

Saft vorhanden ist, die sämtlichen Pollenschläuche oder wenigstens der grosse Teil derselben leer ist, und deshalb kann ich der Angabe IKENO's, der die Fälle angetroffen haben will, in denen bei intakten Pollenschläuchen eine Menge Saft schon in der Archegoniumhöhle vorhanden ist, nicht beistehen. Wenn auch dieser Saft grossenteils aus Archegonien herstammte, würde es nicht sehr wahrscheinlich sein, dass in diesem Saft schwimmende Spermatozoiden durch die Archegonien angelockt werden, weil die Untersuchungen von PFEFFER¹⁾, SHIBATA²⁾ u. a. gezeigt haben, dass bei der chemotaktischen Empfindlichkeit der Pteridophytenspermatozoiden das WEBER'sche Gesetz auch seine Gültigkeit bewährt, d. h., wenn in der Aussenflüssigkeit der Reizstoff schon vorhanden wäre, müsste die Anlockungslösung vielfach stärker sein, um die Spermatozoiden anziehen zu können³⁾.

Dashisha College, Kyoto.

Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1. Zwei Spermatozoiden auf dem „Doppelzylinder“ sitzend, am proximalen Ende des Pollenschlauches. Vergr. 66.
„ 2. Dieselben. Anfang der Bewegung. Vergr. 66.
„ 3. Trennung der Spermatozoiden voneinander und von dem „Doppelzylinder“, welcher jetzt zerrissen ist. Vergr. 66.
„ 4—7. Die freie Bewegung der Spermatozoiden im Pollenschlauch. Vergr. 66.
„ 8—9. Zwei Seitenansichten der Spermatozoiden. Vergr. 120.
„ 10. Spermatozoid von oben gesehen. Vergr. 120.
„ 11. Spermatozoid im optischen Schnitte. Vergr. 120.
„ 12. Spiralband von unten gesehen. Vergr. 120.

13. G. Tischler: Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen Bryonia-Bastard.

Mit Tafel VII.

Eingegangen am 17. Februar 1906.

Während eines Aufenthaltes in Leipzig im August vorigen Jahres bot sich mir durch die Liebenswürdigkeit von Herrn Prof. CORRENS eine Gelegenheit dar, dessen seit Jahren gepflegte Hybridenkulturen in Augenschein zu nehmen. Mein Führer machte mich dabei nament-

1) Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. aus dem Bot. Inst. Tübingen. Bd. I, 1884; Bd. II, 1888.

2) l. c.

3) Am Schlusse dieser Arbeit möchte ich nicht versäumen, den beiden Herren Dr. K. SHIBATA und Prof. S. IKEDA für ihre freundlichen Unterstützungen meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

lich auf einen *Bryonia*-Bastard aufmerksam, der auch in der Tat ein besonderes Interesse verdient: denn er ist absolut steril. Zwar trägt er massenhaft kleine rote Beeren, doch sind diese völlig taub¹⁾. Im Jahre 1900 war er durch die Bestäubung sorgfältig geschützter Blüten der ♀ *Bryonia alba* mit dem Pollen eines ♂ Individuums der *Bryonia dioica* hergestellt.

Könnte man bei meinem vor kurzem beschriebenen²⁾, gleichfalls sterilen *Ribes*-Bastard mir eventuell noch den Einwurf machen, die Sterilität sei hier mitbedingt durch den Einfluss einer langen Kultur, so müsste man einen derartigen Gedanken bei diesem *Bryonia*-Hybriden sicher fallen lassen. Es scheint mir an der Zeit zu sein, dass sich das cytologische Interesse gerade auf solche Hybriden zu lenken beginnt, die synthetisch hergestellt sind und deren experimentelles Verhalten man ebenso wie das ihrer Eltern kennt. In dieser Richtung liegt auch die neueste Arbeit von R. GREGORY³⁾ über einige sterile Rassen von *Lathyrus odoratus*, für die das Material von den BATESONschen Kulturen stammte.

Herrn Prof. CORRENS möchte ich an dieser Stelle noch herzlich für die Freundlichkeit danken, mit der er mir eine genügende Anzahl von Knospen des *Bryonia*-Bastardes zur Verfügung stellte. Sie wurden von mir unmittelbar nach dem Abpflücken im Leipziger botanischen Institute, nach Evakuierung der Luft aus den Geweben vermittels einer Luftpumpe, in FLEMMING'scher Lösung fixiert und dann später in üblicher Weise mit Alkohol, Chloroform und Paraffin behandelt. Geschnitten und gefärbt habe ich genau so, wie es in meiner Arbeit über die *Ribes*-Hybriden angegeben ist⁴⁾. Auch hier erwies sich die Kombination: HEIDENHAIN's Hämatoxylin nach dem „Kieler Verfahren“ und Nachfärben mit Säurefuchsin als eine sehr geeignete.

Gehen wir gleich zur Betrachtung der Pollenmutterzellen unseres Bastardes über, so sehen wir, dass der ruhende Kern eine schöne wabige Struktur zeigt; die chromatinhaltigen Lamellen schliessen dabei farblose Kammern von verschiedener Grösse ein (Fig. 1). Wo sich zwei Wabenwände schneiden, aber auch allenthalben in den

1) C. CORRENS, Weitere Beiträge zur Kenntnis der dominierenden Merkmale und der Mosaikbildung der Bastarde. Ber. der Deutschen Bot. Gesellsch., Bd. 21, 1903, S. 195, 196. Hier wird auch auf die theoretische Bedeutung gerade dieses Bastardes hingewiesen. — Siehe ferner: CORRENS, Weitere Untersuchungen über die Gynodiöcie. Ebenda, Bd. 23, 1905, S. 462/463.

2) G. TISCHLER, Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes*-Hybriden. PRINGSHEIM's Jahrb., Bd. 42, 1906, S. 545—578, Taf. XV.

3) R. P. GREGORY, The abortive development of the pollen in certain Sweet-peas (*Lathyrus odoratus*). Proc. of the Cambridge Phil. Society, vol. 13, 1905, S. 148—157, pl. I und II.

4) l. c., S. 548/549.

Wänden selbst, liegen kleinere oder grössere, stärker färbbare Körnchen, und es ist mir nicht zweifelhaft, dass auch hier schon sich Unterschiede zwischen Chromatin und Linin bemerkbar machen. In ganz normaler Weise folgt die fädige Differenzierung der Chromatinlininanteile und die Synapsis. Als Zwischenstadium sieht man oft (Fig. 2) eine Ansammlung von Körnchen an bestimmten Punkten, die Ähnlichkeit mit den OVERTON'schen Prochromosomen¹⁾ aufweisen. Sie sind aber, so weit ich sah, wechselnd an Zahl und Grösse, und ich vermag nicht anzugeben, ob schliesslich jedes Mal genau alles Chromatin in diesen Punkten aufgeht. Auch muss ich noch erwähnen, dass ich fast immer im ruhenden Kern 1—2 kleine, sich nur ganz blass färbende runde Gebilde neben dem Nukleolus bemerkte (*k*). Sie waren stets bedeutend schwächer tingiert als das Chromatin oder der Nukleolus. — Die Synapsis, die in keiner Weise von den sonstigen Beschreibungen abweicht, ist in Fig. 3 dargestellt. Man sieht hier das Zusammenknäueln auf einer Seite des Kernes sowie stellenweise das Verschmelzen von zwei Körnchenreihen zu einer. Ob eine derartige Fusion überall vorkommt, lässt sich nicht sicher entscheiden, doch bezweifle ich es keineswegs. Auch die Bildung der bivalenten Chromosomen geht normal vor sich (Fig. 4). Ich vermochte dabei an einigen günstigen Zellen mit Sicherheit die Zahl 12 zu konstatieren. Bei dem gezeichneten Schnitt will ich noch bemerken, dass ich fünf aufeinander folgende optische Ebenen in eine projiziert habe, und zwar lagen in Ebene I: Chromosom 1, 2, in Ebene II: 1, 3, 4, 5 (schwach), in Ebene III: 5, 6, 7, in Ebene IV: 8, 9, 10, endlich in Ebene V: 11, 12. Die Längsspaltung für die zweite Teilung ist schon hier in der Diakinese gut wahrzunehmen. So kommen Vierergruppen-ähnliche Bilder zustande, und nicht selten sieht man die vier freien Enden auch nach aussen etwas gekrümmt. Häufig lagen die Chromosomen leider so dicht, dass sie sich gegenseitig stossen und ihre Zahl nicht mit Sicherheit anzugeben war.

Die Spindelbildung beginnt extranuklear, bald wird aber die Kernhöhle von Fasern durchzogen und die Kernwand aufgelöst. Von nun an machen sich stets zahlreiche, schwächer oder stärker färbbare Körnchen im Plasma bemerkbar. Der Nukleolus und die ein oder zwei schwach sich tingierenden Körper zu seiner Seite sind dafür verschwunden.

Während soweit der Verlauf der Pollenentwicklung ein durchaus normaler war und in diesen frühen Stadien keinerlei Unregelmässigkeiten von mir wahrgenommen wurden, wird dies jetzt gleich

1) J. B. OVERTON: Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. PRINGSHEIM's Jahrb., Bd. 42, 1905, S. 121—153; speziell für die Frage der „Prochromosomen“, S. 123—130.

bei der heterotypen Spindel wesentlich anders¹⁾, denn die Chromosomen werden in diese ganz unregelmässig eingeordnet und selten nur bildet sich eine gleichmässige Äquatorialplatte; Bilder wie Fig. 5 finden sich ungemein häufig. Dementsprechend werden in den Telophasen auch nur in einer Minderzahl von Fällen sämtliche Chromosomen in die Tochterkerne einbezogen, in allen übrigen ist das nicht der Fall, und dafür formen sich die zurückgelassenen zu kleinen Kernen für sich um. In Fig. 6 liegt z. B. ein solcher „überschüssiger“ Nukleus an der Spindel. Des beschränkten Raumes wegen konnte ich keine weiteren Bilder von diesem Stadium geben: sie sehen oft merkwürdig genug aus, bieten aber prinzipiell keine neuen Gesichtspunkte. Ich sah u. a. Fälle, wo offenbar einige einzelne Chromosomen, je eines für sich, sich zu kleineren Kernen entwickelt hatten. Sie konnten entweder mitten in der Spindel oder angehängt an einem der Tochterkerne liegen; selbst jenseits der „Pole“ orientierte kamen vor. Ein anderes Mal waren überhaupt normal aussehende Tochterkerne nicht zustande gekommen, immer waren ein oder zwei Chromosomen getrennt für sich alveolisiert und zu kleinen tropfenförmigen Kernen geworden. Wenn einzelne Chromosomen noch in der Mitte zusammengehangen hatten, während die übrigen bereits an den Polen angelangt waren und die Alveolisierung hatte eingesetzt, waren „Pseudoamitosen“ entstanden. Wieder andere Bilder zeigten nur die Kerne an den einander gegenüberliegenden Seiten in einen stark zugespitzten Zipfel ausgezogen, das Ruhestadium war also etwas später als bei den „Pseudoamitosen erreicht“.

Auf diese Weise werden die meisten der restituierten Kerne eine ungleiche Chromosomenzahl haben; daneben aber, wie ich wiederholen will, waren viele Mitosen auch regulär zu Ende geführt, und hier ist somit die Normalzahl der Chromatinelemente zu finden.

Es müsste von grosser Wichtigkeit für uns sein, die Bedingungen genau zu kennen, durch die überhaupt eine so abweichende Alveolisierung der Chromosomen veranlasst wird. Wir vermögen zur Zeit nicht einzusehen, warum diese nicht immer erst dann erfolgt, wenn alle Chromosomen in die beiden Tochterkerne einbezogen sind.

Zwar wissen wir, dass durch gewisse äussere Einflüsse, z. B. Abkühlung, Ätherisierung²⁾ oder Radiumbestrahlung³⁾ solche Abnormi-

1) Es verdient vielleicht auch noch die Tatsache Erwähnung, dass die aller- verschiedensten Teilungsstadien gleichzeitig in derselben Anthere beobachtet wurden. So konnten selbst noch Kerne der Pollenmutterzelle gefunden werden, die sich erst zur I. Mitose anschickten, während andere schon beide Tetradenteilungen vollendet hatten.

2) VAL. HÄCKER, Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Ein kritisches Referat. Zool. Jahrb. Suppl. 7. Festschr. für WEISMANN, 1904, S. 218 ff.

3) M. KÖRNICKE, Über die Wirkung von Röntgen und Radiumstrahlen auf pflanzliche Gewebe und Zellen. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 23. 1905. S. 411/12.

täten erzielt werden, aber diese Daten vermögen hier nichts zur Erklärung beizutragen.

Jedenfalls müssen wir betonen, dass eine solche Abrundung einzelner Chromosomen zu kleinen Kernen in Fällen angegeben wurde, bei denen von einem Einfluss etwaiger Hybridität nicht die Rede sein kann, wie z. B. in dem von STRASBURGER¹⁾ entdeckten und von JUEL²⁾ genauer beschriebenen Fall bei *Hemerocallis fulva*. Hier haben wir eine völlige Übereinstimmung mit unseren Funden bei *Bryonia*. Dagegen war bei dieser Pflanze irgend ein Anzeichen von „Unverträglichkeit“ zweier getrennter Kernsubstanzen verschiedener Eltern, oder selbst eine Trennung von zwei Partien verschieden geformter Chromosomen niemals zu entdecken, ebensowenig wie z. B. bei *Ribes Gordonianum* oder *Cytisus Adami*.

Bei dem Eintritt der Tochterkerne in die homöotype Mitose hatten sich, soweit ich konstatierte, alle Chromosomen, auch die, welche einen Kern für sich gebildet hatten, wieder „verdichtet“. Fig. 7 gibt uns ein Bild hierfür. Wir sehen hier ausser den beiden Spindeln noch eine Reihe von Chromosomen im Plasma ohne reguläre Anordnung. Ganz dasselbe ist wieder von JUEL bei der nicht-hybriden *Hemerocallis* bemerkt worden.

Während der Ausbildung der einzelnen Pollenkörner müssen sich natürlich diese eben geschilderten Unregelmässigkeiten bemerkbar machen. Aber nur relativ selten bleibt mehr als ein Kern in der Zelle bestehen, die übrigen Nuclei bzw. Chromosomen degenerieren.

Wir finden dann anfangs noch Körnchenhaufen von den zerfallenden Chromatinelementen, die in gewissem Sinne der Chromidialsubstanz ähnlich sehen; später sind auch diese verschwunden³⁾.

Überzählige Pollenkörner werden nur relativ selten beobachtet.

Da, wie wir ausführten, die Chromosomenzahlen in den Kernen nicht gleich, letztere selbst daher von sehr verschiedener Grösse sind, so hoffte ich hier eventuell ein günstiges Beispiel für jene festen Beziehungen zwischen Kern und zugehöriger Plasmamenge zu

1) E. STRASBURGER, Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 21. 1882. S. 496 ff.

2) H. O. JUEL, Die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* und die bei denselben auftretenden Unregelmässigkeiten. PRINGSH. Jahrb. Bd. 30, 1897, S. 205—226. — S. a. COULTER u. CHAMBERLAIN, Morphology of Angiosperms. New York u. London. 1903. S. 126.

3) O. ROSENBERG (Über die Tetradenteilung eines *Drosera*-Bastardes. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 22. 1904. S. 49) hat das Gleiche bei den PMZ von *Drosera rotundifolia* und *longifolia* nachgewiesen.

konstatieren, die von R. HERTWIG als „Kernplasmarelation“¹⁾ bezeichnet werden. Und in der Tat zeigte eine oberflächliche Betrachtung, dass sehr häufig zu den grösseren Kernen auch grössere Plasmapartien gehörten, als zu den kleineren.

Indessen machten mir exakte Messungen zur Gewissheit, dass hier das gewünschte Gesetz allgemein leider nicht abzuleiten war. Ich habe zahlreiche Zellen und Kerne gemessen, aber die mannigfaltigsten Beziehungen zu einander traten dabei zutage. Nur bei annähernd gleicher Grösse sämtlicher Pollenkörner einer Tetrade, also da, wo ein ganz normaler Verlauf der Teilung stattgefunden hatte, waren auch deren Kerne ungefähr von gleichem Umfang. Trotzdem dies Resultat nicht das zunächst erwartete war, dürfte es vielleicht von Wert sein, ein Beispiel genauer anzuführen. Dabei werden wir auch in die Lage versetzt, die Grösse der vorhandenen Fehlerquellen bei der Berechnung ungefähr beurteilen zu können. Zuvor seien nur noch einige Worte über die Art und Weise der Messung gesagt.

Es handelte sich nämlich darum, Oberflächen und Volumina von Kernen und Zellen zu bestimmen. Waren diese annähernd kugelförmig, so konnte man einfach den Durchmesser ($2r$) nehmen und erhielt nach den Formeln $4\pi r^2$ und $\frac{4}{3}\pi r^3$ die gewünschten Verhältniszahlen, d. h. es war nur nötig, bei der Vergleichung zweier Oberflächen untereinander die gemessenen Zahlen ins Quadrat, bei der zweier Volumina sie in die dritte Potenz zu erheben. Nun sind aber in den meisten Fällen die Kerne und Zellen keine Kugeln sondern Ellipsoide. Mehr als zwei aufeinander senkrecht stehende Achsen liessen sich aber nicht messen. Ich verfuhr nun einfach so, dass ich nach Möglichkeit den grössten und kleinsten Durchmesser nahm und als dritte Achse das arithmetische Mittel von diesen. Hierin liegt also die Hauptfehlerquelle. Sodann waren häufig die Konturen des Kernes von einem Ellipsoid schon ziemlich abweichend, und die einzelnen Unregelmässigkeiten in der Oberflächengestaltung konnte ich nicht weiter berücksichtigen.

In dem Beispiel, das ich näher anführen will, liegen von den vier Tetradenzellen drei in einer Schnittebene, eine grosse und zwei

1) Siehe die Zusammenfassung von O. HERTWIG, Allgemeine Biologie. Jena 1906. S. 257—260. Hier finden wir auch die Angabe, dass für das Pflanzenreich erst ein einziger streng beweisender Fall in den GERASSIMOW'schen Funden bei *Spirogyra* vorliegt. — Es wäre noch daran zu erinnern, dass schon vor Jahren J. VON SACHS (Flora 1892) und E. STRASBURGER (Histol. Beitr. Heft 5, 1893) solche Beziehungen als überaus wahrscheinlich statuierten. S. auch noch dazu STRASBURGER, Typische und allotypische Kernteilung. Ergebnisse und Erörterungen. PRINGSH. Jahrb. Bd. 41. 1905. S. 48—50.

sehr kleine; letztere mit gleich grossen Kernen, die aber offenbar eine gegen die Norm viel zu geringe Chromatinmenge enthielten. Nenne ich die Durchmesser der Zellen Z_1, Z_2, Z_3 , die entsprechenden der Kerne K_1, K_2, K_3 , so waren

$$\begin{array}{ll} Z_1 = 0,01625 \text{ und } 0,01375 \text{ mm} & K_1 = 0,0075 \text{ und } 0,00688 \text{ mm} \\ Z_2 = 0,00563 \text{ „ } 0,0075 \text{ „} & K_2 = 0,0025 \text{ „ } 0,0025 \text{ „} \\ Z_3 = 0,005 \text{ „ } 0,00625 \text{ „} & K_3 = 0,0025 \text{ „ } 0,0025 \text{ „} \end{array}$$

Es verhielten sich somit:

die gegenseitigen Zellvolumina	zu einander wie	19,05 : 1,58 : 1
„ „ Zelloberflächen	„ „ „	7,15 : 1,35 : 1
„ „ Kernvolumina	„ „ „	23,74 : 1 : 1
„ „ Kernoberflächen	„ „ „	8,25 : 1 : 1

Daraus dürfte die starke Grössendifferenz zwischen den drei Zellen und ihren Kernen klar hervorgehen.

Ich verglich nun die zu einander gehörigen Zell- und Kernvolumina: Dies ergab die Relationen:

für Zelle	I	9,16 : 1
„ „	II	17,73 : 1
„ „	III	11,26 : 1

Desgleichen verfuhr ich für die Zell- und Kernoberflächen und erhielt

für Zelle	I	4,33 : 1
„ „	II	6,76 : 1
„ „	III	5 : 1

Das gewählte Beispiel zeigt einmal, besonders wenn wir die so verschieden grossen Zellen I und III vergleichen, dass bei der Bildung der Zellen sich, wenn ich so sagen darf, die „Tendenz“ einer Kernplasmarelation noch deutlich bemerkbar gemacht hat. Aber die mit gleich grossen Kernen versehenen Zellen II und III differieren doch so beträchtlich, dass die Differenz sicher ausserhalb der Fehlergrenzen liegt.

Nach BOVERI¹⁾ ist aber, wenigstens bei den untersuchten Seeigel-Larven, die Grösse der Kernoberfläche, an der die Chromosomen hier meist lagen, direkt proportional dem Zellvolumen oder zwischen $4\pi r^2$ und $\frac{4}{3}\pi \rho^3$ bzw. bei unserm Falle $4\pi a b$ und $\frac{4}{3}\pi a_1 b_1 c_1$ (wobei a und b die halben gemessenen Durchmesser des Kernes, $a_1 b_1$ desgl. die der Zelle, c_1 der berechnete Halbmesser der Zelle sind. Dann müsste $3 a b : a_1 b_1 c_1$ in einem konstanten Verhältnis

1) TH. BOVERI, Zellen-Studien. Heft 5. Über die Abhängigkeit der Kerngrösse und Zellenzahl der Seeigel-Larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jena 1905. S. 1–80.

stehen, was für unsere Zelle I die „Konstante“ $92,4 : 1$, für Zelle II die von $135,4 : 1$, für Zelle III die von $213 : 1$ gäbe.

Wie schon nach den obigen Angaben zu erwarten war, würden also die Ungleichheiten gegen vorher noch vergrössert.

Wir wollen es uns versagen, noch weitere Beispiele hier anzuführen. Um das prinzipiell Wichtige zu erkennen, genügt dieser eine Fall. Nur auf das Folgende sei noch hingewiesen: Eine etwaige Unmöglichkeit, das Verhältnis zwischen Zell- und Kerngrösse nach der Norm zu regulieren, wenn es aus irgendwelchen Gründen ungleich geworden ist, trägt vielleicht dazu bei, die Weiterentwicklung der Pollenkörner zu verhindern. Aus den schönen Untersuchungen von GERASSIMOW¹⁾, BOVERI²⁾ und DRIESCH³⁾ ersehen wir doch zur Genüge, wie bei einer anormalen Menge von Plasma, falls ein ferneres Wachstum der Zellen überhaupt stattfindet, sehr bald durch Regulationen mannigfacher Natur das gestörte Normalverhältnis zwischen Plasma und Kern einigermaßen wieder hergestellt ist. Hier in unserem Falle werden mit der Weiterentwicklung die Differenzen aber immer grösser.

Nachdem die Pollenkörner ihre Tetradenanordnung verloren und annähernd die definitive Grösse erreicht haben, erscheinen nur wenige noch völlig normal mit einem Plasmahalt, der das ganze Zellumen ausfüllt, und einem Kern, der reguläre Chromatinanordnung zeigt. Diese dürften wohl auch allein noch auskeimen, wengleich, wie Herr Prof. CORRENS mir angab, noch nicht entsprechende Versuche angestellt sind. Bei den meisten war die Plasmamenge ungenügend und der Kern irgendwie affiziert. So ist in der Zelle, die in Fig. 8 dargestellt ist, eine grosse Vakuole im Plasma vorhanden, der Kern ausser einigen geringen Resten unregelmässiger Brocken von Chromatinsubstanz ganz inhaltsleer geworden und der Nukleolus verhältnismässig gross mit einer Vakuole im Innern. In anderen Fällen hatte der Kern eine amöboide Gestalt, während die Nukleolen noch mehr angeschwollen waren. Wieder andere Male war umgekehrt der Kern ganz geschrumpft und lag an eine Wand gedrückt.

Es mögen noch einmal die genaueren Masse für drei Zellen

1) J. GERASSIMOW, Über den Einfluss des Kernes auf das Wachstum der Zelle. Bull. Soc. Imp. Natural. de Moscou 1901, S. 185—220. — Derselbe: Die Abhängigkeit der Grösse der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschrift für allg. Physiologie, Bd. I. 1902, S. 220—258. — Derselbe: Über die Grösse des Zellkerns. Beih. z. bot. Centralbl., Bd. 18, Abt. I, 1904, S. 45—118.

2) TH. BOVERI, namentlich l. c., S. 1—80.

3) H. DRIESCH, Zur Cytologie parthenogenetischer Larven von *Strongylocentrotus*. ROUX's Archiv, Bd. 19, 1905, S. 648—657. — Derselbe: Über das Mesenchym von unharmonisch zusammengesetzten Keimen der Echiniden. Ibid., S. 658—679.

folgen, wobei nur bemerkt sei, dass das Wachstum, insbesondere der Membranstruktur, hier noch nicht ganz vollendet war. Ältere Stadien hatte ich aber leider nicht mehr in meinem Material. (Jedesmal wurden wieder die zwei am meisten voneinander abweichenden Durchmesser genommen.)

I. Zelle: Gesamtdiameter	0,02875	und	0,0275	mm
davon Durchmesser durch den Plasmainhalt	0,025	„	0,025	„
„ „ „ Kern	0,01	„	0,01	„
II Zelle: Gesamtdiameter	0,025	„	0,0225	„
davon Durchmesser durch den Plasmainhalt	0,01875	„	0,01875	„
„ „ „ Kern	0,01375	„	0,01125	„
III. Zelle: Gesamtdiameter	0,02625	„	0,0225	„
davon Durchmesser durch den Plasmainhalt	0,0225	„	0,02125	„
„ „ einer vom Plasma um-				
schlossenen Vakuole	0,0175	„	0,0175	„
„ Durchmesser durch den Kern (der				
ganz flach gedrückt war)	0,00375	„	0,1125	„

Die Grösse des Kerns, mit der der Plasmamenge verglichen, zeigt in allen drei Fällen, dass eine irgendwie „konstante“ Kernplasmarelation hier absolut nicht mehr zu erkennen ist.

Als grösste Zelle wurde eine mit den Durchmessern von 0,03125 und 0,0275 mm, als kleinste eine mit den entsprechenden Diametern von 0,01 und 0,00875 mm gemessen, ohne dass ich sagen will, dass diese Masse als Grenzzahlen zu betrachten seien.

Wir glaubten oben in der Unmöglichkeit einer Regulierung der Kernplasma-Beziehungen (ohne dass wir aber die Gründe hierfür kennen!) einen Faktor sehen zu dürfen, der ein weiteres gesundes Wachstum der Zelle verhindert. Von grossem Interesse war es mir daher, in einer Arbeit von PROWAZEK¹⁾ ganz allgemein betont zu finden, dass in einer ganzen Reihe von Krankheitsfällen in den einzelnen Zellen durch den abnorm gewordenen Stoffaustausch ein Missverhältnis sich in unserm Sinne bemerkbar macht. Häufig wird zunächst eine Kernvergrösserung einsetzen (wie bei unserer Zelle II), später dann unter Faltung des Nukleus, ein Degenerationsprozess (wie bei unserer Zelle III, bei der der Kern noch dazu stark geschrumpft war). Einmal hatte Verfasser das Glück eine höchst eigenartige Kernregulation an einer durch die *Plasmodiophora* beeinflussten Zelle zu beobachten: „in dem hypertrophen Kern sonderte sich ein Nukleusteil samt etwas Chromatin, und bildete innerhalb des Kerns einen kleinen, fast normalen Kern.“ Dieser Fall zeigt doch wohl,

1) S. PROWAZEK, Über den Erreger der Kohlhernie *Plasmodiophora brassicae* Woronin und die Einschlüsse in den Carcinomzellen. Arbeiten aus dem Kais. Gesundheitsamte. Bd. 22. 1905. S. 405/406.

dass, wenn es dem Kern noch irgendwie möglich ist, eine Regulation einsetzt.

Wenn wir nach diesen Erörterungen die Schilderung der Pollenentwicklung bei unserem *Bryonia*-Hybriden verlassen können, so bleibt uns doch noch übrig, unsere Hauptergebnisse mit denen von GREGORY bei *Lathyrus* zu vergleichen. Abgesehen davon, dass dort bei einigen Rassen die Sterilität viel weiter gegangen ist als in unserem Falle, herrscht in der Tat eine ziemlich grosse Übereinstimmung. Gemeinsam sind folgende Ergebnisse:

1. Auch wenn der Pollen Unregelmässigkeiten in der Kernteilung aufweist, können die Vorstadien (Spirem, Synapsis) noch absolut normale sein. Bei mir zeigte sich dies Verhalten immer, bei GREGORY in vielen Fällen. Wenn also eine frühe Bindung zwischen ♂ und ♀ Chromatinanteilen stattfindet, so kann diese noch ganz nach der Regel verlaufen.

2. Sehr häufig finden sich Abweichungen von der Norm in der Verteilung der Chromosomen an der heterotypen Spindel. Am Chromatin brauchen dabei keine Degenerationserscheinungen aufzutreten.

3. Die fertigen Pollenkörner sind sehr häufig (bei GREGORY fast immer) degeneriert und von sehr ungleicher Grösse. —

Dagegen kann ich für einen vierten, von GREGORY bei *Lathyrus* angeführten Punkt, die Verkoppelung der Sterilität mit einem vegetativen Merkmal, zwar bei *Bryonia* keine Angaben machen, doch dürfen wir uns wohl hier daran erinnern, dass bei der sterilen *Ribes Gordonianum* mit der Sterilität ein Luxuriieren der vegetativen Teile verbunden war¹⁾. Somit dürfte auch diese GREGORY'sche Angabe an uns Bekanntes anknüpfen.

Es bliebe noch eine Gegenüberstellung von *Bryonia* mit den von JUEL²⁾ beschriebenen *Syringa*-Hybriden vorzunehmen. Hiervon weichen nun unsere Funde erheblich ab, wie aus der ausdrücklichen Versicherung des Verfassers hervorgeht, dass die Unregelmässigkeiten bei der Tetradenteilung von *Syringa* andere als die von *Hemerocallis* sind, z. B. Durchschnürung des Kernes der Pollenmutterzellen im Spirem, Unterbleiben einer normalen Diakinese, Ausstossen bestimmter Chromatinmengen ins Plasma (Entmischung der Geschlechter?). Aber auch hier „scheint (S. 643) die Abnormität weit mehr an der achromatischen als an der chromatischen Substanz zu liegen“. Und die Frage wäre noch zu entscheiden, ob der eine Elter, die nichthybride *Syringa persica*, sich nicht genau wie *Syr. chinensis* verhält.

Das Merkwürdigste bei allen drei Hybriden ist wohl darin zu

1) G. TISCHLER. l. c., S. 559 ff.

2) H. O. JUEL, Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung II. Die Tetradenteilung bei einer hybriden Pflanze. PRINGSHEIM's Jahrb. Bd. 35. 1900. S. 638/649.

sehen, dass die Störungen der Norm sich so stark im Protoplasma bemerkbar machen. Ob dies aber primär bei den Hybriden verändert ist oder erst sekundär durch eine uns nicht sichtbar werdende Schädigung des Chromatins krankhaft geworden, lässt sich nicht entscheiden. —

Wir wenden uns nunmehr zur Betrachtung der Embryosackentwicklung und wollen hier gleich zu Anfang betonen, dass wir für gewöhnlich nur eine einzige Archesporozelle haben; nur in einem Falle wurden zwei nebeneinander liegende gesehen.

Die Bilder des ruhenden Kernes (Fig. 9), sowie die Prophasen der heterotypen Teilung sind genau wie die entsprechenden bei den Pollenmutterzellen, insbesondere habe ich die Synapsis (Fig. 10) in einer grossen Menge von Beispielen studieren können. Auch hier lagen immer jene vorhin erwähnten zwei oder einen blassgefärbten runden Körper (k) neben dem Nukleolus. Nach den Teilungen waren sie verschwunden.

Zu einer Zeit, in der noch der Kern der Embryosackmutterzelle sich im Synapsisstadium befindet, kann nun bereits die ganze Zelle absterben. Der Anfang der Degeneration zeigt sich stets im Plasma, das sich von der Wand zurückzieht, stärker als normal Farbstoffe speichert und schliesslich fast gleichmässig dunkelgefärbt erscheint (Fig. 11), wie dies bei degenerierten Zellen nun schon so oft abgebildet ist. In unserer Figur sieht man noch gut den Kern durch das dichte Plasma hindurchschimmern.

Dies Verhalten ist aber durchaus nicht die Regel, denn in sehr zahlreichen Fällen erfolgt nämlich noch eine Tetradenteilung. Eine Diakinese habe ich zwar leider nie beobachtet, doch zweifle ich im Hinblick auf die Verhältnisse beim Pollen nicht, dass sie normal verläuft. Die einzelnen Phasen der allotypen Mitosen waren wegen ihrer relativen Seltenheit in den Präparaten schwer aufzufinden. Doch hatte ich das Glück, zweimal eine heterotype Spindel zu beobachten.

Die kurz nach der Metakinese befindlichen Chromosomen zeigten wegen zu starker Tinktion des von den Spindelfasern eingeschlossenen Plasmas leider keine klare Begrenzung, doch vermag ich mit Sicherheit anzugeben, dass hier kein Chromatin ausserhalb der Spindel in irgend einer Form vorhanden war. Auch die Endstadien der ersten Teilung (Fig. 12) lassen erkennen, dass alle Chromosomen in die Tochterkerne einbezogen sind. — Die homöotype Mitose folgt, bevor die Nuklei ein Ruhestadium erreicht haben. Beide können sich gleichzeitig weiter teilen, doch sah ich in der oberen Zelle nie mehr eine Querwand ausgebildet. Zuvor tritt vielmehr eine Degeneration des ganzen Zellinhalts ein (Fig. 13). In Fig. 14 ist die oberste Zelle bereits ganz gleichmässig dunkel geworden: die beiden Kerne sehen kaum noch als dunklere Flecke aus dem Plasma hervor,

und auch die darunter befindliche Zelle ist degeneriert, nur dass der Kern hier noch etwas deutlicher erhalten geblieben ist.

Bis hierhin würde dies Verhalten somit ganz der Regel entsprechen; ein Wachstum der untersten Zelle findet aber nun nicht mehr statt. Das Plasma schrumpft vielmehr hier gleichfalls, wenn auch langsam, stets zusammen, eine weitere Kernteilung unterbleibt.

Diese Schrumpfung kann zu ganz verschiedenen Zeiten einsetzen, in Fig. 15 z. B. schon in einem Augenblick, da die Chromosomen sich noch nicht einmal in das ruhende Chromatinnetz alveolisiert haben. Einzelne wie Fetttropfen aussehende Gebilde (Fig. 14) waren schon vorher aufgetreten, und alles dies dürfte möglicher Weise bereits ein Anzeichen des gestörten Stoffwechsels sein. Das Stadium des ruhenden Kernes kann noch erreicht werden, dann aber wird das Chromatin körnig, der Kern chromatinärmer, der Nukleolus schwillt an und zeigt im Inneren 1—2 Vakuolen. Dabei können sich die Konturen des Nukleus allmählich verändern, indem er eine leicht amöboide Gestalt annimmt. Diese Degeneration entspricht also ganz der vorhin bei der Pollenentwicklung beschriebenen (Fig. 16).

Die Schrumpfung geht nun immer weiter, schliesslich sieht man die obliterierten Embryosäcke in der Mitte eines grossen Hohlraumes liegen; sie sind ohne deutliche Struktur und speichern intensiv Farbstoffe.

Dies Unvermögen einer Weiterentwicklung des Embryosackes ist für uns noch deshalb von besonderem Interesse, weil BITTER¹⁾ bei dem Vater unseres Bastards, bei *Bryonia dioica*, umgekehrt gerade eine gesteigerte Entwicklungsfähigkeit angegeben hat, die sich in Apogamie äussert.

Wir werden uns erinnern, dass auch andere Bastarde eine solche allgemeine Embryosackobliteration aufweisen; von ihnen wurden früher *Cytisus Adami*²⁾, *Ribes Gordonianum* und *Syringa chinensis*³⁾ näher untersucht.

Ich weiss nicht, ob vielleicht unser *Bryonia*-Bastard wie *Cytisus Adami* ausnahmsweise noch einen fertigen Embryosack entwickeln kann. Es wäre das prinzipiell aber unwesentlich und kann an der Tatsache nichts ändern, dass der Schrumpfungsprozess für gewöhnlich sehr früh einsetzt.

1) G. BITTER, Parthenogenesis und Variabilität der *Bryonia dioica*. Abh. Nat. Ver. Bremen. Bd. 18. 1904 S. 29 ff.

2) G. TISCHLER, Über eine merkwürdige Wachstumserscheinung in den Samenanlagen von *Cytisus Adami* Poir. Ber. der Deutschen Bot. Ges. Bd. 21. S. 82 bis 89. 1903.

3) G. TISCHLER, Über Embryosack-Obliteration bei Bastardpflanzen. Beih. z. b.-t. Centralbl. Bd. 15. 1903. S. 408—420.

Wir resumieren:

Die absolute Sterilität bei *Bryonia* hat wenigstens beim ♀ Geschlecht nichts mit der Tetradenbildung zu tun, und auch beim ♂ sind die abnormen Fälle, wie wir vorhin sahen, nicht den Hybriden eigentümlich. Zudem sind hier die Verhältnisse im Plasma in erster Linie an den Unregelmässigkeiten schuld, ohne dass wir allerdings wissen, ob diese nicht vom Kerne her so beeinflusst sind. Daneben haben wir auch Fälle, wo die Pollenentwicklung ihren ganz normalen Gang geht.

Nehmen wir noch dazu, dass GREGORY bei seinem *Lathyrus* für das ♂ und ♀ Geschlecht gleichfalls starke Unterschiede sah: es wurde nämlich immer eine ganz normale Embryosackausbildung beobachtet, und dass hier die Sterilität selbst nur bei einer Rasse einer sonst gut fertilen Pflanze sich zeigt, beachten wir die von STRASBURGER¹⁾ gehegten, uns zur Vorsicht mahnenden Bedenken, so müssen wir sagen, das ganze Problem, weshalb Bastarde steril sind, wird leider viel komplizierter als wir dies zeitweise wohl erhofft hatten. Speziell für die von vornherein so hübsch einleuchtende Hypothese einer totalen oder partiellen Unverträglichkeit der ♂ und ♀ Chromosomen bei ihrer gegenseitigen Bindung, haben sich weder uns noch GREGORY irgend welche Anhaltspunkte gegeben.

Ich neige immer mehr zu der Ansicht, dass vielleicht selbst bei dem ROSENBERG'schen Falle die Unmöglichkeit einer Bindung aller Chromosomen, so hochinteressant diese Beobachtung ist, gar nicht einmal das Ausschlaggebende für das Auftreten der Sterilität bedeutet, sondern dass auch hier das Plasma schon unterernährt oder sonst wie geschädigt sein könnte. ROSENBERG selbst hat ja sogar gesehen, dass in seltenen Fällen ein ganz normaler befruchtungsfähiger Embryosack entstehen kann²⁾.

Auch GREGORY meint, dass die Sterilität der Ausdruck von tiefer liegenden Phänomenen sei, die die Physiologie der ganzen Pflanze berühren.

Zum Schluss, und das möchte ich auch hier nochmals wie schon in meiner *Ribes*-Arbeit bemerken, sehe ich den besten Weg, die Ursachen der Sterilität bei Bastarden zu erforschen, in einem Zusammenarbeiten von Cytologie und gewissen Kulturversuchen im Sinne von KLEBS, indem wir uns nämlich an Pflanzen halten, die noch die „Potenzen“ besitzen, unter gewissen Umständen Geschlechtszellen zu entwickeln. Damit müssten wir aber mit der Möglichkeit rechnen, dass eine Aufklärung der Sterilitätsgründe gefunden wird, die nicht für die Bastarde allein zutrifft und besonders nicht mit

1) E. STRASBURGER, Typische und allotypische Kernteilung. Ergebnisse und Erörterungen. PRINGSHEIM's Jahrbüch. Bd. 42. 1905. S. 66 ff.

2) O. ROSENBERG, l. c., S. 50.

dem „Kampf der beiden getrennten Kernsubstanzen“, wenigstens nicht in der bisher diskutierten Art und Weise zusammenhängt. Ich will durchaus nicht sagen, dass dem so sein muss; aber es dürfte vielleicht, wenn wir einige allzu hoffnungsfreudige theoretische Ausführungen der letzten Zeit lesen, nicht überflüssig sein, auf eine solche Möglichkeit wenigstens hinzuweisen.

Heidelberg, Botanisches Institut der Universität.

Erklärung der Abbildungen.

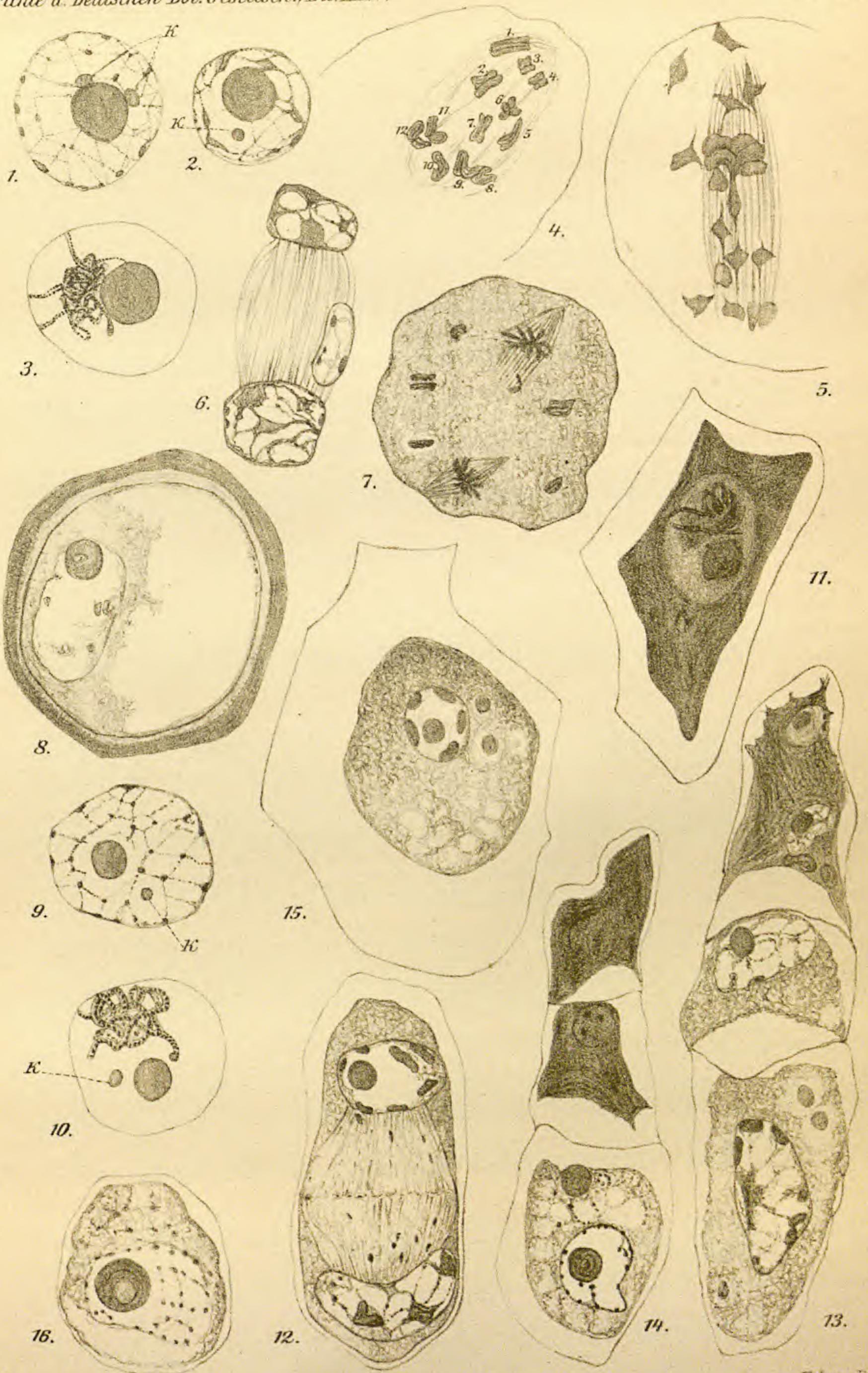
Sämtliche Figuren beziehen sich auf den Bastard *Bryonia alba* ♀ × *Bryonia dioica* ♂. Sie sind mit dem ABBE'schen Spiegelapparat bei einer Vergrößerung von 1600 (WINKEL $\frac{1}{20}$ Öl-Immersion) gezeichnet.

Fig. 1—8. Pollenentwicklung.

- Fig. 1. Ruhender Kern der Pollenmutterzelle mit alveolärem Bau. Über dem Nukleolus zwei schwach färbbare Körper (*k*).
- „ 2. Die Chromatinkörnchen haben sich an bestimmten Stellen gesammelt, stellen vielleicht „Prochromosomen“ im Sinne OVERTON's vor.
- „ 3. Synapsis.
- „ 4. Stadium kurz nach dem Aufhören der Diakinese. Wir haben 12 bivalente Chromosomen. Die ersten Spindelfasern machen sich bemerkbar.
- „ 5. Heterotype Spindel, die die sehr unregelmässige Verteilung der Chromosomen zeigt. Einige sind überhaupt nicht in erstere einbezogen, sondern liegen ausserhalb im Plasma.
- „ 6. Aus einigen an der Spindel zurückgebliebenen Chromosomen hat sich ein kleiner überzähliger Kern gebildet.
- „ 7. Zwei homöotype Spindeln; daneben frei im Plasma einige Chromosomen, von denen keins mehr alveolären Bau zeigt.
- „ 8. Ausgewachsenes Pollenkorn mit zu geringer Plasmamenge, einer grossen Vakuole, einem chromatinarmen Kern und angeschwollenem Nukleolus. — (Die Einzelheiten der Membraustruktur sind nicht ausgezeichnet.)

Fig. 9—16. Embryosackentwicklung.

- Fig. 9. Ruhender Kern der Embryosackmutterzelle, entsprechend Fig. 1.
- „ 10. Synapsis, ungefähr entsprechend Fig. 3.
- „ 11. Embryosackmutterzelle in Degeneration. Der in Synapsis befindliche Kern schimmert durch das dichte und gleichmässig tingierte Plasma noch durch.
- „ 12. Ende der ersten Teilung. Beide Tochterkerne weisen noch die getrennten Chromosomen auf. Einzelne stärker färbbare Körnchen an den Spindelfasern.
- „ 13. Tetradenteilung beendet. Zwischen den oberen beiden Zellkernen hat sich keine Wand mehr ausgebildet. In der alleruntersten Zelle, dem eigentlichen Embryosack, einige fettähnliche Körper im Plasma.
- „ 14. Nur noch die unterste der vier Zellen intakt, alle übrigen degeneriert.
- „ 15. Querschnitt durch die unterste Zelle. Chromatin in dem Kern noch nicht in völligem Ruhezustande, trotzdem ist das Plasma schon stark geschrumpft.
- „ 16. Querschnitt durch die unterste Zelle. Schrumpfung des Plasmas noch geringer. Kern bereits chromatinarm, Nukleolus vergrössert mit einer Vakuole im Innern.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Tischler Georg

Artikel/Article: [Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen Bryonia- Bastard. 83-96](#)