Strasburger (1888) die Spindelfasern als Stützorgane für die sich nach den Polen bewegenden Chromosomen, während er später (1895) der Muskelfaden-

hypothese huldigte. Schon van Beneden und Boveri stellten diese Hypothese auf.

Ich vermute, daß die vollständige Unmöglichkeit solcher Theorien hinreichend klar aus unsern eigenen Untersuchungen hervorgegangen ist, und daß man nach den oben angestellten kurzen Erörterungen versteht, daß die Fasern sekundäre Bildungen sind, die übrigens in sehr verschiedener Weise entstanden sein können. Wer dessen ungeachtet nicht die Unzulänglichkeit der Hypothesen über die Bewegung der Chromosomen unter Mithilfe von kontraktile Fäden ein-sieht, den hoffe ich in einer späteren Arbeit vielleicht besser über-zeugen zu können.

Fassen wir nunmehr das bisher über die Spindelfasern Gesagte zusammen, so bekommen wir folgende Möglichkeiten für ihre Ent-stehung:

1. Sie können bei den Lageveränderungen der Chromosomen und des Plasmas ausgezogen worden sein. Beispiel: die von mir in Fig. 11, Taf. II (1912b) abgebildeten Fäden (vgl. auch S. 399 und Fig. 15, Taf. XII).

2. Sie könnten unter dem Einfluß der allgemeinen Wechsel-beziehungen zwischen den beiden Polplasmaen oder zwischen diesen und den Chromosomen entstehen. Dabei könnten fadenähnliche Bildungen oder faserige Strukturen entweder als eine Versinnlichung des durch die erwähnten Beziehungen entstandenen Kraftfelds ent-stehen, oder es treten vielleicht unter dem Einfluß der lokalisierten Kräfte Strömungen ein, die reale Fasern vortäuschen. Es läßt sich kaum denken, daß die Spindelsubstanz als eine Folge ihrer inneren Be-schaffenheit eine längsfaserige Struktur annähme, während dies bei gewissen entsprechenden Bildungen unter den niederen Organismen, z. B. bei den Zentralspindeln der Diatomeen, angenommen werden muß (vgl. Kap. 6).

Daß die durch die erwähnten Wechselbeziehungen ent-standenen faserigen Bildungen mit Vorliebe an verdichtete Partien oder an extranukleare Nukleolen usw. ansetzen, dürfte damit zu-sammenhängen, daß diese Wechselbeziehungen durch die ganz allgemeinen stofflichen und energetischen Relationen zwischen Chro-mosomen und Plasma bedingt sind; daher müssen offenbar, da die Intensität des Stoffaustauschs und die Energiemenge mit der Masse und Dichtigkeit des Plasmas wächst, die dadurch hervorgerufenen sichtbaren Veränderungen in dem dazwischenliegenden Spindelmedium am stärksten zwischen den Polplasmaen mit den darin befindlichen Körpern und den Chromosomen hervortreten.

3. Endlich können wohl Spindelfasern in reichem Maße bei der Fixierung entstehen, und viele der unter 2. erwähnten Fasern zwischen

Körpern im Polplasma und den Chromosomen dürften Ausfällungsprodukte sein.

Auch in anderer Weise als durch reine Ausfällung können selbstverständlich fadenähnliche Strukturen künstlich entstehen. Ich will auf eine nähere Schilderung dieser speziellen Möglichkeiten nicht eingehen.

Einige Forscher haben die Beobachtung gemacht, daß die Spindelpole (in fixierten Präparaten) bis an die Hautschicht reichen und hier in einer knöpfchenförmigen Anschwellung endigen. Allem Anschein nach handelt es sich dabei nicht um eine regelmäßige Erscheinung, und es soll bemerkt werden, daß man sogleich diese Beobachtungen in hypothetischer Weise ausgenutzt hat. Strasburger (1900, S. 149) behauptet nämlich, daß „die Hautschicht den Zellkernen einen besonders günstigen Stützpunkt für Ausführung ihrer Teilungsvorgänge bietet“.

Eine Anschwellung und Verdichtung der Spindelpole bei höheren Pflanzen wurde schon von Strasburger (1888) beschrieben, und bei Guignard (1885, Fig. 6, 7, 10, 11, Taf. V) sieht man etwas ähnliches. Später versichert Strasburger (1900, S. 145), „daß die Fasern sich mit der Hautschicht verbinden, und man kann an der Insertionsstelle meist eine knöpfchenförmige Verdickung der Hautschicht beobachten“. Besonders bei *Nymphaea alba* wäre dies deutlich (1900, Fig. 156, 166, Taf. III). Eine ähnliche Befestigung der Spindel fand Strasburger beim zweiten Teilungsschritt in den Pollenmutterzellen von *Iris*-Arten, von *Funkia Sieboldiana*, *Butomus umbellatus*, *Lilium*. Bei anderen Pollenmutterzellen gelingt der Nachweis nicht. Ein Ansatz von Fasern an der Hautschicht wurde von Belajeff (1894, S. 433, 435) bei den Pollenmutterzellen von *Larix* geschildert. Osterhout (1897, S. 160) sah bei der Anlage der ersten Kernspindel in den Sporenmutterzellen von *Equisetum* einzelne Faserbündel bis zur Hautschicht reichen. Ähnliche Angaben machten Mottier (1897, S. 176) und Němec (1900, 1899, S. 320, 321).

Daß die Spindel in einem Knöpfchen bei der Hautschicht endet, ist an und für sich nicht merkwürdiger, als daß Fasern von Körnchen im Plasma ausgehen können (vgl. S. 400). Da kritische Untersuchungen nicht vorliegen, kann nicht gesagt werden, ob die Bilder, die in dem erstgenannten Fall erhalten wurden, Artefakte sind, oder ob wirklich die behaupteten Attraktionskräfte schon bei dem Plasma, das der Hautschicht anliegt, so groß werden können, daß reale Züge oder Fäden entstehen. Jedenfalls hat das Phänomen keine prinzipielle Bedeutung, und überhaupt scheinen, nach der in Kap. 1 (S. 390) angestellten Kritik der Untersuchungen Němecs über *Allium*, Fäden, die die Spindel mit der Membran verbinden, vielfach Artefakte zu sein. Die An-

nahme, die Strasburger, Němec u. a. machen, daß durch solche Fäden die Spindelfigur verankert würde, basiert ebenso wie Strasburgers Behauptung, daß „die Verteilung der Safräume zur Fixierung der Teilungsfigur beitragen könnte“, auf sehr einfachen und sogar nicht mit den nächstliegenden Tatsachen übereinstimmenden Vorstellungen über die Zellteilungsmechanik.

Da wir den Spindelfasern nur eine sekundäre und morphologisch geringe Bedeutung zuschreiben können, und da ihre Existenz im Leben in den meisten Fällen sogar zweifelhaft ist (wenigstens bei höheren Pflanzen), bleibt die Frage von einem untergeordneten Interesse, ob sie aus Zytoplasma oder Karyoplasma bestehen. Besonders in den früheren Stadien der Karyokineseforschung beschäftigte man sich aber viel auch mit dieser Frage, und der Vollständigkeit halber wollen wir einige Angaben hierüber erwähnen.

Strasburger (1880, S. 329) glaubte, daß die Spindelfasern aus dem Plasma stammten. Er stützte sich dabei aber vornehmlich auf die Verhältnisse bei *Spirogyra*. Flemming (1882, S. 318 ff.) fand für Strasburgers Annahme keinen hinreichenden Grund. Jedoch scheint bei höheren Pflanzen Strasburgers (1882, 1884, 1888) Auffassung die richtigere zu sein. Er findet im Knäuelstadium bei *Fritillaria imperialis*, daß die Kernhöhle keinerlei geformte Bestandteile enthält, die für die Bildung der Spindelfasern bestimmt sein könnten (1888, S. 77). Flemming (1882, S. 323) bemerkt aber, daß in Essigmethylgrün- und Chromsäure-Safraninpräparaten zwischen den „chromatischen Fäden“ nichts anderes als Kernsaft sichtbar wird, während man in Chromessigsäure auch „achromatische Stränge“ beobachtet. van Wisselingh (1899, Fig. 4, 8) wies mittels seiner Chromsäuremethode feine Verbindungen zwischen den Knäulfäden nach. Strasburger (1888) nahm aber sowohl Alkohol wie Chromosmiumessigsäure, Safranin wie Hämatoxylin und fand dessenungeachtet keine „achromatischen Bestandteile“ im Kern im Knäuelstadium. Jedoch findet er in den Pollenmutterzellen der Liliaceen in der Diakinese „öffters vereinzelte feine Plasmastränge, welche die Segmentpaare verbinden“<sup>1)</sup>. In diesem Fall nimmt er aber an, daß es sich um eingewanderte Zytoplasmafäden handelt. Also auch hier ein Spiel zwischen Deutungen und Tatsachen. Auch Taugl (1882), Guignard (1885) und Went (1887) nahmen die Herkunft der Spindelfasern aus dem Protoplasma an.

Das Bestreben, der morphologischen Herkunft der Spindelfasern nachzuforschen, muß als ziemlich verfehlt betrachtet werden, denn wie wir vorher gesehen haben, macht die Entstehung von solchen

<sup>1)</sup> Vgl. Heuser 1884, S. 123, Strasburger 1884, S. 29.

Bildungen nur eine Antwort des Plasmas auf gewisse allgemeine Kräfte oder stoffliche Beziehungen aus, der Vorgang bleibt also von dem morphologischen und chemischen Zustand des ursprünglichen Materials in weitem Maße unabhängig. Daneben wissen wir ja, daß Fasern durch Ausfällung entstehen, und auch dabei ist die Herkunft des ausgefällten Materials für die Theorie der Zellteilung nicht primär von Wichtigkeit.

Sicherlich können Spindelfasern sowohl aus zytoplasmatischen wie aus karyoplasmatischem Material gebildet werden. Eine Vorbedingung ist nur, daß das Material fein verteilt und beweglich ist. Wenn wir sagen, daß die meisten Spindelfasern aus dem Zytoplasma stammen, heißt dies folglich nur, daß im Kern zur Zeit der Membranauflösung kein suspendiertes, fein verteiltes Material vorhanden ist, das in Übereinstimmung mit den in der Metakinese tätigen Kräften angeordnet werden kann.

Die näheren Vorgänge bei der angegebenen Faserbildung können noch nicht erforscht werden, und so bleibt es unentschieden, ob das Material durch Einwandern bzw. Einschleudern von suspendierten Teilen aus dem an die Spindelsubstanz grenzenden Plasma in diese Substanz oder durch Ausfällung in demselben herbeigeführt wird. In den Polkappen sieht es in der Tat so aus, als ob Ausfällungsvorgänge nicht im Spiel wären. Man könnte in diesem Zusammenhang auch an die von A. Fischer (1899) beobachteten „Selbststrahlungen“ denken.

Daß unter Umständen nur eine beschränkte Zahl von Spindelfasern auftreten, und daß sie dabei an je einem Chromosom ansetzen können, ist nach dem vorher Gesagten nicht überraschend. Jedoch liegen natürlich nur Spezialfälle vor, wenn Guignard (1885), Strasburger (1880, 1888), Flemming (1880, 1887) u. a. angeben, daß die Zahl der Spindelfäden der „chromatischen Elemente“ gleich wäre.

Daß man auch früher von gewissen Seiten verschiedene Herkunft der Spindelfasern angenommen hat, obwohl nicht in demselben Sinn wie wir, ersieht man aus folgenden Angaben. Flemming (1882, S. 431) unterscheidet zwischen zwei Möglichkeiten: entweder ist die Faserung aus „achromatischer Substanz“ entstanden, oder es ist Substanz in gelöster Form in den Kern aufgenommen und in demselben in geformte umgeprägt worden. „Derartige Umformungen“ — sagt Flemming — „von ungeformter Substanz in geformte, kommen bekanntlich in der lebendigen Zelle fortwährend vor“. Boveri (1887, S. 79) gibt an, daß die Fasern der Furchungsspindel des Eies von *Ascaris megalcephala* unzweifelhaft Plasmafäden sind, daß aber die Richtungsspindeln aus Kernsubstanz hervorgehen (vgl. auch van Gehuchten (1887), Kutschitzky (1888), O. Zacharias (1887).

Eine völlig durchgeführte morphologische Auffassung der

Bildung einer aus Spindelfasern bestehenden Spindelfigur vertreten Grégoire und seine Schüler. In *Pellia epiphylla* haben Grégoire und Berghs (1904) die Entstehung der Spindelfasern aus dem plasmatischen Gerüstwerk verfolgt, das sie offenbar etwa wie ein elastisches Schaumwerk, z. B. wie die bekannten Badeschwämme von Kautschuk, auffassen. Sie glauben, daß „l'orientation graduelle du réseau primitif existant dans les cellules quiescentes“ beweist, „que 1<sup>o</sup> le fuseau n'est pas et ne peut pas être, ainsi que le pense Fischer, le résultat d'une „Selbst-“ ou d'une „Fremdstrahlung“, et que 2<sup>o</sup> le réseau cytoplasmique est naturel“ (1904, S. 226). Es sei bemerkt, daß in den Figuren der genannten Forscher das Gerüst wie ein Fadenwerk aussieht, während es wenigstens z. T. ein Flächenwerk sein dürfte. Daß ein Gerüstwerk auch in dem lebenden Plasma vorhanden sein kann, bezweifelt wohl niemand, und wenn Grégoire und Berghs es naturgetreu konserviert hätten, wären sie wahrlich bewundernswert. Jedoch kann es höchstens ein Spezialfall sein, daß das Gerüstwerk so zusammenhängend und relativ unverrückbar (fest) wäre, wie es diese Forscher für *Pellia* angeben. Sonst wissen wir ja, daß die Konfiguration des Zytoplasmas wechselt. Daß Grégoire und Berghs eine Serie haben konstruieren können, die den Übergang von Plasmafäden zu Spindelfäden illustrieren soll, kann wohl nicht gegen unsere Auffassung über diese Dinge sprechen, denn die während der Karyokinese tätigen Kräfte beginnen von Null aus, um allmählich stärker zu werden. In der Metaphase und Anaphase wird der Höhepunkt erreicht. Da nun die Bildung von Spindelfasern (d. h. einer unbekanntem Anzahl der in den Präparaten sichtbaren Fäden) eben von diesen Kräften abhängt, leuchtet es ein, daß man hier, wie bei der Polstrahlung, unabhängig von der speziellen Konfiguration des Zytoplasmas nur allmähliche Übergänge zwischen Ruhestuktur und Strahlungsstruktur finden kann.

Bekanntlich haben zoologischerseits Bütschli und besonders Rhumbler schon früher ähnliche Ansichten wie Grégoire ausgesprochen. Alle solchen Auffassungen, die auf die Annahme einer festen Plasmastruktur bauen, besitzen im besten Falle nur eine sehr spezielle Gültigkeit. Für eine allgemeine Theorie der Zellreproduktion können sie daher nicht in Betracht kommen.

Eine eigentümliche Auffassung über das Verhalten des Kerns zur Spindel wurde von Zacharias (1882) ausgesprochen. Er glaubte nämlich, daß der „Zellkern in ähnlicher Weise, wie solches für die Chlorophyllkörper bekannt ist, bei der Teilung dem Protoplasma gegenüber seine Selbständigkeit nicht aufgibt“. „Allerdings hat man den Eindruck, als ob im ruhenden Zustand der Kern von einer Membran umgeben sei, welche später, beim Übergang in das Spindelstadium, verloren zu gehen scheint“. Nach Zacharias bestände also die

Spindel ausschließlich aus Kernsubstanz, und er nennt sie auch „Kernraum“. Augenscheinlich hat Zacharias mangelhaft fixierte Präparate benutzt. Tatsächlich besitzt die Spindelsubstanz unter Umständen eine deutliche äußere Begrenzung und auch ein höheres Lichtbrechungsvermögen als das übrige Plasma, jedoch ist die Begrenzung niemals ganz scharf und häufig undeutlich; der Kernsaft stellt zwar einen großen Teil, aber nicht die ganze Masse der Spindel vor, wobei übrigens ziemlich große Schwankungen vorkommen können, was damit zusammenhängt, daß die Spindelsubstanz keine an und für sich wichtige Substanz ist (vgl. § 7).

Mikrochemische Unterschiede können wohl gegenwärtig nicht ausschlaggebend sein, jedoch sind die von Zacharias in dieser Richtung angestellten Untersuchungen von einem gewissen Interesse. Er fand, daß die Spindelfasern in ihren Reaktionen mit den Plastinteilen des Kerns übereinstimmen. Ähnliche Ansichten über die Spindelbildung, wie von Zacharias, sind zoologischerseits von Hertwig (1887, vgl. auch Carnoy 1885) geäußert worden.

Zacharias (1902, S. 305 Anm. 3) hat eine Beobachtung gemacht, die für die Möglichkeit einer Entstehung der Spindelfasern durch Ausfällung zu sprechen scheint. Bei Plasmolyse der Pollenmutterzellen von *Larix* entstand unter Umständen ein Hof um das Plasma, und hierin wurde in einem Fall durch Alkohol ein Niederschlag erzeugt, der in seinen Reaktionen mit den Spindelfasern übereinstimmte. Im Zusammenhang mit dieser Beobachtung sei erwähnt, daß Osterhout<sup>1)</sup> in den Sporenmutterzellen von *Equisetum* nach dem Loslösen der Hautschicht von der Wandung bei den Tetradenteilungen in dem entstandenen Zwischenraum nach Präparation „tief violette Fäden, welche grobe Körner enthielten“, beobachtet hat.

Zacharias (1902, S. 308) stellt einige Betrachtungen über die Spindelfasern an und ist der Ansicht: „insoweit für Pflanzen einwandfreie Beobachtungen vorliegen, hat die Substanz, welche die Kernräume in Teilung begriffener Kerne im Leben, abgesehen von den Chromosomen, erfüllt, ein Aussehen, welches der Annahme nicht widerspricht, daß diese Substanz eine homogene Flüssigkeit sei, in welcher zwischen den auseinanderweichenden Kernplattenhälften fädige Gebilde beweglicher Art auftreten können“. Bemerkenswert sind auch die folgenden Auslassungen Zacharias'. „Naheliegend ist es in den bemerkenswerten Versuchen A. Fischers eine Erklärung dafür zu suchen, daß die Substanz der Kernräume nach der Behandlung mit bestimmten Reagentien eine längsfaserige Struktur zu zeigen pflegt. Selbstverständlich kann jedoch nicht behauptet werden, daß

<sup>1)</sup> 1897, S. 162, Fig. 11 u. Taf. I, 13—16, Taf. II.

dort, wo man bisher im Leben keine Spindelfasern gesehen hat, dergleichen auch nicht vorhanden sein können. Ebenso wenig gestatten aber auch die vereinzeltten Beobachtungen fädiger Gebilde in Spindelzuständen lebender tierischer Kerne den Schluß, daß Spindelfasern überall dort in lebenden Teilungsfiguren vorhanden sein müssen, wo man sie nicht sieht“.

Schlußbemerkungen. Wenn wir auf unsere Besprechung der Veränderungen in dem Plasma, der Spindelsubstanz und dem Phragmoplasten zurückblicken, bekommen wir sicher den Eindruck, daß dieselben einerseits für die Mechanik der Teilung von großer Bedeutung sind, während sie sich andererseits als recht variabel gezeigt haben. Es scheint weniger auf spezielle Konfiguration wie auf prinzipielle Substanzanordnungen und Verlagerungen anzukommen. Die spezielle Morphologie der Spindel, des Phragmoplasten usw. hat daher einen recht anderen Wert wie die spezielle Morphologie der Chromosomenbildung, obwohl auch hier Variationen vorkommen (vgl. 1912c). Man findet in der Spindelsubstanz und in dem Phragmoplasten Dinge, nämlich die Spindelfasern, die sehr variabel sind und nur als Sekundärphänomene betrachtet werden können. Unsere vorhergehenden Erörterungen haben gezeigt, von welcher verschiedenen Herkunft die Spindelfasern sein können. Und im Zusammenhang damit soll die Methodik der Konservierung und Färbung, die — wie wir gesehen haben — niemals ganz zuverlässig ist (vgl. auch 1912a), beachtet werden. Man wird aber für die Mängel der Methodik einigermaßen dadurch entschädigt, daß die Details weniger wichtig als die Hauptzüge der studierten Veränderungen sind. Immerhin wäre doch ein näherer Aufschluß über gewisse Einzelheiten von Interesse, indem — wie wir schon vorher erwähnt haben — diese Einzelheiten in ihrer Variabilität und Beweglichkeit die Tätigkeit der karyokinetischen Kräfte abspiegeln. Ihr Studium wäre physiologisch wichtig. Die künftige Forschung wird sich daher bemühen, die Teilungsvorgänge möglichst genau im lebenden Zustande und experimentell zu verfolgen, während sie andererseits durch das Ansprobieren von spezifischen Plasmakonservierungsmitteln dieses Detailstudium sehr erleichtern würde.

## Kapitel 6. Ausblicke auf die Mechanik der Zellteilung.

### § 1. Vorbemerkungen.

Bei einem so schwierigen Unternehmen, wie alle diejenigen Erscheinungen, die im ganzen Organismenreich zwecks der Fortpflanzung der Zelle von der Natur erfunden wurden, in ein einheitliches Bild zusammenzufassen, reicht es selbstverständlich nicht aus, nur die

Teilungsvorgänge bei den höheren Pflanzenzellen oder den höheren Tierzellen zu analysieren.

Eine Theorie der Zellteilung muß in sich alle Tatsachen, die über die Reproduktion der Zellen bekannt sind, sei es bei einer einfachen Amöbe oder bei einer hochstehenden Pflanzen- oder Tierzelle, aufnehmen. Denn alle Kern- und Zellteilungsvorgänge, wie außerordentlich verschiedenartig sie auch in morphologischer Hinsicht aussehen, haben doch etwas Gemeinsames. Durch die ganze Lehre von diesen Erscheinungen geht ein roter Faden, und dieser Faden, der alles miteinander verbindet, aber auch — bildlich gesprochen — so elastisch ist, daß bedeutende Variationen stattfinden und durch besondere Anpassungen gelenkte Mechanismen ausgebildet werden können, wird aus dem allgemeinen chemischen und physikalischen Charakter des Lebenssubstrats gesponnen. Denn alle Zellen, wie verschiedenartig ihre Gestalt und Struktur ist und wie verschiedenartig sie vielleicht im Speziellen funktionieren, bestehen doch zum wesentlichsten Teil aus dem Protoplasma, und dieses hat nicht nur immer einen physikalischen Charakter, der in sich die Beweglichkeit einer Flüssigkeit und alle die in einer solchen bzw. in einer Emulsion vorhandenen Mikroerscheinungen vereinigt, sondern alles Protoplasma dürfte gewisse Hauptfunktionen besitzen, die bei keiner speziellen Ausbildung völlig erlöschen. Und da die Zellteilung und Kernteilung eine der ursprünglichsten und unerläßlichsten Eigenschaften des Lebenssubstrats ausmachen, scheint hieraus zu folgen, daß diese Eigenschaften von Anfang an mit den genannten allgemeinsten Merkmalen des Lebenssubstrats verknüpft und von diesen abhängig gemacht würden, obwohl selbstverständlich bei immer fortschreitender Ausbildung der in dem Wesen des Lebenssubstrats enthaltenen absoluten potentiellen Fähigkeiten sie zwecks der Ausführung z. B. so komplizierter Manipulationen wie bei der indirekten Zellteilung der höheren Organismen, eine besondere Komplikation erhalten haben müssen, die unter Umständen durch Eintreten neuer, aber dennoch im obigen Sinn allgemeiner Faktoren erreicht wurde.

In der Tat zeigt auch die Phylogenie der Kernteilung keinen geraden und von Anfang an zielbewußten Verlauf, sondern, wie die Mannigfaltigkeit der Teilungsmodalitäten bei den Protisten lehren, wurden hier eine ganze Menge Typen oder Schemen ausgebildet, aus denen wiederum durch Kombination und Auslese die indirekte Zellteilung der höheren Organismen realisiert wurde. Daher läßt sich keine unmittelbare Anknüpfung zwischen der direkten Teilung oder Fragmentation des Kerns und der Zelle und der komplizierten indirekten Kern- und Zellteilung entdecken oder herauskonstruieren.

Der Teilungsvorgang der höheren Zellen zeigt vielmehr einen Mechanismus, der zwar in diesen oben erwähnten allgemeinen Eigenschaften des Lebenssubstrats fußt, aber in sich mehrere Vorgänge oder Fäden sinnreich vereinigt. Die Vorgänge im Kern in der Prophase weisen ja keine nähere Verbindung mit dem Teilungstrieb des Zellenleibes auf, was man z. B. daraus ersieht, daß Spireme in „ruhenden Kernen“ entstehen oder erhalten werden können (*Chironomus*, Balbiani 1881; *Drosera*-Tentakeln, Rosenberg 1909). Erst wenn innerhalb der intakten Kernwandung die Chromosomen zu voller Ausbildung, darin die Zweiteilung derselben einbegriffen, gelangt sind, wird die Begrenzung zwischen Kern und Plasma aufgehoben und die mittlerweile ausgebildeten Anordnungen im Plasma (Polplasmen bzw. Zentrosomen) greifen ein, um die entscheidende Zweiteilung des Chromosomenhaufens zu vollführen.

Eine Betrachtung niederer Entwicklungsformen der Zellen lehrt auch, daß die Vorgänge innerhalb des Kerns, die bei den höheren Pflanzen in der Erreichung einer sehr guten und genauen Zweiteilung des Karyotins enden, allmählich ausgebildet wurden, ehe noch der ganze Mechanismus zu einer solchen Feinheit und inneren Zweckmäßigkeit erhoben wurde, daß diese Vorgänge in vollem Maße für den bei den höheren Organismen erreichten Zweck ausgenutzt werden konnten. Eine Ausbildung fädiger Strukturen im Kern kann weit hinab nachgewiesen werden, ohne daß anscheinend ursprünglich eine genaue Halbierung des Karyotins beabsichtigt war. Bei etwas höherer Ausbildung des Individuums geschieht sogar eine Zweiteilung der Kernfäden, die völlig der Zweiteilung der höheren Chromosomen entspricht, ohne daß jedoch die Teilhälften zu verschiedenen Polen gehen (vgl. *Noctiluca*, Doflein 1901, *Ceratium*, Borgert 1910, *Aucalanthia*, Borgert 1900). Erst bei den höheren Organismen wurde die sinnreiche Verknüpfung zwischen den Teilungsvorgängen im Plasma und der Zweiteilung der Karyotinfäden zuwege gebracht. Durch welche stofflichen und energetischen Verhältnisse und Konstellationen die Verknüpfung ermöglicht wurde, kann allerdings nicht gesagt werden, ebensowenig wie heute die treibenden Ursachen irgendeinen Geschehens während der Zellteilung kasual völlig erhellt sind. Es scheint mir aber nicht unwichtig zu sein, den Fäden nachzusehen, die die Natur selbst in der Morphologie oder der physikalischen Natur dieser Erscheinungen bloßgelegt hat, um ihre Herkunft, oder auch nur den äußeren Zusammenhang zwischen allen diesen wechselnden, aber bei Modulation und sinnreicher Verknüpfung doch an sich ziemlich einfachen Geschehnissen zu ermitteln zu versuchen.

Allein wie wir erwähnt haben, wollen wir nicht in dieser Arbeit und in diesem Kapitel das umfassende Tatsachenmaterial zusammen-

tragen, das sich über die Morphologie der Teilungsvorgänge von den niedrigsten Protisten zu den höchsten Metabionten seit den Anfängen der Zellforschung angesammelt hat. Ich hoffe, eine andere Arbeit der Geschichte der Teilungsvorgänge widmen zu können. Hier will ich nur das Wesentliche meiner für diese Arbeit betriebenen komparativen Studien in kurzen Zügen darlegen und, obwohl ich mir der Kühnheit wohl bewußt bin, meine Schlußfolgerungen vorwegnehmen. Denn besonders die in Kap. 5 behandelten Tatsachen haben gelehrt, daß man überhaupt keine richtige Vorstellung von der Bedeutung der morphologischen Erscheinungen, namentlich bei der Teilung des Zellenleibes, bekommen kann, ohne zugleich auf die Mechanik einzugehen, die alle diese Struktur- und Lageveränderungen erst in Zusammenhang bringen und uns ihre relative Bedeutung erkennen lassen.

## § 2. Grundzüge einer Theorie der Zellteilung.

Alle Teilungsvorgänge in der protoplasmatischen Substanz basieren auf deren allgemeinen physikalischen Eigenschaften. Immer sind es mehr oder weniger flüssige Bildungen, die geteilt werden, diese mögen ganze Zellen, Kerne oder Chromosomen sein. Immer müssen Oberflächenspannungsverhältnisse mit im Spiele sein.

Obwohl folglich alle Teilungsvorgänge schließlich auf dieselben Erscheinungen zurückgeführt werden können, die den Zerfall eines leblosen Tropfens bedingen, gestalten sich die Verhältnisse im Protoplasma außerordentlich komplizierter, indem hier noch eine ganze Reihe Faktoren hinzukommt, die den Teilungsvorgang in den Dienst der protoplasmatischen Organisation stellen und seine Mechanik zu einem hohen Grad von Präzision und Feinheit emporheben. Ein lebloser Tropfen bleibt nämlich immer ein Spielball der wechselnden Verhältnisse in der Außenwelt. Seine Teilung hängt sehr stark von äußeren Beeinflussungen ab und verläuft fast immer unregelmäßig, indem der Zufall über Zahl und Größe der Teiltropfen bestimmt. Ganz anders verhält sich die Zelle. Hier sind die meisten Faktoren, die über die Teilung bestimmen, in derselben vorhanden, mit dem ganzen überaus feinen Betriebe verwebt, und daher wird nicht nur Zeit und Ort der Teilung beherrscht, sondern auch die Zahl der Teilungsprodukte und ihre relative Quantität hängt ganz von inneren Verhältnissen ab. Wir betonen diese entscheidende Bedeutung der inneren Verhältnisse, weil eben hierin der Gegensatz zwischen Teilungsvorgängen an lebenden und leblosen Tropfen am schroffsten zutage tritt; es soll selbstverständlich dabei nicht vergessen werden, daß die Zelle in Beziehungen zu der Außenwelt steht. Die Beschaffen-

heit der Umgebung spielt natürlich eine große Rolle, sowohl in Stoffwechselhinsicht wie rein physikalisch, z. B. durch Oberflächenspannungsverhältnisse.

Wir haben jetzt dasjenige vorgeführt, das die Teilungsvorgänge an lebenden und leblosen Tropfen und Zellen verbindet und unterscheidet. Während die übereinstimmenden Momente ohne weiteres klar sind, haben wir unsere ganze Aufmerksamkeit auf die Verschiedenheiten zu richten. Es lassen sich hier zwei wesentliche Punkte zur Betrachtung aufstellen. Der eine gilt dem Teilungsimpuls, der andere betrifft die Koordination und Komplikation der Zell- und Kernteilungsvorgänge. Diese Erscheinungen und Merkmale hängen mit der allgemeinen Organisation der Zelle zusammen und sind daher in der Realität häufig nicht getrennt.

Der Teilungsimpuls und die wichtigsten Merkmale der Zellteilung. Bei einem leblosen Tropfen kommt der Teilungsimpuls fast immer von außen. Wir erwähnen drei besondere Fälle.

1. Ein Tropfen kann durch Berührung mit einem festen Gegenstand zum Zerfall gebracht werden (vgl. die bekannten Versuche Rouxs mit den Öltropfen). Die Mechanik dieses Vorgangs ist der in 2 ähnlich.

2. Ein auf einer nicht benetzbaren Fläche ruhender Tropfen kann nur eine bestimmte Größe erreichen. Die Schwerkraft strebt nämlich seine Substanz auf der Fläche auszubreiten; gegen sie wirkt die Oberflächenspannung; die zusammenhaltende Fähigkeit der Oberflächenspannung nimmt mit wachsendem Volumen ab; bei einer bestimmten Größe des Tropfens tritt daher sein Zerfall ein.

3. Ein in einer Mischung von Alkohol und Wasser schwimmender Öltropfen ist der einseitigen Wirkung der Schwerkraft entzogen und kann daher eine bedeutende Größe erreichen, ohne zu zerfallen oder seine Kugelgestalt zu verlieren. Wird er aber in Rotation versetzt, oder werden Strömungen in dem Medium hervorgerufen, so kann man ihn leicht zum Zerfall bringen.

Sucht man das Wesentliche der drei Fälle heraus, so findet man, daß die Teilung immer mit einer Deformation, einer Abweichung von der Kugelgestalt des Tropfens, zusammenhängt.

Die hier in Betracht kommenden mechanischen Verhältnisse sind in den Lehrbüchern der Physik geschildert, und wir brauchen hier nicht näher auf sie einzugehen. Maßgebend für den Vorgang ist die Oberflächenspannung und die Beweglichkeit der Moleküle (die Zähigkeit des Tropfens). Ein leichtflüssiger Tropfen zerfällt leichter wie ein zähflüssiger. Das Protoplasma, der Kern, die Chromosomen sind recht zähflüssig und wohl in der Regel in steigender Serie.

Dies ist offenbar eine wichtige Vorbedingung für vollkommene Ausbildung der protoplasmatischen Teilungsvorgänge. —

Im Protoplasma kommt der Teilungsimpuls in der Regel von innen. Das Protoplasma ist immer physikalisch heterogen. Der Teilungsimpuls besteht demgemäß in dem Hervortreten einer bestimmten Anordnung der inneren Teile. Dies ist eine allgemeine Regel. In den einzelnen Fällen ist aber die Aufgabe in sehr verschiedener Weise gelöst worden. Wir betrachten hier die Zellteilung und beginnen mit einem einfachen Fall. Aber schon in diesem einfachen Fall müssen wir uns mit den wesentlichen Grundzügen der Teilungsmechanik überhaupt auseinandersetzen. Die Art des Teilungsimpulses ist ja eins der wesentlichsten Merkmale der organischen Teilung.

*Amoeba polyppodia* stellt einen Protoplasmatropfen vor, der einen im Zentrum belegenen Kern besitzt. Die Teilung geht in der Weise vonstatten, daß der Kern in die Länge gezogen wird und eine Fragmentation erfährt. Alsdann wandern die Tochterkerne auseinander, der Protoplasmatropfen wird in die Länge gezogen und schließlich in zwei annähernd gleiche Teile geteilt.

Der Anstoß zur Teilung des Zellenleibs liegt hier offenbar in der Kernteilung. Ehe wir den Teilungsimpuls selbst näher betrachten, wollen wir uns mit der Art bekannt machen, wie dieser Impuls auf das Plasma übertragen wird. Worauf kann es beruhen, daß die Anordnung des Protoplasmas von den morphologischen Manipulationen des Kerns abhängig ist? Diese Frage ist grundwesentlich, denn hier stoßen wir eben auf die Relationen stofflicher oder energetischer Art, die das Ineingreifen der einzelnen Vorgänge bei der organischen Teilung ermöglichen und überhaupt die Natur dieser Teilung bedingen.

Der Kern ist ein sehr wichtiges Organ der Zelle. Zwischen ihm und dem Protoplasma findet ein bedeutender Stoffaustausch statt, und er besitzt wohl immer, wie das Plasma, einen eigenen Stoffwechsel. Weil die Beziehungen zwischen dem Kern und dem Protoplasma so wichtig sind, wäre schon a priori zu erwarten, daß auch örtliche Beziehungen zwischen ihnen vorhanden wären. Dies ist auch beobachtet worden. Man hat gefunden, daß der Kern und das Plasma einander attrahieren, sodaß der Kern im allgemeinen in der Mitte der größten Plasmaansammlung zu liegen kommt. Die Frage ist freilich nicht so einfach, wie sie am ersten Blick erscheinen mag, denn das Protoplasma kann ja verschiedener Art sein, besonders in spezialisierten Zellen. In den tierischen Eiern z. B. besteht ein großer Teil des Plasmas aus Dottersubstanzen, und diese ziehen den Kern meistens nicht an. Man hat aber gefunden, daß das undifferenzierte, embryonale oder „aktive“ Plasma, wie es von einigen Autoren genannt wird,

immer eine Attraktion auf den Kern ausübt, und an diese Tatsache haben wir uns zu halten. Selbstverständlich bauen wir nicht direkt auf dieselbe. Es ist ja denkbar, daß die Attraktion unter besonderen Verhältnissen fehlen könnte, obwohl dies nicht festgestellt worden ist, und es ist sehr wahrscheinlich, daß sie je nach den besonderen Lebensumständen wechselt<sup>1)</sup>. Wir legen nur Gewicht darauf, daß eine Attraktion zwischen Kern und Embryonalplasma, bzw. undifferenziertem Plasma vorkommt und daß sie im Dienst der zellulären Organisation steht.

Welcher Natur diese gegenseitige Attraktion ist, kann allerdings nicht genau gesagt werden. Hier kann sowohl Osmotaxis, wie Chemotaxis in strengerem Sinn mit im Spiel sein. Bei zwei Körpern, wie Kern und Plasma, die in lebhaftem Stoffaustausch stehen, kann offenbar Osmotaxis eine große Rolle spielen. Aber wahrscheinlich wird auch die auf einseitiger Beeinflussung der Grenzflächenspannung beruhende Chemotaxis in den Dienst der besprochenen Attraktionen gestellt. Wir können den Komplex der hier in Betracht kommenden taktischen Erscheinungen nicht näher analysieren. Hier haben besondere Untersuchungen einzusetzen.

Wenn Kern und Plasma einander attrahieren, müssen sie natürlich auch örtliche Beziehungen zueinander aufweisen. Die Ortsveränderungen des Kerns müssen auf die Verteilung des attrahierten Plasmas rückwirken und umgekehrt. In sphärischen oder tropfenförmigen Zellen stellt sich der Kern in die Mitte, sofern das Plasma isotrop ist. Bei von der Kugelform abweichender Gestalt des Zellenleibs tritt eine Summation der Attraktionskräfte aller Teile des Plasmas ein, sodaß der Kern in idealen Fällen (d. h. bei einem physiologisch isotropen Plasma) eine Stellung annimmt, die von den geometrischen Verhältnissen bestimmt wird. In den meisten Fällen, wo der Zellenleib nichtsphärisch ist, bildet sich aber eine besondere Ansammlung um den Kern, und das übrige Plasma ordnet sich in Übereinstimmung mit den Beziehungen zur Außenwelt und der geometrischen Form (vgl. Kap. 5, § 2). Man kann daher allgemein von einer Wirkungssphäre oder Attraktionssphäre des Kerns sprechen, deren Größe von der relativen Größe des Zellenleibs abhängt. Der Kern stellt sich so

---

<sup>1)</sup> Wegen der Komplikation der zellulären Organisation weisen natürlich das Plasma und der Kern auch Beziehungen zu Einschlußkörpern auf: sie hängen beide stofflich mit der Außenwelt zusammen; sie werden beide von der Schwerkraft beeinflusst. Daher wird z. B. in einer mit Vakuolen versehenen Pflanzenzelle das Plasma teils an der Wandung, teils um den Kern gesammelt; in Tierzellen wird die Lage des Kerns häufig von speziellen Zellprodukten beeinflusst. Diese Tatsachen ändern aber nichts an unseren allgemeinen Konklusionen.

ein, daß er mit der Hauptmasse des eigentlichen Plasmas in den günstigsten Wechselbeziehungen stehen kann. Bildlich gesprochen kann man sagen, daß er soviel Plasma wie möglich gleichzeitig „beherrschen“ will.

Sind nun zwei Kerne statt eines vorhanden, so wird die Sachlage eine etwas andere, obwohl die Verhältnisse im Prinzip dieselben sind. Das vorhandene Tatsachenmaterial zeigt, daß die Kerne sich in der Regel so einstellen, daß sie auch jetzt so viel Plasma wie möglich beherrschen können. In ellipsoidischen Zellen stellen sie sich mit Vorliebe in die Brennpunkte. Die Lage der Kerne wird auch hier durch die Beziehungen der Kernsubstanz zum Plasma, zur Außenwelt bestimmt; ob auch eine gegenseitige Repulsion der beiden Kerne vorhanden ist, wissen wir nicht, zum mindesten dürfte sie nicht groß sein.

Wir haben uns ziemlich ausführlich mit den Beziehungen zwischen Kern und Plasma beschäftigt, weil eben in diesen Beziehungen das verbindende Moment zwischen dem Teilungsanstoß, wenn er, wie bei *Amoeba polypodia*, vom Kern ausgeht, und der Teilung des Zellenleibs zu suchen ist.

In der Amöbe, die einen einzigen Kern besitzt, stellt sich dieser unter günstigen Verhältnissen (d. h. bei relativer Ruhe des Plasmas) in die Mitte, und das Plasma ordnet sich um ihn herum monozentrisch oder radiär. Dies geht ohne weiteres aus dem vorher Gesagten hervor. Nachdem sich der Kern geteilt hat, wird Plasma an die beiden Teilkerne gezogen, und es muß eine dizentrische, bipolare Anordnung des Plasmas entstehen.

Es leuchtet ein, daß eine solche dizentrische Anordnung der Teile im Innern eines Flüssigkeitstropfens eine Teilung außerordentlich befördern muß. Ja, es ist sehr wahrscheinlich, daß schon das Vorhandensein einer solchen Anordnung in einer nackten Protoplasmanasse unwillkürlich zu einer Zweiteilung führen muß. Denn das Protoplasma ist jetzt in bezug auf die Kohäsionsverhältnisse anisotrop, und der Tropfen muß sich in die Länge ziehen. Dann hat nur die Oberflächenspannung das Werk zu vollenden. Die innere Lokalisation des Plasmas könnte auch aktiv lokale Veränderungen der Oberflächenspannung in der Äquatorialzone herbeiführen; bei den höheren Tieren scheint eine solche Beeinflussung der Oberflächenspannung, die eine von außen nach innen gehende Einschnürung des Zellenleibes bewirkt, vorzukommen; wir kommen später hierauf zurück.

Wir haben jetzt gesehen, wie der Teilungsimpuls auf den Zellenleib übertragen wird, und welche Kräfte hierbei tätig sind, und wir haben damit eine der prinzipiell wichtigsten Fragen der Zellteilung etwas erhellt. Es hat sich aber in unserem Beispiel nur um einen

der einfachsten Fälle gehandelt. In der Tat ist bei niederen und höheren Organismen sowohl die Art des Teilungsimpulses wie die Morphologie des ganzen Teilungsvorgangs in sehr verschiedenartiger Weise realisiert worden.

In unserem Beispiel, *Amoeba polyypodia*, ging der Teilungsimpuls vom Kern aus, und nachdem der Kern geteilt war, ordnete sich das Plasma um die Teilkern in dizentrischer Anordnung, weil Kern und Plasma einander anziehen. Es leuchtet nun ein, daß es für das Wesen des Teilungsvorgangs nebensächlich ist, von welcher speziellen qualitativen Art der Körper ist, der den Teilungsimpuls gibt. Eine unerläßliche Bedingung ist nur, daß der betreffende Körper die Hauptmasse des Plasmas anzieht, so daß er maßgebend für die Symmetrieverhältnisse in demselben wird. Bei den Protisten sind häufig besondere Nebenkern und Zentrosomen vorhanden, die für die Zellteilung dieselbe allgemeine Funktion erfüllen wie der *Amoeba polyypodia*-Kern. Bei den höheren Tieren geht der Teilungsimpuls ebenfalls von einem Zentrosom aus. Die beiden Tochterzentrosomen nehmen eine solche Stellung ein, als wollten sie das Plasma maximal „beherrschen“, in ellipsoidischen Zellen stellen sie sich mit andern Worten in die Brennpunkte. Sie besitzen offenbar eine sehr lebhaft Einwirkung auf das Plasma. Dieses wird um dieselben strahlig angeordnet (Kap. 5, § 2). Ehe wir aber auf die Teilungsvorgänge bei höheren Organismen eingehen, haben wir an die wichtige Frage heranzutreten, von welcher Art die Mechanik des Teilungsimpulses selbst ist.

Die Frage ist in der Tat von schwierigster Natur. Einmal dürfte der Teilungsimpuls nicht immer von derselben Art sein. Und ferner betreten wir hier ein Gebiet, auf dem fast gar keine Untersuchungen vorliegen. Nur Berthold hat sich in seiner Protoplasmamechanik mit diesen Fragen beschäftigt. Um es kurz zu sagen: Es handelt sich hier um den Zusammenhang zwischen äußerer Gestalt und innerer Anordnung der Teile einer lebenden Protoplasmamasse. Daß Beziehungen zwischen Gestalt und innerer Morphologie überhaupt möglich sind, beruht auf dem Vorhandensein eines Stoffwechsels. Wir wollen jetzt unser Beispiel, den Amöbakern, in Angriff nehmen.

Wir machen die wahrscheinliche Voraussetzung, daß der Kern, obwohl er recht einfach gebaut zu sein scheint, mit einem gewissen inneren Stoffwechsel begabt ist; daß er in Stoffaustausch mit dem Protoplasma steht, waren wir schon vorher veranlaßt anzunehmen. Er dürfte ebenfalls nicht ganz physikalisch homogen sein; dies folgt schon aus seiner qualitativen Komplikation. Er besitzt Oberflächenspannung und schwebt im Plasma, wie der Öltropfen in einer Mischung von Wasser und Alkohol. Die protoplasmatische Organisation ist bekanntlich so eingerichtet, daß die Zelle ihr Volumen vermehrt, und

Plasmawachstum und Kernwachstum sind korrelativ verkettet, wie Beobachtungen lehren und wie es schon a priori aus den Voraussetzungen hervorgeht.

In der soeben entstandenen Tochteramöbe ist der Kern klein und rund. Daher muß auch in dem Kern eine isotrope Anordnung entstehen. Denn seine Teile befinden sich im Stoffaustausch miteinander und mit dem umgebenden Plasma. Die Bedingungen sind isotrop verteilt, und wir haben keinen Anlaß, eine autonome, anisotrope Verteilung der Kernsubstanzen anzunehmen. Es liegt also hier ein in morphologischer und physiologischer Hinsicht sehr harmonisches System vor. Die allgemeine Vorbedingung dieser isotropen harmonischen Anordnung im Kern war seine Kugelgestalt und die Isotropie des umgebenden Plasmas. Nun wissen wir aber, daß die neue Amöbe wächst, daß der Kern wächst und daß der Plasmaleib bei der Nahrungsaufnahme seine Gestalt fortwährend ändert. Alle diese Verhältnisse müssen auf eine Störung der Isotropie, der harmonischen morphologischen Anordnung hinarbeiten.

Indem der Kern wächst, wird es ihm immer schwieriger, seine Kugelgestalt in einem mechanisch und physiologisch anisotropen Medium zu erhalten. Die hier in Betracht kommenden physikalischen Verhältnisse wurden schon vorher erwähnt. Bei dem Heranwachsen der Amöbe muß immer ein Augenblick eintreten, wo der Kern zufällig etwas deformiert wird. Eine solche kleine Abweichung von der reinen Kugelgestalt könnte durch mechanische Beeinflussungen, Strömungen im Plasma usw., oder durch die von der unregelmäßigen Gestalt der ganzen Amöbe bedingte physiologische Anisotropie verursacht werden. Da der Kern zähflüssig ist, kann eine Gestaltsabweichung nicht sogleich ausgeglichen werden, zumal die Oberflächenspannung jetzt gegen ein größeres Volumen wirkt als in der jungen Amöbe.

Eine Abweichung von der Kugelgestalt muß aber aus denselben Gründen, die die vorherige Isotropie im Kern bedingten, jetzt eine andere Anordnung in demselben herbeiführen, und da diese vorher radiär, monozentrisch war, muß sie jetzt nichtradiär, mehrzentrisch, d. h. in der Praxis wohl immer zunächst dizentrisch werden; jedenfalls ist Gewicht darauf zu legen, daß eine nichtmonozentrische Anordnung entsteht, denn die inneren Kohäsionsverhältnisse werden jetzt andere und die Kohäsion wird in gewissen Richtungen schwächer.

Es leuchtet ein, daß eine derartige Umstimmung in der Anordnung der Kernsubstanzen schon durch die Wechselwirkung zwischen Kern und Plasma hervorgerufen werden kann. Denn bei der Bewegung, der Nahrungsaufnahme der Amöbe, ändert sich ihre Gestalt fortwährend, und das Plasma ist fast niemals ganz isotrop im Hinblick auf seine Beziehungen zum Kern. Dieser muß demgemäß in der Richtung

der größten Ausdehnung des Plasmas mehr oder weniger angezogen werden.

Nachdem jetzt der Kern seine genaue Kugel- oder Tropfengestalt verloren hat, muß er sich früher oder später teilen. Dies kann schon aus den einfachen physikalischen Verhältnissen (vgl. S. 512, 515) mit Notwendigkeit folgen. Oder es kann mit der erwähnten neugeschaffenen inneren Anordnung und dem dadurch beeinflussten Stoffwechsel zusammenhängen. Der Teilungsimpuls selbst ist also kausal und sogar in zwei Modifikationen denkbar.

Ans dem Gesagten geht auch hervor, daß der Teilungsimpuls, d. h. der Zeitpunkt, bei welchem die Kernteilung beginnt, durch den ontogenetischen oder im allgemeinen durch den physiologischen Zustand der Zelle völlig beherrscht wird. Diese Beherrschung kommt durch eine ganze Reihe ineinanderlaufender und einander determinierender Einzelvorgänge zustande. Ich will es nicht versuchen, diese a priori vorausgesetzten geschlossenen Reaktionsketten näher zu schildern. Es sei jedoch auf folgende Momente hingedeutet. Oberfläche und Volumen wachsen in verschiedenem Verhältnis. Dies ist von großer Bedeutung, denn hierdurch dürfte erstens der Stoffwechsel beim Wachstum der Zelle allmählich verändert werden; zweitens wird beim Vermehren des Volumens die zusammenhaltende Kraft der Oberflächenspannung immerschwächer. Schon aus diesen Verhältnissen kann man sich eine Vorstellung über die Mittel verschaffen, deren sich die protoplasmatische Organisation für die Determinierung des Zeitpunkts der Teilung in dem ontogenetischen Entwicklungsgang bedient hat. Und es leuchtet ein, daß ähnliche Verhältnisse in allen Zellen den Teilungsmoment bestimmen könnten.

Bei allen diesen Auseinandersetzungen ist daran zu denken, daß in der Zelle, wegen ihrer außerordentlichen Kleinheit, Kräfte, wie Oberflächenspannung und Chemotaxis, kurz alle Kräfte, die mit der Abnahme der Dimensionen immer größere Herrschaft über die Masse bekommen, eine sehr große Bedeutung haben, was macht, daß Vorgänge schnell ausgeführt werden können unter Mitwirkung von Faktoren, die wir bei makroskopischen Erscheinungen, welche allein für die quantitative Analyse zugänglich sind, leicht vernachlässigen. Ein großer Teil der Rätselhaftigkeit, die den zellulären Erscheinungen anzuhaften scheint, hängt meiner Meinung nach eben mit diesen Verhältnissen zusammen.

Die oben für den Amöbenkern geschilderte Mechanik des Teilungsimpulses kann wohl auch als Erklärungsprinzip für viele andere Fälle dienen, wo der Anstoß zur Teilung des Zellenleibes von bestimmten Plasmaorganen ausgeht. Ich denke hier an die „Nebenkerne“ der Protisten und die Zentrosomen der Tierzellen. In allen Fällen, in denen die Zellteilung ähnlich, wie wir es geschildert

haben, von statten geht, erklärt sich der Teilungsimpuls aus Wechselbeziehungen zwischen dem Protoplasma und dem die Teilung dirigierenden Körper. Es ließen sich nun wohl auch Fälle denken, wo ein Zentrosom oder eine mit derselben Funktion begabte Bildung dank eigener physikalischer Eigenschaften geteilt würde. Es könnte sich um ähnliche Erscheinungen wie bei den sog. „flüssigen Kristallen“ handeln.

Die flüssigen Kristalle können sich bekanntlich teilen. Man kann sich die Mechanik dieses Vorgangs in folgender Weise vorstellen. Sie befinden sich hinsichtlich ihrer physikalischen Eigenschaften in einer Art Zwischenlage zwischen echten Kristallen und isotropen Tropfen. Die Kristalle besitzen, wie man meistens annimmt, nicht überall dieselbe Oberflächenspannung, sondern diese dürfte an verschiedenen Flächen eine verschiedene sein. Es leuchtet nun ein, daß, wenn an einem Tropfen, dessen Teile sich noch leicht verschieben lassen, die vorher überall gleiche Oberflächenspannung lokale Veränderungen erfährt — wie es eben bei dem allmählichen Übergang aus rein flüssigem in kristallinen Zustand geschehen muß — der Tropfen seine Gestalt verändern muß. Und diese Gestaltsveränderung wird häufig in eine wahre Teilung resultieren.

Wir besitzen also verschiedene Erklärungsmöglichkeiten des Teilungsimpulses. In welchen Fällen die eine oder andere Möglichkeit wirklich in Frage kommt, kann allerdings nicht genau gesagt werden. Es scheint mir jedoch, als ob die Eigenschaften der flüssigen Kristalle erst bei relativ einfach konstruierten und funktionierenden Bildungen zu rechter Ausbildung kommen könnten. Körper, die, wie der Kern und gewisse Zentrosomen, mit einem eigenen Stoffwechsel begabt sind, sind wohl allzu heterogen, um sich in physikalischer Weise wie homogene Kristalle verhalten zu können. Hier dürfte also unsere erste Erklärungsmöglichkeit in Betracht kommen. Andererseits weisen die sonderbaren Gestaltmetamorphosen gewisser „Teilungswecker“ auf ganz bestimmt gelenkte Kohäsions- und Oberflächenspannungsverhältnisse hin. Ich erinnere an den Entwicklungszyklus des Zentrosoms bei den Diatomeen (Lauterborn 1896), an das Verhalten vieler „Nebenkerne“, Nukleozentrosomen“ und „Sphären“ der Protisten, ohne jedoch hier näher auf diese interessanten Erscheinungen einzugehen.

In allen Fällen kann aber keine wahre Autonomie des Teilungsimpulses behauptet werden. Wir erwähnten oben, daß derselbe mit dem funktionellen Zustand der ganzen Organisation zusammenhängt und also zuletzt auf der Reaktionsfähigkeit der Zelle gegen die Außenwelt beruht. Dies muß auch da der Fall sein, wo in erwähnter Hinsicht die Eigenschaften der flüssigen Kristalle in Frage kommen. Denn damit

die Teilungsercheinungen an solchen Körpern rhythmisch wiederholt werden, sind rhythmisch wiederkehrende Bedingungen erforderlich, und diese würden hier von dem den betreffenden Körper umgebenden Plasma hergestellt.

Wir sind jetzt mit dem Zustandekommen des Teilungsimpulses in den Fällen bekannt gemacht worden, wo dieser Impuls von einem bestimmten Organ im Plasma ausgeht. Wir werden sehen, daß es auch Fälle gibt, wo das Plasma selbst den Anstoß zu seiner eigenen Teilung liefert. Über die bisher besprochenen Fälle gilt, daß die ganze zelluläre Organisation auf die Auslösung des Impulses eingerichtet ist, daß dieser aber an einen bestimmten Körper gebunden ist, der in allgemeinen Beziehungen zum Plasma steht, so daß die durch den Teilungsimpuls zuerst entstandene streng lokalisierte dizentrische Anordnung sich immer weiter verbreitet. Wir haben uns auch mit der allgemeinen Art der Beziehungen zwischen dem „Teilungswecker“ und dem Plasma beschäftigt, und fanden, daß sie als Chemotaxis und Osmotaxis anzusehen sind. Selbstverständlich könnten sie auch anderer Natur sein, obwohl es am nabeliegendsten ist, Chemotaxis und Osmotaxis anzunehmen. Wir haben bis jetzt jedoch nur zwei fundamentale Erscheinungen bei den organischen Teilungsvorgängen betrachtet. Es bleibt übrig, auf die Komplikation und Koordination dieser Vorgänge einzugehen.

Komplikation und Koordination der organischen Teilungsvorgänge. Es handelt sich nur in wenigen Fällen um die bloße Zweiteilung einer Protoplasmanasse. In der Regel ist die Zytokinese mit einer Karyokinese verknüpft. Die Karyokinese ist aber bei höheren Organismen ein sehr komplizierter Vorgang. Bei den höheren Tieren und Pflanzen, auf deren Betrachtung wir uns hier beschränken wollen, setzen sich folglich die Teilungsvorgänge in der Regel aus vielen koordinierten Einzelvorgängen zusammen. Und wie wir schon im § 1 angedeutet haben, bildet jeder dieser Einzelvorgänge einen Entwicklungszyklus, der nur teilweise mit den anderen in Verbindung tritt. Die Einzelvorgänge sind in dem morphologischen Teil unserer Arbeit geschildert. Hier wollen wir vor allem die Art des Zusammenhangs zwischen ihnen untersuchen.

Bei den Tieren, die Zentrosomen besitzen, können drei koordinierte zyklische Vorgänge unterschieden werden: 1. Die Vorgänge im Kern, als deren Resultat namentlich die Bildung einer Anzahl dualistisch gebauter Chromosomen zu betrachten ist; 2. die Teilung der Zentrosomen; 3. die Teilung des Zellenleibs. Von diesen Vorgängen scheinen 1 und 3 voneinander relativ unabhängig zu sein, während beide in naher Relation zum Vorgang 2 stehen.

Das Zentrosom ist ein kleines Ding, das wahrscheinlich mit einer

morphologischen Kontinuität und vielleicht auch mit einem eigenen Stoffwechsel begabt ist. In der Ruhe ist das Zentrosom meistens unscheinbar, es gelangt aber bei bevorstehender Teilung zu einem hohen Grad von „Aktivität“ und steht jetzt offenbar in lebhaften energetischen oder stofflichen Beziehungen zum Kern und Plasma. Denn die Kernfäden ordnen sich innerhalb der Kernwandung in deutlicher Abhängigkeit von der Lage des Zentrosoms (dies tun sie häufig — obwohl schwächer — schon in der Ruhe); das Protoplasma nimmt allmählich strahlige Anordnung an (vgl. Kap. 5, § 2).

Die Wechselbeziehungen zwischen dem Zentrosom und dem Plasma (bzw. dem Außenmedium) und das morphologische Ergebnis derselben haben wir schon geschildert: Die Tochterzentrosomen stellen sich so ein, daß sie gleichgroße embryonale Plasmamassen „beherrschen“, d. h. die soeben entstandenen Hälften werden auseinandergetrieben und rücken in gewisse Entfernung voneinander und von der Oberfläche. Es entstehen die im Leben beobachteten Strahlungsfiguren, die wir S. 465 zu erklären versucht haben, und das Plasma nimmt eine dizentrische Anordnung an. Die Erfahrung hat gelehrt, daß dieser Zustand für das Durchführen einer Zytokinese ausreichend ist. Denn man hat in entkernten Stücken von tierischen Eiern künstliche Zentrosomen hervorrufen können, und es zeigte sich dabei, daß diese Zentrosomen geteilt wurden und das Plasma zur Zwei- oder Mehrteilung brachten. Diese Beobachtungen sind sehr lehrreich, denn es geht aus ihnen hervor, daß — in Übereinstimmung mit unserer Theorie — die Zentrosomen nur allgemeine Funktionen zu erfüllen haben, und daß es weniger auf ihre spezielle physiologische Natur ankommt. Namentlich bedarf es prinzipiell keineswegs autonomer Zentrosomen, obwohl sie in besonderen Fällen autonome Bildungen sein können. Es ist sehr wohl denkbar, daß die Zentrosomen vor jeder Teilung aus dem Plasma, in der Nähe des Kerns, ausgeschieden werden, daß sie, mit anderen Worten, temporäre Bildungen wären. Nach Doflein (1901) scheinen sich die Sphären bei *Noctiluca* in dieser Weise zu verhalten. Und gesetzt den Fall, daß sie dergleichen temporäre Bildungen wären, folgt daraus keineswegs, daß sie keine besonders wichtige Aufgabe zu erfüllen hätten. In der Zelle ist nämlich alles so fein eingerichtet, daß bei den zyklischen Veränderungen des Stoffwechsels, die bei jeder Teilung stattfinden müssen, sehr wohl ganz spezielle Bedingungen hergestellt werden könnten, die ein mit besonderen Eigenschaften versehenes Zentrosom hervorgehen ließen.

Die Zentrosomen besitzen aber eine doppelte Aufgabe. Sie sollen auch in die Vorgänge im Kern eingreifen, oder richtiger: Sie setzen am Ende des Chromosomenbildungsvorgangs ein, um die Chromosomen nach den verschiedenen Polen zu befördern. Die Zentrosomen

üben anscheinend keinen Einfluß auf den Bildungsvorgang der Chromosomen selbst aus. Die Beziehungen zwischen den Zentrosomen und den Kernfäden sind aber schon in der Prophase zu beobachten, weil sich die letzteren häufig in bezug auf die Lage des Zentrosoms bzw. der Zentrosomen orientieren. Erst nach der Auflösung der Kernmembran setzt aber die eigentliche Wirksamkeit der Zentrosomen ein.

Über die Auflösung der Kernmembran und die Bildung der Äquatorialplatte haben wir in Kap. 3, § 4 gesprochen. Was die Äquatorialplattenbildung anbetrifft, die uns hier vor allem interessiert, so scheint sie nach unseren Beobachtungen, die sich wohl auch auf die Verhältnisse in den Tierzellen übertragen lassen, unter dem Einfluß zweier entgegengesetzter, zusammendrückender Kräfte vor sich zu gehen. Dies ist die nächstliegende Deutung der morphologischen Ersehnungen. Aber es ist noch eine offene Frage, von welcher Natur diese Kräfte sind. Dies ist völlig unbekannt, und man kann nur Behauptungen aufstellen. Nach den Erscheinungen in der Prophase zu urteilen, herrschen lebhaft Beziehungen zwischen den Zentrosomen und den Chromosomen, und es liegt wohl am nächsten, anzunehmen, daß diese Beziehungen chemotaktischer Natur sind. Wir müssen uns nun erinnern, daß die Bildung einer Äquatorialplatte zwischen zwei wirksamen „Polen“ oder „Zentren“ ein allgemeines zelluläres Phänomen ist (S. 480). Die speziellen Eigenschaften der Chromosomen, die aus ihrem dualistischen Aufbau entspringen, brauchen daher zunächst nichts mit der Anhäufung derselben im Äquatorialplan zu tun zu haben. Allerdings ist es recht schwierig, sich eine zutreffende Vorstellung von dem Vorgang zu bilden. Offenbar reicht es nicht aus, nur allgemeine positive oder negative Beziehungen zwischen den Polen und den Chromosomen anzunehmen. Billiger wäre es wohl, sowohl positive wie negative, d. h. Wechselbeziehungen zu behaupten. Denn bei reiner Anziehung würden die Chromosomen offenbar sogleich nach der Membranauflösung an die Pole gezogen werden; bei reiner Repulsion würden sie alle peripheriewärts in den Äquatorialplan getrieben, um schließlich einen Ring an der Zellwand zu bilden. Nehmen wir aber Wechselbeziehungen an, so ließe sich die allmähliche und regelmäßige Bildung einer zentralstehenden Äquatorialplatte verstehen. Diese Wechselbeziehungen sind denen zwischen den Zentrosomen und dem Plasma analog. In der Tat werden unter Umständen Substanzzüge, Strömungen, Strahlungen, Fäden zwischen den Polen und den Chromosomen gebildet, die den Polstrahlungen usw. ähnlich sehen (Kap. 5). Das Abplatten des Chromosomenknäuels und die Bildung der Äquatorialplatte können wir also auf wechselwirkende Beziehungen zurückführen, die in beiden Richtungen etwa gleich stark

sind, obwohl vielleicht die Repulsion zunächst ein wenig überwiegt. Wir haben es also hier mit Symmetrieverhältnissen zu tun, welche auch in anderen Fällen, wo es sich um Wechselbeziehungen zwischen zwei plasmatischen Bildungen und beweglichen Einschlußkörpern handelt, beobachtet werden. Bei der Chromosomenplatte hat man auch daran zu denken, daß sie in der zentral belegenen Spindelsubstanz liegt, und es ist nicht ausgeschlossen, daß diese es mechanisch verhindert, daß die Chromosomen nach außen gedrängt werden.

Von welcher Natur die erwähnten allgemeinen Beziehungen zwischen den Polen (den Zentrosomen) und den Chromosomen sind, läßt sich natürlich nicht mit Sicherheit sagen. Es kann sich hier vielleicht um stoffliche Beeinflussungen handeln, die in chemotaktischer Weise die Lage der Chromosomen bestimmen. Es ließe sich natürlich denken, daß wir es hier mit elektrischen Phänomenen zu tun hätten, und einige Forscher wollen dies entschieden behaupten. Jedoch stützen sie sich dabei nur auf Simulacra, denn die spärlichen experimentellen Untersuchungen über die Ladungsverhältnisse der Chromosomen und des Plasmas geben keine eindeutige Antwort. Chemotaxis dürfte — in Übereinstimmung mit der allgemeinen Organisation des lebenden Plasmas — das meistens in Betracht kommende motorische Moment darstellen, besonders wenn es sich hier — wie mehrmals erwähnt — um eine überall wiederkehrende Erscheinung handelt.

Bedeutend schwerer verständlich als die die Äquatorialplatte bedingenden Momente sind aber diejenigen, die die Manipulationen der Chromosomen in der Metakinese verursachen. Zunächst sei hervorgehoben, daß der dualistische Bau der Chromosomen (sie sind ja schon von der Anlage an gespalten) in keinem engeren Zusammenhang mit der Bildung der Äquatorialplatte steht. Wenn extranukleare Nukleolen vorhanden sind, pflegen auch diese in der Äquatorialebene angesammelt zu werden. Das Äquatorialplattenstadium dürfte aber einen gewissen Wendepunkt der Karyokinese darstellen; es scheinen hier Umstimmungen der tätigen energetischen, stofflichen oder Kraftkonstellationen vor sich zu gehen. Denn die Chromosomen, die vorher anscheinend von den Polen leicht weggestoßen und in dem Äquatorialplan gesammelt wurden, geben jetzt eine Hälfte an jeden Pol ab. Wo vorher Abstoßung oder jedenfalls keine bemerkbare Attraktion vorhanden war, macht sich jetzt eine lebhafte Anziehung bemerkbar.

Es ist schwierig, zu sagen, wo man diese Umstimmung der wirksamen Faktoren suchen soll. Man hat in der Metakinese in gewissen Fällen Strömungen im Plasma gefunden, in anderen Fällen nicht (vgl. S. 477). Wahrscheinlich haben wohl die Chromo-

somen den größten Anteil an der Umstimmung, aber da sie in Beziehungen chemotaktischer, elektrischer oder einer andern Art mit den Polen stehen, leuchtet es ein, daß auch diese sekundär beeinflußt werden. Wenn es sich um Wechselbeziehungen handelt, werden ja alle Fluktuationen auf den andern Körper übertragen. Bei den Chromosomen könnte man die Ursache der Veränderung darein verlegen, daß sie, nachdem sie vorher in einem geschlossenen Raum lagen, jetzt der Beeinflussung eines neuen Milieus (der Spindelsubstanz) ungeschützt ausgesetzt sind. Jedenfalls muß wohl die Umstimmung mit stofflichen Veränderungen irgend einer Art zusammenhängen.

Ein Hauptanteil der Umstimmung dürfte zunächst in einer Veränderung der gegenseitigen Beeinflussungen der Spaltheilften der Chromosomen bestehen. In einer andern Arbeit (1912c) bin ich etwas auf diese komplizierte Abhängigkeit der Chromosomenhälften voneinander eingegangen. Nach der Entwicklungsgeschichte der Chromosomen zu urteilen, muß während der ganzen Prophase und in der Metaphase eine Anziehung zwischen den Hälften vorhanden sein, die jedoch nicht so stark ist, daß sie verschmelzen. In der Metakinese wird nun diese Anziehung der Chromosomenhälften plötzlich aufgehoben. Ja, man muß sogar annehmen, daß sie einer Repulsion Platz gemacht hat, denn sonst wäre es nicht zu verstehen, daß die Chromosomenhälften an verschiedene Pole gehen. Die Anziehungskraft oder die Beziehungen zwischen den Polen und den Chromosomen sind ja — wie erwähnt — allgemeiner Natur, und das kann man auch sehr schön bei abnormen Teilungen beobachten. In der Reduktionsteilung gewisser Bastarde, deren Eltern verschiedene Chromosomenzahlen haben (z. B. *Drosera*, *Oenothera*), tritt eine Paarung einer Anzahl Chromosomen ein, während ein Teil von ihnen ungepaart bleibt. In der späteren Anaphase werden diese ungepaarten Chromosomen, die zugleich ungespalten sind, nach Zufall auf die Tochterkerne verteilt, also in ganz derselben Weise wie eventuell vorhandene extranukleare Nukleolen. Mehrere Beispiele dieser Art ließen sich anführen. Bei doppelten bzw. gespaltenen Chromosomen, d. h. in den normalen typischen und heterotypischen Karyokinesen, kommt aber etwas hinzu, das die Verteilung der Hälften jedes Chromosoms auf verschiedene Pole bestimmt, und dieses kann wohl kaum etwas anderes sein, als eben die in der Metakinese entstandene Repulsion zwischen denselben. Der Zufall entscheidet offenbar darüber, welche von den beiden Hälften an einen bestimmten Pol geht, beide können aber wegen der gegenseitigen Repulsion nicht nach einem Pole gehen. Vorläufig scheint mir diese Erklärungsweise die annehmbarste zu sein.

Auch über die Natur der attrahierenden bzw. abstoßenden Kräfte zwischen den Chromosomenhälften sind wir derzeit wenig unterrichtet.

Die Versuche Erreras, Rouxs, Penntimallis, Conklins haben keine bestimmten Aufschlüsse darüber geben können, ob sie von elektrischer Natur sind. Von vornherein wäre ja dies nicht unwahrscheinlich; man weiß ja, daß in Kolloiden bei Entmischungsvorgängen usw. die verschiedenen Phasen entgegengesetzte Ladungen annehmen können. Aber die Bewegungen der Chromosomen ließen sich auch bei der Annahme von Chemotaxis, d. h. einseitigen Veränderungen der Grenzflächenspannung zwischen Karyotin und Spindelsubstanz, denken. Hierüber können nur eingehende experimentelle Untersuchungen entscheiden. Wir müssen uns aber gegen Erklärungsversuche der Teilungsvorgänge reserviert verhalten, die nur auf einfache Simulacra bauen. Bekanntlich gibt es mehrere dergleichen Versuche, um mit Hilfe der elektrischen, kapillaren oder hydrodynamischen Erscheinungen die Zellteilung zu erklären, man hat aber dabei gar nicht auf die verwickelten morphologischen und physiologischen Verhältnisse Rücksicht genommen oder experimentelle Untersuchungen an den Zellen gemacht.

Die Auflösung der Kernmembran dürfte dadurch zustandekommen, daß in der Plasmaschicht, die den Kern umgibt, Veränderungen stattfinden, die die Grenzflächenspannung zwischen dem Kernsaft und dieser Plasmaschicht aufheben. Selbstverständlich sind hierbei auch chemische Prozesse beteiligt, die die materielle Grenzschicht entfernen. Maßgebend für das Verschwinden der Membran dürfte der Umstand sein, daß die erwähnte Plasmaschicht und der Kernsaft arm an fällbaren Körpern und ziemlich gleichartig sind (vgl. Kap. 5, § 5, 7). Dies wird besonders auffällig bei Pflanzen, wo Polkappen oder eine „extranukleare Spidelanlage“ (bei der heterotypischen Teilung) ausgebildet werden. Bei Tieren und Pflanzen mit Zentrosomen haben diese anscheinend einen direkten Einfluß auf die Membranauflösung. Wir können uns hier — wo es sich nur um die Grundzüge handelt — nicht in die interessanten Details der karyokinetischen Vorgänge vertiefen.

Hinsichtlich der Bildung der Tochterkerne sei erwähnt, daß hierbei eine autolytische Auflösung des Karyotins mitzuspielen scheint. Es ist ja eine allgemeine Erscheinung, daß Chromosomen, die zufällig in das Körnerplasma geraten, z. T. aufgelöst werden, sich mit einer kleinen Vakuole umgeben und so einen Zwergkern bilden. Die Chromosomen führen ihre metakinetischen Manipulationen und ihre darauf folgende Wanderung in der Spindelsubstanz aus, die sich nach dem in Kap. 5, § 7 Entwickelten wahrscheinlich ziemlich indifferent in bezug auf die Chromosomensubstanz verhält. Nachdem aber die Chromosomen in die dichten Polplasmen gelangt sind, beginnt eine rasche Auflösung derselben, und die Chromosomenhaufen umgeben

sich demgemäß bald mit einer von einer Membran begrenzten Vakuole, die osmotisch ausgespannt wird und den neuen Kern darstellt.

Bei den höheren Tieren scheint die Teilung des Zellenleibs nicht ganz so einfach wie bei den Amöben zu erfolgen. Wie wir S. 515 angedeutet haben, weisen gewisse Beobachtungen (z. B. von Boveri 1901) darauf hin, daß die Kerne, bzw. die Zentrosomen, einen besonderen Einfluß auf die Oberflächenspannung des Plasmas haben, so daß diese an den am weitesten von diesen Bildungen liegenden Teilen verändert wird. In der Telophase bildet sich daher im Äquator eine Ringfurehe, die schließlich eine Zweiteilung der Zelle herbeiführt.

Während bei den mit Zentrosomen versehenen Tierzellen der Teilungsimpuls von diesen Bildungen ausgeht, verhalten sich die höheren Pflanzenzellen in etwas anderer Weise. Hier fällt der Entwicklungszyklus des Zentrosoms weg. Der Teilungsanstoß geht vom Protoplasma selbst aus. Es nimmt eine dizentrische Anordnung an, die dann in derselben Weise wie die Zentrosomen in den Entwicklungszyklus des Kerns eingreift. Wir haben nun den wahrscheinlichen Ursachen dieses anscheinend spontanen Symmetriewechsels im Plasma nachzuforschen.

Wir haben uns hier an die für die Symmetrie maßgebenden Faktoren zu halten, mit denen wir uns schon bei Besprechung der Amöbenteilung beschäftigt haben. Die Anordnung des Plasmas im Innern von embryonalen Zellen, d. h. seine Symmetrie, wird von mehreren Faktoren bestimmt. Fast alle von diesen werden aber unter den folgenden drei Fällen mit einbezogen. Maßgebend für die Symmetrie, d. h. die innere Anordnung des Plasmas in embryonalen Phanerogamenzellen, ist also vorwiegend:

1. Die Stärke der Beziehungen zwischen Plasma und Kern; die Anzahl der Kerne. Plasma und Kern ziehen einander an (vgl. S. 514). Dies ist der Grund der Beeinflussung der Symmetrie. Was die Zahl der Kerne anbetrifft, so ist sie in den uns interessierenden Fällen immer nur eins (vor der Kernteilung) oder zwei (vor der Zellteilung).

2. Die Gestalt der Zelle. (Vgl. S. 515, 517.) In langgestreckten Zellen mit nur einem mittelständigen Kern will sich das Plasma vorwiegend an zwei entgegengesetzten Seiten des Kerns anlagern und zwar so, daß die Verbindungslinie der Anhäufungen in der Längsrichtung liegt. Der Grund dieser Beeinflussung folgt aus 1 und 3 zusammen.

3. Die Beschaffenheit der Umgebung der Zelle (Grad und Art der Anisotropie des Mediums). Dies hängt von dem Stoffaustausch zwischen der Zelle und dem Außenmedium ab. Besonders wenn die Zelle in einem Gewebeverband liegt (z. B. in einer Wurzelspitze)

wird selten die Umgebung ganz isotrop sein. Man denke an die Richtung der Nährstoffleitung, Wasserleitung usw. Der Einfluß der Umgebung ist natürlich sehr kompliziert, indem gewisse Stoffe das Plasma anziehen, andere es abstoßen (daß überhaupt chemotaktische oder osmotaktische Beziehungen zwischen dem Medium und dem eingeschlossenen Plasma herrschen müssen, bedarf wohl keiner näheren Erläuterung).

Alle diese Fälle sind also maßgebend für die Anordnung des Plasmas. Aber außerdem kommen natürlich innere Eigenschaften des Plasmas selbst hinzu: seine Kohäsion, Beweglichkeit, die Intensität des Stoffwechsels usw., d. h. lauter Eigenschaften, die seitens der inneren Organisation verändert und gelenkt werden. Wir haben uns daher zu denken, daß bei den zyklischen Veränderungen im Stoffwechsel, die mit dem Teilungszyklus verbunden sind (S. 518) und die denselben dirigieren, diese inneren Verhältnisse so gelenkt werden, daß erst zu einem gewissen Zeitpunkt die oben erwähnten Momente (1—3) einen entscheidenden Einfluß ausüben. Wie Beobachtungen lehren (Kap. 5, § 2), wird im allgemeinen die dizentrische Anordnung, d. h. die Bildung der Polplasmen, erst in der Prophase des Kerns bemerkbar, und vorher hat gewöhnlich eine radiäre Ansammlung um den Kern stattgefunden: dies deutet auf die erwähnte Lenkung der inneren Eigenschaften des Plasmas hin.

Bei der Bildung der Polplasmen dürfte also eine ganze Reihe von Faktoren in Tätigkeit sein. Es fragt sich nun: Warum bilden sich nur zwei Polplasmen? Dies dürfte einerseits damit zusammenhängen, daß es bei einer Anisotropie des Mediums, einer von der Kugelform abweichenden Gestalt der Zelle, kurz bei allen für die Symmetrie maßgebenden Faktoren, immer zwei ziemlich entgegengesetzte Richtungen gibt, in denen die Anisotropie am stärksten ist. Ferner wirken die inneren Eigenschaften des Plasmas, z. B. die Kohäsion, die allseitige Anziehung eines einzigen Kerns, teilweise entgegen den erwähnten richtenden Verhältnissen: Die Anordnung des Plasmas spiegelt mit anderen Worten die Anisotropie dieser Bedingungen gar nicht genau wieder; nur Hauptrichtungen machen sich bemerkbar, d. h. eben die zwei entgegengesetzten Resultanten.

Mit den soeben erwähnten Verhältnissen, in Verbindung mit den individuellen Verschiedenheiten der Zellen, hängt es zusammen, daß die Polplasmen sehr verschieden stark entwickelt sein können, wie dies aus unseren Erörterungen in Kap. 5 hervorgeht. Es leuchtet ein, daß sogar in völlig isodiametrischen oder sphärischen Zellen bei völliger Isotropie des Mediums (wenn ein solcher Grenzfall jemals realisiert würde) dennoch Polplasmen entstehen könnten. Denn die zyklischen Veränderungen im Innern verursachen früher oder später

eine gewisse Labilität des Plasmas, so daß es schließlich nicht in einer durchaus radiären oder monozentrischen Anordnung zusammengehalten werden kann, ebenso wie ein wachsender Tropfen schließlich zerfällt. Bei der Bildung der Polplasmaen, diese mögen morphologisch noch so unscheinbar sein (vgl. Kap. 5, § 2), finden selbstverständlich in größerem oder geringerem Grade Entmischungen und dergleichen statt. Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß die Polplasmaen elektrische Ladungen annehmen, was natürlich eine dizentrische Anordnung befördern müßte. Wir begnügen uns aber mit den bisherigen Ausführungen, die nur den Zweck haben, die Möglichkeit einer kausalen Erhellung des Auftretens einer scheinbar spontanen dizentrischen Anordnung im Plasma, bzw. in der nächsten Umgebung des Kerns, anzudeuten.

Wenn die Polplasmaen einmal entstanden sind, ist der Anstoß zur Zellteilung gegeben. Die Funktion derselben in der Metaphase und Anaphase ist ganz dieselbe wie die der Zentrosomen (vgl. oben). Und in Kap. 5, § 3 haben wir beschrieben, wie sodann der Phragmoplast entsteht, der die Bipolarität durch die ganze Zelle verbreitet und die Anlage der Zellwand erleichtert. Daß die wenig umschriebenen Polplasmaen genau so wie die körperlichen und sogar unter Umständen autonomen Zentrosomen im Hinblick auf die Chromosomenwanderung funktionieren, ist ein neues Argument für die schon vorher mehrmals erwähnte Allgemeinheit der hier in Betracht kommenden Kräfte oder stofflichen Beziehungen.

Die Entstehung und die Rolle der Spindel haben wir schon in Kap. 5 ausführlich geschildert, weshalb wir uns hier nicht näher mit dieser Sache zu beschäftigen brauchen. Dagegen geben unsere obigen Erörterungen eine Veranlassung, eine andere wichtige Frage zu besprechen. Welche Faktoren bestimmen die Richtung der Teilungsachse?

Die Teilungsachse steht senkrecht auf der Scheidewand und wird in den überaus meisten Fällen schon durch die Lage der Polplasmaen bestimmt. Die anderen Fälle, in denen eine nachträgliche Drehung der Teilungsfigur stattfindet, sind nicht schwerer verständlich wie jene. Was die Pflanzen anbetrifft, so ist unsere Frage schon durch die oben angeführten drei Punkte, die die Determination der inneren Symmetrieverhältnisse betreffen, beantwortet. Ein Faktor ist die Form der Zelle: Daher pflegen langgestreckte Zellen quergeteilt zu werden. Ein anderer Faktor ist die Anisotropie des Mediums: Daher können auch langgestreckte Zellen unter Umständen längsgeteilt werden (z. B. Kambiumzellen, die zwischen Holz- und Siebteil, bzw. Mark und Rinde liegen). Die Kausalität läßt sich also hier durchschauen.

Bei den mit Zentrosomen versehenen Tierzellen muß die Richtung

der Teilungsachse durch prinzipiell ähnliche Verhältnisse bestimmt werden. Die bekannten „Regeln“ (O. Hertwig, Roux) sind ja auch in beiden Fällen dieselben. Hier dürften es die Zentrosomen sein, die einerseits durch die Anordnung des Plasmas, andererseits durch die Umgebung beeinflußt werden. Selbstverständlich muß auch die spezielle Beschaffenheit des Plasmas auf die Stellung der Zentrosomen und die Verteilung des „aktiven Plasmas“, insofern örtliche Beziehungen herrschen, einwirken. In tierischen Eiern ist ja das Plasma sehr heterogen. Außerdem wird unter den Ursachen der Anisotropie der Umgebung auch Schwerkraft und Licht mit einbegriffen.

Zum Schluß wollen wir noch einem Punkt, der im Zusammenhang mit unserem theoretischen Exposé der Teilungsphänomene steht, aber zugleich eine Art Übergang zu der „entwicklungsgeschichtlichen“ Betrachtung der Erscheinungen bildet, einige Worte widmen.

Die Verschiedenheiten der Teilungsmechanik der Metazoen- und der Metaphytenzelle. Die mit Hilfe von Zentrosomen vollführte Zellteilung ist anscheinend ein recht „stabiler“ Vorgang, wenn ich so sagen darf. Die Tochterzentrosomen müssen infolge ihrer Eigenschaften auseinanderweichen und eine diametral entgegengesetzte Stellung annehmen, die außerdem selbstverständlich von mehreren Faktoren beeinflußt wird. Es ist aber wichtig, zu beachten, daß diese Stellung der Zentrosomen ziemlich unabhängig von der vorherrschenden Symmetrie im Plasma eingenommen wird. Die Teilung des Kerns kann daher immer vollzogen werden, und, wie wir wissen, veranlassen die Zentrosomen und die Tochterkerne dann eine dizentrische Anordnung und eine Teilung des Plasmas. Wir können die Zellteilung mit Zentrosomen in Beziehung zu der Beweglichkeit und Formveränderlichkeit der tierischen Zellen setzen. Bei solchen Zellen wäre es offenbar recht schwierig, ähnlich wie bei den Pflanzenzellen, an eine primär entstandene dizentrische Anordnung des Plasmas zu denken. Denn sie sind ja weich. Es würde die Gefahr nahe liegen, daß der Zellenleib zerteilt würde, ehe noch die Kernteilung vollzogen war.

Anders liegen die Verhältnisse in den Pflanzenzellen. Diese besitzen eine feste Hülle, die dem Plasma eine zuverlässige Stütze bietet. Daher kann das pflanzliche Plasma sehr wohl eine dizentrische Anordnung annehmen, ohne daß dadurch die Gestalt der Zelle und der innere Zusammenhang bedroht wird. Man weiß, wie z. B. bei *Zygnema* eine dizentrische Anordnung im Plasma normal vorkommt. Zentrosomen sind mit andern Worten bei den Pflanzen überflüssige Dinge, und sie verschwinden schon bei den Lebermoosen. Dagegen hat die Pflanzenzelle die Fähigkeit gewonnen, einen Phragmoplasten auszubilden, um die Zellteilung ungeachtet der bei dem Verzicht auf

die Zentrosomen unvermeidlich geschwächten dizentrischen Anordnung in den Teilungsstadien sicher zu Ende zu führen.

Diese kurze Betrachtung soll nur dazu dienen, zu zeigen, daß sich unsere Betrachtungsweise, unsere „Grundzüge einer Theorie der Teilungsphänomene“ auf phylogenetische Probleme und auf die Verhältnisse bei den niederen Organismen übertragen lassen. Dies zu tun ist aber nicht unsere Aufgabe in dieser Arbeit.

### § 3. Schlußbemerkungen.

Der Leser, der sich mit dem Inhalt des vorhergehenden Paragraphen bekannt gemacht hat, wird vielleicht finden, daß wir damit einiges zur Aufhellung unseres Problems haben beitragen können, er muß aber auch zugleich empfunden haben, wie außerordentlich viele Fragen noch ihrer Lösung harren. Wie wir schon vorher betont haben, bezwecken es unsere „Grundzüge“ nur, die vorhandenen Tatsachen unter Benutzung allgemein physiologischer Kenntnisse und Gesichtspunkte zu einem Bild zu verbinden, das wir als Grundlage für künftige, namentlich experimentelle Untersuchungen benutzen können. Unsere Theorie ist daher kein abgeschlossenes Ganzes, vielmehr nur ein Gerüst von Tatsachen und Wahrscheinlichkeiten, das in den Einzelheiten verändert und ergänzt werden wird.

Bei der kurzen Darlegung unserer Anschauungen über die Teilungsmechanik sind wir gar nicht auf eine Kritik schon verhandener „Theorien“ über denselben Gegenstand eingegangen. Ich finde dies auch durchaus unnötig, da diese Theorien entweder, wie die Zugfaser- oder Spannungstheorie, die Zelle wie ein starres und unmögliches, nach einfachen mechanischen Prinzipien funktionierendes Ding auffassen (Heidenhain hat sogar mechanische Modelle der Zellteilung, wie sie nach seiner Spannungstheorie verlaufen soll, erfunden), oder auch den bei der Zellteilung tätigen Organen und Strukturen Kräfte und Energien zuschreiben, über deren Vorkommen und Verbreitung in der Zelle gar nichts bekannt ist (alle auf Simulacra bauende Theorien, vgl. S. 525). Es handelt sich bei den Teilungsvorgängen um überaus mannigfaltige, aber durch den Stoffwechsel gelenkte und verknüpfte Erscheinungen, und die bedeutende Aufgabe ist die, den wahren Zusammenhang aller dieser wechselnden Erscheinungen zu erkennen, das Wesentliche der mannigfaltigen Verlagerungen und Strukturveränderungen aufzufinden, und dieses gelingt nicht mit einem Male, sondern erfordert eine unaufhörliche Zusammenarbeit von Morphologen und Physiologen. Durch vergleichende morphologische Untersuchungen und allgemeine Erwägungen sind wir aber so weit gekommen, daß wir wenigstens die Hauptmomente durchschauen, obwohl wir nicht die Triebkräfte im einzelnen angeben können. Und das, was dabei

unsere Aufmerksamkeit besonders auf sich lenkt, ist die große Bedeutung der im Plasma stattfindenden Veränderungen, die Verkettung der Karyokinese mit der Zytokinese. Eine andere sehr wichtige Sache ist die Periodizität der Teilungsercheinungen und das Zustandekommen derselben. Wir betrachteten es als wahrscheinlich, daß die zyklischen Stoffwechseleränderungen, die man als das essentielle Substrat der morphologischen Veränderungen zu betrachten hat, zuletzt von den allgemeinen Relationen zwischen Zellgröße und Außenwelt und innerer Beschaffenheit abhängig sind. Der ganze Prozeß der Zellteilung läßt sich mit andern Worten ohne Einführung von unbekanntem Energiearten oder Kräften kausal denken. Und eben in der allgemeinen Erkenntnis des äußeren und inneren Zusammenhanges aller Erscheinungen, die etwas mit der Teilung zu tun haben, besitzen wir eine kräftige Handhabe bei künftigen experimentellen Untersuchungen.

### Literaturverzeichnis.

- Allen, Ch. E., 1903, The early stages of spindle-formation in the pollen-mother-cells of *Larix*. Annals of Botany. Bd. 17.
- Andrews, P. M., 1902, Karyokinesis in *Magnolia* and *Liriodendron* usw. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 11.
- Auerbach, L., 1876, Zelle und Zellkern. Cohns Beiträge zur Biol. d. Pflanzen. Bd. 2.
- Balbiani, E. G., 1876, Sur les phénomènes de la division du noyau cellulaire. Comptes rendus de l'Acad. Paris. Bd. 58.
- 1881, Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de *Chironomus*. Anat. Anzeiger. Bd. 8.
- Baltzer, F., 1908, Über mehrpolige Mitosen bei Seeigeleiern. Verh. d. Phys.-med. Gesellsch. Würzburg.
- 1909, Die Chromosomen von *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 2.
- Baumgartner, 1904, Some new evidences for the individuality of chromosomes. Biol. Bull. Bd. 8.
- Belajeff, W., 1894, Zur Kenntnis der Karyokinese in den Pflanzen. Flora. Bd. 79.
- Beneden, E. van, 1883, Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. Archives de Biologie. Bd. 4.
- et Neyt, A., 1887, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'Ascaride mégalocephale. Bull. Acad. roy. Belg. Ser. 4. Bd. 14.
- Berghs, J. H., 1905, La figure achromatique chez *Paris quadrifolia*. La Cellule. Bd. 21.
- 1906, Le noyau et la cinèse chez le *Spirogyra*. La Cellule. Bd. 23.

H. Lundegårdh, Chromosomen, Nukleolen u. d. Veränderung. i. Protoplasma etc. 532

Bernard, A., 1900, Recherches sur les sphères attractives de *Lilium candidum* usw. Journal de Botanique. 18. Jahrg.

— A., 1905, 1906, Quelques remarques à propos des centres cinétiques. Journal de Bot. 19. Jahrg.

Berthold, G., 1886, Studien über Protoplasma-mechanik. Leipzig.

Blackman, V. H., 1905, The spermatogenesis of the Myriapods. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. Bd. 48.

Borgert, A., 1910, Kern- und Zellteilung bei marinen *Ceratium*-arten. Archiv f. Protistenkunde. Bd. 20.

Boveri, M., 1903, Über Mitosen bei einseitiger Chromosomenbindung. Jenaische Zeitschr. Bd. 37.

Boveri, Th., 1887, Zellenstudien. I. Heft. Jena.

— 1888, Zellenstudien. II. Heft. Jena.

— 1890, Zellenstudien. III. Heft. Jena.

— 1904, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

— 1907, Zellenstudien. 6. Heft. Die Entwicklung dispermer Seeigeleier. Jena.

— 1909 a, Die Blastomerenkerne von *Ascaris megaloccephala* und die Theorie der Chromosomenindividualität. Archiv f. Zellforsch. Bd. 3.

— 1909 b, Über Geschlechtschromosomen bei Nematoden. Archiv f. Zellforsch. Bd. 4.

Bonnevie, Kristine, 1906, Untersuchungen über Keimzellen I. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 41.

— 1908, Chromosomenstudien I. Archiv f. Zellforsch. Bd. 1.

— 1910, Über die Rolle der Zentralspindel während der indirekten Zellteilung. Arch. f. Zellforsch. Bd. 5.

— 1911, Chromosomenstudien III. Archiv f. Zellforsch. Bd. 6.

Boring, Alice M., 1909, A small chromosome in *Ascaris megaloccephala*. Archiv f. Zellforsch. Bd. 4.

Bütschli, O., 1875, Vorläufige Mitteilung einiger Resultate von Studien über die Conjugation der Infusorien und der Zellteilung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 25.

Byxbee, 1900, The development of the karyokinetic spindle in the pollen-mothercells of *Lavatera*. Proc. of the Calif. Acad. of Science. Bd. 2. Nr. 2.

Carnoy, 1885, La cytodierèse des Arthropodes. La Cellule. Bd. 1.

Cavara, F., 1897, Intorno ad alcune strutture nucleari. Atti dell' Ist. bot. del Univ. di Pavia. N. S. Bd. 5.

— 1898, Esiste cromatolisi nei nuclei normali vegetali? Rend. della R. Acad. dei Lincei. Bd. 7. Sem. I. Ser. 5a. F. 10.

— 1899, Contribuzione alla cromatolisi nei nuclei vegetali. Ann. del R. Ist. di Roma. S. 89.

— 1902, Breve contribuzione alla conoscenza del nucleolo. Bull. della soc. Bot. Ital. S. 108.

Conklin, E. G., 1902, Karyokinesis and cytokinesis in the maturation, fertilization and cleavage of *Crepidula* usw. Journ. Philadelphia. Bd. 12.

Czermak, N., 1899, Über die Desintegration und die Reintegration des Kernkörperchens bei der Karyokinese. Anat. Anzeiger. Bd. 15.

- Debski, Br., 1897, Beobachtungen über die Kernteilung bei *Chara fragilis*.  
Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 30.
- Demoor, J., 1894, Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule. Archiv.  
d. Biol. Bd. 13.
- Doflein, F., 1901, Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. IV. Jena.
- Dublin, 1905, Zur Zytologie parthenogenetischer Larven von *Strongylocentrotus*.  
Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. 19.
- Erhard, H., 1910, Über den Aufbau der Speicheldrüsenkerne der *Chironomus*-  
larve. Arch. mikr. Anat. Bd. 76.
- Farmer, J. B., 1895, Über die Kernteilung in *Lilium*-Antheren, besonders in  
Bezug auf die Zentrosomenfrage. Flora 1895.
- and Shove, 1905, On the structure and development of the somatic and  
heterotypic chromosomes of *Tradescantia virginica*. Quat. Journ. Micr. Soc.  
Bd. 48.
- Fick, R., 1899, Über die Eireifung bei Amphibien. Verh. d. Anat. Gesellsch. in  
Tübingen. Anat. Anz. 16.
- Fischer, A., 1899, Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena.
- Fitting, H., 1900, Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von *Isoetes*  
und *Selaginella* usw. Bot. Ztg. Bd. 58.
- Flemming, W., 1877, Beobachtungen über die Beschaffenheit des Zellkerns.  
Archiv f. mikr. Anat. Bd. 13.
- 1879, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen I.  
Archiv f. mikr. Anat. Bd. 16.
- 1880, Beiträge zur Kenntnis der Zelle II. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 19.
- 1881, Beiträge zur Kenntnis der Zelle III. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 20.
- 1882, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig.
- 1887, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle I. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 29.
- 1891, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle II. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 37.
- 1895, Zur Mechanik der Zellteilung. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 46.
- Fol, H., 1873, Die erste Entwicklung des Geryonideneies. Jen. Zeitschr. f.  
Naturw. Bd. 7.
- Foot and Strobell, 1907, A study of chromosomes in the spermatogenesis of  
*Anasa tristis*. Amer. Journ. Anat. Bd. 7.
- Fulmer, Ed. L., 1898, Cell division in pine seedlings. Bot. Gaz. Bd. 26.
- Gardner, Blanche, Studies on growth and cell division in the root of *Vicia Faba*.  
Contr. fr. the bot. lab. Pennsylvania. II.
- Gates, R. R., 1909, The stature and chromosomes of *Oenothera gigas*. Arch.  
f. Zellforsch. Bd. 3.
- Geerts, 1909, Beiträge zur Kenntnis der Zytologie und der partiellen Sterilität  
von *Oenothera Lamarckiana*. Rec. Trav. Bot. Néerl. Bd. 5.
- Gehuchten, H. van, 1887, Recherches sur la structure et la division du noyau  
cellulaire. Ann. de scienc. nat. Bot. Sér. VI. Bd. 17.
- Georgewitsch, P., 1908, Zur Nukleolusfrage. Beih. z. bot. Zentralbl. Bd. 23.
- Grégoire, V., 1899, Les cinèses polliniques chez les Liliacées. La Cellule. Bd. 16.
- 1906, La structure de l'élément chromosomique au repos et en division  
somatique dans les cellules végétales. La Cellule. Bd. 23.
- 1910, Les cinèses de maturation dans les deux règnes. La Cellule. Bd. 26.

- H. Lundegårdh, Chromosomen, Nukleolen u. d. Veränderung. i. Protoplasma etc. 534
- Grégoire, V., et Wygaerts, 1903, La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes usw. La Cellule. Bd. 21.
- et Berghs, 1904, La figure achromatique dans le *Pellia epiphylla*. La Cellule. Bd. 21.
- et Deton, 1906, Contributions à l'étude de la spermiogénèse dans l'*Ophryotrocha puerilis*. La Cellule. Bd. 23.
- Guignard, L., 1884, Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire. Ann. de sc. nat. Bot. Sér. VII. Bd. 14.
- 1885, Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire. Ann. de sc. nat. Bot. Sér. VII. Bd. 15.
- 1891, Nouvelles études sur la fécondation. Ann. d. sc. nat. Bot. Sér. VII. Bd. 19.
- 1894, Sur l'origine des sphères directrices. Journ. de Botan.
- 1898, Les centres cinétiques chez les végétaux. Ann. de sc. nat. Bot. S. sér. T. 5.
- 1899, Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le *Naias major*. Arch. d'anat. microsc. Tom. II. fasc. IV.
- Günther, 1903, Über den Nukleolus im reifenden Echinodermenci und seine Bedeutung. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 19.
- 1904, Keimfleck und Synapsis. Zool. Jahrb. Suppl. 7. Bd. 19.
- Gurwitsch, A., 1909, Über Prämissen und anstoßgebende Faktoren der Furchung und Zellvermehrung. Arch. f. Zellforsch. Bd. 2.
- Guttenberg, H. R. von, 1909, Zytologische Studien an *Synchytrium*-Gallen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 46.
- Haecker, V., 1895, Die Vorstadien der Eireifung. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 45.
- 1899, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena.
- Heidenhain, M., 1907, Plasma und Zelle. Jena.
- Herla, V., 1895, Etudes des variations de la mitose chez l'Ascaride mégalo-céphale. Arch. de Biol. T. 13.
- Hertwig, O. u. R., 1887, Untersuchungen zur Morphologie und Physiologie der Zelle. II. 5.
- Hertwig, O., 1893, Allgemeine Biologie. Jena.
- Heuser, E., 1884, Beobachtungen über Zellkernteilung. Bot. Zentralbl.
- Hewitt, 1906, The cytological aspect of parthenogenesis in insects. Mem. Proc. Manchester lit. phil. Soc. Bd. 50.
- Hof, A., 1898, Histologische Studien an Vegetationspunkten. Bot. Zentralbl. Bd. 76.
- Hottes, Ch. E., 1901, Über den Einfluß von Druckwirkungen auf die Wurzel von *Vicia Faba*. Dissertation. Bonn.
- Humphrey, 1894, Nukleolen und Chromosomen. Ber. d. d. Bot. Gesellsch. Bd. 12.
- Ishikawa, M., 1911, Cytologische Studien von Dahlien. The bot. Magaz. Tokyo. Bd. 25.
- Janssens et Dumez, 1903, L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation des spermatocytes chez *Batrachoseps attenuatus* etc. La Cellule. Bd. 20.
- et Erlington, 1904, L'élément nucléinien pendant les divisions de maturation dans l'oeuf de *Aphysia punctata*. La Cellule. Bd. 21.
- Janicki, 1903, Beziehungen zwischen Chromatin und Nukleolen während der Teilung des Eies von *Gyrodactylus elegans* von Nordm. Zool. Anzeiger Bd. 26.

- Juel, O. H., 1897, Die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* usw. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 30.
- 1900, Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 35.
- Karpoff, 1904, La caryocinèse dans les sommets des racines chez *Vicia Faba*. Trav. de l'Inst. Agron. de Moscou.
- Klein, E., 1878, Observations on the structure of cells and nuclei. Quat. Journ. of micr. Soc. Bd. 18. N. S.
- Koernicke, M., 1903, Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Ber. d. d. bot. Gesellsch. Bd. 21.
- 1906, Zentrosomen bei Angiospermen? Flora. Bd. 96.
- Korschelt, E., 1890, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 4.
- 1895, Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 60.
- Kostanecki, 1897, Über die Bedeutung der Polstrahlung während der Mitose und ihr Verhältnis zur Teilung des Zelleibes. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 49.
- Kowalski, 1904, La reconstitution du noyau et les chromosomes chez *Salamandra maculosa*. La Cellule. Bd. 21.
- Kuwada, Y., 1911, Meiosis in the Pollen Mother-Cells of *Zea Mays L.* The botan. Magazine Tokyo. Bd. 25.
- Laibach, F., 1907, Zur Frage der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Beih. z. bot. Zentralbl. Bd. 22.
- Lauterborn, R., 1896, Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig.
- Lawdovski, M., 1894, Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen in den tierischen und pflanzlichen Zellen. Merkel und Bonnets Anat. Hefte 14.
- Lawson, A. A., 1900, Origin of the cones of the multipolar spindle in *Gladiolus*. Bot. Gazette. Bd. 30.
- 1903a, On the relationship of the nuclear membran to the protoplast. Bot. Gazette. Bd. 35.
- 1903b, Studies in spindle formation. Bot. Gazette. Bd. 36.
- 1898, Some observations on the development of the karyokinetic spindle in pollen-mother-cells of *Cobea scandens*. Proc. Cal. Acad. Sc. III.
- Lerat, 1905, Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse de *Cyclops strenuus*. La Cellule. Bd. 22.
- Lidforss, B., 1908, Über kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen Zellkern und Chromatophoren. Lunds. Univ. Årsskrift. N. F. Bd. 4, Nr. 2.
- Longo, B., Contribuzione alla cromatolisi (pimosi) nei nuclei vegetali. Ann. del. R. Ist. Bot. di Roma. 1899.
- Lundegårdh, H., 1910a, Über Kernteilung in den Wurzelspitzen von *Allium Cepa* und *Vicia Faba*. Svensk bot. Tidskrift. Bd. 4, H. 3.
- 1910b, Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. Über Protoplasmastrukturen in den Wurzelmeristemzellen von *Vicia Faba*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 48.
- 1912a, Fixierung, Färbung und Nomenklatur der Kernstrukturen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 80, I.

- H. Lundegårdh, Chromosomen, Nukleolen u. d. Veränderung i. Protoplasma etc. 536
- 1912b, Über die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen an lebendem Material. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 51.
  - 1912c, Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. Archiv f. Zellforsch. Bd. IX, H. 2.
- Mano, M., 1904, Nucleole et chromosomes. La Cellule. Bd. 22.
- Mc Cleudon, J. F., 1910, On the effect of centrifugal force on the frog's egg. Archiv. f. Zellforsch. Bd. 5.
- Mc Clung, 1902, The spermatocyte division of the Loenstidae. Kansas Univ. Bull. Bd. 1.
- Merriam, Mabel, 1904, Vegetative cell division in *Allium*. Bot. Gaz. Bd. 37.
- Miyake, K., 1905, Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42.
- Montgomery, Th., Comparative cytological studies with especial regard to the morphology of the nucleolus. Journ. of Morphol. Bd. 15.
- Thos. H., 1901, A study of the germ cells of metazoa. Trans. Amer. phil. Soc. Bd. 20.
  - 1904, Some observations and considerations upon the maturation phenomene of the germ cells. Biol. Bull. Bd. 6.
  - 1906, Chromosomes in the spermatogenesis of Hemiptera Heteroptera. Trans. amer. phil. Soc. (N. S.) Bd. 21.
  - 1910, On the dimegalous sperm and chromosomal variation of *Euschistus*, with reference to chromosomal continuity. Archiv f. Zellforsch. Bd. 5.
- Moenkhaus, 1904, The development of hybrids between *Fundulus heteroclitus* and *Menidia notata* etc. Amer. Journ. of Anat. Bd. 3.
- Moore and Arnold, 1906, On the existenece of permanent forms of chromosomes of the first maiotie division in certain animals. Proc. Roy. Soc. B. Bd. 77.
- Mottier, D. M., 1897, Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 30.
- 1898, Über das Verhalten des Kerns bei der Entwicklung des Embryosackes usw. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 31.
- Müller, Cl., 1909, Über karyokinetische Bilder in den Wurzelspitzen von *Yucca*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 47.
- 1912, Kernstudien an Pflanzen. I. u. II. Archiv f. Zellforsch. Bd. 8.
- Němcc, B., 1898, Über Zellkern und Zellteilung bei *Solanum tuberosum*. Flora. Bd. 86.
- 1899a, Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Bot. Zentralbl. Bd. 77.
  - 1899b, Über die karyokinetische Kernteilung in der Wurzelspitze von *Allium Cepa*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 33.
  - 1900, Neue zytologische Untersuchungen. Beitr. zur wiss. Bot. Bd. 4.
  - 1901, Über zentrosomenähnliche Gebilde in vegetativen Zellen der Gefäßpflanzen. Ber. d. d. bot. Gesellsch. Bd. 19.
  - 1910, Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. Berlin.
- Osterhout, W. J. W., 1897, Über die Entstehung der karyokinetischen Spindel bei *Equisetum*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 30.
- 1902, Cell studies I. Spindle formation in *Agave*. Proe. Cal. Acad. III. Bd. 2.
- Pfitzner, W., 1883, Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seinen Teilungserscheinungen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 23.

- Rabl, C., 1885, Über Zellteilung. Gegenbauer, Morph. Jahrb. Bd. 10.  
 — 1889, Über Zellteilung. Anat. Anzeiger. Bd. 4.  
 — 1906, Über organbildende Substanzen. Jena.
- Reinke, Fr., 1894, Zellstudien. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 43.
- Retzius, G., 1881a, Studien über die Zellteilung. Biologische Untersuchungen. Jahrg. 1.  
 — 1881b, Zur Kenntnis vom Bau des Zellkerns. Biol. Unters. Jahrg. 1.
- Rosen, F., 1895, Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen, III. Kerne und Kernkörperchen in meristematischen Geweben. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. 7.
- Rosenberg, O., 1905, Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen. Botan. Notiser.  
 — 1908, Zytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia*  $\times$  *rotundifolia*. Kgl. Sv. Vet.-Akad. Handlingar. Bd. 43. Nr. 12.  
 — 1909a, Über den Bau des Ruhekerne. Sv. bot. Tidskr. Bd. 3.  
 — 1909b, Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen. Svensk botan. Tidskr. Bd. 3.
- Roux, W., 1905, Die Entwicklungsmechanik. Leipzig.
- Samassa, Über die Einwirkung von Gasen auf die Protoplasmaströmung und Zellteilung von *Tradescantia*. Verh. d. Nat.-Med. Ver. Heberg. N. F. Bd. 4.
- Sargent, E., 1896, 1897, The formation of the sexual nuclei in *Lilium Martagon* I. u. II. Annals of Botany. Bd. 10 u. 11.
- Schaffner, J. H., 1898, Karyokinesis in root-tips of *Allium*. Bot. Gazette, Bd. 26.  
 — 1901, A contribution to the life-history and cytology of *Erythronium*. Bot. Gaz. Bd. 31.
- Schottländer, 1894, Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen bei Kryptogamen. Cohns Beitr. zur Biol. d. Pflanzen. Bd. 6.
- Sehrammen, Fr. R., 1902, Über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes und des Sprosses von *Vicia Faba*. Verh. d. nat. Ver. d. preuß. Rheinl. Jahrg. 59.
- Schreiner, A., und K. E., Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Anat. Anzeiger. Bd. 24.
- Sipkens, B., 1904, Die Kernteilung bei *Fritillaria imperialis*. Rec. d. trav. bot. Néerl.
- Smith, R. W., 1900, The achromatic spindle in the spore-mother-cells of *Osmunda regalis*. Bot. Gazette. Bd. 30.
- Stevens, 1904, Further studies on the ovogenesis of *Sagitta*. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 21.
- Stoms, Th. J., 1910, Kerndeping en Synapsis bij *Spinacia oleracea*. L. Dissertation. Amsterdam.
- Strasburger, E., 1880, Zellbildung und Zellteilung. III. Aufl. Jena.  
 — 1882a, Über den Teilungsvorgang der Zellkerne. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 21.  
 — 1882b, Die Bildung der Zellhäute. Jena.  
 — 1884, Die Kontroversen der indirekten Zellteilung. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 23.  
 — 1888, Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich. Jena.  
 — 1895, Karyokinetische Probleme. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 28.  
 — 1897, Über Cytoplasmastrukturen, Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 30.

## II. Lundegårdh, Chromosomen, Nukleolen u. d. Veränderung. i. Protoplasma etc. 538

- Strasburger, E., 1900, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw. Jena.  
 — 1905, Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42.  
 — 1907a, Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybridenfrage. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 44.  
 — 1907b, Apogamie bei *Marsilea*. Flora. Bd. 97.  
 — 1908, Über Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen usw. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 45.  
 — 1909, Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw. Jena.
- Sutton, 1902, On the morphology of the chromosome group in *Brachystola magna*. Biol. Bull. Bd. 4.
- Sykes, M. G., 1908, Nuclear division in *Funkia*. Archiv f. Zellforsch. Bd. 1.
- Tangl, 1888, Die Kern- und Zellteilung bei der Bildung des Pollens von *Hemerocallis fulva*. Denkschr. d. math.-nat. Kl. d. Akad. d. Wiss. Wien Bd. 45. Abt. 2.
- Tischler, G., 1906, Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes*-Hybriden. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42.
- Traub, M., 1878, Quelques recherches sur le rôle du noyau dans la division des cellules végétales. Naturk. Verh. d. koninkl. Akad. Deel. 19.
- Tretjakoff, 1904, Die Bildung der Richtungkörperchen in den Eiern von *Ascaris megaloccephala*. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 65.
- della Valle, P., 1909, L'organizzazione della cromatina studiata mediante il numero dei cromosomi. Archivio zoologico. Bd. 4.
- Vejdovsky und Mrazek, 1903, Umbildung des Zytoplasmas während der Befruchtung und Zellteilung nach Untersuchungen an dem *Rhynchelmis*-Ei. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 32.
- Wager, H., 1904, The nucleolus and nuclear division in the root-apex of *Phaseolus*. Annals of Botany. Bd. 18.
- Went, F., 1887, Beobachtungen über Kern- und Zellteilung. Ber. d. d. bot. Gesellsch.
- Wilson, E. B., 1900, The cell in development and inheritance. New York.  
 — 1902, Studies of chromosomes III. Journ. experim. Zool. Bd. 3.  
 — 1909, Studies of chromosomes V. Journ. exper. Zool. Bd. 6.
- Wisselingh, C. van, 1899, Das Kerngerüst. Bot. Ztg., I.
- Yamanouchi, Sh., 1901, Einige Beobachtungen über die Zentrosomen in den Pollenmutterzellen von *Lilium longiferum*. Beih. z. bot. Zentralbl. Bd. 10.
- Zacharias, E., 1885, Der Nukleolus. Bot. Zeitung.  
 — 1891, Über das Wachstum der Zellohaut der Wurzelhaare. Flora. Bd. 74.  
 — 1895, Über das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen. Flora. Bd. 81.  
 — 1902, Über die achromatischen Bestandteile des Zellkerns. Ber. d. d. bot. Gesellsch. Bd. 20.  
 — 1909, Die chemische Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern. Progr. rei botan. Bd. 2.
- Zimmermann, A., 1893, Über das Verhalten der Nukleolen während der Karyokinese. Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Pflanzenzelle. Tübingen. Bd. 2, H. 1.  
 — 1896, Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Jena.
- Zwinger, 1906, Die Spermatogenese von *Forficula auricularia* L. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 42.

## Erklärung der Tafelabbildungen.

Sämtliche Figuren sind unter Benutzung einer Camera lucida gezeichnet. Die Vergrößerung ist bei allen nicht ganz gleich. Durchschnittlich beträgt sie jedoch 3000. Ich habe eine Leitz  $\frac{1}{16}$  hom. Immersion (Fluoritsystem) und Komp. Okular 18 benutzt. Für das Studium der Details wurden natürlich schwächere Okularvergrößerungen gewählt.

### Tafel XI.

Alle Figuren sind von *Allium Cepa*. Fig. 1, 3, 4, 6—9, 11, 12 nach Flemming-, 2, 5, 10 nach Merkelpräparaten. Fig. 1, 2, 5—7, 11 nach Hämoxylins-, die übrigen nach S.-G.-O.-Färbung. Schnittdicke überall  $5\ \mu$ , außer in Fig. 2 ( $14\ \mu$ ).

- Fig. 1. Spiremstadium. Die Schlingen sind z. T. artifiziell verklebt.
- Fig. 2. Ganzer Kern mit 16 nicht orientierten und doppelt gebauten Chromosomenschlingen.
- Fig. 3. Stadium des „dichten Knäuels“ nach der Membranauflösung. Der Knäuel liegt in einer ellipsoidischen, den Polkappen entstammenden Spindelsubstanzbildung. Spindelfäden und Polplasma.
- Fig. 4. Stadium der Membranauflösung. Verschwommene Längsspaltung in den Chromosomen. Keine Polkappen. Spindelfäden. Polplasma.
- Fig. 5. Stadium kurz nach der Auflösung der Kernmembran und vor der Äquatorialplattenbildung. Die Chromosomenschlingen zeigen noch die Rabl'sche Orientierung, der Knäuel wird aber eben zugeplattet, so daß sie z. T. in Geradestreckung begriffen sind. Die Projektion des Haufens ähnelt daher der Äquatorialplatte (vgl. Textfig. 3); der Haufen wird in der Verbindungsrichtung der Polplasma gesehen.
- Fig. 6. Ein ähnliches Stadium wie in Fig. 3. Die Spindelsubstanz ist nicht so scharf umschrieben wie hier. Polplasma mit Körnchen, von denen Spindelfäden ausgehen. Die Struktur des Plasma sowie Chromosomen sind möglichst genau wiedergegeben.
- Fig. 7. Ein gleiches Stadium. Die Spindelsubstanz sehr schön geformt, mit deutlicher Begrenzung. Spärliche längs verlaufende Fäden, die an die Chromosomen und an Körnchen oder Vorsprünge der Polplasma ansetzen. Die Chromosomen deutlich gespalten und mit rauher Oberfläche.
- Fig. 8. Ein gleiches Stadium mit sehr deutlichen Polplasma. Die Längsspaltung der Chromosomen verschwommen. Nukleolus noch vorhanden. Sowohl Fig. 7 wie Fig. 8 wurden, wie die übrigen, namentlich betreffs des Plasma, sehr genau verfertigt.
- Fig. 9. Chromosomenhaufen, im Begriff, die Äquatorialplatte zu bilden. Polplasma. Keine Fasern und undeutliche Spindelsubstanz.
- Fig. 10. Schnitt durch eine Äquatorialplatte mit sehr weit voneinander liegenden Spaltheilften und artifizieller Kleinstruktur der Chromosomen.
- Fig. 11. Metakinese. Sehr wenige Spindelfasern. Diffuse Begrenzung der Spindelsubstanz.

Fig. 12. Äquatorialplatte. Längsspaltung der Chromosomen verwiseht. Dieselben sind mit einer Hülle von einzelnen Körnchen versehen. An einigen dieser Körnchen setzen Fasern oder Faserbündel an. Auch an einem Körnchen im Plasma sieht man ein Faserbündel. Die Chromosomen liegen in sackförmigen Erweiterungen der Spindelsubstanz.

### Tafel XII.

Fig. 13—16 von *Allium Cepa*, Fig. 17—29 von *Vicia Faba*. Fig. 13—19 nach Flemming-, 20, 22 nach Merkel-, 21, 29 nach Hermann-, 23—25 nach Kaiser-, 26—28 nach Tellyesniezky-Fixierung. Fig. 13, 14, 15, 16, 20, 22 nach S.-G.-(O.)-Präparaten, die übrigen nach Hämatoxylinfärbung. Schnittdicke 5  $\mu$ , außer in Fig. 26—28, wo sie 14  $\mu$  beträgt.

- Fig. 13. Äquatorialplatte in Seitenansicht. Spindelfigur mit stumpfen Enden. Teilweise gebogene Spindelfasern. Polplasmen. In dieser wie in den folgenden Fig. 14, 15 ist auch das Plasma sehr genau wiedergegeben.
- Fig. 14. Anaphase. Die auseinanderweichenden Tochterchromosomen sind in verschiedener Weise gebogen und orientiert. Eine recht schöne Spindelfigur aus spärlichen, grobkörnigen Fäden, die meistens unabhängig von den Chromosomen verlaufen. Die Oberfläche der letzteren ist rauh oder wellig.
- Fig. 15. Etwas spätere Anaphase. Die Chromosomen bilden zwei Haufen an den Polen und sind hier übereinstimmend orientiert. Zwischen ihnen sieht man gebogene grobkörnige Fäden. Das Plasma ist deutlich körnig. Auch zwischen den Chromosomenhaufen liegt körniges Plasma.
- Fig. 16. Telophase. Unregelmäßig nierenförmige Gestalt der Kerne. Vakuolation und Anastomosieren der Chromosomen. An einzelnen Stellen Längsspaltung derselben. Membranbildung mit sehr undeutlichem „Phragmoplasten“.
- Fig. 17. Spiremstadium von *Vicia*. Die Chromosomen recht alteriert (vakuolige Scheiben). Künstliche Verklebungen zwischen denselben und Nukleolus.
- Fig. 18. Spiremstadium.
- Fig. 19. Drei Spiremschlingen aus einer zwischen zwei Glasplatten gewachsenen Wurzel. Die Spalthälften liegen sehr weit auseinander.
- Fig. 20. Spiremstadium. Die Chromosomenhälften sind sehr dünn, körnig und umeinander gedreht.
- Fig. 21. Spätes Spiremstadium. Teilweise Endverklebung der Chromosomen.
- Fig. 22. Spiremstadium (Pleromkern) mit sehr dünnen Chromosomen.
- Fig. 23. Fertiges Spirem, recht sehr alteriert.
- Fig. 24. Noch mehr alteriertes Spirem aus demselben Präparat wie 23.
- Fig. 25. Jüngeres Spirem aus demselben Präparat wie 23 und 24 Verklebung zwischen Spiremfäden und Nukleolus.
- Fig. 26. Ganzer Spiremkern mit 12—15 Chromosomenschlingen. Keine Orientierung derselben. Teilweise Endverklebung und Verschmelzung mit dem Nukleolus. Deutliche Längsspaltung.
- Fig. 27. Ganzer Spiremkern mit 12—15 Chromosomenschlingen. Sie zeigen z. T. die Rabl'sche Orientierung.
- Fig. 28. Spiremkern mit etwa 12 Chromosomen. Keine Endverklebung derselben. Keine Orientierung. Polkappen in verschiedener Ausbildung.
- Fig. 29. Spiremstadium mit orientierten Chromosomen. Quersegmentierung eines von ihnen. Polkappe.

## Tafel XIII.

Alle Figuren sind von *Vicia Faba*. Fig. 30, 38, 41 nach Merkel-, 30a, 40 nach Tellyesniczky-, 31, 32, 34, 35, 36, 37, 39, 42 nach Flemming-, 33 nach Hermannfixierung. Fig. 33, 34, 35, 36, 38, 41 nach S.-G.-O.-Präparaten. Fig. 31, 32, 42 nach einem Safraninpräparat. Fig. 30a, 33, 34, 37, 40 nach Hämatoxylinfärbung. Schnittdicke  $5\ \mu$ , außer in Fig. 40, wo sie  $14\ \mu$  beträgt.

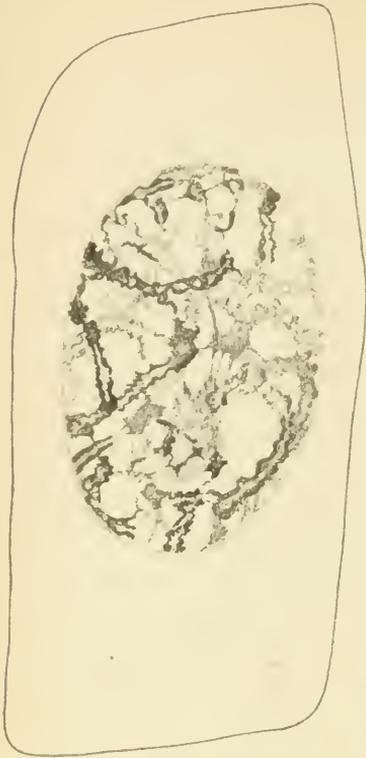
- Fig. 30. Spiremstadium mit z. T. verschwommener Längsspaltung der Spiremschlingen.
- Fig. 31. Knäuelstadium nach Auflösung der Membran. Nach einem alten Präparat. Sehr deutliche Längsspaltung und Kleinstruktur der Chromosomen.
- Fig. 32. Ein ähnliches Stadium aus demselben Präparat.
- Fig. 33. Spindelförmiger Spiremkernel (ohne Polkappen). Endverklebte Chromosomen, in denen die Längsspaltung unsichtbar ist.
- Fig. 34. Spiremstadium mit Polkappen und nichtorientierten Chromosomenschlingen. Querspaltung derselben (?).
- Fig. 35. Knäuelstadium nach der Membranauflösung. Spindelsubstanz mit Fäden und dichter Außenbegrenzung. Polplasma mit Einschlußkörpern.
- Fig. 36. Stadium der Membranauflösung. Unten sieht man die vorherige Polkappe. Spindelfäden.
- Fig. 37. Etwas späteres Stadium mit wahrscheinlich abnorm verlagerten und z. T. alterierten Chromosomen. Spärliche Fäden. Teilweise Membranbegrenzung der Spindelsubstanz.
- Fig. 38. Metaphase. Keine Spindelfasern. Verwirrte Längsspaltung. Extranukleare Nukleolen. Zerrissenes Plasma.
- Fig. 39. Chromosomenhaufen kurz nach der Membranauflösung mit größtenteils längsgestreckten Schlingen. Extranuklearer Nukleolus.
- Fig. 40. Chromosomenknäuel vor der Äquatorialplattenbildung. 12 Chromosomen, die z. T. kettenartig zusammenhängen. Die Projektion des Knäuels weist die Konfiguration einer Äquatorialplatte auf.
- Fig. 41. Schnitt durch eine Äquatorialplatte, von oben gesehen. Extranukleare Nukleolen.
- Fig. 42. Metaphase-Chromosomen, die kettenartig zusammenhängen, aus demselben alten Präparat wie 31, 32. Falsche Kleinstruktur der Chromosomenhälften.

## Tafel XIV.

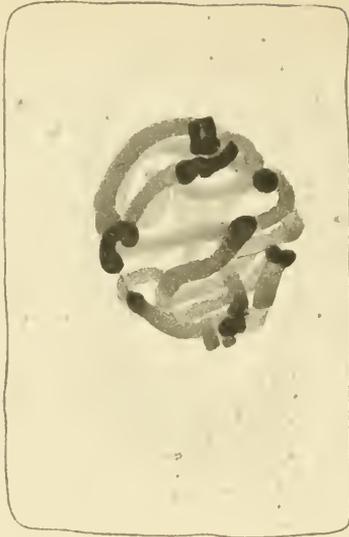
Fig. 43—57 von *Vicia Faba*. Fig. 58, 59 von *Cucurbita Pepo*. Fig. 43, 44, 46, 48, 49, 52—59 nach Flemmingfixierung; Fig. 45 nach Merkel-, 47, 50, 51 nach Tellyesniczkyfixierung. Fig. 43, 44, 46—51, 53, 54, 56, 58, 59 nach Hämatoxylinpräparaten. Fig. 45, 52, 57 nach S.-G.-O.-Färbung; Fig. 55 nach einem alten Safraninpräparat. Schnittdicke in allen Fällen  $5\ \mu$ .

- Fig. 43. Metaphase. Zwei der doppelt gebauten Chromosomen in der Mitte der Figur haben kleine Segmente abgeschnürt. Mehrere der Doppelchromosomen hängen endweise zu einer Kette zusammen. Spärliche Spindelfasern.
- Fig. 44. Die Tochterchromosomen sind z. T. längsgespalten (vgl. besonders das linke untere Segment) und sind sehr unregelmäßig, fast perlsehnurartig gebaut.
- Fig. 45. Metaphase. Keine Spindelfasern. Ein extranuklearer Nukleolus.

- Fig. 46. Metaphase mit gedrehten Chromosomen.
- Fig. 47. Ein Doppelchromosom beim Beginn der Separation der Hälften.
- Fig. 48. Querschnitt durch eine Äquatorialplatte. Die meisten Chromosomen wurden in der Mitte vom Messer getroffen. Spindelsubstanz mit längs-laufenden Fasern. Keine deutlichen Spindelpole.
- Fig. 49. Metaphase. Die Spindelfasern gehen gruppenweise von Körnchen im Plasma aus und bilden also mehrere „Spindeln“.
- Fig. 50. Ein Doppelchromosom, das an einem Ende (artifizuell?) segmentiert ist.
- Fig. 51. Ein ebenfalls segmentiertes Doppelchromosom aus demselben Präparat wie 50.
- Fig. 52. Metakinese. Recht schön ausgebildete Spindel mit zahlreichen längs-laufenden und größtenteils von den Chromosomen unabhängigen Fasern. Die Tochterchromosomen sind schleifenförmig und mit kleinen unregelmäßigen Körnchen besetzt.
- Fig. 53. Anaphase. Sehr wenige Spindelfasern. (Pleromzelle.)
- Fig. 54. Anaphase mit regelmäßig U-förmigen Chromosomen.
- Fig. 55. Anaphase. Sehr weitgehende Quersegmentierung der Tochterchromosomen (vgl. Präparation). Das Plasma nicht gezeichnet.
- Fig. 56. „Tassement poaire“ (Grégoire) ohne seitliche Verschmelzung der Chromosomen.
- Fig. 57. Telophase. Phragmoplast.
- Fig. 58. Metaphase von *Cucurbita*. Keine typische Spindel, nur längsgerichtete Fadenbündel, die von den sehr kleinen und in einer ganz planen Äquatorialplatte liegenden Chromosomen ausgehen. Große, in der Äquatorialplatte liegende und in der Mitte eingeschnürte extranukleare Nukleolen.
- Fig. 59. Anaphase. Fast parallele Spindelfäden. An einem „Pole“ (d. h. in einem Polplasma) liegt ein großer von einer Vakuole umgebener Nukleolus.
-



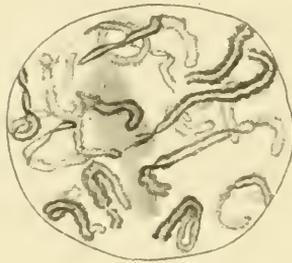
1



3



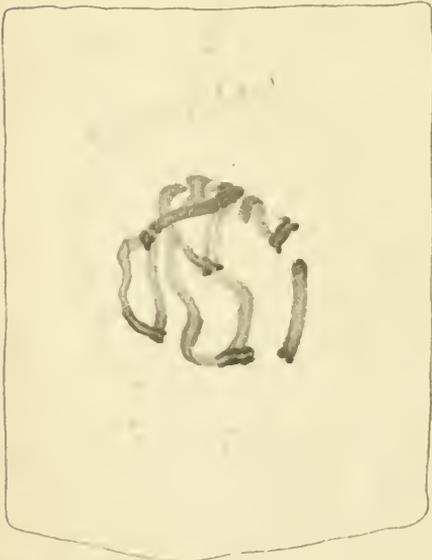
4



2

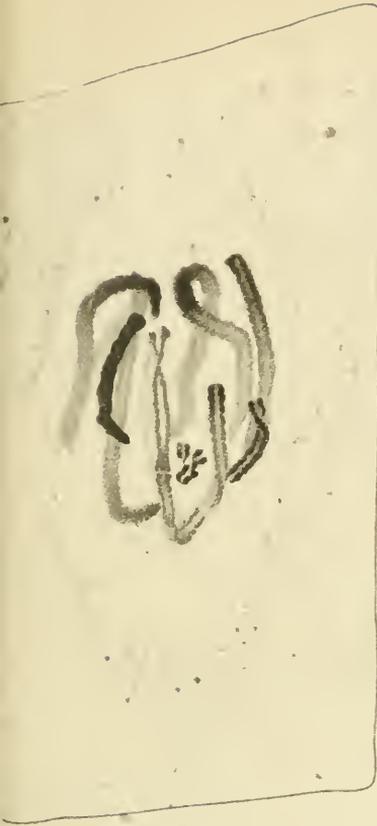


5

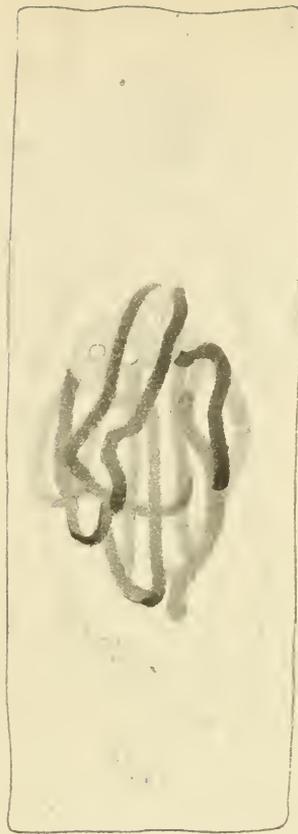


6





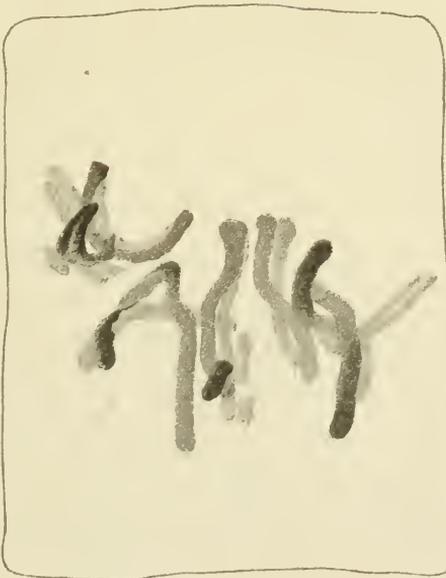
7



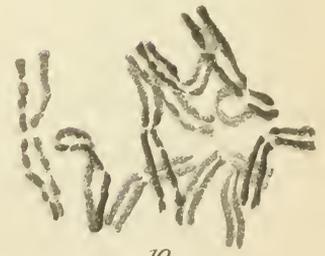
8



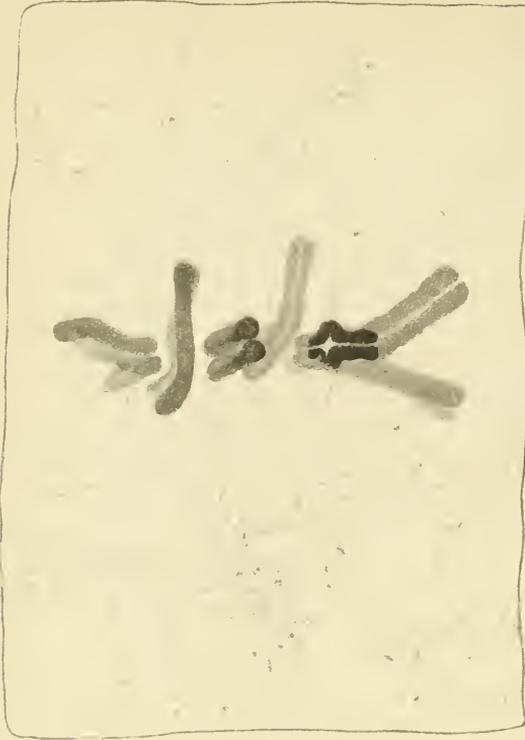
9



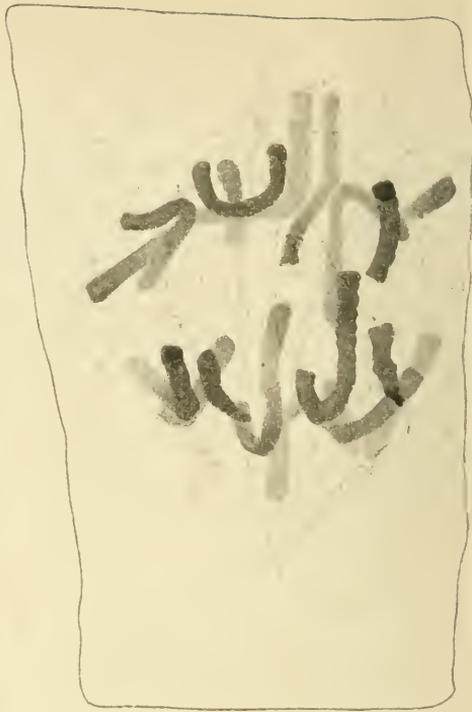
11



10



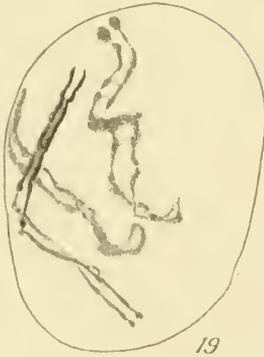
13



14



17



19



20



18

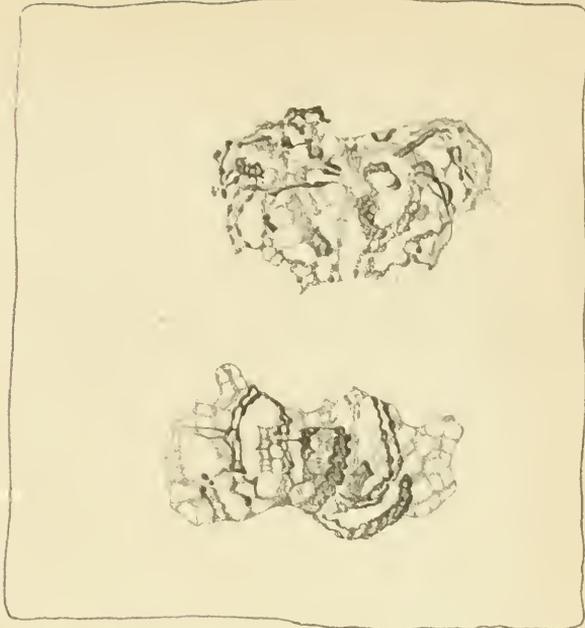


21

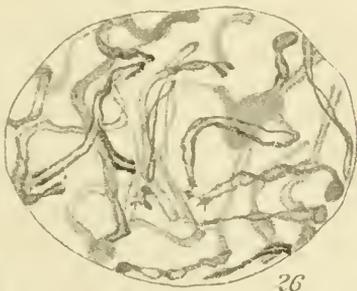




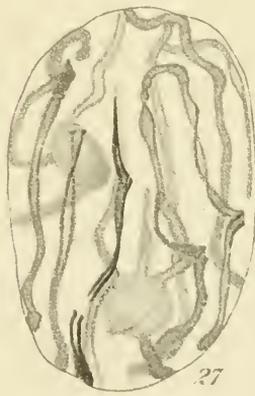
15



16



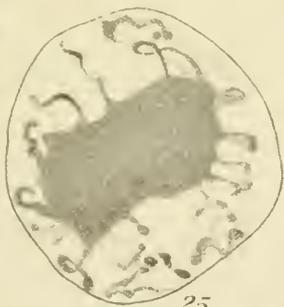
26



27



22



25



23



24



29



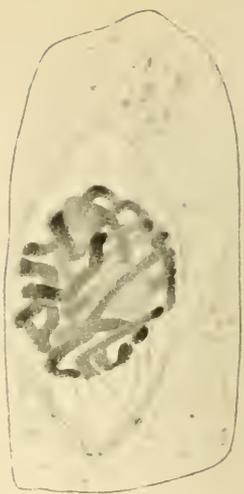
28



30



31



35



30a



34



32



33



39



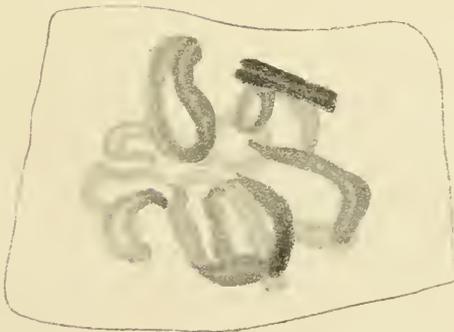
36



37



38



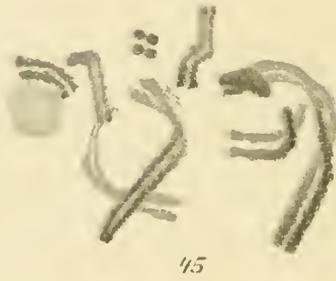
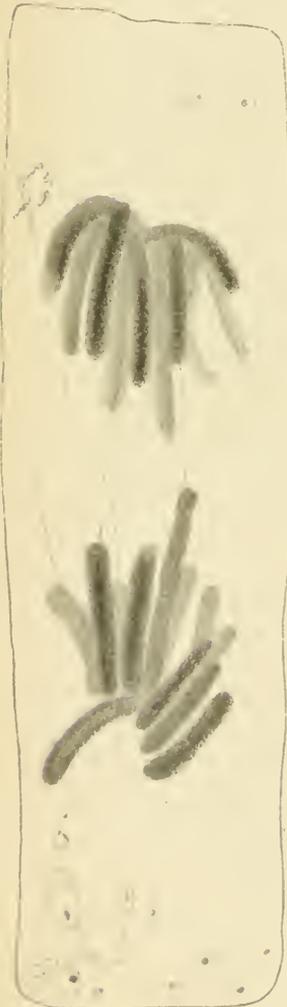
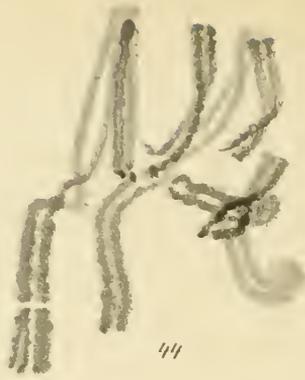
40



42



41





49



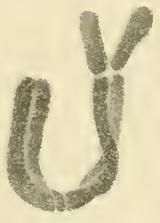
50



52



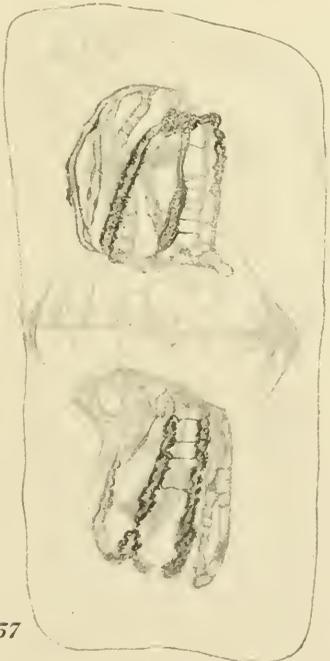
56



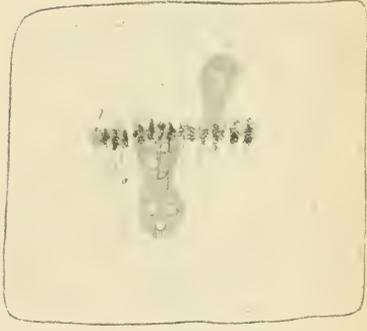
51



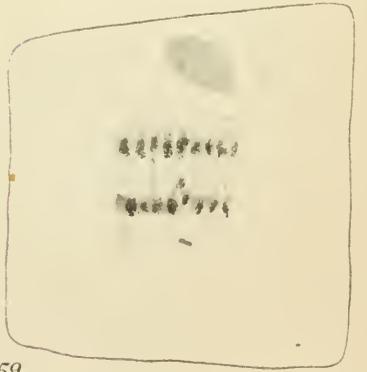
55



57



58



59