

Dass stets nur solche Zellen Protonema bilden, „die überhaupt noch entwickelungsfähig sind“, ist sicher, es handelt sich nur darum, ob eine Differenzirung zwischen entwickelungsfähigen und nicht entwickelungsfähigen Zellen vorkommt und wie weit sie getrieben ist¹⁾. Hierin gehen die Laubmoose nach allem, was wir bisher wissen, ganz ungleich viel weiter als die Lebermoose, und obschon durch eine erneute Untersuchung vielleicht auch bei diesen eine grössere Specialisirung sich nachweisen liesse, als man jetzt annehmen muss, so werden die Laubmoose hierin doch nie den Vorrang verlieren. Ein Zusammenhang zwischen der Nematogonbildung und der merkwürdigen Veränderung der Membransubstanz, die bei den Laubmoosen mit dem zunehmenden Alter ganz allgemein eintritt, besteht wohl sicher. Ich muss darüber wie über andere sich anschliessende Fragen auf die ausführliche Publication verweisen.

5. Wl. Belajeff: Ueber die Reductionstheilung des Pflanzenkernes.

(Vorläufige Mittheilung).

Mit drei Abbildungen.

Eingegangen am 23. Februar 1898.

Die Frage über die Reduction der Chromosome und die Reductionstheilung der Kerne lenkt in neuester Zeit die besondere Aufmerksamkeit sowohl der Zoologen, als auch der Botaniker auf sich. Die Arbeiten HAECKER's, VOM RATHE's und RÜCKERT's brachten eine neue Beleuchtung dieser Frage, wobei unerwarteter Weise die Hypothesen WEISMANN's durch thatsächliche Befunde eine glänzende Bestätigung fanden. Diese Untersuchungen, deren Resultate nicht von allen Zoologen anerkannt werden, konnten jedoch nicht ohne Einfluss auf die Untersuchungen auf dem Gebiete der Pflanzenhistologie bleiben. HAECKER sprach auf Grund der Beobachtungen von STRASBURGER und GUIGNARD die Vermuthung aus, dass die Reductionstheilung nicht nur dem Thierreiche, sondern auch dem Pflanzenreiche eigenthümlich sei²⁾. Wir finden darauf hin

1) Auch ein gewisses Alter der Zelle ist, wenigstens in manchen Fällen, Vorbedingung für die Weiterentwicklung, losgelöst von der Mutterpflanze.

2) Dr. VALENTIN HAECKER, The Reduction of the Chromosomes in the Sexual Cells as described by Botanists. *Annals of Botany*, Vol. IX, No. XXXIII, March 1895, pag. 97.

in einer Reihe von Abhandlungen die Bestrebungen, die Voraussetzungen HAECKER's zu prüfen, und in den meisten Fällen ergaben diese Bestrebungen negative Resultate. So gelangte Miss ETHEL SARGENT in zwei ihrer Arbeiten, von denen die eine die Kerntheilung in den Pollenmutterzellen und die andere die Kerntheilung im Embryosack von *Lilium Martagon* behandelt, zu dem Schluss, dass weder in dem einen, noch in dem anderen Falle die Reductionstheilung im Sinne der Freiburg'schen Schule sich constatiren lässt¹⁾.

Im Frühjahr des letztverflossenen Jahres (1897) glaubten STRASBURGER und MOTTIER zu dem Ergebniss gelangt zu sein, dass thatsächlich von ihnen eine Reductionstheilung in den Pollenmutterzellen bei *Lilium* und *Podophyllum* wahrgenommen worden sei²⁾, nach einigen Monaten jedoch beeilten sie sich, diese Angaben wieder zurückzuziehen³⁾. Nur allein der Zoologe ISHIKAWA⁴⁾ fand bei seiner Untersuchung über die Entwicklung der Pollenkörner von *Allium fistulosum*, dass thatsächlich in den Pollenmutterzellen dieser Pflanze sich eine Reductionstheilung vollzieht.

Die negativen Resultate, zu welchen die Botaniker bezüglich der Reductionstheilung gelangten, beruhen auf ungenauen Vorstellungen über die Theilung der vegetativen Kerne, in Folge dessen die Autoren die von ihnen gemachten Beobachtungen nicht genügend ausnutzen konnten.

STRASBURGER wies als einer der ersten mit der ihm eigenen Beobachtungsgabe die Existenz zweier Modificationen der karyokinetischen Kerntheilung nach⁵⁾. Als Beispiel der einen Modification führt er die Kerntheilung im protoplasmatischen Wandbelege des Embryosackes bei der Bildung des Endosperms an; als Beispiel der zweiten Modification nennt er die erste Kerntheilung in den Pollenmutterzellen. STRASBURGER erblickte den Unterschied zwischen den beiden Modificationen hauptsächlich in der Länge der Chromosome

1) ETHEL SARGENT, The formation of the Sexual Nuclei in *Lilium Martagon*, I. Oögenesis, II. Spermatogenesis. Annals of Botany; Vol. X, No. XXXIX, September 1896, und Vol. XI, No. XLII, June 1897.

2) DAVID M. MOTTIER, Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen und Monocotylen, und E. STRASBURGER, Ueber Cytoplasmastructuren, Kern- und Zelltheilung. Jahrb. für wissensch. Bot., Bd. XXX, Heft 2 und 3.

3) E. STRASBURGER und D. MOTTIER, Ueber den zweiten Theilungsschritt in Pollenmutterzellen. Ber. der Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. XV, Heft 6, 1897.

4) C. ISHIKAWA, Studies of Reproductive Elements. III. Die Entwicklung der Pollenkörner von *Allium fistulosum*, ein Beitrag zur Chromosomenreduction im Pflanzenreiche. Journ. of the College of Science, Imp. Univers. Tokyo (Japan), Vol. X, pt. II, 1897.

5) E. STRASBURGER, 1. Ueber Theilung des Zellkerns und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. Bonn 1882. 2. Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche. Jena 1888, S. 207. 3. Die Controversen der indirecten Kerntheilung. Bonn 1884.

und in der Aufeinanderfolge der einzelnen Stadien der Karyokinese. Er legte diesem Unterschiede keine besondere Wichtigkeit bei und bemühte sich, die beiden Modificationen in einem gemeinschaftlichen Schema zu vereinigen. In der Folge erwies es sich jedoch, dass der Unterschied zwischen diesen Modificationen (oder richtiger Typen) der Theilung sich nicht allein auf diese unbedeutenden Merkmale beschränkt, auf welche STRASBURGER hingewiesen hatte. Bei dem ersten Theilungstypus, welcher den rein vegetativen Zellkern charakterisirt, ist die doppelte Anzahl von Chromosomen vorhanden, im Vergleiche zum zweiten Theilungstypus, welcher letztere bei der ersten Kerntheilung in der Pollenmutterzelle und der Embryosackzelle der Phanerogamen, sowie der Sporenmutterzelle der Gefässkryptogamen beobachtet wird.

Meine Arbeit, welche in russischer Sprache¹⁾ im Jahre 1892 und in deutscher Sprache 1894²⁾ erschien, behandelt ausschliesslich die zweite Theilungsmodification, und in derselben wurde die eigenthümliche Gestalt der Chromosome dieses Kerntheilungstypus erläutert. FARMER³⁾, welcher die Resultate meiner Untersuchungen bestätigte, aber der Entstehungsweise dieser Formen seine eigene Deutung beilegte, wies nachher auf die Aehnlichkeit dieser Kerntheilungsmodificationen mit der heterotypischen Kerntheilung hin, welche FLEMMING bei den Spermatocyten des Salamanders beschrieben hat⁴⁾. Trotz der ausführlichen Beschreibung der Gestalt der Chromosomen bei der heterotypischen Theilung (im Sinne von FARMER und MOORE), schenkte man dem Unterschiede dieser Form von der Form der Chromosome in der vegetativen Kerntheilung keine genügende Beachtung. Dieser vorhandene Unterschied wurde von mir in der vorläufigen Mittheilung in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft 1897 aus einander gesetzt⁵⁾. Wie wir bereits gesehen haben, beobachtete STRASBURGER die vegetative Kerntheilung in dem protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosackes bei *Lilium*, *Fritillaria*, *Galanthus* etc. In allen diesen Fällen ergaben sich zahlreiche dicke Chromosome, die im Stadium des Muttersternes, in welchem ihre Gestalt am besten wahrnehmbar ist, sich derartig dicht unter einander in der Aequatorialebene

1) W. BELAJEFF, Ueber die Karyokinese in den Pollenmutterzellen bei *Larix* und *Fritillaria*. Sitzungsber. der Warsch. Naturf. Gesellsch. vom 25. April und 23. Mai 1892.

2) W. BELAJEFF, Zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen. Flora, Ergänzungsband 1894.

3) J. B. FARMER, Ueber Kerntheilung in *Lilium*-Antheren, besonders in Bezug auf die Centrosomen-Frage. Flora 1895, Heft 1, S. 63—64.

4) J. B. FARMER and J. E. S. MOORE, On the essential Similarities existing between the heterotype nuclear Divisions in the Animals and Plants. Anatom. Anzeiger, XI. Bd., No. 3, 1895.

5) W. BELAJEFF, Einige Streitfragen in den Untersuchungen über die Karyokinese. Ber. der Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. XV, Heft 6, S. 348.

der Kernspindel verflechten, dass es sich als ausserordentlich schwierig erweist, ein einzelnes Chromosom zu verfolgen, besonders nicht nur auf den Mikrotomschnitten, sondern im unverletzten Streifen des Wandbelegs, wie es STRASBURGER damals beobachtete. Dies ist auch die Veranlassung, dass STRASBURGER irrhümlicher Weise fortwährend angiebt, dass die Chromosome zwei ungleich lange Schenkel haben. Die längeren Schenkel der Chromosome strecken sich im Stadium des Muttersterns in der Richtung der Pole, die kürzeren liegen in der Aequatorialebene der Kernspindel. Indem ich ein anderes Object, nämlich den befruchteten, sich theilenden Kern der Eizelle von *Picea* auswählte, bei welchem die Chromosome ausserordentlich dünn und lose gelagert sind, überzeugte ich mich, dass die Chromosome ein Band darstellen, welches genau in der Mitte an dem Achromatinfaden befestigt und an dieser Stelle umgebogen ist. Ferner überzeugte ich mich bei den

Vegetative Kerntheilung.

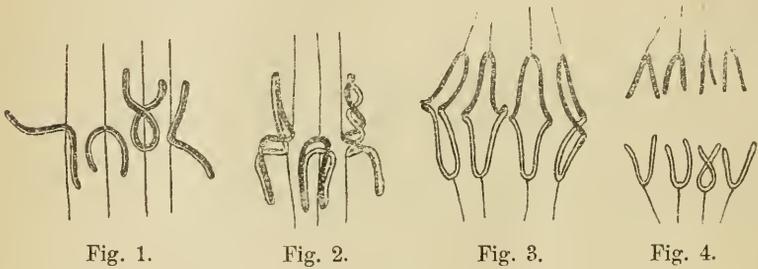


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Mikrotomschnitten, dass die Chromosome der Kerne im Wandbelege des Embryosackes bei *Fritillaria* und in den Kernen der Wurzelspitze von *Lilium*, *Pisum*, *Faba*, *Ephedra* etc. genau dieselbe Form zeigen. Die Chromosome bilden im Stadium des Muttersternes zwei Reihen, wobei entweder die beiden Chromosomzweige in einer Reihe liegen, oder aber ein Zweig liegt in der einen, und der andere in der anderen Reihe, oder endlich ein Zweig befindet sich in einer Reihe, während der andere in der Aequatorialebene der Spindel liegt (Fig. 1). Vor den ersten Stadien des Auseinandergehens der Chromosome hat es den Anschein, als wenn der achromatische Faden an der Befestigungsstelle der Chromosome zerreißt. Seine beiden Hälften ziehen, sich verkürzend, die beiden Hälften der schon im Knäuelstadium gespaltenen Chromosome nach den Polen der Spindel. Die Trennung dieser beiden Tochterchromosome beginnt an der Stelle, wo sie am Achromatinfaden befestigt sind und setzt sich allmählich zu den freien Enden der Mutterchromosome fort (Fig. 2). Schliesslich bildet sich eine rhombenförmige Figur in dem Augenblicke, in welchem die Tochterchromosome in ihren äquatorialen Enden noch mit einander verbunden sind (Fig. 3).

Bald darauf gehen die U-förmigen Tochtersegmente aus einander und bilden an den beiden Polen der Kernspindel Tochtersterne (Fig. 4).

Eine ganz andere Form hat das Chromosom bei der heterotypischen Kerntheilung. Wie ich bereits mehrfach erwähnt habe, stellen sie V-, Y- und X-förmige Figuren dar, deren letztere zwei kürzere und zwei längere Schenkel zeigt. Diese Formen dienen als Beweis, dass jedes Chromosom in diesem Falle aus zwei unter sich verbundenen Chromosomen besteht. Diese Deutung der Gestalt der Chromosome wird dadurch bestätigt, dass ihre Anzahl im Vergleich zur vegetativen Kerntheilung um die Hälfte geringer ist. Wenn zwei Chromosome sich mit ihren äussersten Enden vereinigen, so entsteht eine V-förmige Figur; wenn aber die Vereinigungsstelle weiter vom Ende entfernt ist und die beiden kurzen Schenkel unter einander parallel laufen, so ergiebt sich eine Y-förmige, und wenn sich zwei verbindende Segmente

Heterotypische Kerntheilung.

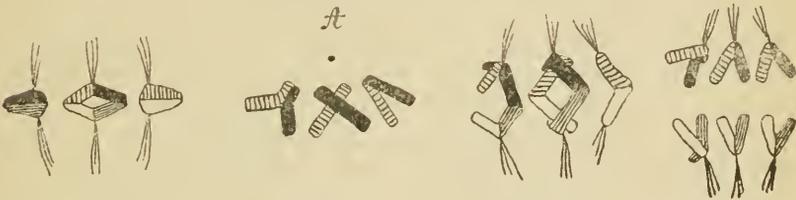


Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

kreuzen, so entsteht eine X-förmige Figur. Im ersten und zweiten Falle haben die zusammengesetzten Chromosome 3, im letzteren Falle 4 Enden. Die Achromatinfäden befestigen sich an derjenigen Stelle, an welcher sich die Chromosome paarweise vereinigen. Im Stadium des Muttersterns lagern sich die Chromosome derartig, dass beide Schenkel der V-förmigen Figur, oder drei Schenkel der Y-förmigen, oder vier der X-förmigen Figuren in der Aequatorialebene der Kernspindel zu liegen kommen (Fig. 5), wobei die Spitze des V, oder der kurze Schenkel des Y, oder die beiden kurzen Schenkel des X der Achse der Kernspindel zugekehrt sind (Fig. 6). Die Verkürzung der Achromatinfäden führt zum Auseinandergehen der beiden Tochter-Chromatinsegmente, von eben derselben Form als die Muttersegmente, nach den Polen zu (Fig. 7). (Die Spaltung findet auch hier im Knäuelstadium statt.) In Folge der weichen Consistenz der Chromosome biegen sich ihre kurzen Schenkel bei der Trennung der Chromosome nach der Aequatorialebene der Kernspindel um, so dass alle Chromatinsegmente eine V-förmige Gestalt zeigen, an deren Spitze ein oder zwei kurze Ansätze herabhängen, wie solches auf meiner photographischen Abbildung in meiner oben erwähnten Arbeit: „Zur Kenntniss der Karyokinese“ (tab. III,

fig. 17) ersichtlich ist (Fig. 7). Bei der heterotypischen Kerntheilung bleiben, wie FLEMMING bemerkt, die beiden Tochtersegmente an ihren Aequatorialenden lange Zeit unter einander verbunden (Fig. 7), bis sie sich endlich von einander losreissen und sich nach den Polen hin begeben, um dort die Tochtersterne zu bilden (Fig. 8). Im Stadium der Tochtersterne fand ich bei *Larix* Chromatinsegmente mit vier Enden; ähnliche Figuren beobachtete FLEMMING in demselben Stadium beim Salamander¹⁾. Er schreibt sie der nochmals wiederholten Spaltung der Chromatinsegmente zu. Bezüglich *Larix* bin ich völlig überzeugt, dass diese vierendigen Chromatinsegmente nicht in Folge wiederholter Spaltung auftreten, sondern vielmehr wieder erscheinende X-förmige Figuren darstellen, welche bereits im Stadium des Muttersternes vorhanden waren, aber durch die Umbiegung der kurzen Schenkel während des Auseinandergehens der Segmente maskirt wurden.

Wie bekannt, erfolgt auf die erste Kerntheilung in den Pollenmutterzellen unverzüglich die zweite Theilung; nicht selten hat der Kern noch nicht sein Ruhestadium erreicht, als auch schon die neue Theilung beginnt. In den Pollenmutterzellen bei *Lilium* und *Fritillaria* sind die Chromatinsegmente bei der zweiten Theilung sehr dick und der ganze Process der karyokinetischen Theilung vollzieht sich auf einem sehr eng begrenzten Raume. In Folge dessen ist es ausserordentlich schwer, im gegebenen Falle die Formen der Segmente zu unterscheiden. Ich unterwarf eine grosse Anzahl verschiedener Pflanzen der Untersuchung und fand endlich bei *Iris* lange und dünne Segmente und Pollenmutterzellen von so beträchtlicher Grösse, dass der ganze Process der Kerntheilung mit bewundernswerther Deutlichkeit vor sich ging. Vor der Kerntheilung stellen sich die Chromosome wieder in derselben Gestalt her, welche sie im Kerne der Pollenmutterzelle besaßen. Diese Erscheinung beobachtet man fortwährend, ausgenommen den Fall, wo die heterotypische Theilung nach der vegetativen folgt, und dient als Beweis, dass die Chromosome während der Ruhe des Kernes erhalten bleiben. Auf diese Weise begegnen wir bei der zweiten Theilung der Kerne in der Pollenmutterzelle wieder den V-, Y- und X-förmigen Chromosomen (Fig. 9). Jedes dieser V-, Y- und X-förmigen Chromosome stellt natürlich, ebenso wie bei der heterotypischen Kerntheilung, zwei mit einander vereinigte Chromosome dar; aber im letzteren Falle waren sie bereits im Knäuelstadium gespalten und erscheinen deswegen dick und doppelt. In der zweiten Kerntheilung werden sie im Gegensatze hierzu keiner Spaltung unterworfen und sind daher einfach und um die Hälfte dünner. Im Bildungsstadium des Muttersternes begeben sie sich nach der äquatorialen Zone der

1) W. FLEMMING, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 29, 1887, S. 414.

Kernspindel, erhalten aber dort eine ganz andere Anordnung als bei der heterotypischen Theilung. Die Schenkel der Chromosome lagern sich nicht in der Aequatorialebene, sondern in der Meridionalebene der Kernspindel (Fig. 9). Manchmal gelang es mir zu bemerken, dass die zwei Schenkel der V-förmigen Figur an der Stelle, wo sie sich begegnen, von einander getrennt waren (Fig. 9). Die Achromatinfäden befestigen sich auch in diesem Falle an derjenigen Stelle, an welcher sich die Schenkel vereinigen, jedoch nicht auf der Oberfläche, sondern an den Kanten der Figuren. Es findet keinerlei Spaltung statt, sondern die sich verkürzenden Achromatinfäden ziehen die Schenkel der Figuren in Form von geraden Stäbchen oder von Stäbchen, deren dem Pole zugekehrtes Ende hakenförmig umgebogen ist, nach beiden Polen zu aus einander (Fig. 10). Diese hakenförmigen Anhängsel stellen die kurzen Schenkel der Y- und X-förmigen Figuren dar, die sich zu der

Reductionstheilung.

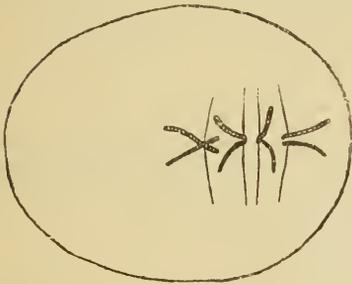


Fig. 9.

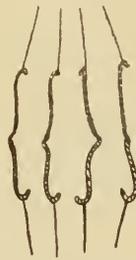


Fig. 10.



Fig. 11.

äquatorialen Ebene der Spindel, in Folge der Bewegung der Chromosome nach den Polen zu, umbiegen. Auf diese Weise führt in diesem Falle die Verkürzung der Achromatinfäden zum Zerfalle der doppelten Chromatinsegmente in zwei Chromosome, aus welchen letztere zusammengesetzt waren. Es begeben sich also zu den beiden Polen der Kernspindel nicht die U- oder V-förmigen gleichschenkeligen Chromatinsegmente, wie dies bei der vegetativen und heterotypischen Theilung der Fall ist, sondern J-förmige Chromosome, deren Schenkel durch ihre Länge wesentlich unterscheidbar sind (Fig. 11). Schon die Form selbst dieser Chromosome im Stadium der Tochtersterne dient als Beweis für die Existenz dieses dritten Typus der Kerntheilung bei den Pflanzen. Dieser dritte Theilungstypus entspricht vollständig der Reductionstheilung im thierischen Organismus, wie sie von den Zoologen der Freiburger Schule beschrieben worden ist. Die Form der auseinandergehenden Chromosome finden wir sowohl in den Untersuchungen von Miss ETHEL SARGENT (Spermatogenesis tab. 11, fig. 20 und 22; Oögenesis tab. 23, fig. 31), als auch von D. MOTTIER (Berichte der

Deutsch. Bot. Ges., Bd. XV, Heft 6, Taf. XV, Fig. 10). Diese beiden Autoren haben ihre Beobachtungsergebnisse nicht erschöpfend ausnützen können, in Folge der bisherigen ungenauen Vorstellungen über die Form der Chromosome bei der vegetativen Kerntheilung.

Wenn wir übereinstimmend mit HAECKER die Chromosome der vegetativen Kerne bei den Pflanzen mit den Buchstaben *a, b, c, d, e, f* etc. bezeichnen, so führt jede Kerntheilung zur Bildung von zwei Kernen, mit den aus der Spaltung der ersteren hervorgegangenen Chromosomen, welche in Folge dessen mit denselben Buchstaben bezeichnet werden müssen:

$$\frac{a \quad b \quad c \quad d \quad e \quad f \quad \text{etc.}}{a \quad b \quad c \quad d \quad e \quad f \quad \text{etc.}}$$

Bei der heterotypischen Theilung vereinigen sich die Chromosome paarweise und bilden also eine Reihe von Segmenten nach folgender Bezeichnung:

$$a+b \quad c+d \quad e+f \quad \text{etc.}$$

Ihre Spaltung führt zur Bildung der Tochterkerne mit den Segmenten:

$$\frac{a+b \quad c+d \quad e+f \quad \text{etc.}}{a+b \quad c+d \quad e+f \quad \text{etc.}}$$

Die zweite Kerntheilung in den Pollenmutterzellen führt zum Auseinandergehen der Hälften der Segmente, in Folge dessen sich Kerne mit Chromosomen verschiedener Bezeichnung ergeben:

$$\frac{a \quad c \quad e \quad \text{etc.}}{b \quad d \quad f \quad \text{etc.}}$$

Ob diese Gruppierung der Segmente eine zufällige ist und in einem Falle die Segmente *a, c, e* und im andern die Segmente *a, d, e* oder *a, d, f* etc. etc. sich zusammengruppiren, oder ob diese Gruppierung eine fest bestimmte ist, muss unbeantwortet bleiben. Jedenfalls entstehen als Resultate der Reductionstheilung Kerne mit nicht identischen Chromosomen, was als materielle Erläuterung dienen kann zur Erscheinung der Verschiedenheit zwischen den Nachkommen derselben Eltern.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: [16](#)

Autor(en)/Author(s): Belajeff Wl.

Artikel/Article: [Ueber die Reductionstheilung des Pflanzenkernes. 27-34](#)