© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 6. Einzelne Kette.
„ 7. Junge zu Schlingen sich krümmende Fäden.
„ 8. Stücke zerbrochener Schrauben mit engen Windungen.
„ 9. Stücke zerbrochener Schrauben mit weiteren Windungen.
„ 10. Sehr eng gewundene Schraube, bei welcher eine Schlinge am Ende nicht zu erkennen ist.
„ 11. Eine eng gewundene Schraube mit deutlicher Schlinge an dem einen Ende.
„ 12. Weit gewundene Schrauben mit freien Fadenenden.
„ 13. Fäden ohne schraubige Verschlingungen.
„ 14. Fäden mit mehreren Schraubenbildungen.

---

40. Eduard Strasburger und David M. Mottier: Ueber den zweiten Theilungsschritt in Pollenmutterzellen.

Mit Tafel XV.

Eingegangen am 20. Juni 1897.

Der Deutung, welche wir den Vorgängen gegeben hatten, die sich bei der zweiten Kerntheilung in Pollenmutterzellen abspielen, standen die von anderen Beobachtern für Embryosäcke gemachten Angaben gegenüber und warfen einen Schatten auf dieselbe. Daher wir für die „Reductionstheilung“ in Pollenmutterzellen nur mit einem gewissen Vorbehalt eintraten[1]), so erfreulich auch die Uebereinstimmung sein mochte, die sich mit der für das Thierreich immer bestimmter behaupteten Reductionstheilung aus dieser unserer Deutung zu ergeben schien[2]). Wir konnten übrigens immer noch hoffen, dass im Embryosack ein verborgen gebliebener, der Reductionstheilung entsprechender Vorgang sich würde auffinden lassen.

Diese Hoffnung ging nicht in Erfüllung. Unsere Untersuchung der Embryosäcke hatte vielmehr die gegentheilige Wirkung, indem sie unsere Annahme, dass eine Reductionstheilung in den Pollenmutterzellen stattfände, erschütterte.

Zunächst stellte es sich heraus, dass der erste Theilungsschritt der Embryosackmutterzelle von *Lilium* sich genau ebenso wie in der Pollenmutterzelle der nämlichen Pflanze vollzieht. Nachdem eine

---

1) Vergl. Jahrbücher für wissensch. Botanik, Bd. XXXII, 1897, S. 200 und 397, und Separat-Ausgabe, Cytologische Studien, S. 46 und 243.

2) Ebendaselbst S. 401 bezw. 247.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Längsspaltung des Kernfadens erfolgte und derselbe sich in die reducirte Zahl von Chromosomen segmentirte, findet in den Embryosackmutterzellen, wie in Pollenmutterzellen, eine Umbiegung der Chromosomen und ihre Befestigung mit den Umbiegungsstellen an den Spindelfasern statt. In beiden Fällen sind während dessen nicht nur die beiden Tochterchromosomen in jedem Mutterchromosom, sondern auch die beiden an einander gelegten Schenkel des letzteren, mit einander mehr oder weniger vollständig verschmolzen. — Die aus einander weichenden Schwesterchromosomen liefern demgemäss bei diesem ersten Theilungsschritt, sowohl in Pollenmutterzellen wie in Embryosackmutterzellen, V-förmige Elemente.

Wie vollkommen die Uebereinstimmung dieser so typisch ausgebildeten Theilungszustände ist, ergiebt wohl, besser als jede weitere Schilderung, der Hinweis auf unsere Figuren. Die Fig. 1 führt uns die Kernspindel mit Kernplatte des ersten Theilungsschrittes aus einer Pollenmutterzelle von *Fritillaria persica* vor, die Fig. 2 denselben Zustand des ersten Theilungsschrittes aus der Embryosackmutterzelle von *Lilium Martagon*. Die Figuren 3 und 4 zeigen das Auseinanderweichen der V-förmigen Schwesterchromosomen in den Pollenmutterzellen von *Lilium candidum* und in der Embryosackmutterzelle von *Lilium Martagon*.

In beiden Fällen liegt die jetzt meist als heterotypisch bezeichnete Theilungsart vor[1]).

Wir nahmen nun an, dass in Pollenmutterzellen beim zweiten Theilungsschritt eine Reductionstheilung erfolge, d. h. keine Längsspaltung bezw. Längstheilung der Chromosomen, sondern eine Quertheilung derselben sich vollziehe. Die Bilder, die uns vorlagen, waren derart, dass von einer Längsspaltung des Kernfadens bis zu seiner Trennung in die einzelnen Chromosomen nichts zu sehen war, dann aber plötzlich Doppelfäden vorlagen, die entweder ihrer ganzen Länge nach an einander hafteten, oder auch an einzelnen Punkten, eventuell nur an ihrer Anheftungsstelle an der Spindel zusammenhingen. Daher es uns schien, dass diese Doppelfäden ein Product des Zusammenlegens der beiden Schenkel von V-förmigen Chromosomen seien.

Da der erste Theilungsschritt im Embryosack so vollständig mit demjenigen in den Pollenmutterzellen übereinstimmt und beide nach der heterotypischen Theilung sich vollziehen, so lag es nahe, im Embryosack nach einer bis dahin verborgen gebliebenen Reductionstheilung beim zweiten Theilungsschritt zu suchen. Die Bilder, die wir bei diesem zweiten Theilungsschritt im Embryosack zu sehen bekamen, stimmten in ihrem äusseren Aussehen so vollkommen mit den Bildern des zweiten Theilungsschrittes in Pollenmutterzellen überein, dass unsere

1) Ueber die Anwendung dieser Bezeichnung vergl. l. c. S. 399 bezw. 245.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Hoffnung, hier auch eine Reductionstheilung zu finden, zunächst stärker wurde. Doch sehr bald hatten wir Fälle aufgefunden, in welchen der Kernfaden noch vor seiner Trennung in die einzelnen Chromosomen deutlich die Längsspaltung aufwies. Also lag eine Längsspaltung hier wirklich vor. Der längsgespaltene Kernfaden bildete auf diesem Zustand Schleifen mit Umbiegungsstellen an den Polen und am Aequator. Die weiteren Bilder lehrten, dass die Trennung in die einzelnen längsgespaltenen Chromosomen sich an den Umbiegungsstellen, sowohl an den Polen wie auch im Aequator vollzog, und dass die getrennten Chromosomen mit dem äquatorialen Ende an den gleichzeitig ausgebildeten Spindelfasern hafteten. Eine U-förmige Umbiegung der Chromosomen und eine Vereinigung ihrer zusammengelegten Schenkel, wie sie beim ersten Theilungsschritt erfolgt, findet somit beim zweiten nicht statt; die Chromosomen sind mit ihrem einen Ende an den Spindelfasern befestigt, im Uebrigen mehr oder weniger stark hin und her gekrümmt. Da je zwei Chromosomen, die zuvor im Aequator zusammenhingen, oft unmittelbar neben einander an der Spindel inserirt erscheinen, so macht das nicht selten den Eindruck eines Zusammenhanges an jener Stelle und erweckt die Vorstellung eines offenen, mit der Umbiegungsstelle an der Spindel befestigten V. Aehnliche Vorstellungen erweckt die oft erfolgende, mehr oder weniger vollständige Trennung der beiden Längshälften eines Chromosoms von einander. Andererseits zeigen sich die beiden Längshälften der Chromosomen nicht selten um einander gedreht. Die Uebereinstimmung der Bilder, die dieser Theilungsschritt in Embryosackmutterzellen und Pollenmutterzellen bietet, ist unter allen Umständen so gross, dass eine Verschiedenheit der Entwickelungsvorgänge kaum mehr möglich schien. Auch die Aehnlichkeit der fertigen Spindeln ergiebt sich ohne Weiteres aus dem Vergleich unserer Fig. 8, die dem Embryosack von *Lilium Martagon*, mit der Fig. 9, die einer Pollenmutterzelle derselben Pflanze entnommen ist. Wir suchten daher von Neuem nach einer Längsspaltung des Kernfadens beim zweiten Theilungsschritte in den Pollenmutterzellen, zum Theil an altem, zum Theil auch an neuem Material und schliesslich gelang es uns auch, diese Längsspaltung noch vor der Trennung des Kernfadens in die einzelnen Chromosomen festzustellen. Wir brachten nach und nach alle die Zustände zusammen, die wir im Embryosack zuvor aufgefunden hatten, und die Uebereinstimmung lag über alle Zweifel erhoben klar vor unserem Auge. Um dieselbe zu bekräftigen, bringen wir hier zwei Figuren zur Veröffentlichung, welche die Längsspaltung des Kernfadens noch vor vollendeter Segmentirung zeigen, wobei die Fig. 6 dem zweiten Theilungsschritt des oberen Kerns in der Embrysackmutterzelle von *Lilium Martagon*, und Fig. 7 dem zweiten Theilungsschritt in einer Pollenmutterzelle derselben Pflanze entnommen ist. Man wolle beachten, dass beide Figuren nur eine La-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

melle aus einem Kern zu möglichst naturgetreuer Darstellung bringen, und dass eine solche Lamelle die Verbindung der Schleifen nur soweit zeigt, als sie in der Schnittebene lagen, ihr Zusammenhang somit durch das Messer nicht gelöst wurde. Der Umstand, dass in den Pollenmutterzellen die Segmente enger als in der Embryosackmutterzelle aneinander gedrängt sind, dass die Insertionsstellen von je zwei Chromosomen, die ursprünglich in der Aequatorialebene zusammenhingen, oft noch mehr an der Spindel genähert sind, dass die Längshälften einzelner Chromosomen sich auch nicht selten so weit trennen, dass sie nur noch an ihrer Insertionsstelle, d. h. an der Spindel zusammenhängen, erschwert beim Studium der Pollenmutterzellen die Sicherstellung der sich wirklich vollziehenden Vorgänge aus getrennten Entwickelungszuständen.

An der übereinstimmenden Anlage und dem übereinstimmenden Bau der Kernplatten in der Embryosackanlage und der Pollenmutterzelle ergiebt sich weiter auch das übereinstimmende Bild beim Auseinanderweichen der Tochterchromosomen, wie es der Vergleich der Fig. 10 mit der Fig. 11 ohne Weiteres lehrt.

Es folgt somit sowohl in der Embryosackanlage, wie in den Pollenmutterzellen der Liliaceen eine gewöhnliche Kerntheilung auf die heterotypische, eine Reductionstheilung findet nicht statt. Eine solche erfolgt auch nicht beim nächsten Theilungsschritt in den Embryosäcken, vielmehr ist der karyokinetische Vorgang, dem der Eiapparat und der obere Polkern ihre Entstehung verdanken, durchaus mit dem vorausgehenden identisch[1]).

Doch eine Möglichkeit lag noch vor, durch welche eine Reductionstheilung hätte auch unter den gegebenen Umständen bedingt sein können, nämlich eine etwaige Verschmelzung der beiden Schenkel der V-förmigen Tochterchromosomen des ersten Theilungsschrittes bei ihrem Eintritt in die Tochterkernbildung. Dann würde ja in der That der Tochterkernfaden seinem Ursprung nach ein Doppelfaden sein und seine Längsspaltung in den folgenden Prophasen nur eine Trennung schon vorhandener Hälften. Ueber diese Möglichkeit musste die directe Untersuchung Licht verbreiten. Sowohl von anderen Seiten, wie durch uns selbst, war in Pollenmutterzellen vielfach schon eine Vereinigung der Chromosomen mit den Enden zur Bildung des Tochterkernfadens angegeben worden, doch ein Irrthum war ja möglich, um so mehr, als diesem Vorgang nicht jene Bedeutung beigelegt wurde, wie er sie durch die eben formulirte Möglichkeit gewann. Wir studirten im Besonderen auf diesen Punkt hin die Pollenmutterzellen, und es gelang, bei den-

1) Eine eingehende Schilderung der Entwickelungsvorgänge im Embryosack wird der eine von uns (Mottier) demnächst in den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik veröffentlichen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

selben auch den ganz sicheren Nachweis zu erlangen, dass die älteren Angaben über den Vorgang wirklich schon das Richtige getroffen hatten. Es stellte im Besonderen sich heraus, dass die V-förmigen Tochterchromosomen, nachdem sie die Spindelpole erreichten, sich etwas verkürzen und so stellen, dass der eine ihrer Schenkel mehr nach aussen, der andere mehr nach innen gekehrt ist. Dann krümmen sich die Schenkelenden etwas schräg nach dem Innern eines jeden V, und es treffen die Schenkelenden der benachbarten V auf einander. Sie verschmelzen alsbald und bilden einen Schraubenfaden, dessen Windungen annähernd radial orientirt sind und in ununterbrochenem Verlauf einen kranzförmigen Körper bilden. Es ist wie ein Ring, den man aus einer Drahtspirale nach Verbindung ihrer freien Enden hergestellt hätte. Die Fig. 5 führt ein Stück eines Tochterkerns auf diesem Entwickelungsstadium aus den Pollenmutterzellen von *Lilium Martagon* vor.

Auch die Möglichkeit, dass durch Verschmelzung der beiden Schenkel jedes V-förmigen Tochtersegmentes und der Vereinigung so verschmolzener Segmente mit ihren Enden, Anknüpfungspunkte für eine Reductionstheilung in Pollenmutterzellen und Embryosackmutterzellen gewonnen werden könnten, ist somit genommen, und das Resultat geht dahin, dass in Embryosackmutterzellen und Pollenmutterzellen der Phanerogamen eine Reductionstheilung, d. h. eine Theilung der Chromosomen der Quere nach, nicht vorliegt.

Wir kehren somit zu der Auffassung zurück, die wir vorübergehend verlassen hatten, dass die Existenz von Reductionstheilungen durch die bisher im Pflanzenreich bekannten Thatsachen sich nicht stützen lässt. Der Umstand, dass wir vorübergehend für eine Reductionstheilung in den Pollenmutterzellen, als dieselbe uns aus den beobachteten Thatsachen sich zu ergeben schien, eintraten, zeigt wohl hinreichend, dass wir ohne Voreingenommenheit der Annahme eines solchen Vorganges gegenüberstanden. Ja wir glaubten sie als eine erfreuliche Uebereinstimmung mit den für das Thierreich so entschieden verfochtenen Ansichten begrüssen zu können. Doch auch gegen die Existenz einer Reductionstheilung im Thierreiche sind von Neuem gewichtige Bedenken laut geworden. Es stellt sie MEVES bei der Entwickelung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa* entschieden in Abrede[1]), und es weist auch R. v. ERLANGER in seinen spermatogenetischen Fragen übersichtlich nach[2]), wie widersprechend noch die Angaben auf diesem Gebiete lauten.

Wir hatten[3]) auf die Aehnlichkeit hingewiesen, welche die längsgespaltenen Chromosomen der Sporen- und Pollenmutterzellen bei dem

1) Archiv für mikr. Anatomie, Bd. 48.

2) Zoolog. Centralbl, IV. Jahrg., 1897, Nr. 8.

3) Cytologische Studien, Jahrb. für wiss. Bot., Bd. XXX, S. 402; Sep.-Ausgabe S. 248.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ersten heterotypischen Theilungsschritt mit den Vierergruppen zeigen, wie sie, als der Reductionstheilung vorausgehend, für das Thierreich geschildert wurden. In den Sporen- und Pollenmutterzellen der Pflanzen wird das Bild der Vierergruppen durch das Zusammenlegen der längsgespaltenen Chromosomen bedingt. Es tritt besonders hervor, wenn sich die zusammengelegten Schenkel von ihren Enden aus präsentiren. Dass eine solche Figur an sich in der Folge noch keine Reductionstheilung bedingt, halten wir nunmehr für das Pflanzenreich als erwiesen. Daher auch die Arbeit von Gary N. Calkins[1]), die solche Vierergruppen in den Sporenmutterzellen von Pteridophyten für eine Stütze von Reductionstheilung ansieht, uns nicht als beweiskräftig erscheinen kann. Wie schwer eine Sicherstellung der Thatsachen auf diesem Gebiete ist, und wie eingehende Studien jedes einzelnen Entwickelungszustandes sie verlangt, haben uns unsere eigenen Erfahrungen hinlänglich gelehrt.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren 1250mal vergrössert.

Fig. 1. Kernspindel mit Kernplatte des ersten heterotypischen Theilungsschrittes aus einer Pollenmutterzelle von *Fritillaria persica.*

„ 2. Derselbe Zustand aus der Embryosackmutterzelle von *Lilium Martagon.*

„ 3. Auseinanderweichen der Tochtersegmente bei der ersten heterotypischen Theilung in einer Pollenmutterzelle von *Lilium candidum.*

„ 4. Derselbe Entwickelungszustand aus der Embryosackmutterzelle von *Lilium Martagon.*

„ 5. Beginnende Verschmelzung der freien Enden der Tochtersegmente in den Tochterkernanlagen einer Pollenmutterzelle von *Lilium Martagon.*

„ 6. Längsspaltung des Kernfadens in den Prophasen der zweiten gewöhnlichen Kerntheilung im Embryosack von *Lilium Martagon.*

„ 7. Derselbe Entwickelungszustand beim zweiten Theilungsschritt einer Pollenmutterzelle derselben Pflanze.

„ 8. Fertige Kernspindel beim zweiten Theilungsschritt im Embryosack von *Lilium Martagon.*

„ 9. Der entsprechende Entwickelungszustand im zweiten Theilungsschritt einer Pollenmutterzelle derselben Pflanze.

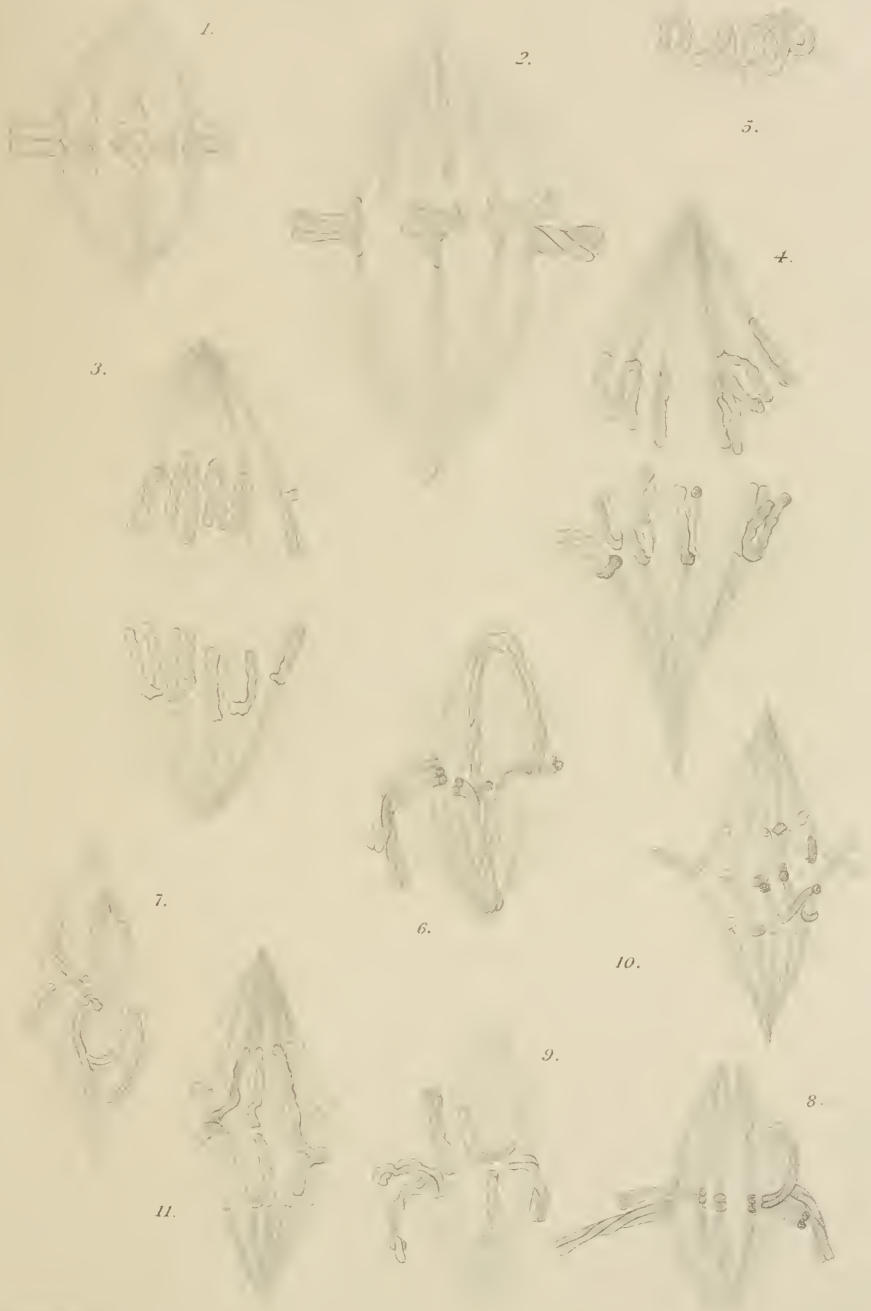
„ 10. Das Auseinanderweichen der stäbchenförmigen Tochtersegmente beim zweiten Theilungsschritt im Embryosack von *Lilium Martagon.*

„ 11. Derselbe Zustand beim zweiten Theilungsschritt in einer Pollenmutterzelle derselben Pflanze.

---

1) Chromatin-reduction and Tetrad-formation in Pteridophytes, Contr. from the Dep. of Bot. of Columbia Univ. Nr. 115.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: 15

Autor(en)/Author(s): Strasburger Eduard

Artikel/Article: Ueber den zweiten Theilungsschritt in Pollenmutterzellen 327-332