

## Neue cytologische Untersuchungen.

Von

Bohumil Němec.

Mit 71 Figuren im Text.

Ich habe in den letzten vier Jahren ein zahlreiches Beobachtungsmaterial cytologischen Inhalts zusammengetragen und habe mich endlich entschlossen, die wichtigeren Resultate, die sich auf verschiedene Objekte beziehen und für einzelne selbständige Publikationen nicht umfangreich genug sind, kollektiv zu veröffentlichen. Ein einheitliches Gepräge sollen die einzelnen Aufsätze durch eine Zusammenfassung der Resultate, denen eine allgemeinere Bedeutung zukommt, erhalten.

Die Präparate wurden, wo nicht spezielle Angaben gemacht werden, aus Objekten gewonnen, welche mit Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure (Němec IV) fixiert wurden. Die Tinktionen werden speziell angegeben. Sonst benutzte ich zum Fixieren die Flemmingsche Lösung, Chromessigsäure, Alkohol etc. Mehr zur Selbstbelehrung wurden die verschiedenen mikrochemischen Methoden, die von Zacharias empfohlen werden, angewandt. Ebenso wurden die meisten von Frank Schwarz (II) angegebenen Methoden nachuntersucht. Prinzipiell neue Ergebnisse kann ich in dieser Beziehung nicht registrieren. Vorläufig möchte ich nur hervorheben, dass sich die Verdickungen der Verbindungsfasern, welche der Zellplatte Ursprung geben, als leicht verdaubar in schwach angesäuertem Pepsinglycerin erwiesen haben, im Gegensatz zu den achromatischen Fäserchen. Allerdings wurde dazu Alkoholmaterial, sowie Objekte, welche mit Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure fixiert und mit 60 % Alkohol ausgewaschen wurden, verwendet, da ich zur Überzeugung gekommen bin, dass frisches, lebendiges Material vielfach bei derartigen Unter-

suchungen zu Irrtümern führen kann. Ein nach Zacharias' (I) Angaben bereitetes Pepsinglycerin plasmolysiert nämlich zunächst die lebenden Zellen ganz normal. Die Plasmolyse geht natürlich nach einigen Minuten zurück, da der ziemlich hohe Säuregehalt die Semipermeabilität der Vacuolenwände, sowie der plasmatischen Aussenhaut aufhebt, doch genügt schon diese kurz dauernde Plasmolyse dazu, eine körnige Degeneration der Spindelfasern einzuleiten (cf. Němec V). Legt man also frische, lebende Objekte in die Verdauungsflüssigkeit, so tritt Plasmolyse ein (dieselbe muss auch nicht vollständig sein!), die achromatischen Fäserchen lösen sich in einzelne Körnchen auf, die dann nach dem Absterben der Zellen leicht durch moleculare Bewegungen die Reihen, in welchen sie ursprünglich lagen, verlassen. Freilich scheint es dann, dass die achromatischen Fäserchen verschwunden sind und ihr Verschwinden kann irrtümlich als Verdauung bezeichnet werden.

Die mit Alkohol oder Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure fixierten Objekte zeigen jedoch nichts von einer Verdauung der achromatischen Fäserchen, auch wenn sie in der Verdauungsflüssigkeit vierundzwanzig Stunden gelassen werden. Ebenso verhalten sich die Nucleolen. Was diese betrifft, so kann ich Zacharias völlig bestimmen, dass sich nämlich in denselben kein Nuclein nachweisen lässt.<sup>1)</sup> Doch lassen sich öfters, besonders in Zellen, welche eine längere Ruheperiode durchmachen, an der Oberfläche der Nucleolen dicht angehäuften Chromatinkörnchen konstatieren; diese Körnchen können zu einer förmlichen, den Nucleolus umgebenden Schale zusammenfließen und dies könnte ebenfalls zu Irrtümern verführen. Ich habe nun die Wurzeln von *Allium cepa* der Einwirkung von Chloroformdämpfen (auf 10—30 Minuten) ausgesetzt (cf. Němec V) und die Wurzeln dann fixiert. Die Chromatinschale ist dann verschwunden, aber dicht neben dem Nucleolus liegen zwei oder mehrere Paranucleoli, die sich in rauchender Salzsäure schnell lösen, ebenso in konzentrierter Kalilauge, hingegen der Pepsinverdauung völlig widerstehen. Es sind dies also Chromatinkugeln. Der Nucleolus ist dann allerdings etwas kleiner als in normalen Wurzeln, die mit Chloroformdämpfen nicht behandelt wurden. Konzentrierter

---

<sup>1)</sup> Eingehend wurden mikrochemisch die Wurzelspitzen von *Soja hispida*, *Vicia faba* und *Allium cepa* untersucht.

Kalilauge, sowie 50 % Salzsäure gegenüber verhielten sich bei meinen Untersuchungen die achromatischen Fäserchen und die Nucleoli fast ganz gleich. Nur scheinen sich in konzentrierter Kalilauge die Nucleolen schneller und mehr zu lösen als die achromatischen Fasern. Das alles spricht für eine nicht allzu verschiedene stoffliche Zusammensetzung der Nucleolen und Fäserchen.

Der letzterwähnte Umstand ist in erster Reihe für die Anschauung wichtig, dass die Nucleolen in genetischer Beziehung zu den achromatischen Fäserchen stehen. Liessen sich auch für die Richtigkeit dieser Anschauung topographische Beobachtungen sowie Experimente (Němec V) anführen, so schien doch sehr wichtig der von Zacharias betonte stoffliche Unterschied zwischen beiden zu sein, welcher hauptsächlich aus ihrem differenten Verhalten der Pepsinverdauung gegenüber gezogen wurde. Dieser Einwand fällt nun. Was den von Miehe (I) konstatierten Umstand betrifft, dass nämlich der Nucleolus noch besteht, wenn schon die ersten achromatischen Fäserchen sichtbar sind, verweise ich auf den Aufsatz über die Nucleolen bei *Alnus glutinosa*, sowie auf die Thatsache, dass Nucleolarsubstanz auch im Cytoplasma verteilt ist (cf. Němec V). Übrigens ist leicht zu begreifen, dass auch dann der Nucleolus Reservematerial für die achromatischen Fäserchen sein kann, wenn beiderlei Gebilde stoffliche Differenzen zeigen. Erst während seiner aktuellen Verwendung werden Reservestoffe transformiert und stofflich umgewandelt, anders könnte es ja auch hier nicht sein.

In seiner bekannten Arbeit hat Frank Schwarz (II) angegeben, dass in Kupfersulfat das Chromatin leicht löslich ist. Diese Angabe wurde von Zimmermann (I) nachgeprüft, jedoch ihre Richtigkeit nicht bestätigt. Ich benutzte zu meinen Untersuchungen eine zehnpromzentige Lösung von Kupfersulfat. Diese Lösung bewirkte bei *Nitella flexilis* in jüngeren, sowie ausgewachsenen Internodialzellen zunächst eine auffallende Beschleunigung der Plasmaströmung, sodann trat eine normale Plasmolyse ein; diese ging jedoch bald zurück. Die Semipermeabilität der Vacuolenmembran und Plasmahaut wird von schweren Metallsalzen ebenso wie von Mineralsäuren rasch aufgehoben. Ebenso plasmolysierte diese Lösung Zellen der Wurzelspitze von *Vicia faba* und *Soja hispida*. Was bewirkt nun die Plasmolyse im Kern? Ich habe gefunden, dass der Kern ebenso wie das Cytoplasma sich kontrahiert, dass

dabei jedoch im Kerne zahlreiche neue Vacuolen entstehen, welche vornehmlich in den Knoten des Kernreticulums liegen und höchst wahrscheinlich eigentlich in den Chromatinkörperchen entstehen. Eben diese Vacuolen haben bei Frank Schwarz die irrtümliche Deutung gefunden, dass es Stellen des ursprünglichen, jetzt aufgelösten Chromatins seien. Seine Fig. 116 Taf. III (l. c.) ist also ganz richtig, nur ihre Erklärung falsch. Dasselbe gilt auch für Monokaliumphosphat. Hier weist Zimmermann darauf hin, dass die schaumartige Struktur der Kerne eine mit einer langsamen Absterbung verbundene Degenerationserscheinung sein kann. Wie wir gesehen haben, spielen dabei chemische Wirkungen keine Rolle.

Andererseits werden als „mikrochemische“ Methoden bezeichnet, welche zu ganz irrtümlichen Folgerungen führen können. Die verschiedenen Artefacte, welche einzelne Phasen der Lösungs- und Entmischungsprozesse vorstellen, wie sie z. B. van Wisselingh (I) eingehend beschreibt und die man mit beliebigen colloiden Körpern erhalten kann, sind in ihrem wissenschaftlichen Wert mehr als verdächtig. Trotzdem sind die „mikrochemischen“ Methoden, wie dieselben besonders Zacharias ausgebildet hat, ungemein wertvoll, denn manche Fragen, welche bei Benutzung der Tinktionsmethoden, die natürlich mit Mikrochemie nichts Gemeinsames haben, nur aufgeworfen werden, können meist nur mikrochemisch gelöst werden.

Experimente wurden bisher nicht allzu sehr in karyokinetischen Fragen zu Hilfe genommen. Doch wurden schon sehr wichtige Resultate gewonnen, es darf nur auf die Arbeiten von O. und R. Hertwig, Samassa, Ziegler und Morgan hingewiesen werden. Nichtsdestoweniger bleibt noch experimentellen Methoden ein weites Feld offen, auf dem man manches lösen wird, wo nach Ursachen gefragt wird. Mit einigem Recht kann man übrigens auch aus rein topographischen Erscheinungen auf ursächliche Beziehungen schliessen. Wenn z. B. mit einer topographischen Eigentümlichkeit auch ein typischer Prozess zusammenhängt, der unter normalen topographischen Verhältnissen und sonst gleichen Bedingungen ausbleibt, kann man mit grosser Wahrscheinlichkeit auf ursächliche Beziehungen Schlüsse ziehen, nur wenn man ein grosses Vergleichsmaterial hat. Die Natur selbst macht Experimente (cf. O. Hertwig I, p. 62 ff).

Von phylogenetischen Spekulationen habe ich in dieser Arbeit Abstand genommen. Nicht weil ich der Phylogenie einen wissenschaftlichen Wert gänzlich absprechen möchte, sondern darum, weil in phylogenetischen Fragen, welche Kernteilung und dabei auftretende Gebilde und Prozesse betreffen, mehr als anderswo experimentelle Untersuchungen als Vorarbeiten ausgeführt werden müssen; denn wenn z. B. sich zeigen wird, dass das Centrosom im Cytoplasma ganz neu, also nicht aus seinesgleichen, entstehen kann, so werden phylogenetische Fragen über das Centrosoma ganz anders lauten als heute. In dieser Beziehung ist neben älteren Arbeiten von O. und R. Hertwig die neue von Morgan (I) sehr wichtig. Übrigens kann die Phylogenie das Wesen der Kern- und Zellteilung nicht im mindesten erklären.

---

Die einzelnen Aufsätze dieser Arbeit waren schon niedergeschrieben, als ich das Buch von A. Fischer<sup>1)</sup> zu lesen bekam. Die Aufgabe des Werkes, die Fixierung und Färbung des Protoplasmas auf eine sichere Basis kritisch zu stellen, ist nicht zu unterschätzen. Ebenso die wohl definitive Zurückweisung der Versuche, den Bau des Protoplasmas monomorph zu erklären. Doch halte ich Fischers Versuch, die achromatische Figur überall auf vitale Selbst- oder Fremdstrahlung zurückzuführen, sowie seine Anschauungen über das Centrosoma für verfehlt. Dass besonders die „Polstrahlung“ s. str. oft vitale Selbststrahlung wirklich ist, scheint auch mir wahrscheinlich zu sein. Schon dies ist jedoch ein wichtiges Ergebnis, welches die Angaben über das Vorkommen von Strahlungen in ihrem Wert nicht herabsetzt. Denn die Strahlung spricht für eine aktive Beziehung ihres Zentrums zum Cytoplasma oder deutet überhaupt auf Vorgänge hin, welche sich regelmässig abspielen und stoffliche Translokationen oder Transformationen als Ursache und Folge haben. Ich werde meine diesbezüglichen Erfahrungen später publizieren. Die meisten und wichtigsten Gebilde der achromatischen Elemente während der Kernteilung vermag jedoch die Hypothese der Selbst- und Fremdstrahlung nicht zu erklären. Zwischen Fischers künstlichen Spindelfiguren und den

---

<sup>1)</sup> Fischer, A., Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.

meisten wirklichen Teilungsfiguren besteht überhaupt nicht einmal die äussere Ähnlichkeit.

Die von Fischer angeführte und diskutierte Litteratur scheint mir einigermaßen einseitig ausgewählt zu sein. Wie kommt es z. B., dass die wichtige experimentelle Arbeit von Ziegler über Zellteilung ohne Chromosomen fehlt? Dieselbe giebt doch einen experimentellen Beweis, dass das Centrosoma als aktives, auf irgendwelche Weise bei der Teilung wirksames Element aufzufassen ist. Ebensowenig fanden die wichtigen morphologischen Arbeiten z. B. von Vejdovsky, Erlanger, Sobotta, Behrens etc. Berücksichtigung. Dass hingegen Guignards Arbeit<sup>1)</sup> lebhaft diskutiert wird, scheint mir bei einem prinzipiellen Gegner der Centrosome ganz begreiflich zu sein. Schliesslich lässt sich auch Fischers Erklärung, warum Polstrahlungen eben an Polen erscheinen, die in der Teilungsachse liegen, sowie seine Hypothese, dass die Chromosomen durch einfaches Wachstum des Protoplasmas auseinander weichen, in den meisten Fällen nicht anwenden. Es giebt viele Fälle, wo die Kerne nicht am intensivsten in der Teilungsrichtung wachsen, ebenso weichen bei vielen zoologischen und botanischen Objekten Chromosome auseinander, ohne dass die sich teilende Zelle überhaupt wächst oder sich vergrössert. Wäre Fischer Vejdovskys und Mrázeks Arbeit<sup>2)</sup> bekannt, hätte er sicher nicht die gar nicht bewiesene Hypothese über das Wesen der polaren Centren und ihrer Strahlung aufgestellt. Denn im Rhynehelmisei teilen sich Centrosphären, obzwar noch der Kern gar nicht in den Mutterperiplast eingedrungen ist. Im ganzen erscheint mir Fischers Erklärung der kinetischen Prozesse viel hypothetischer und unbewiesener als andere diesbezügliche Hypothesen oder der blinde Glaube, dass alles so in vivo ist, wie man es an Präparaten sieht.

In der vorliegenden Arbeit werden nur formale Veränderungen und topographische Beziehungen beschrieben. Experimente werden nur hie und da erwähnt, so weit sie zur vorläufigen Erklärung nötig sind.

<sup>1)</sup> Guignard, L., Les centres cinétiques chez les végétaux. Ann. des sciences naturelles. Bot. 8. sér., T. V.

<sup>2)</sup> Vejdovsky und Mrázek, Centrosom und Periplast. Sitzungsber. der Kön. böhm. Ges. d. Wiss., Prag 1898.

## I. Über die sogenannte Polstrahlung.

Kostanecki (I) hat in seiner bekannten Arbeit einer eingehenden Untersuchung die Veränderungen unterzogen, welche während der Kern- und Zellteilung im Cytoplasma des *Ascariseies* vor sich gehen. Er ist zu dem Resultate gekommen, dass die von den Polen resp. Centrosomen in das Cytoplasma ausstrahlenden Fäserchen nicht nur gesetzmässig entstehen, sondern auch gesetzmässig verteilt sind und ganz bestimmte Veränderungen und Bewegungen während der Kinesis ausführen. Zur Zeit der Prophasis reichen zahlreiche Fäserchen über den Äquator hin, wodurch eine Durchkreuzung derselben zu stande kommt. Zu Ende der Äquatorialstellung reichen diese Fasern nur zum Äquator, die Zelle erscheint von zwei Radiensystemen ausgefüllt, die von den Centrosomen ausstrahlen, ganz symmetrisch gestaltet sind und zur Symmetrieebene diejenige des Äquators haben. Hierdurch wird eine innere Teilung der Zelle zu stande gebracht, welche der Verteilung der Chromosomen vorgeht. Da je zwei von den Centrosomen ausgehende Fäserchen an ihren distalen Enden zusammentreffen, lässt sich theoretisch folgern, dass diese Radienpaare durch Längsteilung je einer ursprünglichen Faser entstanden sind, dass während der Prophasis bis zu Ende der Äquatorialstellung eine Bewegung dieser Radienpaare vor sich geht, welche hauptsächlich in einem Gleiten an der Zellenperipherie besteht, bis ein Gleichgewicht erreicht wird, welches sich in der formalen Symmetrie offenbart.

Der von Erlanger gegen Kostaneckis Resultate geltend gemachten Vorwürfe ungeachtet, muss hier zunächst bemerkt werden, dass in solchen pflanzlichen Zellen, die eines Centrosoms entbehren, sich die Verhältnisse anders gestalten müssen. Die Längsteilung der Radien kann hier z. B. nicht vor sich gehen, wie sich sicher aus ihrer Entwicklung ergibt. Dennoch ist es sehr auffallend, dass es hier überhaupt ein Radiensystem giebt, welches sich ganz gut mit der Polstrahlung der mit Centrosomen begabten Zellen vergleichen lässt. Es sind dies die vom Pole gegen die Peripherie verlaufenden Fasern, welche sich meist hier an das Ektoplasma anheften. Strasburger hat solche öfters beschrieben und abgebildet, ebenso seine Schüler in den klassischen „Cytologischen

Studien“ (Pringsb. Jahrb. Bd. XXX.), ihrer Bedeutung wurde unlängst von M i e h e (I) eine eingehendere Betrachtung geschenkt. Ich habe dieselben (N ě m e c I) im Jahre 1897 ebenfalls erkannt und ihre Rolle zu bestimmen versucht. Unlängst habe ich eine neue Bearbeitung dieser Fäserchen vorgenommen und zwar an Präparaten, die nach vorgehender Tanninbeizung mit Safranin, Gentianaviolett oder Smaragdgrün tingiert wurden.

Ich habe zur Schilderung der typischen Polstrahlung und ihrer Veränderung während der Kernteilung Zellen des Periblems der Wurzelspitze von *Allium cepa* erwählt, und zwar aus einer 0,7—0,9 mm vom Vegetationspunkte entfernten Partie, da hier die Teilung sehr klar und regelmässig verläuft. Der Kern nimmt hier das Centrum der Zelle ein, ist gewöhnlich ovoider Form, nicht selten etwas nierenförmig gestaltet, sein längster Durchmesser fällt gewöhnlich mit der längeren Achse der prismatischen Zelle zusammen (Fig. 1). Zur Zeit, wo das Chromosomenband ungefähr seine definitive Dicke erreicht hat, erscheint um den Kern herum ein intensiver tingierbares, gewöhnlich körniges Plasma. Nicht selten ist dieses Plasma an den Polen<sup>1)</sup> mächtiger entwickelt als an der übrigen Peripherie des Kernes. Und eben an den Polen gewahrt man zuerst die Fäserchen der Polstrahlung. In dem dichten Plasma erscheinen kurze Fäserchen, die zunächst oft unregelmässig gerichtet sind, später jedoch sich verlängern und gegen den Äquator geneigt in das Cytoplasma zur Zellenperipherie auswachsen. Dieselben differenzieren sich also ganz spontan, ohne aus Ihresgleichen durch Teilung zu entstehen. Wenn man ein solches Stadium von oben (also in der Richtung der späteren Teilungsachse) betrachtet, so sieht man die Fäserchen zunächst unregelmässig, später jedoch meist radiär vom Kern ausstrahlen. Diese Regelmässigkeit tritt besonders dann schön auf, wenn die Fäserchen — oder wenigstens die meisten von ihnen — das Ektoplasma erreicht haben. Zu dieser Zeit reichen die meisten Fäserchen über den Äquator hin, knüpfen an das Ektoplasma an, welches an dieser Stelle ein winziges Knöpfchen bildet. Ein solches Stadium, welches schon vor dem Erscheinen des hyalinen, den Kern umgebenden und besonders an

<sup>1)</sup> Es werden hier die Pole der später zur Bildung gelangenden achromatischen Figur gemeint, nicht die Pole der Chromatinanordnung, welche zur Teilungsfigur hier in keiner regelmässigen Beziehung stehen.

den Polen entwickelten Plasmas (der Kürze wegen werde ich es auch hier als hyalinen Periplast bezeichnen) konstatiert werden kann, ist in Fig. 1 dargestellt. Alle Fäserchen, die in diesem Stadium entwickelt sind, sind gegen den Äquator gerichtet, die meisten reichen jedoch weit über denselben und inserieren sogar hinter dem zweiten Kernpole. Was die früheren Stadien betrifft, verweise ich auf meine schon publizierten Abbildungen (N ě m e c IV).

Untersucht man dann Zellen, in denen der hyaline Periplast völlig entwickelt ist oder sogar schon gestreift erscheint, sieht man, dass die vom Pole gegen die Zellenperipherie verlaufenden Fäserchen nicht mehr so lang sind, deshalb auch nicht so weit über den Äquator reichen (Fig. 2). Dennoch ist die Durchkreuzung der von entgegengesetzten Polen verlaufenden Fäserchen ganz gut zu beobachten; desgleichen noch im folgenden Stadium, wo die Kernmembran verschwunden ist und die Chromosomen einen unregelmässigen Knäuel bilden. Die Orte, an welchen die Fäserchen an das Ektoplasma anknüpfen, erscheinen bedeutend zu dem Äquator näher gerückt. Das tritt dann besonders auffallend während der eigentlichen Äquatorialstellung auf, wo man fast keine Durchkreuzung der Fäserchen mehr feststellen kann (Fig. 4).

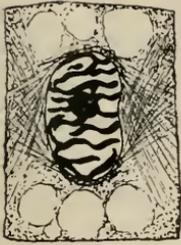
Hier muss jedoch hervorgehoben werden, dass ich zu dieser Schilderung nur einfache und regelmässige Figuren erwählt habe, und dass durch schiefe Stellungen der Pole oder unregelmässige Lage des Zellkernes kompliziertere oder unregelmässige Verhältnisse auftreten, sowie durch optische Täuschungen scheinbare Abweichungen auftreten können. Andererseits herrschen wie in allen Lebenserscheinungen besonders hier individuelle Verschiedenheiten, so dass die angeführten Thatsachen eben nur auf die beobachteten Fälle sich beziehen, oder als Regeln betrachtet werden können, von denen es im speziellen zahlreiche Abweichungen geben kann.

Während der Metakinesis sieht man selten über den Äquator reichende Fäserchen (schiefe Figuren ausgenommen). Die von dem Pole ausstrahlenden Radien befinden sich also lediglich in der zu demselben gehörenden Zellenhälfte. Immerhin liegen in prismatischen Zellen, wie man solche vorwiegend im Periblem der Alliumwurzel findet, die Insertionspunkte der Radien an den Längswänden (Fig. 5), auch dann, wenn die Chromosomen den Pol erreicht haben (Fig. 6).

Betrachtet man ein solches Stadium von oben, sieht man ganz gut, wie die Fäserchen gruppenweise vom Pole ausstrahlen und öfters an ihrem Ende pinselförmig auseinander gehen (Fig. 9).

Die Chromosomen treten nach erfolgter Metakinesis dicht zusammen, um sich zu neuen Tochterkernen zu rekonstruieren. Da begegnet man oft Figuren, wo die Fäserchen der Polstrahlung auch an den Querwänden (Antiklinen) der Zellen inserieren (Fig. 7), ja es kann zur Zeit der späten Anaphasis dazu kommen, dass die meisten Fäserchen hier an das Ektoplasma anknüpfen. Sie strahlen von der Polseite der Tochterkerne aus, welche hier gewöhnlich, jedoch nicht immer, eine Vertiefung aufweisen (Fig. 10). Zu dieser Zeit ist die Strahlung am auffallendsten und sehr leicht zu sehen. Wenn die Scheidewand fertig ist, ist dieselbe bereits verschwunden. Dann kann man fast immer an den Polen der Tochterkerne granuläre Plasmaanhäufungen konstatieren, die teilweise als Umwandlungsprodukt der Polstrahlung gedeutet werden könnte. Natürlich ist diese Deutung eine ziemlich wenig begründete. Wenn jedoch überhaupt Fäserchen im Plasma verschwinden sollen, so werden sie zunächst granulär (vgl. Němec V), und die Körnchenreihen zerfallen schliesslich in eine körnige Masse. Experimentell kann dieser Vorgang durch Einwirkung von Chloroform, Plasmolyse oder durch submaximale Dosen einiger Gifte ( $\text{CuSO}_4$ ) hervorgerufen werden. Es hat demnach einige Wahrscheinlichkeit für sich, dass das erwähnte an den Polen der Tochterkerne angesammelte granuläre, stärker tingierbare Plasma aus zerfallenen Radien der Polstrahlung entstehen konnte. Den Prozess selbst gelang es mir leider nicht zu konstatieren, was sich ja leicht begreifen lässt, denn die Fäserchen liegen selbst an der Grenze des Sichtbaren und auch das normale Cytoplasma zeigt zahllose Granula in den Vakuolenwänden eingebettet. Ein Teil des körnigen Plasmas stammt jedoch von der ursprünglichen Ansammlung her und ein anderer entsteht aus einigen Fasern der Spindel selbst.

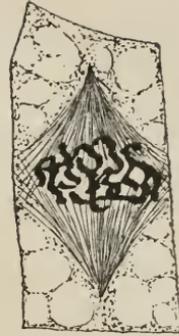
Es wurde schon erwähnt, dass Kostanecki ein Gleiten der Radien an der Zellenperipherie während der Kernteilung zur Erklärung der in aufeinanderfolgenden Stadien verschiedenartig aussehenden Anordnung der Polstrahlen angenommen hat. Ob es sich wirklich so verhält, das liesse sich nur durch direkte Beobachtung an lebenden Objekten feststellen. Ich habe die Teilungs-



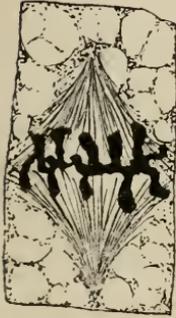
1.



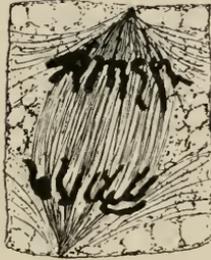
2.



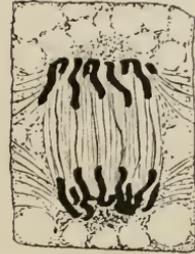
3.



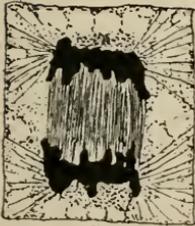
4.



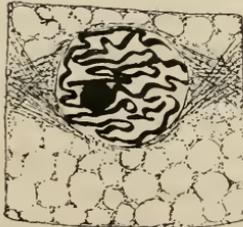
5.



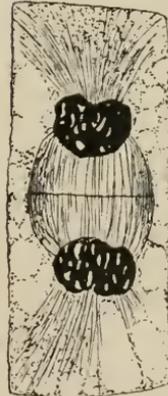
6.



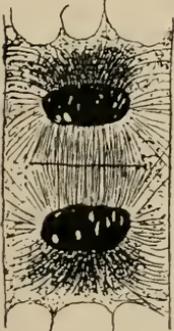
7.



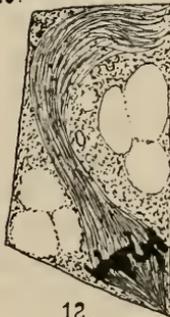
10.



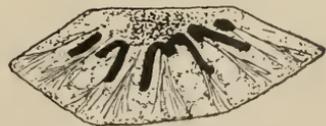
8.



11.



12.



9.

Fig. 1—9. Aus dem Periblem, Fig. 10 aus dem Hypoderm der Wurzelspitze von *Allium cepa*. Fig. 11. Aus der Wurzelspitze von *Ceratopteris thalictroides*. Fig. 12. Aus dem Plerom des Stämmchens von *Mnium cuspidatum*. (Nähere Erklärung im Text.)

vorgänge in den Pollenmutterzellen von *Larix europaea* in vivo untersucht und es wurde mir dabei höchst wahrscheinlich, dass die Radien ihre Lage sowie ihren Insertionspunkt an der Ektoplasmaschicht verändern können. Die Sache bedarf jedoch einer weiteren Untersuchung.

Es wäre auch möglich, das veränderliche Aussehen der Polstrahlung so zu erklären, dass während die Teilungsprozesse vor sich gehen, alte Radien verschwinden und neue gebildet werden und zwar auch in neuen, bestimmten Richtungen. Warum es schwer ist, den Zerfall oder das Schwinden der älteren Radien festzustellen, habe ich schon erwähnt. Andererseits ist es wichtig, dass man überall kurze, nicht bis zum Ektoplasma reichende Fäserchen in der Polstrahlung beobachten kann, welche man eben für die neu heranwachsenden, sich dem Ektoplasma nähernden oder von ihm trennenden Radien halten kann. Durch diese Annahme liesse sich ganz einfach das Verhalten der Polstrahlung während der kinetischen Vorgänge erklären, ohne dass man das Gleiten zu Hilfe nehmen müsste. Das Gleiten scheint mir auch deshalb nicht allzu wahrscheinlich zu sein, weil besonders während der Prophase, wo allerdings die Veränderungen der Polstrahlung nicht so gross sind, sich das Cytoplasma in einer auffallenden physikalischen Ruhe befindet.

Natürlich gilt das eben Gesagte nur für die Zellen der vegetativen Gewebe der Gefässpflanzen und auch hier vielleicht nicht allgemein. Doch lassen z. B. Osterhouts (I) Figuren die Annahme zu, dass sich bei den von ihm untersuchten Sporenmutterzellen von *Equisetum* ähnliche Veränderungen der Polstrahlung abspielen, wie bei *Allium*. Ich habe die Polstrahlung im vegetativen Gewebe zahlreicher Gefässpflanzen auffinden können, bisher habe ich nur bei *Azolla coroliniana* (Wurzelspitze) umsonst danach gesucht.

Auffallend ist bei der Polstrahlung der Umstand, dass die zum Ektoplasma verlaufenden Fäserchen selten gerade sind, vielmehr ausgebogen, wie es schon Osterhout (l. c.) beschrieben und abgebildet hat. Öfters schien es mir, dass sich in ihrer Richtung die Tendenz kundgibt, senkrecht auf die Ektoplasmaschicht oder während der Anaphase auf die Kernoberfläche stehen zu kommen. Dadurch liesse sich gut erklären, warum die Fäserchen oft gekrümmt erscheinen müssen. Fig. 11 zeigt eine Anaphase aus dem Dermatogen der Wurzelspitze von *Ceratopteris thalictroides*. Von

den Tochterkernen strahlen besonders an der Polfläche zahlreiche Fäserchen aus, die sowohl an der Kernoberfläche als auch an der Ektoplasmaschicht senkrecht stehen. Anders verhalten sich nur die gegen den Äquator verlaufenden Fäserchen, welche jedoch nicht der eigentlichen Polstrahlung angehören, da sie später zur Bildung der Scheidewand herangezogen werden. Jedoch lässt sich das Prinzip der senkrechten Stellung der Fäserchen nicht überall streng durchführen, meist auch nicht darum, weil man das Ende und die Anknüpfung derselben nicht immer sehen kann. Doch ist die ganze Frage sehr interessant, da, wenn wirklich der senkrechten Stellung der Fäserchen eine allgemeinere Verbreitung zukommt, sich manche Erscheinungen viel exakteren Erklärungsversuchen unterziehen lassen könnten.

Über die Bedeutung der Polstrahlung will ich einiges im letzten Kapitel bemerken. Hier will ich nur noch darauf aufmerksam machen, dass an nicht ganz gut fixierten Präparaten dieselbe in Prophasistadien in der Äquatorialzone der Zelle als dichter, intensiv tingierbarer Ring erscheint, desgleichen auch an sonst guten Präparaten, wenn man dieselben bei schwacher Vergrößerung untersucht. Sonst ist sie besonders schön am Anfange der Anaphase zu konstatieren.

Es fragt sich jetzt, ob die Fäserchen, welche ich unter dem Namen Polstrahlung zusammengefasst habe, ein einheitliches, immer distinktes Radiensystem vorstellen. Das ist wohl nicht der Fall. Sie gehören überhaupt zur achromatischen Teilungsfigur, bestehen aus Platin und sind nur topographisch charakterisiert. Besonders überzeugend ist dies da, wo die Chromosomen von einer äusseren Spindel umgeben werden, wie dies für *Larix* (Pollenmutterzellen) gilt oder wie es im Zentralzylinder einiger Laubmoose (*Polytrichum*, *Mnium*) vorkommt. Da gehen die diese äussere Spindel bildenden Fäserchen allmählich in die Fasern der Polstrahlung über, und dies thun eigentlich auch die Fäserchen der Polstrahlung und die Verbindungsfasern bei *Ceratopteris* (cfr. Fig. 11). Man sieht hier also ganz gut, dass sich eine strenge Begrenzung der Polstrahlung gegen die übrigen achromatischen Elemente der Teilungsfigur nicht durchführen lässt. Es wird sich im Weiteren zeigen, dass sich die Fäserchen der Polstrahlung auch nicht durch die ihnen vermutlich zukommende Funktion von den Fasern der eigentlichen achromatischen Spindel überall unterscheiden.

## II. Über die Polarität des Zellkerns.

Rabl (I) hat auf eine merkwürdige Erscheinung hingewiesen, die in tierischen Zellen im Stadium des späten Spirems auffallend wird und in einer gesetzmässigen Orientierung der Chromosomen und einer bestimmten Lage des Centrosoms besteht. Die in der Mitte geknickten Chromatinschleifen neigen mit ihren Schlingen annähernd zu einem Punkte zusammen, der als das Polfeld bezeichnet wird. Hier befindet sich auch meist das Centrosoma. Nachdem Strasburger (I) eine ähnliche Erscheinung für die pflanzlichen Kerne konstatiert hatte, wurde die polare Anordnung von zahlreichen Forschern gesehen und erwähnt.

Doch muss hier ausdrücklich hervorgehoben werden, dass die polare Anordnung auch an demselben Objekt nicht in allen Kernen während der Prophaseis auftritt und in Kernen mancher Pflanzen überhaupt nicht zu finden ist. Das betrifft z. B. Pflanzen, welche winzige und kurze Chromosomen aufweisen (*Roripa*). Am besten ist eine regelmässige Polarität bei Pflanzen zu sehen, welche grosse Kerne und lange schleifenförmige Chromosomen haben (*Allium*, *Vicia*). Aber auch bei diesen Pflanzen findet man während der Prophaseis alle möglichen Übergänge von einer typischen Polarität bis zu einer ganz unregelmässigen Anordnung der Chromatinschleifen.

Schon diese Umstände scheinen mir darauf hinzuweisen, dass die Polarität des Zellkerns keine prinzipielle Bedeutung für die Kernteilung oder Struktur des Zellkerns hat. Ich versuchte es deshalb, aufzufinden, womit es zusammenhängt, dass man bei derselben Pflanze, in demselben Gewebekomplex einmal eine regelmässige polare, das anderemal eine scheinbar ganz unregelmässige Anordnung der Chromosomen trifft. Die nachfolgenden Angaben beziehen sich auf Wurzelspitzen von *Allium cepa* und *Vicia faba*.

Es sei zunächst konstatiert, dass während der Prophaseis die Polarität des Zellkerns in keiner regelmässigen Beziehung zur Teilungsachse steht. In Fig. 16 stimmt der Pol und Gegenpol des Zellkerns mit den Polen der späteren Teilungsfigur überein, wie das aus den weiteren Teilungen dieser Zellenreihe, sowie aus der Plasmaanordnung zu folgern ist. Auch in Fig. 13 sind die

Chromosomen polar angeordnet, doch steht die Achse dieser Polarität senkrecht auf der Teilungsachse. Dies wären die regelmäßigen Fälle, wo die beiden Achsen zusammenfallen oder auf einander senkrecht stehen. Daneben findet man jedoch häufig Zellen, in welchen die Kernpolarität schief gegen die Zellachsen sowie die Teilungsrichtung orientiert ist. So ist es in den Fig. 15 und 17.

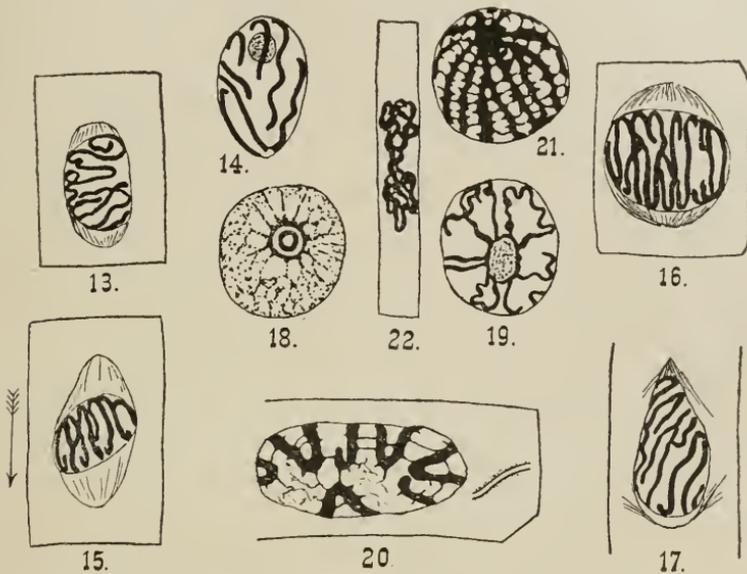


Fig. 13–21 aus dem Periblem, Fig. 22 aus dem Plerom der Wurzelspitze von *Allium cepa*.

Die Fig. 15 zeigt einen Fall, wo der hyaline Periplast schon ganz entwickelt ist, seine längere Achse ist durch den danebenstehenden Pfeil angegeben. Die Achse der Kernpolarität verläuft jedoch fast diagonal gegen die Hauptachsen der Zelle. Man kann alle möglichen Winkel feststellen, die die Polaritäts- mit der Teilungsachse schliesst, woraus wohl sicher zu entnehmen ist, dass die beiden Richtungen in keiner gesetzmässigen gegenseitigen Beziehung stehen.

Die polare Anordnung der Chromosomen lässt sich schon im Spiremstadium feststellen. Wenn dann die Chromatinschleifen in einzelne Chromosomen zerfallen, was dadurch geschieht, dass an einem Kernpole die Kontinuität der Schleife an einigen Stellen verloren geht, hat man Chromosomen vor sich, welche polar orientiert sind.

Die Polarität erscheint nicht in allen zur Teilung sich be-

reitenden Kernen. Am besten und häufigsten entwickelt ist dieselbe in jungen Kernen derjenigen Zone, wo die Teilung am intensivsten vor sich geht. Hier stimmt die Achse der Kernpolarität auch am besten mit der Richtung der Teilungsachse überein. In Zellen, die vom Vegetationspunkt weiter entfernt liegen, also in „älteren“ Zellen, die schon eine längere Ruheperiode aufweisen, ist eine typische Polarität viel seltener anzutreffen. Hie und da findet man Kerne mit Spuren einer Polarität, anderswo lässt sich dieselbe gar nicht auffinden. Die Chromatinschleifen verlaufen da ganz unregelmässig. Und da kommt es sehr häufig vor, dass die Schleifen radiär um den Nucleolus verlaufen (Fig. 19).

Eben dieser letzte Fall hat mich zu dem Gedanken gebracht, dass die Anordnung der Chromatinschleife von der Anordnung des Kernreticulums abhängig ist. Denn es ordnet sich das Kernreticulum in älteren Zellen so, dass es radiär vom Nucleolus zur Peripherie verläuft. Den Anfang einer solchen Anordnung sieht man in Fig. 18. Später sammeln sich die Chromatinkörnchen an der Oberfläche des Nucleolus und dicht unter der Kernmembran an. Wenn sich nun während der Prophasis das Chromatinband entwickelt, verläuft es meistens unregelmässig unter der Kernmembran und an dem Nucleolus; der übrige Teil verläuft radiär vom Nucleolus zur Kernperipherie (Fig. 19).

Wenn man der Art und Weise gedenkt, wie sich die Tochterkerne nach der beendigten Metakinesis überhaupt rekonstruieren, so sieht man, dass die Anordnung der Tochterchromosomen, welche zumeist die Form von J oder U besitzen, polar angeordnet sind, d. h. ihre Knickungen befinden sich an einem Pole, die Schenkel der einzelnen Chromosomen verlaufen meist parallel oder meridional. Zuweilen fließen die nach innen gebogenen Schenkel zusammen (Fig. 21), oder alle Schenkel bleiben an der Peripherie des sich rekonstruierenden Kernes (Fig. 20). In diesem Stadium beginnen die Chromosomen pseudopodienartige Fortsätze oder Dörnchen (Fig. 20) auszusenden; diese Fortsätze treffen gegenseitig zusammen und bilden so feine Anastomosen, in welche dann auch die befreiten Chromatinkörnchen aus den Schleifen einwandern. So entsteht das Kernreticulum. Wenn sofort nach einer derartigen Rekonstruktion eine neue Teilung vor sich geht, wie es in der Zone der intensivsten Teilung der Wurzelspitze vorkommt, wandern die Chromatin-

körnchen an jene Stellen, wo sie sich ursprünglich in dem Tochterchromosom befanden; es ist eine Umkehrung derjenigen Vorgänge, die sich während der Anaphasis abspielen.

Während des Wachstums der Zelle und ihrer Differentiation lagert sich nach übereinstimmenden Angaben von Schwarz, Rosen, Zacharias u. s. w. auch der Inhalt des Zellkernes und besonders das Reticulum mannigfaltig um. Dadurch geht auch die Möglichkeit einer Polarität mehr und mehr verloren, so dass wir in älteren Zellen oder in denjenigen, welche eine längere Ruheperiode durchzumachen hatten, nur Spuren einer Polarität (Fig. 14) oder eine ganz unregelmässige Anordnung während der Prophasis treffen, schliesslich jedoch lässt sich an markanten Fällen feststellen, dass diese Anordnung der Anordnung des Kernreticulums entspricht, wie dies z. B. besonders schön in Kernen mit radiär um den Nucleolus herum angeordnetem Reticulum vorkommt.

Ich meine also, dass die Form und Lagerung des sich während der Prophasis ausbildenden Chromatinbandes mit der Anordnung des Kernreticulums in Zusammenhang steht; je näher diese Anordnung derjenigen steht, welche während der Prophasis aus den polar angeordneten Tochterchromosomen entstanden ist, desto eher nähert sich das Spirem der polaren Anordnung und weiter auch die differenzierten Chromosomen. Verändert sich während der längeren Ruheperiode des Zellkerns die Anordnung seines Reticulums, tritt auch während der Prophasis keine reine Polarität der Chromatinelemente auf, es lassen sich vielmehr Beziehungen zwischen der jetzigen Anordnung des Kernreticulums und derjenigen der Chromatinschleife eruieren. So können wir eine unregelmässige Lagerung des Chromatins während der Prophasis überall da erwarten, wo die Form des Zellkerns während der Differentiation der Zelle sich auffallend verändert hat. Thatsächlich sind z. B. die Spireme in den Kernen der langgestreckten Pleromzellen fast immer die möglichst unregelmässigen (z. B. Fig. 22).

Es ist wohlbekannt, dass die Tochterkerne ihre ursprüngliche Lage gegen die Teilungsachse leicht verändern können. Ebenso dass die aufeinanderfolgenden Teilungen eines Kernes und seiner Abkömmlinge nicht in derselben Achse stehen müssen. Daraus lässt sich dann erklären, warum die Achse der Kernpolarität in keiner regelmässigen Beziehung zur Teilungsrichtung steht.

Wenn ich eben von kontinuierlichen Vorgängen gesprochen habe, die sich in sich zur Teilung bereitenden oder schon rekonstruierenden Kernen abspielen, so geschieht dies auf Grund von Kombinationen aus fixierten Präparaten. Die Fehler werden wohl bei zahlreichen Einzelbeobachtungen nicht allzu gross sein. Da ich öfters von intensiv sich teilenden oder eine längere Ruheperiode durchmachenden Zellen und Kernen gesprochen habe, so muss ich hier bemerken, dass ich die Verhältnisse, welche die Teilungsintensität der Kerne und Zellen betreffen, speziell experimentell, sowie auch durch Untersuchung der Verteilung der Teilungsfiguren in Wurzelspitzen klar zu legen versuchte, und dass ich darüber eine grössere spezielle Arbeit veröffentlichen werde. Hier sei nur vorläufig bemerkt, dass bei *Equisetum*, wo der Vegetationspunkt von einer Zelle eingenommen wird, diese Terminalzelle die höchste Teilungsintensität aufweist, so dass diese Intensität sowohl in der Wurzelhaube als auch gegen die oberen älteren Partien der Wurzel abnimmt. Anders verhält es sich bei Pflanzen, wo der Vegetationspunkt von mehreren Zellen gebildet wird, von denen keine als Terminalzelle bevorzugt erscheint. Die Teilungsintensität ist hier in dieser Zellengruppe sehr klein, öfters vielleicht gleich Null, sie steigt mit der Entfernung vom Vegetationspunkt sowohl in der Wurzelhaube als auch in der eigentlichen Wurzelspitze, erreicht da ein Optimum und sinkt wieder, bis sie erlischt. Untersucht wurden in dieser Beziehung *Allium cepa*, *Vicia faba*, *Solanum tuberosum*, *Helianthus annuus* etc. Die Verteilung der Teilungsintensität in der Wurzelspitze fällt natürlich gar nicht mit der Verteilung der Wachstumsintensität zusammen. Ehe diese ihr Optimum erreicht hat, ist jene schon ganz erloschen.

### III. Die Kernteilung in der Wurzelspitze von *Alnus glutinosa*.

Die Präparate, deren Untersuchung Material für die folgenden Angaben geliefert hat, wurden aus Wurzeln von *Alnus glutinosa* hergestellt, welche dieser Baum öfters an alten Wurzeln oder unter Wasser gelegenen Stammstücken treibt. Dieselben sind 1,5—2 mm dick und treiben später wiederum 0,5—0,8 mm dicke Nebenwurzeln. Wachsen sie am Licht, so entwickelt sich in ihnen bekanntlich ein roter Farbstoff. Die Wurzeln, welche in schnellfliessendem Wasser

wuchsen, wurden an der Stelle sofort nach ihrem Abschneiden in Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure fixiert, später in toto mit Parakarmin oder als Schnitte mit Jodgrün-Fuchsin behandelt.

Die Kernteilungen, welche man in den Wurzelspitzen trifft, weichen prinzipiell gar nicht von den bekannten Typen der vege-

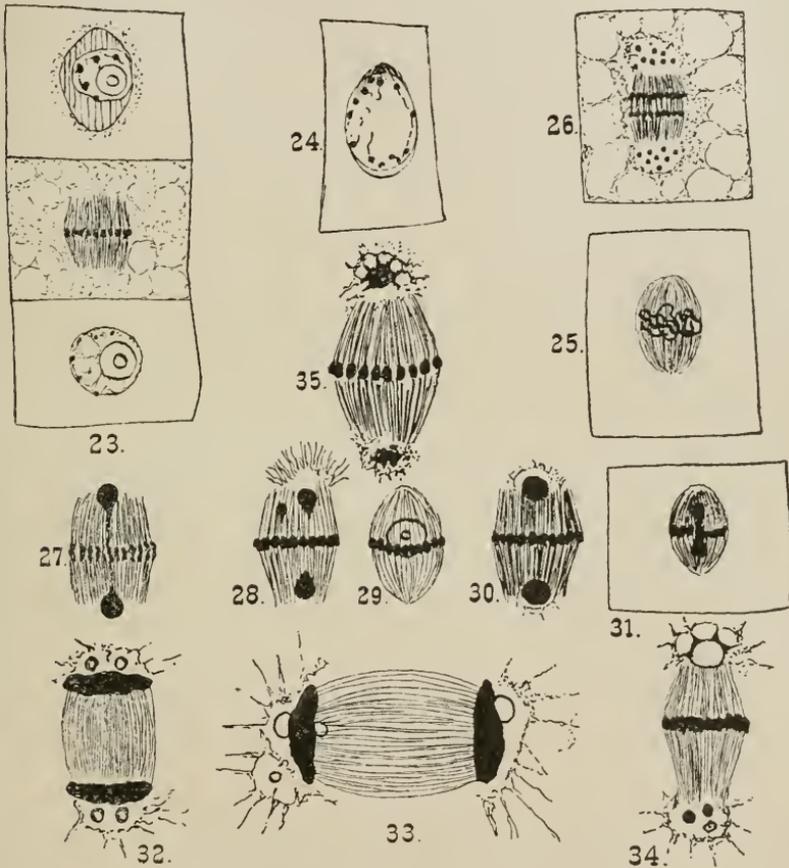


Fig. 23-35. Aus der Wurzelspitze von *Alnus glutinosa*.

tativen Teilung ab. Ich habe ihnen jedoch darum eine grössere Aufmerksamkeit gewidmet, weil das Verhalten des Nucleolus zu allgemeineren Betrachtungen Anlass giebt; denn er ist hier ziemlich gross und persistiert sehr lange während des Stadiums der Äquatorialplatte.

Aus der Anatomie der untersuchten Wurzeln sei hier erwähnt, dass dieselben triarch sind. Das Periblem ist mächtig entwickelt, zeigt grosse, nahe zum „Vegetationspunkt“ reichende Intercellularräume und wird aus zweierlei Zellenreihen gebildet. Die einen sind von einem granulierenden, zahlreiche kleine Vacuolen aufweisenden Plasma erfüllt, die anderen zeigen ein gelatinöses Plasma mit grossen, in geringer Anzahl vorhandenen Vacuolen. Ich habe besonders die Teilungen in Zellen untersucht, welche dicht vom Plasma erfüllt sind.

Das Chromotinband entwickelt sich nahe an der Peripherie der Kerne, um die Kerne sammelt sich ein dicht körniges Plasma an, in welchen auch öfters radiär vom Kerne verlaufende grobe Fasern zu unterscheiden sind. Der Nucleolus (1,6—2  $\mu$  im Durchmesser) ist ziemlich gross. Um den Kern herum bildet sich dann der hyaline Periplast aus, derselbe erscheint jedoch zunächst nur als zwei kleine, niedrige hyaline Kappen an den Polen (Fig. 24); ich habe schon an diesen jungen Stadien meridional verlaufende Fäserchen gesehen. Die ganze Spindelanlage wächst in die Länge, gleichzeitig erscheinen auch im Innern des hyalinen Periplastes Fäserchen, welche von der körnigen, den Periplast umgebenden Substanz auswachsen und bis zur Kernmembran sich verlängern (Fig. 23). Manche Spindelanlagen haben dann eine gewisse Ähnlichkeit mit denjenigen, wie ich sie für die Zellen der Wurzelspitze von *Equisetum* beschreiben werde, doch hat hier die Spindelanlage immer eine bestimmte, tonnenförmige Gestalt, auch wachsen die Fäserchen nicht vom Kerne aus. Es ist auch möglich, dass einige peripher entstehen und erst später ins Innere des Periplasts gelangen.

Unterdessen hat sich der Nucleolus ganz wenig verkleinert, die früher in ihm vorhandenen Vacuolen erscheinen meist kleiner oder sind vollständig verschwunden. Die Nucleolen können jetzt auch eine unregelmässige Form annehmen.

An Figuren, wo die Kernmembran soeben verschwunden ist, ist der Nucleolus noch enthalten. Das Chromatinband legt sich dicht an ihn (Fig. 25), damit kann auch seine unregelmässige Gestalt zusammenhängen. Zu dieser Zeit liegt der Nucleolus nicht immer streng in der Äquatorialzone. Dann zerfällt das lange Chromatinband in einzelne Chromosomen, welche zahlreich und

kurz stäbchenförmig sind. Dieselben ordnen sich in die Äquatorialzone an, der Nucleolus nimmt meist eine kugelige Form an (Fig. 29). Die Figur war bisher tonnenförmig, eigentlich ovoidal oder ellipsoidisch. Man kann leicht feststellen, dass bisher die Chromosomen mit den achromatischen Fäserchen nicht in Berührung getreten sind. Denn sobald dies geschieht, richten sich die Fäserchen gerade auf, die Figur wird aus einer dicentrischen (Fig. 23) zu einer polycentrisch-monaxialen, allerdings noch immer bipolaren (Fig. 23). Hiermit wird das Stadium der Äquatorial-(Kern-)platte erreicht, und dieses Stadium (Strophe) dauert höchst wahrscheinlich ziemlich lange. Dasselbe ist nämlich an den Präparaten sehr häufig zu treffen, wogegen die übrigen Stadien — die Prophase mit erhaltener Kernmembran ausgenommen — viel seltener sind.

Was die Nucleolen betrifft, so findet man dieselben während der Strophe unter verschiedenen Umständen. Erstens zeigen dieselben hantelförmige Gestalt, welche ganz regelmässig von der Äquatorialebene halbiert wird (Fig. 31). Zweitens eine ebensolche Form aufweisende Nucleolen, wobei jedoch das Mittelstück sehr lang und dünn ist. Die keulenförmigen Köpfchen dieser Hantel liegen an den Polen und zwar ein wenig weiter als die Fäserchen reichen (Fig. 27). Drittens trifft man zu beiden Seiten der Äquatorialebene gleiche Nucleolenhälften, es kommen auch solche Fälle vor, wo es an einer Seite zwei kleinere Nucleolen gibt und an der anderen ein einziger grösserer sich vorfindet (Fig. 28). Viertens findet man an beiden Polen ganz gleich grosse Nucleolen (Fig. 30). Diese polar stehenden Nucleolen liegen in einem hellen Hofe, im körnigen, diesen Hof umgebenden Plasma ist zuweilen eine Strahlung zu konstatieren.

Schliesslich gibt es auch Figuren, wo an einem Pole ein ziemlich regelmässiger Nucleolus sich befindet, am anderen eine Anzahl von erythrophilen Körnchen, oder an einem Pole ein unregelmässiger von zahlreichen Körnchen umgebener Nucleolus, am anderen Pole die erwähnten Körnchen von hellen Höfen umgeben (Fig. 34, 35). Auch werden Stadien der Äquatorialplatte gefunden, wo an beiden Polen korrodierte, von Körnchen umgebene, kleine Nucleolen zu finden sind, oder schliesslich Figuren, wo es an den Polen gar keine Nucleolen oder Körnchen gibt, höchstens nur hyaline, dicht gedrängte Vacuolen (Fig. 34), weiter auch ein

normal körniges Cytoplasma. Es ist hier zu bemerken, dass man die letzten eben angeführten Verhältnisse meistens an Figuren vorfindet, welche eigentlich schon den Anfang der Metakinesis zeigen, nämlich eben sich trennende Tochterchromosomen.

Auch während der Metakinesis können an den Polen helle Felder mit erythrophilen Körnchen beobachtet werden (Fig. 26), nie jedoch habe ich in diesem Stadium Nucleolen an den Polen gesehen.

Nach der beendigten Metakinesis treten die Chromosomen dicht zusammen und bald erscheinen zwischen denselben Nucleolen, die an der Pol-, sowie Äquatoralseite hervorragten (Fig. 33). Das geschieht viel früher, als sich zwischen den Chromosomen der Kernsaft ansammelt und die Kernmembran erscheint. Es können jedoch auch am Pole der Chromosomenmasse freiliegende Nucleolen entstehen (Fig. 32), die vielleicht später in den Kern angenommen werden.

Mich haben am meisten bei den beschriebenen Teilungen in der Wurzelspitze von *Alnus glutinosa* die Nucleolen interessiert. Nachdem ich festgestellt habe, dass man nach der erfolgten Auflösung der Kernmembran immer noch einen Nucleolus auffindet, der allerdings ein wenig kleiner ist als ursprünglich (in Kernen mit erhaltener Membran), bin ich zur Überzeugung gekommen, dass auch die während der Strophe zuweilen zu beobachtende Teilung desselben ein regelmässiger Vorgang ist, ebenso dann die Auflösung resp. das Zerfallen der an den Polen liegenden Nucleolushälften.

Der ganze Vorgang lässt sich folgendermassen kombinieren: Während der Prophase wird der Nucleolus ganz langsam aufgelöst, ein grosser Teil von ihm ist jedoch noch erhalten, wenn die Kernmembran zur Auflösung gelangt. Der Nucleolus stellt sich nun in die Äquatorialebene und teilt sich hier in zwei Hälften. Die hantelförmige Gestalt des Nucleolus, welche man zu dieser Zeit trifft, ist eben ein Ausdruck der vor sich gehenden Teilung. Die Nucleolushälften gelangen an die Pole (sie können zuweilen vorher noch in zwei Stücke zerfallen) und werden hier aufgelöst, wobei sie zunächst in kleinere erythrophile Körnchen zerfallen. Diese Auflösung muss nicht eben an beiden Polen gleichzeitig geschehen; meistens ist sie zu Beginn der Metakinesis schon fertig.

An der Stelle, wo der Nucleolus zur Auflösung gelangt, sieht man dann entweder die erythrophilen Körnchen oder dicht gedrängte helle Vacuolen. An derselben Stelle entstehen dann nach erfolgter Metakinesis neue Nucleolen und zwar bevor noch die neue Kernmembran erschienen ist.

Aus den beschriebenen Vorgängen lässt sich folgendes schliessen: Derjenige Teil des Nucleolus, welcher bis zur Auflösung der Kernwand sich erhalten hat, teilt sich während der Strophe, die Hälften gelangen an die Pole der achromatischen Figur und zwar bevor noch die Tochterchromosomen sich getrennt haben; die Nucleolushälften zerfallen an den Polen und werden schliesslich aufgelöst. Ob jedoch die in den Tochterkernen neu entstehenden Nucleolen wenigstens teilweise aus dem Produkte dieser Auflösung entstehen, lässt sich nicht sagen.

Dass ein solches Zerfallen und Auflösen des Nucleolus gut möglich ist, lässt sich auch an ruhenden Kernen zeigen. Es ist mir gelungen, durch experimentelle Eingriffe den Nucleolus zum Austritt aus dem Kerne zu zwingen (cf. Němec V, S. 22). Neulich habe ich das Schicksal dieses extranucleären Nucleolus weiter verfolgt und fand, dass derselbe in zahlreiche Körnchen zerfällt, welche schliesslich aufgelöst werden. Ich werde darüber an einem anderen Orte ausführlicher sprechen.

Was die Teilung der Nucleolen und ihre Bewegung an die Pole betrifft, muss hier ausdrücklich bemerkt werden, dass dieselben mit keinen achromatischen Fäserchen in Berührung stehen, dass sie sich also ganz frei bewegen, weiter dass sie an den Polen ganz regelmässig eben an diejenige Stelle gelangen, wohin später die getheilten Chromosomen zu liegen kommen. Diese Stelle liegt ein wenig hinter dem Ende der achromatischen Fäserchen.

Angaben, welche sich ebenso deuten lassen, wie die Vorgänge bei *Alnus glutinosa* findet man in der Litteratur nicht selten, jedoch ziemlich zerstreut. Die besten enthält die bekannte Arbeit von Rosen (I). Dass man die an den Polen stehenden Nucleolen leicht als Centrosomen deuten könnte, ist wohl begreiflich. Das hat z. B. wahrscheinlich Lawdowski (I) gethan. Im Schlusskapitel sollen meine Resultate zu allgemeineren Betrachtungen noch herangezogen werden.

#### IV. Über die Kernteilung in den Haaren von *Primula obconica*.

Ich habe bisher in vegetativen Zellen der Gefässpflanzen nur Teilungen in massigen, vielzelligen Gewebekomplexen untersucht. Vom theoretischen Standpunkt schien es mir sehr wichtig zu sein, auch Teilungen in ziemlich frei liegenden vegetativen Zellen zu untersuchen oder wenigstens in Zellen, die keinen Gewebespannungen unterliegen. Ein sehr geeignetes Material lieferten mir die drüsigen Haare von *Primula obconica*. Es wurden Haare von jungen Blütenknospen und Blütenstielen untersucht. Diese Haare bestehen aus einer einzigen Zellenreihe und stehen senkrecht von der Epidermis ab.

Die Zelle, welche dem Haare Ursprung giebt, wächst zunächst papillenartig über die Oberfläche der umgebenden Zellen; in diese Papille sammelt sich auch der grösste Teil des Protoplasmas an, während der untere, im Niveau der übrigen epidermalen Zellen liegende Teil von grossen Vacuolen eingenommen wird. Im oberen Teile befindet sich auch der Kern. Man kann auch hier Vacuolen konstatieren, die jedoch viel kleiner als die des unteren Teiles sind und keine gesetzmässige Lage haben (Fig. 38). In dieser Zeit hat sich im Kern das Chromatinband entwickelt; um den Kern gewahrt man einen hyalinen Periplast, an dem dann meridionale Streifen als erste Anlagen der achromatischen Spindel entstehen. Die weiteren Stadien verlaufen ganz typisch; von den scharfen Spindelpolen biegen auch in das Cytoplasma und zu der Ektoplasmaschicht feine Fäserchen aus, welche die Polstrahlung repräsentieren (Fig. 39). Die Chromosomen sind kurzstäbchenförmig. An den Polen der achromatischen Figur sammeln sich Leukoplaste oder grosse Granula an. Die Figur entwickelt sich von Anfang an senkrecht auf die Richtung der ersten Scheidewand und stellt in dem papillenartigen Teile der Mutterzelle über der Oberfläche der Epidermis.

Der Teilungsprozess wiederholt sich dreimal und zwar so, dass sich immer die Endzelle teilt. Es giebt also keine intercalaren Teilungen. Bei den Teilungen scheint, so weit man es abschätzen kann, die obere Tochterzelle relativ mehr Protoplasma zu erhalten

als die untere. Die Figur ist von Anfang an bipolar, ellipsoidisch (Fig. 36); sehr selten fand ich sie in keulenförmigen Endzellen kugelig. Dennoch verliefen auch hier die Fäserchen meridional. In einem solchen Falle schien es mir, dass die Figur aus ringförmig gebogenen parallelen Fasern besteht, deren Centra an einer gemeinsamen Achse lagen (Fig. 37). Die Vacuolen waren nur insofern regelmässig angeordnet, als sich in der unteren Hälfte der

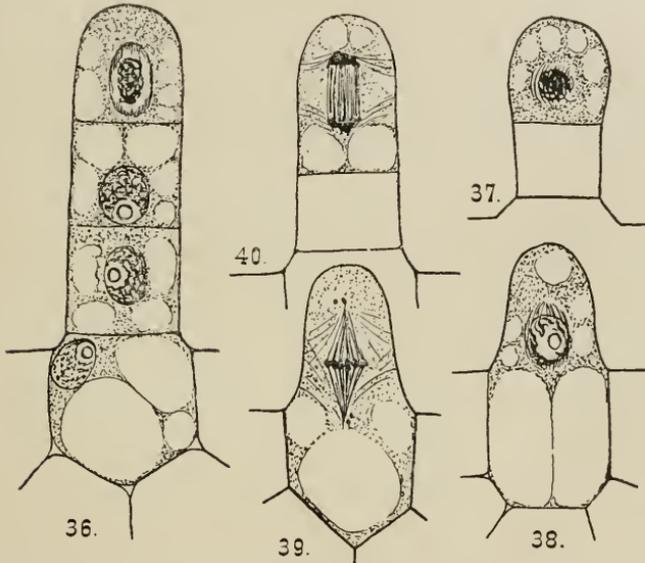


Fig. 36—40. Entwicklung eines Drüsenhaares am Blütenschaft von *Primula obconica*.

sich teilenden Zellen meist die grossen befanden, in der oberen die kleinen. Die Figur stand sowohl in der Prophase (Fig. 38) als auch in der Metaphase genau senkrecht auf der Fläche der sich später bildenden Scheidewand. Die Polstrahlung zeigte die typischen Veränderungen während der Teilung.

Ich habe auch Haare an etiolirten Ausläufern der Kartoffelknollen, die ebenfalls aus einer Zellenreihe bestehen, untersucht und fand dieselben Verhältnisse wie bei *Primula obconica*. Nie habe ich radiär oder multipolar angelegte Figuren zu Gesicht bekommen; überall war die Figur von Anfang an bipolar gestaltet.

Diesen Befunden kann eine gewisse Bedeutung nicht abgesprochen werden. Sie zeigen, dass auch in Zellen, die fast frei liegen oder wenigstens sicher keinen Spannungen unterliegen, die Figur monaxial-bipolar sich entwickeln kann. Ich habe mich bemüht, die Eigentümlichkeiten, durch welche sich typische Figurenbildung im vegetativen Gewebe der Gefäßpflanzen auszeichnet, auf mechanische Faktoren, denen die Zelle unterliegt, zurückzuführen. Zug oder Druck, die von nebenliegenden Zellen verursacht wären, sind für die eben geschilderten Teilungen völlig ausgeschlossen. Es bleibt nichts anderes übrig, als entweder mechanische Faktoren zu supponieren, welchen eine andere Ursache als Gewebespannungen zu Grunde liegt, oder qualitativ ganz anderen Faktoren den richtenden Einfluss zuzuschreiben. Ich war auch ursprünglich überzeugt, dass die Richtungen des Stoffaustausches oder desgleichen im Cytoplasma die Kohäsion in einer bestimmten Richtung vermindern können und dass dieser Umstand die Bipolarität des hyalinen Periplastes zur Folge hat. Dennoch könnten auch unter den Verhältnissen, wie sie uns in den aus einer Zellenreihe bestehenden Haaren entgegnetreten, mechanische Faktoren geltend werden.

Denkt man sich, dass in einer turgeszenten, walzenförmigen Zelle die Membran in der Längsrichtung dehnbarer ist als in der tangentialen Richtung, so können im Cytoplasma, wenn es eine Verschiebung der dasselbe zusammensetzenden Teilchen — mögen es primäre, einfache oder komplexe Teile sein — durch mechanische Kräfte kaum oder schwer zulässt, dieselben Verhältnisse zustande kommen wie in massigen meristematischen Zellenkomplexen, wo in einzelnen Zellen das Cytoplasma zuweilen anisotrop elastisch wird. Leider haben die Haare von *Primula obconica* wegen ihrer Kleinheit kein Material geliefert, an dem sich die Verhältnisse der Membrandehnbarkeit sicher feststellen liessen. Ich führe daher die Resultate der plasmolytischen Versuche hier nicht an und hoffe, dass ich die Frage an geeignetem Material werde lösen können.

Es ist allerdings wahrscheinlich, dass unter verschiedenen Bedingungen und bei verschiedenen Pflanzen verschiedene Faktoren aktiv sein können und auch dass dieselben gleiche physikalische Endergebnisse bewirken können.

## V. Die Kernteilung bei *Equisetum arvense*.

Ich habe schon selbst an einigen Stellen (Němec III) die Kernteilung im vegetativen Gewebe von *Equisetum arvense* beschrieben und abgebildet. Es handelte sich mir jedoch damals hauptsächlich um die Feststellung der Thatsache, dass auch hier normal die Figur bipolar entsteht, daher ich Einzelheiten keine allzu grosse Aufmerksamkeit geschenkt habe. Bei einer eingehenden Untersuchung hat sich gezeigt, dass die Entwicklung der Teilungsfigur bei *Equisetum* einige Eigentümlichkeiten aufweist, die für die Beurteilung der Teilungsvorgänge sehr interessant sind. Das betrifft in erster Reihe die Frage nach der Bedeutung des sogen. hyalinen Periplastes, von dem ich jetzt bestimmt sagen kann, dass er in den Zellen der Wurzelspitze bis zur Auflösung der Kernwand gar nicht existiert, woraus sich folgern lässt, dass er für die vegetativen Teilungen kein Charakteristikum ist. Im übrigen ist der Vorgang der Ausbildung der achromatischen Figur überaus demjenigen ähnlich, welchen ich für die Teilungen im Wundperiderm an Kartoffelknollen beschrieben habe (Němec II). Dies ausgenommen zeigen die Teilungen keine Abweichungen von bekannten Typen. Nur schief stehende Figuren oder schief zur Teilungsachse orientierte Chromosomenkomplexe geben zu Abnormitäten Veranlassung.

Ich werde zunächst die Teilungen, wie sie in der Wurzelspitze vor sich gehen, beschreiben. Die Kerne sind hier gross, enthalten mehrere kugelige (3—7) kleine oder zu grösseren unregelmässigen Klumpen zusammengestellte erythrophile Nucleolen, daneben ein dichtes Reticulum, welches überaus zahlreiche kyanophile Körperchen enthält. Diese sind in den mittleren Zellenlagen der Wurzelhaube viel grösser und die Kerne erscheinen daher dunkler. An Präparaten, die nach einer Fixierung mit Schwefel-Eisessig-Pikrinsäure mit Safranin-Gentianaviolett gefärbt wurden, erschienen die Kerne der äussersten, absterbenden Zellenlage der Wurzelhaube gelatinös und grellrot. Das Cytoplasma erschien aus aneinandergeliegenden kyanophilen Körnchen und erythrophilen Fäserchen zusammengesetzt. Die Fäserchen können natürlich auch eigentlich Querschnitte von Lamellen oder Vacuolenwänden sein. Ausserdem

giebt es in allen Zellen deutliche Vacuolen mit einer differenzierten Vacuolenmembran umgeben. Entfernt man sich vom Vegetationspunkt, werden die Vacuolen grösser, die intervacuolären Partien relativ viel dünner.

Bereitet sich eine Zelle zur Teilung, so bildet sich im Kern ein langer dünner Chromatinfaden aus, der sehr oft, besonders nahe am Vegetationspunkt, in zahlreichen parallelen Windungen

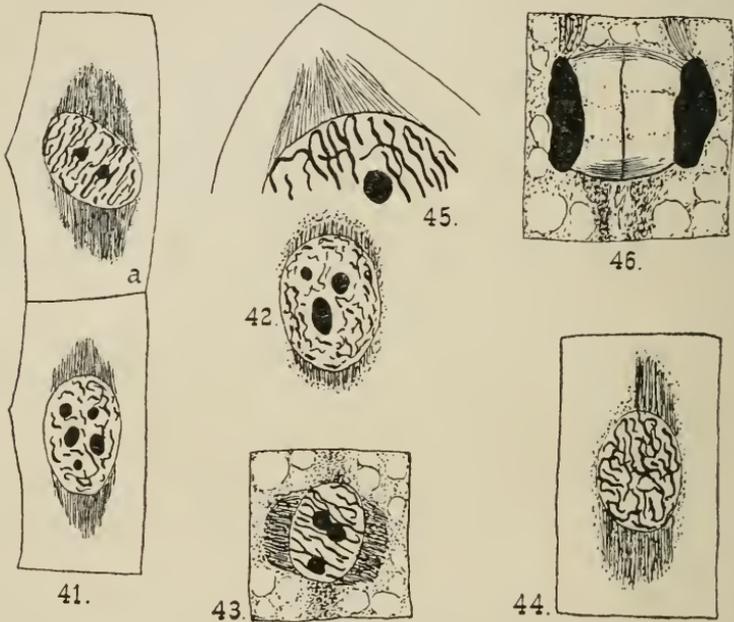


Fig. 41—46. Aus der Wurzelspitze von *Equisetum arvense*.

spiralg oder wellenförmig gebogen den Kernraum einnimmt (Fig. 43). Darin ist wohl der Ausdruck der schon besprochenen Polarität zu sehen. Es ist zu bemerken, dass diese Anordnung an dickeren Wurzeln, die eine lange embryonale Zone besitzen, in Zellen, welche vom Vegetationspunkt ziemlich entfernt sind, kaum oder selten und nicht typisch zu konstatieren ist.

Nun erscheint an zwei gegeneinanderliegenden Polen des Zellkerns an der Membran ein intensiver tingierbarer, jedoch nicht streng begrenzter Streifen, in welchem ich nur in den jüngsten Stadien keine Fäserchen konstatieren konnte. Alle weiter entwickelten, polar gelegenen Plasmaansammlungen zeigten deutliche,

von der Kernmembran auslaufende, parallel gerichtete Fäserchen, deren Richtung mit der Teilungsachse zusammenfiel. Es gab keine unregelmässig oder radiär gerichteten Fäserchen. Man kann weiter feststellen, dass die beiden an den Kernpolen liegenden Gebilde aus einem körnchenhaltigen Cytoplasma, welches von parallelen Fäserchen durchdrungen ist, bestehen. Die Fäserchen verlängern sich und endigen blind im Cytoplasma, also ohne zu einem oder mehreren Körperchen in gesetzmässiger Beziehung zu stehen; andererseits lässt sich immer der Zusammenhang dieser Fäserchen mit der Kernmembran nachweisen (Fig. 42, 43). In ihrer ganzen Länge sind sie gleich dick.

Ebenfalls ist auffallend, dass die Fäserchen nur an einer begrenzten Fläche des Kernes entstehen, also nicht an seiner ganzen Oberfläche auswachsen, so dass immer die Äquatorialgegend frei von Fäserchen ist, wie dies zur Genüge aus den Fig. 41—43 zu ersehen ist. Bloss dadurch zeichnet sich die Äquatorialgegend zu dieser Zeit aus, dass dieselbe von einem stark tingierbaren Cytoplasmagürtel umgeben wird, in dem sich später Fäserchen, die wahrscheinlich zur sog. Polstrahlung gehören, nachweisen lassen. Auch ist an der Fläche der Kernmembran, an welcher die Fäserchen hervorzunehmen, nichts Besonderes zu konstatieren.

Bisher verliefen die achromatischen Fäserchen parallel. Nun erscheinen auch solche Spindelanlagen, deren Fäserchen schwach konvergent verlaufen (Fig. 41a), sie zeigen jedoch keine Biegung. Die äusseren pflegen kürzer zu sein als die inneren (Fig. 41), was jedoch nicht immer zutrifft. Ich hatte auch Gelegenheit, an der Scheitelzelle direkt Teilungen zu beobachten und fand hier Verhältnisse, die man auch in übrigen Zellen findet. Die Fäserchen sind hier jedoch von Anfang an konvergent (Fig. 45), die polare Anordnung der Chromatinschleifen ist typisch ausgeprägt.

Die Fäserchen erreichen ungefähr zwei Drittel der Länge der Kernachse. Die Kernmembran ist bisher erhalten, ebenso die Nucleolen. Diese scheinen nur wenig an ihrer Substanz während der Entwicklung der Fäserchen verloren zu haben, wie dies aus dem Vergleiche der beiden Kerne der Fig. 42 und 43 hervorgeht. Sie verschwinden erst, während die Membran aufgelöst wird; seltener trifft man sie in kleinen Resten noch zu Anfang der Äquatorialstellung.

Nachdem nun die Fäserchen ihre definitive Länge erreicht haben (diese beträgt wohl selten mehr als zwei Drittel des Kerndurchmessers in der Richtung der Teilungsachse), beginnt sich die Kernmembran aufzulösen. Dies geschieht zunächst an den Polflächen, wo die Fäserchen inserieren (Fig. 47), so dass man in diesem Stadium an den Polen die Membran aufgelöst, in der Äquatorialzone noch erhalten findet. Die Fäserchen dringen jedoch nicht in die Kernhöhlung, vielmehr biegen die inneren nach aussen und verschieben sich gleichzeitig mit den äusseren gegen den Äquator hin. Gleichzeitig wird die Figur breiter als früher. An ihren freien Enden neigen dann die Fäserchen zusammen, so dass es zur Ausbildung einer tonnenförmigen (seltener kugelförmigen) achromatischen Figur kommt, die im Innern den hyalinen Kernsaft mit Chromosomen, welche sich unterdessen individualisiert haben, enthält. Sie bilden einen dichten unregelmässigen Knäuel, der sich, ohne zunächst mit den Fäserchen in Berührung zu treten, zur Äquatorialplatte unordnet. Der Chromosomen giebt es sicher mehr als 30, weniger als 40. Sie sind dünn, schleifenförmig. Sie füllen die ganze Fläche des Äquators (natürlich nur innerhalb der Figur) aus. Erst jetzt treten achromatische Fäserchen mit den Chromosomen in Berührung.

Die Äquatorialplatte ist je nach den Raumverhältnissen der Zelle verschiedenartig gestaltet. In grossen Zellen kreisförmig, in schmalen langen ebenfalls schmal und lang. Da es zahlreiche Chromosomen giebt, kommt es öfters zu schiefen Stellungen, über welche im Weiteren noch berichtet werden soll. Die Chromosomen sind U- oder J-förmig gebogen, ihre längeren Schenkel liegen den Fäserchen parallel zu beiden Seiten der Äquatorialebene.

Ihre breite, tonnenförmige Gestalt behalten die Figuren in grossen Zellen während der ganzen Äquatorialstellung. In schmalen langen Zellen, wo die Kernplatte ebenfalls lang ist, neigen die Fäserchen an den Polen nur schwach zusammen, sind daher nicht in einem Punkte vereinigt.

Es ist nun nötig zu bemerken, dass die Figur während der Ausbildung der Äquatorialplatte sich sehr verkürzt. Hier sind einige Messungen zusammengestellt, welche das Verhältnis der Figurenlänge zu Ende der Prophasis (A) zur Figurenlänge während der Äquatorialstellung (B) erläutern sollen. Während der Prophasis

misst man also die beiden längsten an den Kernpolen stehenden Faserkomplexe und Kerndurchmesser in der Richtung der Teilungsachse. Während der Äquatorialstellung wird die Entfernung von beiden Polen gemessen, wo die längsten oder axial verlaufenden Fäserchen endigen. (Die Messungen wurden an Periblemzellen ungefähr 0,4 mm vom Vegetationspunkt ausgeführt.)

A	B	C
12	9	8
12	9	10
14	9	11
15	10	11
15	10	11
15	10	11
17	11	12
19	11	12
19	11	12

$$1 = 0,0014 \text{ mm}$$

Nach erfolgter Metakinesis erscheint die Figur wieder etwas länger (vgl. die Zahlen unter C). Die Chromosomen treten da dicht zusammen und bilden zwei unregelmässige, gelatinöse, homogene Scheiben, in denen sodann Vacuolen erscheinen, die sich vermehren und vergrössern, wodurch die Chromatinsubstanz in kleinere Partien verteilt wird. Zu dieser Zeit kann man wieder neue Nucleolen sehen, die später im Innern der sich rekonstruierenden Kerne erscheinen, zunächst jedoch dicht an der Chromosomenmasse als unregelmässige erythrophile Körperchen festzustellen sind; dass hier bestimmte Partien der Nucleolen während des ganzen Teilungsvorganges persistieren, scheint mir sehr unwahrscheinlich zu sein. Die Verbindungsfasern sind zu Anfang der Anaphasis schwach tinktionsfähig, auch stehen sie nicht so dicht wie zur Zeit, wo die Anlage der Scheidewand gebildet wird.

Die achromatische Figur entwickelt sich nicht immer an beiden Polflächen des Kernes gleichmässig aus. Abgesehen von solchen Fällen, wo die Fäserchen nicht an der ganzen Polfläche zum Vorschein kommen (Fig. 44), kann man konstatieren, dass polar ungleiche Ausbildung der Figur mit einer excentrischen Lage des Zellkerns in Zusammenhang steht, wie dies z. B. aus der Figur 48 hervorgeht.

Besonders schön kann man polar ungleiche Ausbildung der Fäserchen im Dermatogen sehen. Hier findet man in einer bestimmten Entfernung vom Vegetationspunkte das Dermatogen aus kurzen und längeren zusammengesetzt (Fig. 50 a, b). Es fragt sich nun, wie diese Zellen entstanden sind. Es hat sich gezeigt, dass aus einigen Zellen, von einer gewissen Zone angefangen, durch die Teilung immer eine längere vordere, untere (dem Vegetationspunkt näher gelegene) und eine hintere (obere) kleinere Zelle entsteht.

In der Mutterzelle dieser ungleich grossen Tochterzellen befindet sich der Zellkern, solange dieselbe ruhig ist, im Centrum. Das Cytoplasma und die Vacuolen sind gleichmässig in ihrem ganzen Raume verteilt. Zur Zeit, wo im Kerne die ersten Anfänge des Chromatinbandes entstehen, erscheint das Cytoplasma im oberen Teile der Zelle viel dichter und vacuolenärmer als im unteren, es enthält dort zwar auch Vacuolen, dieselben sind aber winzig klein. Der Kern steht noch in der Mitte der Zelle (Fig. 49), so dass wohl die Ansammlung des Cytoplasma im oberen Teile der Zelle zeitlich nicht mit der Bewegung des Kernes eingeleitet wird. Während sich später in dem unteren Teile der Zelle grosse Vacuolen auszubilden beginnen, rückt der Kern ganz merklich in den oberen Teil (Fig. 50 c). Ob diese Bewegung als eine passive, durch Vergrösserung der unteren Vacuolen hervorgerufene Verschiebung desselben, oder als eine selbständige oder von Protoplasmaströmung hervorgerufene Bewegung anzusehen ist, kann ich nicht entscheiden. Immerhin lässt sich als das zeitlich vorangehende die Ansammlung des Cytoplasma in einer Hälfte der Mutterzelle konstatieren, der erst der Kern folgt. Weiter lässt sich jedoch bemerken, dass noch nach dieser Anhäufung gleichzeitig mit der Bewegung des Zellkernes die unteren Vacuolen an Grösse beträchtlich zunehmen, was aus dem Vergleiche der Figuren 49 u. 50 c ohne Weiteres hervorgeht. Wenn zwar eine autonome Bewegung des Kernes in der Zelle mehrfach angenommen wurde, lässt sich seine passive Verschiebung schon bei einfachen Plasmaströmungen feststellen. Ich möchte mir deshalb den Vorgang in unserem Falle folgendermassen erklären: In den Mutterzellen der ungleich grossen Zellen wird das Cytoplasma vor der Teilung zu einer Ansammlung und Strömung in eine Hälfte der Zelle gereizt. Zunächst mag diese Ansammlung durch reichlichere Cytoplasmabildung — die doch höchst

wahrscheinlich fortwährend in thätigen meristematischen Zellen vor sich geht — in der oberen Zellenhälfte gefördert werden, so dass hier die intervacuolären durch Cytoplasma gebildeten Räume viel mächtiger werden, als in der zweiten Zellenhälfte. Unterdessen beginnt jedoch auch das Cytoplasma der unteren Hälfte nach der oberen zu strömen, die Vacuolen werden mit ihrem wäs-

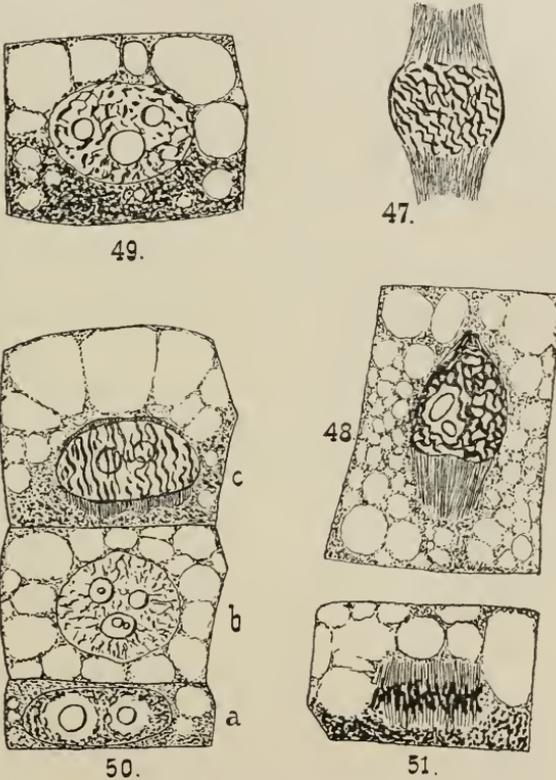


Fig. 47, 48. Aus dem Plerom der Wurzelspitze von *Equisetum arvense*.  
Fig. 49—51 aus dem Dermatogen derselben.

serigen Inhalte in die untere Hälfte gedrängt, fliessen hier wahrscheinlich zu grösseren Vacuolen zusammen und verschieben durch ihr Anwachsen den Kern in die protoplasmareiche obere Hälfte.

Die hier gegebene Erklärung wäre fast ganz willkürlich, wenn sie sich nicht an einige direkte oder experimentelle Beobachtungen stützen könnte. Chloroformiert man meristematische Zellen, so verliert langsam das Cytoplasma seine physikalischen Eigenschaften,

so dass es dem Turgor der Vacuolen, deren Wand bisher ihre osmotischen Eigenschaften behalten hat, einen immer kleineren Widerstand leistet und die Vacuolen wachsen langsam an. Ob zwar das Cytoplasma noch lebt, so kann man in der Zelle auffallende Verschiebungen des Zellkernes beobachten, die durch das Anwachsen der einzelnen Vacuolen hervorgerufen wurden. Weitere Beobachtungen beziehen sich auf die Equisetum-Wurzeln selbst. In der meristematischen Partie derselben trifft man Fettkugeln, zuweilen in einer grossen Menge. An einer dünnen Wurzel, die zahlreiche derartige Kugeln zeigte, und an welcher die Mutterzellen der ungleich grossen Zellen ziemlich lang waren, etwas länger als ihr Querdurchmesser, konnte man noch im Stadium, wo der Kern im Centrum steht, jedoch in der oberen Hälfte der Zelle schon eine gut sichtbare Plasmaanhäufung ist, eine diffuse, im ganzen Zellenraum gleichmässige Verbreitung der Fettkugeln beobachten. In dem Stadium, wo der Kern der plasmatischen Ansammlung näher gerückt ist, waren in dieser Hälfte auch die meisten Fettkörperchen angehäuft, in der unteren, plasmaarmen gab es deren viel weniger als im ersten Stadium. Sie konnten entweder durch selbständige Bewegung in die obere Hälfte gelangen, oder, was mir viel wahrscheinlicher dünkt, durch Plasmaströmungen hingebbracht werden.

In dickeren Wurzeln sind die Mutterzellen der ungleich grossen Zellen viel niedriger als in dünnen, und es kann hier überhaupt zu keiner merklichen Verschiebung der Zellkerne kommen. Öfters drängt denselben die plasmatische Ansammlung im oberen Teile der Zelle sogar der unteren Wand näher. Hier sieht man, dass bei der Bildung der ungleich grossen Zellen der Kernverschiebung keine prinzipielle Wichtigkeit zukommt, vielmehr das Wichtigste in der einseitigen Plasmaansammlung liegt. Hiedurch werden die Zellen zu ihrem weiteren Schicksal veranlagt. Wogegen nämlich die untere Zelle, auch wenn sie bei eben erfolgter Teilung kleiner ist, als die obere, stark in die Länge wächst, bleibt die obere klein und deshalb plasmareich und wächst erst später, nachdem die untere schon ihr Wachstum eingestellt hatte, zu einem Wurzelhaare heran. Diese Zelle tritt also viel später in ihren definitiven Zustand über, als die übrigen Dermatogenzellen.

Kehren wir zu den Teilungsvorgängen in den besprochenen

Zellen selbst zurück, so müssen wir zunächst die Bildung der achromatischen Figur ins Auge fassen. Die Fäserchen wachsen auch hier von begrenzten Polflächen der linsenförmigen Kerne in das Cytoplasma aus, und es ist dabei das Auffallendste, dass sich die Figur an den Polen ungleichförmig ausbildet. Die Fäserchen sind an der Polfläche, welche der Plasmaanhäufung anliegt, merklich länger, als an der gegenüberliegenden Polfläche (Fig. 50 e). Dieses Verhältnis gleicht sich manchmal aus, jedoch meist nach der Auflösung der Kernmembran. An beiden Polen beginnen sich die Fäserchen gleichzeitig zu entwickeln. Sie wachsen jedoch an der oberen Polfläche schneller als an der unteren und werden dort daher länger. Man trifft also eine polar ungleiche Spindelanlage. Nichtsdestoweniger findet man nach der Auflösung der Kernmembran symmetrische, an beiden Polen gleich entwickelte Figuren, daher man annehmen muss, dass sich die Verhältnisse während der Umlagerung der Chromosomen zur Äquatorialstellung ausgeglichen haben. Da ich nun schon früher darauf aufmerksam gemacht habe, dass während dieser Umlagerung die Fäserchen der beiden Pole sich zum Äquator bewegen und hier höchst wahrscheinlich verschmelzen, so lässt sich der Ausgleich der beiden Pole leicht erklären: Entweder haben sich die längeren Fäserchen mit ihrem proximalen Ende über die Äquatorialebene verschoben und hier verschmelzen sie mit den kürzeren Fäserchen des anderen Poles, deren Ende also den Äquator gar nicht erreicht hat, oder die Fäserchen der beiden Pole verschmelzen im Äquator, aber die Chromosomen stellen sich in die Mitte der nun einheitlich gewordenen achromatischen Figur. Während der Äquatorialstellung sind die Fäserchen zu beiden Seiten der Kernplatte gleich lang (Fig. 51). Es wurde schon hervorgehoben, dass entweder (und dies trifft regelmässig für dünne Wurzeln zu) durch die Teilung eine obere kleinere und untere grössere Tochterzelle entsteht, oder dass beide Zellen gleich gross sind, natürlich die obere auffallend protoplasma-reich oder sogar die untere ein wenig kleiner und plasmaarm ausfällt (oft in dickeren Wurzeln, deren Dermatogenzellen sehr niedrig sind, obzwar in den vom Vegetationspunkt entfernten Zellen das typische Verhältnis vorkommen kann). Immerhin wird die untere Tochterzelle bald viel grösser als die obere Zelle, da sie sehr schnell wächst, diese klein bleibt.

Was die Anordnung der kleinen Zellen betrifft, welche, wie schon bemerkt wurde, später Wurzelhaaren Ursprung geben, gilt folgendes: Die Zellen liegen in Längsreihen, werden jedoch von 1—3 normalen epidermalen Zellen getrennt. In den Längsreihen sind die kleinen Zellen so verteilt, dass zwei nie nebeneinander zu liegen kommen.

Wie schon bemerkt wurde, entwickeln sich normaler Weise die Fäserchen in der Richtung der Teilungsachse. Die Figur kann jedoch später in schiefe Stellung kommen. Als Ursache dieser Stellung ist wohl nicht der Umstand zu betrachten, dass sich die Figur von Anfang an schief entwickelt, vielmehr dass dieselbe durch äussere, besonders räumliche Umstände in schiefe Lage gebracht wird.

Besonders ist es die Kernplatte selbst, welche diese schiefe Lage veranlasst. In schmalen Zellen haben nämlich die Chromosomen nicht Platz genug, um die richtige Äquatorialebene einzunehmen und deshalb stellen sie sich in eine Ebene, welche je nach den Verhältnissen einen grösseren oder kleineren Winkel mit dem eigentlichen Äquator schliesst. Das veranlasst weiter die achromatischen Fäserchen zu einer entsprechenden Verschiebung, doch stellen sich dieselben fast nie senkrecht auf die schiefe Kernplatte, vielmehr schliessen dieselben mit der Teilungsachse einen viel kleineren Winkel, als wenn sie senkrecht auf der Kernplatte stünden. Ihre schiefe Stellung behält die Chromatinplatte auch während der Metakinesis, wobei wiederum die Fäserchen die Tendenz zeigen, mit der Teilungsachse einen womöglich kleinen Winkel zu schliessen. Da nun die Zellplatte in der Mitte der Fäserchen angelegt wird, so kann auch diese in solchen Fällen, wo sie sehr früh erscheint, schief angelegt werden.

Nachdem jedoch die Chromosomen zu einem dichten Knäuel zusammengetreten sind (dies geschieht häufig zunächst an einer Seite, woraus dann abnorm geformte Kernanlagen resultieren), stellt sich die Figur gerade, und damit kommt auch die Zellplatte senkrecht auf die Teilungsachse zu stehen. Gewöhnlich wird jedoch die Zellplatte erst dann angelegt, nachdem die Chromosomen dicht zusammengetreten sind und die Figur normale Stellung angenommen hat. Übrigens giebt es zahlreiche Scheidewände die geringe, jedoch immer bemerkbare Abweichungen von dem

Sachs'schen Prinzipte der orthogonalen Trajektorien zeigen. Geometrisch streng zutreffend ist dies Prinzip sicher nicht, vielmehr scheinen die Scheidewände durch ihr späteres Wachstum die ursprünglichen Unregelmässigkeiten auszugleichen.

Die Kernteilungen in Zellen der Vegetationsspitze zeigen eine viel grössere Verschiedenheit, als diejenigen der Wurzelspitze. Es ist nämlich möglich, hier Zellen aufzufinden, wo sich die Teilungsfigur ebenso ausbildet, wie in der Wurzelspitze, andererseits wo um den Kern herum ein hyaliner Periplast erscheint. Die eigentlichen embryonalen Stammspitzen besitzen grosse Kerne, sind sehr plasmareich und die Teilungsfigur entwickelt sich so, dass von der Kernmembran Fäserchen parallel zur Teilungsachse hervorstossen. In älteren Partien, wo schon einige Elemente (Spiralgefässe), ihren definitiven Zustand erreicht haben, sind die Kerne kleiner und die Zellen zeigen schon grosse Vacuolen. Es giebt da auch zahlreiche Leucoplaste, die jedoch keine Farbstoffe noch enthalten und diese sind um den Kern herum angesammelt. Und eben um diese kleine Kerne entsteht während der Prophasis ein hyaliner Periplast.

Es ist mir nicht gelungen, den allerersten Anfang der Figurenbildung zu beobachten. Ich konnte jedoch Figuren auffinden, wo die Kerne noch ihre Membrane besitzen; wo es an den Polen hyaline Räume giebt, welche teilweise von Faserbündeln durchzogen werden, wodurch es wahrscheinlich bedingt wird, dass die hyalinen polaren Plasmaansammlungen keine regelmässige Form aufweisen, wie wir das bei den meisten Gefässpflanzen finden. Ganz entschieden giebt es in solchen Fällen an den Polen etwas, was den eben erwähnten hyalinen Polkappen der meisten Gefässpflanzen entspricht, bloss dass dieselben bei *Equisetum* nicht so gut begrenzt sind wie dort.

Eine weitere Eigentümlichkeit der so entstandenen Figuren erscheint während der Anaphasis. Nachdem die Chromosomen an die Pole angelangt sind, treten sie auch hier dicht zusammen, von ihnen entspringen direkt die Verbindungsfasern. Die späteren Stadien zeigen durchwegs einen Phragmoplast, in welchem an zwei gegeneinanderliegenden Polen die Anlagen der Tochterkerne liegen. Von diesen ziehen zu der Zellplatte dicke, plasmatische Stränge, die von Rosen schon beschrieben wurden. Die Kernanlagen

liegen also in einem Raume, der ungefähr demjenigen des Mutterkerns zusammen mit den hyalinen polaren Ansammlungen entspricht. Wenn die Scheidewand fertig ist, teilt sich dieser Raum in drei Teile. Der mittlere bleibt an der Scheidewand beiderseits haften, zeigt noch spärliche, peripher gelegene Fäserchen, im Innern die schon erwähnten Plasmastränge, die beiden übrigen Teile umgeben die Tochterkerne, werden von spärlichen feinen Plasmasträngen oder Lamellen durchzogen und werden später gänzlich vom Kernreticulum eingenommen. Die diese beiden Räume begrenzende Membran wird, soweit ich es beurteilen konnte, direkt zur Kernmembran. Der mittlere Teil verschwindet allmählich im Cytoplasma.

## VI. Die Kernteilung bei einigen Farnen.

Bei den Farnen muss man ebenso wie bei den Phanerogamen und Equisetum die Kernteilungen im vegetativen und Fortpflanzungsgewebe unterscheiden. Hier will ich mich nur mit den Teilungen im vegetativen Gewebe der sporentragenden Pflanze beschäftigen, einiges über die Sporenbildung und die Teilungsprozesse im Prothallium auf weiteres verschiebend.

Die Entwicklung der Teilungsfigur geht bei vielen Farnen im vegetativen Gewebe unter Mitwirkung eines hyalinen Periplastes vor sich, an dem in meridionaler Richtung achromatische Fäserchen entstehen. So habe ich es bei *Alsophila australis* und *Aspidium filix mas* gefunden. Andererseits hat diesen Prozess Rosen und Hof (I) bei anderen Arten beobachtet.

Doch habe ich Farne gefunden, wo der Teilungsprozess in den Vorbereitungsstadien einiges Aparte aufweist, was zum richtigen Verständnis einiger Erscheinungen wohl beitragen kann. In dieser Hinsicht sollen hier die Teilungen, wie sie in der Wurzelspitze von *Woodwardia radicans* und *Ceratopteris thalictroides* zu finden sind, kurz beschrieben werden.

Es wurden von *Woodwardia radicans* die an Blättern sich entwickelnden Adventivsprosse genommen, in feuchten Sand gesetzt und nachdem die Wurzeln kräftig zu wachsen begannen, dieselben abgeschnitten, fixiert und in Schnitte zerlegt. Es wurde Parakarmin-, sowie Eisenhämatoxylintinktion angewandt.

In den Zellen, welche der Terminalzelle ganz nahe liegen, findet man den Kern im Zentrum; es ist jedoch interessant, dass in den folgenden Partien die Kerne nur im Plerom und Dermatogen das Zentrum der Zelle einnehmen. Im Periblem liegen sie immer der äusseren periclinalen Wand angeschmiegt. Diese bestimmte Lage behält der Kern auch während der Kernteilung. Er verlässt sie erst während der Zellplattenbildung. Die Kerne sind gross und enthalten zwei bis vier Nucleolen. In ruhenden Kernen zeigen die Nucleolen eine grosse zentrale oder mehrere kleine Vacuolen; sie sind von einer Chromatinschale umgeben, welche an den Stellen, wo an dieselbe das Reticulum ansetzt, verdickt ist (Fig. 63). Das Reticulum zeigt öfters eine radiale Orientierung um den Nucleolus herum. An sich ablösenden Zellen der Calyptra lässt sich diese Anordnung zuweilen in vivo sehen.

Bereitet sich eine Zelle zur Teilung, so sammelt sich um den Kern herum eine sehr auffallende dichte Plasmaschicht an (Fig. 52), die entweder den ganzen Kern gleichmässig umgiebt oder in der Richtung des längeren Zellendurchmessers mächtiger entwickelt ist (Fig. 53). In diesem Plasma erscheinen keine Vacuolen. Zu dieser Zeit ist der Kern von einem dünnen Chromatinfaden dicht erfüllt. Die Nucleolen bestehen noch in der Grösse, welche sie im ruhenden Kern zeigen.

Sodann erscheint an den Polen des Zellkerns, die in der Teilungsachse liegen, eine hyaline Kappe, die allerdings überall sehr niedrig ist, soweit sie ganz hyalin, ungestreift ist (Fig. 53). Die Nucleolen sind immer noch gut erhalten, der Chromatinfaden wird dicker. Im weiteren Verlaufe der Vorbereitung zur Teilung erscheinen achromatische Fasern als meridionale Streifung an den hyalinen Kappen (Fig. 57). Ob diese Fasern immer nur an der Peripherie des hyalinen Periplastes verlaufen, konnte ich nicht konstatieren. Es schien mir nämlich öfters, dass die achromatischen Fäserchen auch den Raum des hyalinen Periplastes durchlaufen, so zwar, dass sie die Membran desselben mit derjenigen des Kerns verbinden. Andererseits habe ich einen hyalinen Periplast auch in völlig entwickelten extranucleären Figuren beobachtet. Derselbe erschien an feinen Längsschnitten ganz hyalin, die Fäserchen verliefen von der Membran des Periplastes in das Cytoplasma hinein und endigten hier blind. In anderen Fällen war hingegen keine

Spur von einem hyalinen Periplast zu finden, die Fäserchen inserierten direkt bis an die Kernmembran. Es war das Erste bei platt zusammengedrückten Kernen der Fall, wogegen es bei kugeligen oder ellipsoiden oder ovoiden Kernen gar keine hyaline Kappen gab. Dieser Fall war jedoch ziemlich selten.

Die als meridionale Streifung erschienenen Fäserchen wachsen nun in die Länge und zwar viel intensiver, als sich der hyaline Periplast verlängert. Derselbe wird dann von den Fäserchen überwachsen. Diese laufen über die Grenze des Periplastes in das Cytoplasma hinein (Fig. 54), oft unregelmässig, polar heteromorph (Fig. 55), oder, wenn sich Vacuolen ihrem Wachstum entgegenstellen, assymmetrisch (Fig. 56). In den meisten Fällen ist auch jetzt noch ein regelmässig begrenzter Periplast im Innern der achromatischen Figurenanlage zu sehen.

Was den hyalinen Periplast betrifft, so möchte ich nur so viel hervorheben, dass es mir öfters gelungen ist, denselben als echten, den ganzen Zellkern umgebenden Periplast zu sehen und nicht bloss als zwei polare, am Äquator abgetrennte Kappen. Einen solchen Fall sieht man in Fig. 57. Der Kern war hier ungefähr nierenförmig gestaltet, die Zelle hat in der Richtung der Teilungsachse wenig Raum, weshalb der Periplast ziemlich kurz bleiben musste, jedoch dadurch breiter wurde. Er ist dann um den ganzen Kern herum zu konstatieren.

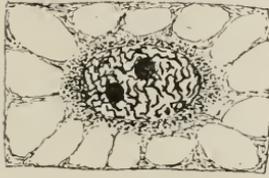
Unterdessen kann man immer noch die granulirte Plasmanschicht um den Kern bzw. die Figurenanlage konstatieren. Doch ist sie zur Zeit, wo die extranucleäre Figur voll entwickelt ist, viel schwächer entwickelt als in den früheren Stadien (Fig. 54). Es wurde schon hervorgehoben, dass es möglich ist, dass Fäserchen auch direkt vom Periplast in das Cytoplasma hineinwachsen. Wenn nun die Kernmembran verschwindet, werden alle Fäserchen an die Peripherie des hyalinen Raumes verschoben, welcher dem Kernraum und Periplast entspricht. Dadurch wird die Spindelanlage viel kürzer, wie aus den nachstehenden mikrometrischen Messungen, welche Durchschnittszahlen von zehn gemessenen Figuren sind, hervorgeht.

$$1 = 0,0014 \text{ mm.}$$

Spirem, Kernmembran noch erhalten.	Länge der Figur	15
Äquatorpl. Kernmembran aufgelöst.	„ „ „	10



58.



52.



53.



54



55



59a.



56.



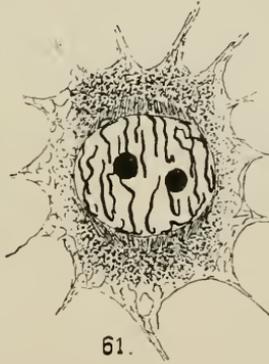
57.



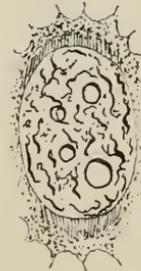
59.



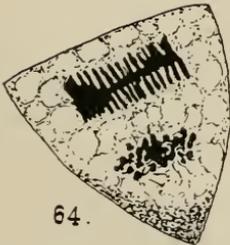
60.



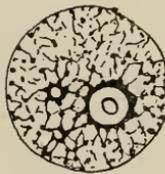
61.



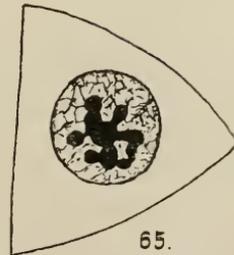
62.



64.



63.



65.

Fig. 52—60. Aus der Wurzelspitze von *Woodwardia radicans*, Fig. 61—65 aus der Wurzelspitze von *Ceratopteris thalictroides*.

Anfang der Metakinesis. Länge der Figur . . . . .	11,5
Ende der Metakinesis.       "       "       " . . . . .	12
Anaphasis. Länge der Figur . . . . .	10,5

Zugleich lässt sich aus diesen Zahlen ersehen, dass nach der Verkürzung vom Äquatorialstadium angefangen die Figur wieder sich verlängert. Zu Ende der Metakinesis ist die Figur wieder länger als im Äquatorialstadium, während der Anaphasis und Bildung der Zellplatte verkürzt sie sich wiederum. Dieselben Verhältnisse lassen sich überall im vegetativen Gewebe der Gefäßpflanzen konstatieren. Wenn der Raum der Zelle zu beschränkt ist, kann sich die Figur nicht voll verlängern und es entstehen entweder schief gestellte Figuren, oder die achromatischen Figuren werden unregelmässig. Öfters führt dieser Umstand bei metakinesischen Stadien in kleinen Zellen zu einer auffallend tonnenförmigen Form der Verbindungsspindel (Fig. 59a. Diese Figur war zehn Teilchen lang).

Während der Metakinesis gewahrt man an den Polen der Figur statt der granulierten Plasmamassen dichte, unregelmässige, glänzende Gebilde (Fig. 58, 59), welche bis zur Anaphasis persistieren können, dann jedoch verschwinden. Es ist möglich, dass dieselben ins Kerninnere aufgenommen werden. In angesäuertem Pepsin-Glycerin sind diese Massen nicht verdaubar.

Polare Anordnungen der Chromatinschleifen gewahrt man nur in der nächsten Umgebung der Terminalzelle. In den weiteren Teilen der Wurzelspitze kann man meist keine Spur von einer Polarität feststellen. Die Chromatinschleifen verlaufen ganz unregelmässig geschlängelt.

---

Die Wurzeln von *Ceratopteris thalictroides* sind zu Untersuchungen über Kernteilungen sehr geeignet. Die Kerne sind gross, die Veränderungen im Cytoplasma ungemein auffallend, besonders wenn man mit Eisenalaunhämatoxylin tingiert und mit Orange G nachfärbt.

Schon zur Zeit, wo der Chromatinfaden erst als kleine, öfters anastomosierende Körnchenreihen erscheint, gewahrt man um den Kern herum eine aus dichtem, granuliertem Plasma bestehende Schicht, die sich vom übrigen, reticulär fixierten Cytoplasma auf-

fallend abhebt. Sodann findet man Figuren, wo der Chromatinfaden schon als ein überall gleich dicker Faden verläuft und an den Polen mächtige, dunkel gefärbte Plasmamassen zu sehen sind. An feinen Schnitten lässt sich in diesen Massen eine besondere innere, den Kernpolen anliegende Schicht auffinden, welche sehr fein gestreift ist (Fig. 61, 62). Das ist wohl die erste Anlage der achromatischen Teilungsfigur. Diese gestreifte Partie wächst und gleichzeitig nimmt das granuliertes Plasma ab. Man erhält eine Spindelanlage, welche derjenigen von *Equisetum* nicht unähnlich ist (Fig. 62). Nun kann man zuweilen an den Polen des Kerns im Innern der Fäserchen einen ganz hyalinen oder nur von spärlichen Fasern durchlaufenen Raum erblicken.

Die Reste der granulierten polaren Plasmaansammlungen sind noch an den Polen der Tochterkerne zu sehen, doch habe ich bei *Ceratopteris* keine glänzenden erythrophilen Massen gesehen, die ich für *Woodwardia* angegeben habe.

Die Kerne enthalten bei *Ceratopteris* immer mehrere Nucleolen. Diese sind besonders im Kern der Terminalzelle auffallend, weil sie da zu unregelmässigen Gebilden zusammengeklebt sind (Fig. 65). Ich fand nun, dass die Nucleolen gewöhnlich erst gleichzeitig mit der Lösung der Kernmembran verschwinden; in der Terminalzelle (wo ebenfalls eine bipolare Spindel gebildet wird) wird der grösste Teil der Nucleolenmasse ins Cytoplasma ausgestossen (Fig. 64). Es ist mir jedoch nicht gelungen, festzustellen, was mit diesen Massen hier geschieht.

---

Schliesslich will ich hier einiges über die Kernteilung bei *Azolla caroliniana* bemerken. Die Kerne der Wurzelspitze sind ziemlich klein im Vergleiche mit denjenigen der vorigen zwei Formen (im Durchmesser etwa 6  $\mu$ ). Will man eine kontinuierliche Reihe von verschiedenen Teilungsstadien haben, so kann man hier die zwischen den zu Wurzelhaaren auswachsenden Zellen in Betracht ziehen. Die ruhenden Zellen (Fig. 66) sind ganz gleichmässig von einem granulierten, zahlreiche winzige Vacuolen besitzenden Cytoplasma erfüllt; im Zentrum der Zelle liegt der Kern mit einem Nucleolus und den ersten Anfängen eines Chromatinbandes (Körnchen in Reihen). Im weiteren Stadium ist der Kern fast

gleich strukturiert, jedoch im Cytoplasma erscheinen an der Peripherie der Zelle einige Vacuolen (Fig. 67). Diese Vacuolen sind im weiteren Stadium viel zahlreicher, der Kern ist von einer dunklen, granulierten Plasmamasse umgeben (Fig. 68). Diese Masse ist noch mächtiger, der übrige Zellenraum sehr plasmaarm. Unterdessen hat sich der Chromatinfaden ausgebildet (Fig. 69). Nun bildet sich eine monaxiale, achromatische Figur aus, an deren Polen

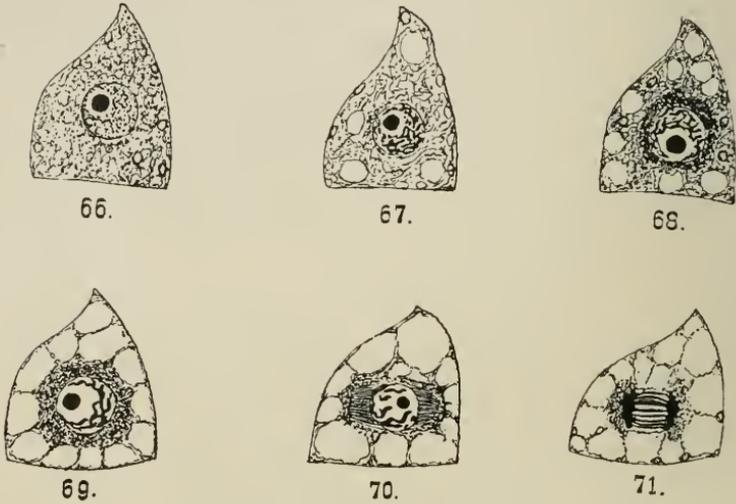


Fig. 66—71. Aufeinanderfolgende Stadien der Kernteilung im Dermatogen der Wurzelspitze von *Azolla caroliniana*. Um den Kern sammelt sich das meiste Cytoplasma aus dem übrigen Zellraum an.

Reste der granulären Plasmaansammlung deutlich zu sehen sind (Fig. 70). Während der Äquatorialstellung der Chromosomen sieht man Nucleolenreste an den Polen oder zwischen diesen und der Äquatorialfläche. Die Figur ist auch ein wenig kürzer als früher.

Während der Metakinesis ist besonders das System der dicken, die Tochterchromosomen verbindenden Fasern auffallend. Es gibt deren an der dem Auge zugekehrten Seite der Figur ungefähr acht. An den Polen sieht man immer noch die granulierten dichten Plasmamassen (Fig. 71).

## VII. Allgemeine Betrachtungen.

Die vorliegenden, sowie die früheren Untersuchungen haben mich zu dem bestimmten Ergebnis gebracht, dass bei den von mir studierten Sporophyten in den Zellen der vegetativen Gewebe keine Gebilde vorkommen, welche den Centrosomen anderer Pflanzen, z. B. der Diatomaceen oder Sphacellariaceen, homolog wären. Ich meine, man wird in den vegetativen Geweben der Sporophyten überhaupt vergebens nach Centrosomen suchen, denn die That-sachen sprechen zu Gunsten meiner Ansicht, dass hier der Kern selbst homodynam mit den typischen Centrosomen ist, wenigstens sofern man die topographischen Beziehungen und formale Vorgänge ins Auge fasst. Man wird vielleicht fragen, wie es kommt, dass man in Fortpflanzungszellen, welche doch genetisch mit vegetativen Zellen der Sporophyten direkt oder indirekt zusammenhängen, Gebilde findet, welche mit typischen Centrosomen manches Gemeinsame haben, wie es bei Cycadeen, Ginkgo, Farnen etc. der Fall ist. Gesetzt, die fraglichen Körperchen wären Centrosomen, so könnte nur auf den Fall hingewiesen werden, dass es gelungen ist, Centrosomen neu im Cytoplasma experimentell hervorzurufen (Morgan I) und dass man es bei dem Erscheinen der erwähnten Körperchen mit ähnlichen Prozessen zu thun haben könnte. Denn die Lehre von dem Hervorgehen der Organe nur aus ihresgleichen steht eigentlich bisher nur für Zellkerne fest.

Zieglers (I) wichtige Experimente haben den Beweis erbracht, dass das Centrosoma ein Organ der Zellteilung vorstellt, möge es selbst aktiv diese Teilung bewirken oder nur als formelle Bedingung derselben dastehen. In den Zellen der vegetativen Gewebe bei den Sporophyten scheint mir die Sache so zu sein, dass neben seinem Zellkern das Cytoplasma weder Teilungscentra besitzt, noch neue produzieren kann. Erst unter ganz veränderten Bedingungen, wie sie sich z. B. im Prothallium oder dem keimenden Pollenkorn gestalten, bildet das Cytoplasma neue Centra, allerdings vielleicht nicht Teilungscentra, sondern Bewegungscentra im Sinne der Körnchen, welche in Verbindung mit den Wimpern verschiedener tierischer Epithelien stehen. Dass diesen Körperchen eine wichtige Funktion zukommt, hat unlängst Peter bewiesen.

Wie ist nun die Rolle des Zellkerns beim Teilungsakte der Zellen, welche kein Centrosoma besitzen, zu präzisieren? Ich wage nur so viel zu sagen, dass meine Untersuchungen den Kern als topographisches Zentrum der formalen Umgestaltungen, welche während der Vorbereitungsstadien vor sich gehen, gezeigt haben; andererseits, dass meine Experimente ganz klare Beziehungen des Zellkerns zur Ausbildung der achromatischen Figur ergeben haben. Aus dem Umstand, dass bei einer plötzlichen Abkühlung der Pflanzenteile, wo Teilungen vor sich gehen, neue Stadien der Prophase entstehen können und zwar nur Stadien mit noch erhaltener Kernmembran (Němec VI), während die anderen in ihrer Progression gehemmt oder sistiert werden, weiter, dass bei der Plasmolyse sowie Chloroformierung nur Stadien mit noch erhaltenem Kern als solchem progressive Erscheinungen aufweisen, während alle anderen Stadien degenerieren und sistiert werden, scheint mir das Gesagte genug zu beweisen oder wenigstens höchst wahrscheinlich zu machen. Inwiefern die Teilungsprozesse im Cytoplasma ihren Ausdruck finden, geht aus neueren Arbeiten — wohl von Rosen angefangen — hervor. Dass das Protoplasma aktiv daran beteiligt ist, geht aus den Demoors (I) Angaben modifizierenden Versuchen Samassas (I) hervor. Meine Befunde, dass in der Richtung der grösseren Plasmamasse, z. B. bei *Woodwardia*, eine mächtigere Ansammlung des körnigen dichten Cytoplasmas vor sich geht, oder dass in dieser Richtung, wie es z. B. einige Beobachtungen an *Equisetum* lehren, die Ausbildung der achromatischen Fäserchen schneller fortschreitet, liessen sich ebenso durch eine aktive Thätigkeit des Zellkerns wie des Cytoplasmas erklären. Diese Ansammlungen lassen sich gut mit den um die Centrosomen der tierischen Zelle erfolgenden (Vejdovsky-Mrázek I) vergleichen.

Untersuchungen über die Ausbildung der achromatischen Teilungsfigur bei *Equisetum* haben gezeigt, dass die Fäserchen direkt vom Kerne ins Cytoplasma auswachsen können. Es tritt in der Wurzelspitze kein hyaliner Periplast auf, derselbe kann jedoch bei Teilungen in der Stammspitze gelegentlich erscheinen. Verwickelter sind die Verhältnisse bei *Ceratopteris*. Hier erscheinen achromatische Fäserchen in einer körnigen Plasmaansammlung, wachsen in die Länge, zuweilen können sie jedoch durch einen hyalinen Periplast von der Kernmembran abgetrennt werden. Hingegen er-

scheint bei Woodwardia immer ein hyaliner Periplast, und es können hier von seiner Oberfläche in das Cytoplasma Fäserchen auswachsen. Daraus ergibt sich, dass die hyalinen Kappen, die ich als hyalinen Periplast bezeichne, keine stabile Erscheinung bei der Bildung der achromatischen Figur im vegetativen Gewebe der Sporophyten sind. Was hat der Periplast für eine Bedeutung? Ich meinte zuerst, dass er gewissermassen den Teilungsraum vergrössert; dieser Raum ist von einer Flüssigkeit erfüllt, und in derselben könnten sich die Chromosomen leichter bewegen als in dem ruhenden körnigen Plasma. Es ist nämlich sicher, dass der Kernsaft flüssig ist, und mit dem Kernsaft stimmt die die Kappen bildende Substanz mikrochemisch sowie tinktionell ganz überein. Doch will ich dieser Erklärung der Bedeutung des hyalinen Periplastes keine allzu grosse Bedeutung zuschreiben. Ein prinzipielles Attribut der Teilungsprozesse ist er wohl nicht.

Die Kernmembran beginnt sich an den Polen aufzulösen. Die Auflösung kann jedoch an einem Pole viel früher erscheinen als an dem anderen. Gleichzeitig mit dem Auflösen der Kernmembran verkürzt sich die Figur ganz auffallend, wie aus den Messungen, die für Equisetum, Woodwardia und Ceratopteris angeführt werden, hervorgeht. Diese Verkürzung gilt jedoch nicht für Teilungen, wo normaler Periplast mit meridional sich entwickelnden Fäserchen auftritt, oder kann hier nur äusserst gering sein. Diese Verkürzung ist wahrscheinlich so zu erklären, dass die Fäserchen während der Auflösung der Kernmembran gegen den Äquator hin sich verschieben, wobei sie dann eine meridionale, der Anordnung der Fäserchen, wie man sie z. B. bei Vicia oder Allium findet, vergleichbare Anordnung annehmen.

Die Nucleolen sind in ihrer Bedeutung für die Zelle bisher sehr mangelhaft bekannt. Man kann sich weder auf mikrochemische noch auf experimentelle Ergebnisse in dieser Beziehung mit genügender Sicherheit stützen.

Die Nucleolen bestehen aus einer Substanz, welche als plastin-ähnlich bezeichnet werden kann, ob zwar sie nach Zacharias Angaben auch Albumin enthalten sollen. Aus Plastin bestehen nun nicht nur die Spindelfasern, sondern auch ein beträchtlicher Teil des Cytoplasmas überhaupt. Es ist sicher, dass die Nucleolen noch zur Zeit persistieren können, wo sich extranucleäre Spindel-

anlage ihrer Vollendung nähert, wie darauf Mieh e (I) nachdrücklich hingewiesen hat. Mir schien jedoch die Masse der Nucleolen während der Spindelbildung abgenommen zu haben. Doch fällt die Auflösung des Nucleolus in den von mir untersuchten Fällen in verschiedene Stadien der Teilungsprozesse. Einerseits findet man in einigen Zellen zu Beginn der Auflösung der Kernmembran keine Spur von Nucleolen mehr (z. B. meist bei *Allium*), zweitens kann man noch zur Zeit der Äquatorialstellung der Chromosomen Nucleolen auffinden, wie dies z. B. bei *Alnus* (überhaupt wo die Nucleolen relativ gross sind) der Fall ist, schliesslich lassen sich an den Polen Nucleolarreste noch während der vor sich gehenden Metakinesis antreffen, wie dies z. B., ob zwar nicht häufig, in der Wurzelspitze von *Roripa amphibia* und *silvesteris* vorkommt. Nicht unerwähnt dürfen die Fälle bleiben, wo das grösste Quantum der Nucleolarmasse ins Cytoplasma ausgeworfen wird. Eines ist jedoch wichtig. Alle diese Nucleolen werden, soweit meine eigene Erfahrungen lehren, schliesslich aufgelöst. Man kann diesen Prozess z. B. bei *Alnus* (Wurzelspitze) mit grösster Wahrscheinlichkeit kombinieren.

Nach der schliesslichen Auflösung der Nucleolen erscheinen neue Nucleolen und zwar entweder im Innern der sich rekonstruierenden Tochterkerne oder extranucleär. Folgende Fälle sind interessant: 1. Die Nucleolen entstehen an den Polen der Tochterkernen, welche mit den Polen der Teilungsfigur identisch sind. Diese Nucleolen werden dann in den Kern aufgenommen. 2. Die Nucleolen entstehen an der neu gebildeten Scheidewand zur Zeit, wo die Fasern der Plasmoplasten verschwinden. Ich habe aus diesen beiden Fällen geschlossen, dass die Nucleolen in stofflicher Beziehung zu den achromatischen Fasern stehen. Von anderen oder ähnlichen Thatsachen ausgehend haben Strasburger und seine Schüler schon früher diese Hypothese zu begründen versucht.

Ich will hier meiner Versuche gedenken, welche zwar bisher noch nicht abgeschlossen sind, jedoch schon jetzt einige Schlüsse gestatten. Plasmolysiert man Wurzeln von *Vicia faba* (z. B. in 12% Traubenzucker) und lässt sie längere Zeit in der plasmolysierenden Flüssigkeit, so werden die Teilungsprozesse sistiert, die achromatischen Fäserchen zerfallen in körnige Massen (Němec V) und in Wurzeln, welche eine halbe oder dreiviertel Stunden

plasmolysiert geblieben sind, sieht man an der Stelle der ursprünglich hier vorhandenen achromatischen Fäserchen nucleolenartige Körperchen. Dieselben zeigen Eigenschaften echter Nucleolen (sind erythrophil, nicht verdaubar in Pepsin etc.). Was ist unterdessen mit den Nucleolen ruhender Kerne geschehen? Um die Kerne sind Vacuolen entstanden, die Kerne selbst werden vacuolisiert und die Vacuolen kommen in dünne intervacuoläre Lamellen zu liegen. Dieser letzte Umstand trägt wohl bei (Pfeffer I), dass die Nucleolen in die circumnucleären Vacuolen ausgestossen werden. Hier quellen sie an, werden vacuolig, was auf Lösungsprozesse hindeutet, und verschwinden schliesslich. Man sieht also: Nachdem die Teilungsprozesse sistiert werden, erscheinen Nucleolen, jedoch nach vorausgegangenem Zerfallen der achromatischen Fäserchen und zweitens, dass extranucleäre Nucleolen aufgelöst werden können.

Diese Thatsachen könnten die oben ausgesprochene Meinung über die Beziehungen zwischen Nucleolen und achromatischen Fäserchen bestätigen. Es darf jedoch nicht vergessen werden, dass noch eine andere Erklärung möglich ist. Die Bildung der Fäserchen und Lösung der Nucleolen (oder umgekehrt) könnten zwei ganz verschiedene Vorgänge sein, welche nur das gemeinsame an sich haben, dass sie gleichzeitig vor sich gehen. Übrigens scheint die Nucleolarmasse in ihrer Quantität beträchtlichen Schwankungen zu unterliegen. Dass sie mit der Teilung in irgend welcher Verbindung steht, ist unleugbar. Ich bin überzeugt, dass sich auch die Veränderungen in der Grösse der Nucleolen, welche Fr. Schwarz (I) konstatiert hat, in Beziehungen zur Teilungsfähigkeit der Zellen bringen lassen. In der Wurzelspitze von *Roripa silvestris*, sowie von *Panicum miliaceum* habe ich gefunden, dass an der Spitze selbst, wo man selten Teilungsfiguren findet, auch die Nucleolen sehr klein sind. Weiter nach oben werden Teilungsfiguren immer häufiger und auch die Nucleolen grösser. Dann sinkt wiederum die Zahl der Teilungen und es nehmen auch die Nucleolen in ihrer Grösse etwas ab, allerdings noch ziemlich lange nach dem Stillstande der Teilungsprozesse.

Für die Teilung selbst ist am wichtigsten die Erscheinung, dass die Chromosomen, der einzige Teil des Mutterkerns, dessen Continuität sich mit unseren Methoden nachweisen lässt, sich gegen die Pole bewegen und hier neuen Kernen Ursprung geben. Für

diese Bewegung wurden verschiedene Erklärungsursachen herangezogen; unter anderem wurde auch die sogenannte Muskeltheorie (van Beneden) aufgestellt, welche die Bewegung der Chromosomen einer Contraction der sogenannten Zugfasern zuschreibt. Wir haben jedoch gesehen, dass bei *Alnus glutinosa* die Nucleolen sich gegen die Pole ganz regelmässig bewegen, ohne überhaupt mit irgendwelchen Fäserchen in Berührung zu kommen, dass weiter diese Nucleolen nie über die Pole hinaus in das Cytoplasma gelangen, vielmehr an derselben Stelle stehen bleiben, wo später die Chromosomen zu stehen kommen.

Überhaupt lassen sich während der Teilungsprozesse folgende Bewegungen der Chromosomen und Nucleolen feststellen: Nachdem die Kernmembran aufgelöst ist, bewegen sich die Chromosomen, sowie der Nucleolus (beide ohne mit achromatischen Fäserchen in Berührung zu stehen) gegen die Äquatorialfläche. Sodann treten erst die Chromosomen mit den Fasern in Berührung, gleichzeitig bewegt sich die Nucleolenmasse gegen die Pole, was ein Erscheinen von hantelförmigen Figuren zufolge hat und schliesslich erfolgt eine Teilung (diese muss nicht immer ganz regelmässig sein) der Nucleolen. Die Hälften gelangen an die Pole, bleiben hier jedoch stehen. Erst jetzt oder später beginnen auch die Chromosomen gegen die Pole sich zu bewegen.

Es fragt sich da, ob die Bewegungen der Nucleolen und Chromosomen von gleichen Kräften zu stande gebracht werden. Zunächst ist daran zu denken, dass die Nucleolen — in den uns interessierenden Fällen flüssig sind, ihre Teilung und weitere Bewegung könnte nun durch eine Veränderung oder Umkehrung der Oberflächenspannung an ihrer äquatorialen Zone hervorgerufen werden. Dass sich die Nucleolen nicht über die Pole hinaus bewegen, könnte darin seinen Grund haben, dass sich ihnen das dichte, den Teilungsraum umgebende Cytoplasma in den Weg stellt. Oder aber die Nucleolen werden durch dieselben Kräfte vom Äquator an die Pole gebracht und dann ist ganz klar, dass die Muskelthorie, gegen welche übrigens zahlreiche Einwände erhoben wurden, hier keine Geltung haben kann. Denn die Nucleolen bewegen sich an die Pole noch schneller als die Chromosomen, ob zwar sie mit keinen Zugfasern in Verbindung stehen. Für die Bewegung der Chromosomen an die Pole habe ich früher (Němec 19)

die dicken, während der Metakinesis beide Tochterchromosomen verbindenden Fasern verantwortlich gemacht und speziell dabei hervorgehoben, dass diese dicken, später granulos degenerierenden Fasern die Verlängerung der Figur während der Metakinesis und die Verschiebung der Chromosomen über die ursprünglichen Pole hinaus bewirken könnten. Dazu würde ein einfaches Wachstum dichter Plasmastreifen zwischen den Tochterchromosomen genügen. Diese Anschauung scheint mir noch heute plausibel zu sein, für den Fall, dass die achromatische Figur doch an der Bewegung der Chromosomen beteiligt ist und die Nucleolen durch andere Kräfte an die Pole gebracht werden als die Chromosomen.

Doch handelt es sich bekanntlich bei der Kernteilung nicht nur um die Verteilung der Chromosomen, vielmehr fällt auch der Verteilung der übrigen Teile des plasmatischen Zelleninhaltes eine wichtige Rolle zu. Man möge nur der Furchung des tierischen Eies gedenken, wie viel hier gleiche oder ungleiche Verteilung der cytoplasmatischen Bestandteile bedeutet. Mir scheint, dass bei jeder Teilung neben den Chromosomen auch andere Stoffe gesetzmässig verteilt werden. In diesem Sinne möchte ich auf die granulären um den Mutterkern herum erscheinenden Massen hinweisen, die dann an den Polen der Tochterkerne erscheinen und ein Bestandteil der neuen Tochterzelle werden. So lassen sich vielleicht auch die Erscheinungen in einigen Pflanzenzellen deuten, wo centrosomenähnliche Gebilde vorkommen, die jedoch meist nur als Centra dichter Plasmaansammlungen auftreten. Ein schönes Beispiel giebt z. B. die Teilung bei der Bildung der Tetrasporen bei Florideen, wie sie unlängst Davis (I) beschrieben hat. Ich konnte einige ähnliche Vorgänge im vegetativen Gewebe der Laubmoose feststellen. Es ist interessant, dass hier meist in diesen Ansammlungen auch Chlorophylkörper oder Leucoplaste versammelt erscheinen, welche Erscheinung auch bei der Sporenbildung (z. B. bei *Anthoceros* nach Strasburger II) zu sehen ist. Auch solche Organula werden dadurch gesetzmässig verteilt.

Über die Bedeutung der achromatischen Figur wissen wir bisher allzuwenig. Ich halte noch immer an einer, schon früher von mir ausgesprochenen Meinung fest, dass dieselbe ein Ausdruck gewisser in bestimmten Richtungen vor sich gehenden chemischen Aktionen ist, dass die durch diese Aktionen hervorgerufenen Struk-

turen jedoch später verschiedenartig ungelagert werden können. Für die Bildung derartiger Strukturen hat man Analoga besonders in tierischen Zellen, wo thatsächlich faserige Strukturen gleichzeitig mit chemischen Aktionen oder Translocationen von locker gebundenen Stoffen in bestimmten Richtungen auftreten (Němec VII). Worin jedoch die Funktion der achromatischen Strukturen bestehen sollte, das kann man kaum vermuten. — Nahe liegt ein aus morphologischen Beobachtungen möglich erscheinender Schluss, dass es sich bei der Kernteilung auch um eine gesetzmässige Verteilung der die faserigen Strukturen bildenden Stoffe handelt, doch ist bisher nicht erwiesen, ob es sich hier einerseits um einheitliche Stoffe handelt und andererseits ob diese Strukturen überhaupt chemisch verschieden sind vom übrigen Cytoplasma. Wäre es erwiesen, dass man es hier mit einheitlichen und chemisch distinkten Stoffen zu thun hätte, wäre natürlich Strasburgers Theorie von dem Kinetoplasma (Filarplasma) höchst wahrscheinlich. Ehe man jedoch über diese Fragen wird ernst discutieren können, wird noch viel experimentelle und mikrochemische Arbeit auszuführen nötig sein.

Zu Ende will ich noch eine kurze Bemerkung über die Bedeutung der Fäserchen, welche ich als „Polstrahlung“ bezeichnet habe, und welche mit der typischen Polstrahlung, wenigstens mit einem Teile derselben, wie uns dieselbe in Zellen mit Centrosomen entgegentritt, sich ganz gut vergleichen lässt. Diesen Fasern habe ich in meiner ersten cytologischen Arbeit (Němec I) die Funktion zugeschrieben, dass sie die Figur besonders während der Anaphase in richtige Stellung drehen. Später sind in mir Zweifel entstanden, ob eine solche Annahme berechtigt ist. Und als ich erkannte, dass die Teilungsfiguren auch durch mechanische Kräfte in bestimmte Richtungen gebracht werden können, meinte ich, dass ein so kompliziertes Fasersystem, wie es eben die erwähnten Fäserchen vorstellen, schief stehende Figuren in ihrer Lage gegen die mechanischen Faktoren halten könnte (Němec IV).

Ich muss zugestehen, dass man selbst aus ganz auffallenden formalen Verhältnissen, wie solche uns z. B. Figur 12 darstellt, nicht auf aktive Thätigkeit einer Struktur schliessen kann. Man könnte bei der Figur 12, welche sich an bestimmte Teilungen in dem Stämmchen von *Mnium cuspidatum* bezieht, nach der auffallenden Entwicklung der achromatischen Figur meinen, dass die schweif-

artige grosse Hälfte die achromatische Figur in eine Ecke der Zelle herabgedrückt hat. Doch kann dem entgegen gesagt werden, dass sich vielleicht diese Hälfte sekundär so auffallend entwickelt hatte, weil sie Raum und Cytoplasma genug zur Verfügung hatte. Ebenso verhält sich's in allen anderen Fällen, wo man feststellen kann, dass die Figur eine andere als centrale Stellung annimmt. Da lässt sich zwar immer auch eine besondere Ausbildung gewisser Fasern bemerken, doch kann man vorläufig nur dieses aparte Verhältnis konstatieren, ohne demselben sofort aktive Funktionen zuzuschreiben. A priori sind diese allerdings nicht zu verwerfen und von diesem Standpunkte ist Miehcs (I) Arbeit ganz interessant, besonders weil sie auch an einigen Experimenten basiert.

Strasburgers letzte Arbeit<sup>1)</sup> habe ich erst während des Druckes dieser Arbeit kennen gelernt, dennoch will ich einige Worte seiner Zurückweisung (p. 212) meiner Ansicht über die Homodynamität des Kerns und Centrosoms widmen. Da muss ich zunächst bemerken, dass eben die neueren Arbeiten über das typische Centrosoma (z. B. Herfort, Anat. Anz. 1899) gezeigt haben, dass die Ansammlung des kinoplasmatischen Materials um die Centrosomen gar nicht radiär auftritt, vielmehr ganz ähnlich, wie dieser Prozess z. B. um die Kerne der Pollenmutterzellen von *Larix* oder in den beschriebenen Vorgängen bei *Azolla* vor sich geht. Weiter kann man ebenso radiäre Figuren um die Kerne herum finden wie um die Centrosomen, obzwar allerdings die filzartige Anordnung um die Kerne herum häufiger auftritt. Doch ist eine homodyname Wirkung zweier Organe auch dann möglich, wenn sie sich nicht eben in gleichen topographischen Beziehungen zeigt. Diese können durch qualitativ ganz verschiedene Ursachen bewirkt werden. Weil nun die Strophe, Metakinesis und Anaphasis in Zellen mit und ohne Centrosomen ganz gleich sich verhalten, in den ersten Stadien der Prophase jedoch der Kern nicht nur topographisch, sondern, wie Versuche zeigen, auch physiologisch aktiv als Zentrum auftritt, habe ich die Bedeutung und Homodynamität beider Organe eben in dieses Stadium verlegt. Ich will

---

<sup>1)</sup> Strasburger, E., Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Jena, 1900.

gar nicht vergleichende Angaben heranziehen, wo das Centrosoma noch topographisch zum Kerne selbst Beziehungen zeigt und die sich sicher in meiner Hypothese verwerten liessen.

Strasburger sagt weiter, dass es näher liegt, nach Aktionscentren dort zu suchen, wo die Spindelfasern konvergieren, sie an den Polen somit zu vermuten und nicht in dem zwischen den Polen liegenden Kern. Die Centra wurden thatsächlich dort vermutet, auch viel gesucht und ihr Fund fingiert, doch hat sich eben Strasburger und seine Schüler das grosse Verdienst erworben, da sie gezeigt haben, dass Centrosomen in gewissen Pflanzenzellen gar nicht vorkommen. Mir scheint daraus die Berechtigung zu folgen, eher Aktionscentra anderswo zu suchen, als dieselben da zu vermuten, wo sie nicht vorkommen. Übrigens thun es die parallel-faserigen Figuren, wie man sie bei zahlreichen Dikotylen und einigen Monokotylen findet, ein polar gelegenes Zentrum a priori ganz unwahrscheinlich, denn die Fasern endigen blind, ganz anders als in zoologischen farbenförmigen Figuren. Strasburger scheint mir immer noch daran zu zweifeln, dass es Zellen ohne Centrosomen geben kann. Darum fehlen ihm dieselben an den Polen der Figur. Ich meine hingegen, dass man sich an die jetzt schon zur Genüge festgestellten Thatsachen halten muss und nicht etwas vermuten darf, was sich nicht sehen oder in seiner Funktion nachweisen lässt.

---

## Angeführte Litteratur.

- Davis, B. M., I, Kernteilung in der Tetrasporen-Mutterzelle bei *Corallina officinalis* var. *mediterranea*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1898.
- Demoor, J., I, Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule. Arch. de Biol. T. 13, 1895.
- Hertwig, O., I, Zeit- und Streitfragen der Biologie, Heft II, 1897.
- Hof, I, Histologische Studien an Vegetationspunkten. Bot. Cbt. Bd. 49, 1898.
- Kostanecki, K., I, Über die Bedeutung der Polstrahlung während der Mitose und ihr Verhältnis zur Teilung des Zelleibes. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 49.
- Lawdowski, M., I, Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen in den tierischen und pflanzlichen Zellen. Anat. Hefte Bd. 4, 1894.
- Miehe, H., I, Histologische und experimentelle Untersuchungen über die Anlage der Spaltöffnungen einiger Monokotylen. Bot. Cbt. Bd. 78, 1899.
- Morgan, T. H., I, The Action of Salt Solution on the unfertilized and fertilized Eggs of *Arbazia* and of other Animals. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen Bd. 8, 1899.
- Němec, B., I, Cytologische Untersuchungen an Vegetationspunkten der Pflanzen. Sitzungsber. d. Kön. böhm. Ges. d. Wiss., Prag 1897.
- II, Kern- und Zellteilung bei *Solanum tuberosum*. Flora, 1899.
- III, Über das Centrosoma der tierischen Zellen und die homodynamen Organe bei den Pflanzen. Anat. Anz. 1898.
- IV, Über die karyokinetische Kernteilung in der Wurzelspitze von *Allium cepa*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 33.
- V, Beiträge zur Physiologie und Morphologie der pflanzlichen Zelle (böhmisch). Sitzungsber. d. Kön. böhm. Ges. d. Wiss., Prag 1899.
- Über den Einfluss niedriger Temperaturen auf meristematische Gewebe. Ibidem, 1899.
- VII, Studie o Isopodech. Ibidem, 1897.
- Osterhout, W. J. W., I, Über Entstehung der karyokinetischen Spindel bei *Equisetum*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 30.
- Pfeffer, W., I, Über Aufnahme und Ausgabe von ungelösten Körpern. XVI. Bd. d. Abh. d. math.-naturw. Kl. d. sächs. Ges. d. Wiss., 1890.

- Rabl, J., I, Über Zellteilung. Morph. Jahrb. Bd. 10, 1885.
- Rosen, F., I, Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. 7.
- Samassa, P., I, Über die Einwirkung von Gasen etc. Verh. d. Naturh.-med. Vereins zu Heidelberg, N. F., Bd. VI, 1898.
- Schwarz, F., I, Die morphologische und chemische Zusammensetzung des pflanzlichen Protoplasmas. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. 5.
- Strasburger, E. I, Über Kern- und Zellteilung. Histol. Beitr. II. 1, 1888.  
— II, Zellbildung und Zellteilung. III. Ausg. 1880.
- van Wisselingh, O. I, Über den Nucleolus von Spirogyra. Botan. Ztg., 56. Jahrg. 1898.
- Ziegler, H. E., I, Experimentelle Studien über die Zellteilung II. Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen Bd. 6, 1898.
- Zimmermann, A., I, Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Jena 1898.
-

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Wissenschaftlichen Botanik](#)

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: [4](#)

Autor(en)/Author(s): Nemeč Bohumil Rehor

Artikel/Article: [Neue cytologische Untersuchungen 37-92](#)