# Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von bel und Dr. R

Dr. K. Goebel

Professor der Botanik

Dr. R. Hertwig Professor der Zoologie

Professor de

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark. Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik au Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

# Bd. XXXI.

# 1. Mai 1911.

Mg 9 u. 10.

Inhalt: Stomps, Kernteilung und Synapsis bei Spinacia oleracea L. – Kohlbrugge, Kultur und Gehirn (Schluss). – Richter, Ernährung der Algen. – Selenka, Pithecanthropusschichten. Ferrant, Schädliche Insekten. – Wasmann, Erklärung.

# Kernteilung und Synapsis bei Spinacia oleracea L. Von Theo J. Stomps<sup>3</sup>).

Mit Tafeln I-III.

#### Einleitung.

Als Material für die Untersuchung wurden Wurzeln sowie männliche und weibliche Blüten von Spinacia oleracea benutzt. Zu diesem Zwecke wurden von neun verschiedenen käuflichen Varietäten dieser Art zu verschiedenen Jahreszeiten Proben in feuchte Sägespäne ausgesäet. Ein Teil der Keimwurzeln wurde fixiert und die übrigen Keimpflänzchen auf sonnige Beete ausgepflanzt, wodurch ein schnelles Aufschießen befördert wurde. Auf diese Weise wurde erreicht, dass immer genügendes Material vorhanden war. Unterschiede in den zytologischen Erscheinungen haben sich dabei beim Blütenmaterial nicht ergeben. Aber das im Winter im warmen Gewächshaus erhaltene Wurzelmaterial stellte sich als für die Untersuchung unbrauchbar heraus. Die Färbung gelang nicht so gut und man bekam den Eindruck, dass die Wurzeln durch ein zu schnelles Wachstum gelitten hatten. Oft waren die Zellwände dick und gequollen. Nur von Samen, die bei normalen, ziemlich niedrigen

<sup>1)</sup> Diese Arbeit ist teilweise ein Auszug und teilweise eine Übersetzung meiner früheren Arbeit: Kerndeeling en Synapsis bij *Spinacia oleracea* L. Diss. Amsterdam, 162 S., 3 Taf. M. J. Portielje, Mai 1910.

Temperaturen gekeimt sind, darf ein brauchbares Material für die zytologische Untersuchung erwartet werden.

Diese Untersuchung ist größtenteils unter Leitung des Herrn Geheimrat Prof. Dr. E. Strasburger ausgeführt worden. Beim Anfertigen meiner Präparate arbeitete ich nach den Methoden, welche im Bonner botanischen Institut gebräuchlich sind. Es scheint mir überflüssig, hier auf eine Beschreibung dieser Methode einzugehen. Deshalb weise ich nur darauf hin, dass ich für die Fixierung des Blütenmaterials besonders Alkoholeisessig verwendet habe. Dabei wurden ganze männliche und weibliche Infloreszenzen abgepflückt und in die Flüssigkeit gebracht. Für Wurzeln kamen außer Alkoholeisessig auch eine mittelstarke Flemming'sche Lösung, Guignard's Fixierungsflüssigkeit und Juel's Lösung in Betracht. Die Färbung wurde hauptsächlich mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain und mit der bekannten Dreifarbenmethode vorgenommen. Da letztere weniger gute Resultate ergab, wurde besonders die erstgenannte Färbungsweise angewandt und sind auch alle Zeichnungen nach Präparaten angefertigt, welche mit Hämatoxylin gefärbt worden waren.

Bei der Untersuchung der Präparate gebrauchte ich immer die apochromatische homogene Immersion 2 mm, num. ap. 1,30 mm von Carl Zeiss mit den verschiedenen Kompensationsokularen. Da in der Regel beim Gebrauch der stärkeren Okulare das Tageslicht zu schwach ist, habe ich gewöhnlich mit Gasglühlicht gearbeitet, indem eine mit ammoniakaler Kupfersulfatlösung gefüllte Glaskugel als Lichtschirm benutzt wurde. Beim Zeichnen habe ich dafür gesorgt immer dieselben Vorschriften in Acht zu nehmen, damit man die Figuren hinsichtlich der Größe vergleichen könne.

Spinacia oleracca hat in den vegetativen Kernen ihrer diploiden Generation 12 Chromosomen aufzuweisen. Diese sind in Paaren angeordnet, und zwar nicht nur innerhalb der Kernplatten (Fig. A), sondern auch, wenn die Chromosomen in den Prophasen an der Kernwand liegen und sehr wahrscheinlich auch im Ruhezustande der Kerne. Denn sobald die Chromosomen sich in der Prophase einer Teilung aus dem Netzwerk des ruhenden Kerns herausgesondert haben (Prochromosomen sieht man im Ruhekern nicht) zeigen sie die paarweise Anordnung und bisweilen kann man beobachten, wenn in irgendeinem Paare ein Teil der beiden Chromosomen noch mehr oder weniger netzförmig ist, dass diese beiden netzförmigen Partien einander deutlich parallel liegen. Einen durchlaufenden Kernfaden habe ich niemals gesehen. Die beiden Glieder jedes Paares hatten immer, sobald sie sichtbar wurden, je zwei freie Enden.

Zwischen den Chromosomen sind Längenunterschiede vorhanden, wie man aus der Fig. A ersehen kann. Diese bleiben während der aufeinander folgenden Kernteilungen erhalten. Ebenso wie die Anordnung zu Paaren sprechen bekanntlich auch diese konstanten Längenunterschiede für die Individualität der Chromosomen.

In normalen, in feuchten Sägespänen erzogenen Wurzeln fielen mir gelegentlich syndiploide Zellen auf. Diese verhielten sich genau wie die von Strasburger bei *Pisum* geschilderten. Bisweilen lagen sie vereinzelt, bisweilen auch in Reihen zerstreut zwischen den gewöhnlichen diploiden Zellen, von denen sie sich sofort durch ihre bedeutendere Größe unterschieden. Fig. 24, Taf. III zeigt eine Reihe dergleicher Zellen, welche in der Nähe des Wurzelvegetationspunktes lag. In den Zellen trifft man entweder einen großen Kern oder zwei diploide an. Bisweilen zählt man aber auch mehrere kleine Kerne. Studiert man Wurzelquerschnitte, dann begegnet man in zahlreichen Zellen syndiploiden Kern-



Fig. A. Normale Kernplatte aus einer Wurzel von Spinacia oleracea ( $\times$  2250). Die 12 Chromosomen liegen in 6 Paaren.

Fig. B. Syndiploide Kernplatte aus einer Wurzel von Spinacia oleracea (× 2250). Zwei gleichwertige Sätze von 6 Chromosomenpaaren sind vorhanden.

platten. In diesen ist natürlich eine doppeltgroße Anzahl Chromosomen, nämlich 24 vorhanden, wie aus der nebenstehenden Fig. B ersichtlich ist. Besonders schön tritt in dieser mit dem Zeichenapparat entworfenen, naturgetreuen und nicht etwa schematisierten Figur hervor, dass die Chromosomen in Paaren liegen. Gruppen von vier Chromosomen sah ich nie. Die vier homologen Chromosomen jedes Typus', welche in diesen Kernen vorhanden sind, bleiben also in Gruppen von je zwei liegen und diese nähern sich einander nicht, um Doppelpaare zu bilden. Die Längenunterschiede zwischen den Chromosomen gestatten aber zu entscheiden, welche Paare der Kernplatte zusammengehören.

Ich habe bei *Spinacia* auch besonders auf die Längsspaltung der Chromosomen bei den vegetativen Teilungen geachtet. Sie findet in der frühen Prophase statt, während die Chromosomen noch an der Kernwand liegen. Dabei sieht man in den Chromosomen in regelmäßigen Entfernungen hellere Stellen auftreten. Diese können nach meiner Meinung' nicht als Lininintervalle betrachtet werden, aus denen die chromatische Substanz in benachbarte Teile des Chromosoms gewandert ist. Es sind Öffnungen, Alveolen oder Vakuolen, die durch ihre Vergrößerung schließlich die Spaltung des Chromosoms herbeiführen. Wenn dieselbe stattgefunden hat, zeigen auch die Tochterchromosomen eine Abwechselung von helleren und dunkleren Stellen. Denn wo im Mutterchromosom die Vakuolen sich befanden, müssen offenbar jetzt in den Tochterchromosomen schmälere oder hellere Stellen sichtbar



Fig. C. Schematische Darstellung der Spaltung eines breiten (1 und 2) und eines schmalen (3 bis 6) Chromosoms.

sein. Hier ist noch zu bemerken, dass die beiden Tochterchromosomen unmittelbar nach der Spaltung häufig umeinander gedreht sind. Die Figuren 3-6der Textfig. C zeigen in schematischer Weise den Verlauf dieser Teilung.

Besonders weise ich darauf hin, dass ich die dunkleren Stellen, welche sowohl Mutter- wie Tochterchromosomen bei einer Teilung zeigen, also nicht als Chromomeren oder Iden betrachten möchte, d. h. als jene größere

Einheiten, zu denen die stofflichen Träger der erblichen Eigenschaften sich behufs der Teilung vereinigen sollen. Viel eher möchte ich annehmen, dass das Auftreten von Chromomeren eine mechanische Erscheinung ist, welche nur bei schmalen Chromosomen infolge der Größenzunahme der genannten Vakuolen wahrzunehmen ist. Bei breiten chromatinreichen Chromosomen wird dieses viel weniger den Anblick von Chromatinscheiben hervorrufen (1 und 2 in Textfig. C).

#### Erster Abschnitt.

#### Die Reduktionsteilung bei Spinacia oleracea.

§ 1. Historischer Rückblick.

Hinsichtlich der Frage, wie die Reduktionsteilung in Sporen-, Pollen- und Embryosackmutterzellen stattfindet, sind die verschiedenen Forscher noch immer nicht zu Übereinstimmung gelangt. Im allgemeinen ist man zwar darüber einig, dass die erste Teilung die Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte herbeiführt und dass dabei die beiden Chromosomensätze der vegetativen Generation, deren der eine von der Mutter und der andere vom Vater stammen soll, auseinandergehen. Aber in Betreff der Art und Weise, wie die Diakinesepaare zu Stande kommen, besteht noch keine Sicherheit. Haben die beiden Chromosomen, die ein solches Paar bilden, während der ganzen Prophase der Reduktionsteilung nebeneinander gelegen? Oder waren sie zuerst hintereinander angeordnet und kamen sie erst kurze Zeit vor der Diakinese nebeneinander zu liegen? Hierüber sind die Meinungen noch strittig. Sogar in Fällen, wo mehrere Forscher dasselbe Objekt studierten, wurde mehrfach keine Einigung erreicht.

Ungefähr im Jahre 1900 erschienen drei Abhandlungen, von Guignard<sup>2</sup>) über Najas, von Grégoire<sup>3</sup>) über Liliaceen und von Strasburger<sup>4</sup>) über verschiedenartige Gewächse, in denen auseinandergesetzt wurde, wie die Reduktionsteilung in den Mutterzellen stattfindet. Damals meinte man allgemein, dass die Chromosomen in einem durchlaufenden Kernfaden hintereinander angeordnet waren. Die genannten Gelehrten beschrieben nun, dass dieser Kernfaden der Länge nach gespaltet und dann nachher in eine generative Anzahl Glieder segmentiert wurde. Bei der ersten Teilung wichen die Hälften eines jeden dieser Glieder nach den Polen auseinander und fingen dabei an, eine zweite Längsspaltung zu zeigen. Dass die Teilung in dieser Weise verläuft, wird jetzt noch immer von den meisten Forschern angenommen. Nur mit dem Unterschiede, dass man jetzt annimmt, dass es keinen durchlaufenden Kernfaden gibt und dass die frühere sogen, erste Längsspaltung keine wirkliche Spaltung ist, sondern eine Folge davon, dass die Chromosomen in der frühen Prophase der Reduktionsteilung zu je zwei in Paaren angeordnet waren.

Dieses wurde im Jahre 1905 von Strasburger, Allen, Miyake und Overton<sup>5</sup>) ausführlich und für eine große Anzahl Pflanzen beschrieben. Ebenso wie von Rosenberg schon einige Zeit vorher geschehen war für somatische Kerne, nahmen sie in den Kernen der Pollenmutterzellen wahr, dass von jedem Chromosom ein Teil im Ruhestadium nicht alveolisiert war und dadurch sichtbar blieb. Overton gab diesen Chromatinkörpern den Namen Prochromosomen. In den Mutterzellen liegen diese nun vom Anfang an gepaart oder aber die Paarung wird erst kurz vor der

<sup>2)</sup> M. L. Guignard. Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le *Najas major*. Arch. d'an. micr., Bd. 2, 1899, S. 455-509.

<sup>3)</sup> Victor Grégoire. Les cinèses polliniques chez les *Liliacées*. La Cellule, Vol. XVI, 1899, S. 235-297.

<sup>4)</sup> E. Strasburger. Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Hist. Beitr., Heft VI, Jena, G. Fischer, 1900.

<sup>5)</sup> E. Strasburger. Typische und allotypische Kernteilung. — Charles E. Allen. Das Verhalten der Kernsubstanz während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von *Lilium canadense.* — K. Miyake. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monocotylen. — J. B. Overton. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1906.

Synapsis deutlich. Jedenfalls gibt es ebensoviele Paare von Prochromosomen, wie Chromosomenpaare bei den vegetativen Teilungen auftreten. Strasburger nannte die Prochromosomen in Mutterzellen Gamosomen. Dann tritt das Synapsisstadium ein, in dem sich die Gamosomen einander nähern und zu Zygosomen zusammentreten. Man stellte sich nun zwar nicht mehr vor, dass die Chromosomen in einem durchlaufenden Faden hintereinander angeordnet waren, aber meinte doch, dass es zwei nebeneinander liegende Kernfäden gäbe. In jedem derselben würden dann die zu einem der beiden vegetativen Sätze gehörigen Chromosomen hintereinander angeordnet sein und zwar so, dass in den beiden Kernfäden je zwei homologe Chromosomen einander gegenüber zu liegen kämen. Im Zusammenhang hiermit meinte man jetzt auch, dass aus dem Synapsisknäuel ein durchlaufender Doppelfaden zum Vorschein kam, dessen Längshälften aus den hintereinander angeordneten und gestreckten Gamosomen bestehen würden. Diese nannte Strasburger Gamomiten. Dann wurde beobachtet, dass die Gamomiten miteinander zu Zygomiten verschmelzen, indem die Doppelnatur des Kernfadens verschwindet. Man stellt sich vor, dass hierbei ein Umtausch der stofflichen Grundlagen der Vererbung stattfindet. Bei Lilium scheinen die Gamomiten auch wohl schon miteinander verschmolzen aus dem Synapsisknäuel zum Vorschein zu kommen. Später spalten die Zygomiten sich wieder zu Gamomiten und tritt also der Doppelfaden wieder auf. Nachher würde dieser sich in eine generative Anzahl Paare segmentieren. Diese werden kürzer und dicker und bei der ersten Teilung gehen die beiden Chromosomen, die zusammen ein Paar bilden, nach den Polen der Spindel auseinander, wobei sie eine Längsspaltung zu zeigen anfangen. Eine ähnliche Paarung und Verschmelzung von Chromosomen in der Prophase mit darauffolgender Segmentation in eine generative Anzahl Glieder nach der Synapsis war zuvor schon von Allen<sup>6</sup>) beschrieben worden. Hier möge noch eine Beobachtung von Miyake bei Galtonia und Tradescantia Erwähnung finden. Bei diesen Pflanzen sah er nach der Synapsis eine reduzierte Anzahl Paare auftreten, welche, wie er meinte, durch Segmentation eines doppelten Spirems entstanden waren. Nachdem die Paare entstanden waren, konnten ihre beiden Chromosomen aber auseinander spreizen und mit den Chromosomen anderer Paare Reihen von mehreren hintereinander angeordneten Chromosomen bilden. Dadurch wird der Schein erweckt, als ob ein Kernfaden hintereinander angeordneter, anstatt gepaarter Chromosomen in früheren Stadien vorhanden gewesen wäre.

<sup>6)</sup> Charles E. Allen. Chromosomreduction in *Lilium canadense*. Bot. Gaz., Vol. XXXVII, 1904, S. 464-470 und Nuclear division in the pollenmothercells of *Lilium canadense*. Annals of Bot., Vol. XIX, 1905, S. 189-258.

Eine wichtige Frage ist auch, ob tatsächlich ein doppelter Kernfaden vorhanden ist und ob jeder seiner beiden Teile aus der generativen Zahl hintereinander angeordneter Chromosomen besteht. Overton äußert schon die Meinung, dass es nicht notwendig ist, dass die Chromosomen in zwei durchlaufenden Fäden angeordnet seien. Ebenso Rosenberg<sup>7</sup>) in einer Arbeit über die Reduktionsteilung bei Listera, Tanacetum, Drosera und Arum. Aber vor allem ist Grégoire<sup>8</sup>) Gegner der Annahme eines "spirème continu". Er und Berghs<sup>9</sup>) huldigen auch einer einigermaßen von der Strasburger'schen abweichenden Auffassung der synaptischen Erscheinungen, obgleich sie in den Hauptpunkten mit ihm übereinstimmen. Aus dem Netzwerk des Ruhekerns sehen sie lange dünne Fäden sich herausdifferenzieren, aber keine Gamosomen. Die dünnen Fäden paaren sich schon vor dem Synapsisstadium und geben dann dem dicken Spirem seinen Ursprung. Später hat Grégoire 10) noch einmal bei mehreren Pflanzen untersucht, wie die Diakinesepaare entstehen. Er benutzte zu diesem Zwecke Galtonia, Allium fistulosum, Lilium speciosum, L. Martagon und Osmunda. Dem Ruhestadium zunächst kommt das Leptonemastadium, in welchem Paare feiner Fäden auftreten. In dem jetzt folgenden Zygonemastadium nähern diese Fäden sich einander paarweise aber sie bleiben getrennt. Nach Grégoire findet nämlich keine Verschmelzung zwischen den Chromosomen eines Paares statt. Indem die dünnen Fäden zu je zwei zusammentreten, werden scheinbar ungespaltene dicke Fäden gebildet; dieses heißt darum das Pachynemastadium. Dann entfernen die beiden zusammenstellenden Fäden jedes Paares sich wieder voneinander und drehen sich im Strepsinemastadium oft umeinander. "Ils sont plus on moins notablement entrelacés l'un autour de l'autre. Ces entrelacements sont absolument caractéristiques de la prophase hétérotypique" 11). Diese Paare umeinander gedrehter Chromosomen "n'ont plus à subir qu'un raccourcissement et un épaississement progressifs pour devenir les gemini définitifs de la dia $cinèse^{(12)}$ .

Hieraus erhellt also, dass Grégoire und Strasburger darüber einverstanden sind, dass die Diakinesepaare schon sehr früh

11) l. c., S. 372.

12) l. c., S. 373.

263

<sup>7)</sup> O. Rosenberg. Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen. Bot. Notiser, Lund 1908, S. 1-24.

<sup>8)</sup> Victor Grégoire. La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. La Cellule, Vol. XXI, 1904, S. 297-314.

<sup>9)</sup> J. Berghs. La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. La Cellule, Vol. XXI, 1904 en Vol. XXII, 1905.

<sup>10)</sup> Victor Grégoire. La formation des gemini hétérotypiques dans les végétaux. La Cellule, Vol. XXIV, 1907, S. 369-420.

in der Prophase als solche auftreten. Nur hinsichtlich untergeordneter Punkte sind sie verschiedener Meinung. Strasburger sieht dabei dicke Gamosomen, Grégoire aber feine Fäden sich paaren; ersterer nimmt außerdem während oder nach der Synapsis eine Verschmelzung wahr, die von Grégoire abgelehnt wird.

In Betreff der Hauptfrage haben mehrere Forscher sich an die Seite von Strasburger und Grégoire gestellt. Einige beobachten dabei aber in der Prophase eine Paarung dicker Gamosomen, wie Strasburger, andere eine Paarung paralleler Fäden, wie Grégoire. Zu den erstgenannten gehören z. B. Lagerberg<sup>13</sup>), der bei Adoxa, und Rosenberg<sup>14</sup>), der bei Hieracium dicke Gamosomen wahrnahm. Auch die Auffassung des Verlaufes der präsynaptischen Stadien bei Nymphaeaceen, wie dieselbe von Lubimenko und Maige<sup>15</sup>) gegeben worden ist, ist hiermit in Übereinstimmung. Gamosomen hat auch Overton<sup>16</sup>) neulich wieder bei *Thalictrum* purpurascens, Calycanthus floridus und Richardia africana geschen. Rosenberg<sup>17</sup>) beschreibt, dass *Crepis virens* in den vegetativen Kernen ihrer diploiden Generation nur sechs Chromosomen aufzuweisen hat und dass diese bei den Teilungen drei Paare verschiedener Länge bilden. In den ruhenden vegetativen Kernen sowohl wie in den Kernen der Pollenmutterzellen sind sechs mehr oder weniger deutlich in Paaren angeordnete Prochromosomen sichtbar. In der Synapsis liegen feine Fäden paarweise und verschmelzen schließlich miteinander. Auch hier gibt es also ursprünglich Gamosomen, die sich zu feinen Fäden strecken. Lundegårdh<sup>18</sup>) beobachtete bei Calendula officinalis, Achillea Millefolium, Anthemis tinctoria und Matricaria Chamomilla in den ruhenden Kernen der Mutterzellen meistens deutlich gepaarte Prochromosomen. Diese strecken sich zu Gamomiten, um nachher zu verschmelzen. So gibt es also zahlreiche Beispiele, in denen das Auftreten von Gamosomen, m. a. W.

<sup>13)</sup> T. Lagerberg. Über die präsynaptische und synaptische Entwickelung der Kerne in den Embryosackmutterzellen von *Adoxa moschatellina*. Bot. stud. tillägn. F. R. Kjellman, Uppsala 1906.

<sup>14)</sup> O. Rosenberg. Cytological studies on the apogamy in *Hicracium*. Bot. Tidsskrift, Bd. 28, 1907, S. 143-170. — O. Rosenberg. Zur Kenntnis der präsynaptischen Entwickelungsphasen der Reduktionsteilung. Svensk Bot. Tidskr., Bd. 1, 1908.

<sup>15)</sup> W. Lubimenko et A. Maige. Recherches cytologiques sur le développement des cellules-mères du pollen chez les *Nymphéacées*, Rev. gén. de Bot., T. XIX, 1907.

<sup>16)</sup> J. B. Overton. On the Organization of the Nuclei in the Pollen Mothercells of Certain Plants, etc. Ann. of Bot., Vol. XX111, Jan. 1909.

<sup>17)</sup> O. Rosenberg. Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen. Svensk Bot. Tidskr., Bd. 3, 1909, H. 1.

<sup>18)</sup> Henrik Lundegårdh. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger dikotylen Pflanzen. Svensk Bot. Tidskr., Bd. 3, 1909, H. 1.

von größeren Chromatinkörpern, die in ihrer Anzahl mit den Chromosomen übereinstimmen, beschrieben worden ist.

Andererseits ist die Kopulation feiner Fäden in der Prophase, ohne ein vorhergehendes Auftreten von Gamosomen, von Cardiff<sup>19</sup>) beschrieben worden und ebenso von Lundegårdh, und zwar bei *Trollius europaeus*, wie auch von Yamanouchi<sup>20</sup>) bei der Sporenbildung von *Nephrodium molle*.

Alle bis jetzt genannten Forscher sind also darüber einig, dass in den Ruhekernen der Mutterzellen Chromosomen gepaart nebeneinander liegen und dass sie bis zum Diakinesestadium gepaart bleiben.

Andere, gleichfalls zahlreiche, Schriftsteller haben sich aber nicht mit den Auffassungen Strasburger's und Grégoire's vereinigen können. Sie auch sehen oft die Trennung, welche früher als erste Längsspaltung betrachtet wurde. Aber sie schließen hieraus nicht auf eine Paarung von Chromosomen in der Prophase. Viel eher betrachten sie diese Trennung als eine wirkliche Spaltung, wie sie die Chromosomen bei einer normalen Teilung zeigen würden. Diese Andeutung einer Längsspaltung würde dann wieder verschwinden, je nachdem das Spirem kürzer und dicker wird. Nach dieser Auffassung gibt es wohl einen durchlaufenden Kernfaden, in welchem die Chromosomen hintereinander angeordnet sind. Aus dem Synapsisknäuel würden später Schleifen zum Vorschein kommen und ihre Schenkel würden jeder einem Chromosom entsprechen. Die Diakinesepaare würden in der Art gebildet werden, dass die Schenkel dieser Schleifen sich gegeneinander legen würden, während an dem peripheren Ende eine Querdurchschnürung der Schleifen vor sich gehen würde. Als einer der bedeutendsten Anhänger dieser Richtung muss Farmer<sup>21</sup>) genannt werden. Es sei hier besonders betont, dass er und seine Mitarbeiter Moore und Shove zum Teil dieselben Pflanzen untersucht haben wie Strasburger und Grégoire; so z. B. Lilinm, Osmunda und Tradescantia. Dasselbe gilt für Mottier<sup>22</sup>), der z. B. Podophyllum,

22) D. M. Mottier. The development of the heterotypic chromosomos in pollen mother cells. Bot. Gaz., Bd. 40, 1905 and Ann. of Bot., Bd. XXI, 1907.

265

<sup>19)</sup> I. D. Cardiff. A study of synapsis and reduction. Bull. Tor. Bot. Club, Bd. 33, 1906, S. 271-306.

<sup>20)</sup> Sh. Yamanouchi. Sporogenesis in *Nephrodium*. Bot. Gaz., Bd. 45, Jan. 1908, S. 1-30.

<sup>21)</sup> J. B. Farmer and J. E. S. Moore. New Investigations into the Reduction Phenomena of Animals and Plants. Proc. of the Royal Soc., Vol. 72, 1903.
J. B. Farmer and J. E. S. Moore. On the maiotic phase (reduction division) in animals and plants. Quart. Journ. micr. Sc., Bd. 48, 1905. — J. B. Farmer and D. Shove. On the structure and development of the somatic and heterotypic chromosomes of *Tradescantia virginica*. Quart. Journ. micr. Sc., Bd. 48, 1905.

Lilium und Tradescantia studierte. Schaffner<sup>23</sup>), der auch eine Lilium-Art, nämlich L. tigrinum, nebst Agave rirginica untersuchte, kam zu demselben Resultat. Als weitere Anhänger Farmer's nenne ich noch Lewis<sup>24</sup>), der keine Paarung von Chromosomen in präsynaptischen Stadien wahrnahm und für Pinus und Thuja beschreibt, dass hier Querdurchschnürungen in einem postsynaptischen Spirem stattfinden. Merkwürdig ist, dass Yamanouchi, welcher bei Nephrodium wohl Paarung gefunden hatte, davon bei Fucus<sup>25</sup>) nichts entdecken konnte. Hier beobachtete er ein einfaches Spirem. das aus den abwechselnd hintereinander angeordneten väterlichen und mütterlichen Chromosomen bestehen würde, und sieht er Schleifen auftreten, die je zwei mit den Enden verbundenen Chromosomen vertreten würden. In dieser Arbeit teilt er schon vorläufig mit, dass er bei Osmunda die Paarung der Chromosomen wohl beobachtet hat, und er äußert also die Meinung, dass die Reduktionsteilung nach zwei verschiedenen Typen vor sich gehen könne. Weiter stehen auch Gregory<sup>26</sup>) und Williams<sup>27</sup>) an der Seite Farmer's.

Schließlich möchte ich noch darauf hinweisen, dass die drei Forscher, welche die Reduktionsteilung bei Oenothera-Arten studiert haben, nämlich Gates<sup>28</sup>) bei O. rubrinervis, Geerts<sup>29</sup>) bei O. Lamarchiana und Davis<sup>30</sup>) bei O. grandiflora, der Meinung sind, dass diese hier im Farmer'schen Sinne verläuft. Gates nimmt in der Prophase noch eine Doppelstruktur wahr, aber meint diese wie Farmer deuten zu müssen. Geerts hat auch davon nichts geschen. Beide schen nach der Synapsis die vegetative Anzahl Chromosomen wieder auftreten, oft in langen Reihen hintereinander angeordnet. Davis sieht in diesem Stadium etwa sieben Ringe auftreten, welche zum Teil aus aus dem Synapsisknäuel zum Vorschein gekommenen Schleifen entstanden sein würden. Gates zieht aus

25) Sh. Yamanouchi. Mitosis in Fucus. Bot. Gaz., Bd. 47, 1909.

26) R. P. Gregory. Spore-formation in leptosporangiate ferns. Ann. of Bot., Bd. XVIII, 1904.

27) J. L. Williams. Studies in the Dietyotaccae I. Ann. of Bot., Bd. XVIII, 1904.

28) R. R. Gates. A study of reduction in *Oenothera rubrinervis*. Bot. Gaz., Bd. 46, S. 1-34, Juli 1908.

29) J. M. Geerts. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von Oenothera Lamarchiana. Rec. des Trav. Bot. Néerl., Vol. V, Livr. 2-4, 1909.

30) Bradley Moore Davis. Cytological studies on *Oenothera* I. Pollendevelopment of *Oenothera grandiflora*. Ann. of Bot., Vol. XXIII, No. XCII, October 1909.

<sup>23)</sup> J. H. Schaffner. Chromosome reduction in the microsporocytes of *Lilium* tigrinum. Bot. Gaz., Bd. 41, 1906 and Ann. of Bot., Bd. XX, 1906.

<sup>24)</sup> J. M. Lewis. The behavior of the chromosomes in *Pinus* and *Thuja*. Ann. of Bot., Bd. XXII, 1908.

seinen Untersuchungen folgenden Schluss<sup>31</sup>): "Evidence from this and other work shows that there are two general methods of chromosome reduction in plants, one involving a side-by-side pairing of chromatin threads (parasynapsis) to form a double spirem; the other involving an end-to-end arrangement (telosynapsis) of the maternal and paternal chromosomes to form a single spirem, which may afterward split longitudinally." Es scheint mir, dass, wo es sich um eine so fundamentale und wichtige Erscheinung handelt, dieses vorläufig unannehmbar ist. Auf diesen Punkt werde ich aber später zurückkommen, nachdem ich in den beiden folgenden Paragraphen beschrieben haben werde, wie bei *Spinaeia* die Reduktionsteilung stattfindet.

§ 2. Das Entstehen der Diakinesepaare bei Spinacia.

In der vorliegenden Untersuchung habe ich die Reduktionsteilung vornehmlich bei der Entwickelung des Pollens studiert, während ich die Teilungen von Embryosackmutterzellen nur insoweit untersucht habe, als nötig war, um mich davon zu überzeugen, dass dabei dieselben Erscheinungen eintreten als in den Pollenmutterzellen. Aus diesem Grunde werde ich mit einer Beschreibung meiner Beobachtungen an letzteren anfangen. Zuvor möge eine Bemerkung eingeschaltet werden über die Frage, wie man das Alter eines vorliegenden Stadiums beurteilen kann.

Auf Schnitten durch jugendliche Antheren, in denen sich die Mutterzellen der Pollenkörner im Ruhestadium befinden, kann man sehen, dass sowohl diese Zellen als die umgebenden Wand- oder Tapetenzellen genau aneinanderschließen. Diese Wandzellen färben sich in diesem Stadium etwas dunkler als die Mutterzellen. Je nachdem letztere in der Entwickelung fortschreiten, wird dieser Unterschied der Farbe allmählich deutlicher. Zu gleicher Zeit fangen die Wandzellen und später auch die Mutterzellen an, sich voneinander loszulösen. Wenn man diese beiden Merkmale beachtet, kann man bei der Untersuchung eines Präparats sofort beurteilen, in welchem Stadium der Entwickelung sich die Mutterzellen in einer bestimmten Anthere befinden. Bis zur Synapsis pflegen die Mutterzellen und meistens auch die Wandzellen zusammengeschlossen zu bleiben und färben sich letztere nur wenig dunkler als erstere. Hierdurch kann man also stets mit großer Gewissheit entscheiden, ob ein prä- oder aber ein postsynaptisches Stadium vorliegt.

Die Kerne der Mutterzellen weisen im Ruhestadium fast keine färbbaren Körperchen auf. Nur der Nukleolus ist deutlich sichtbar. Sobald aber die Prophase der Teilung angefangen hat, treten

<sup>31)</sup> R. R. Gates. The behavior of the chromosomes in Oenothera lata  $\times$  O. gigas. Bot. Gaz., Bd. 48, 1909, S. 195.

Chromatinkörnchen auf. Von diesen liegen je mehrere hintereinander auf einem Lininfaden. Diese Fäden liegen in geringen Entfernungen paarweise und tragen die Chromatinkörner zu je zwei einander gegenüber. Nun neigen diese Fäden zusammen und die Chromatinkörner verschmelzen (Taf. I, Fig. 5). Dadurch entstehen Bänder, die also aus zwei feinen parallelen Fäden bestehen. zwischen denen hier und da Anhäufungen von Chromatin liegen. Zwischen einem solchen Band und einem schmalen Chromosom. das sich in der Prophase einer typischen Kernteilung befindet, ist eine große Übereinstimmung zu bemerken (vgl. Textfig, C, S. 260). Aus dem weiteren Verlauf der Teilung erhellt denn auch, dass solch ein feiner Lininfaden mit hintereinanderliegenden Chromatinkörnern ein Chromosom vertritt. Das Band, das in dieser Weise durch das Zusammenneigen zweier Fäden und die Verschmelzung ihrer Chromatinkörner gebildet wird, besteht also aus zwei seitlich miteinander verbundenen Chromosomen. Weil im vegetativen Leben bei Spinacia 12 Chromosomen angetroffen werden, sollte man also auch erwarten, sechs derartige Bänder zu sehen. In diesen allerfrühsten Stadien ist dies aber noch nicht möglich. Wohl sah ich, dass jetzt am Nukleolus einige, und zwar sehr oft gerade sechs, sich dunkelfärbende Körner liegen und dass von diesen aus je ein Paar Lininfäden seinen Ursprung zu nehmen scheint. Über die etwaige Bedeutung dieser Erscheinung werde ich im letzten Paragraphen dieses Kapitels handeln. Sobald die Prophase etwas weiter fortgeschritten ist, kann man in vielen Zellen aber sechs Bänder d. h. sechs Chromosomenpaare, unterscheiden. Fig. 6 und Fig. 7 auf Taf. I geben zwei Kerne wieder, die sich in diesem Stadium befinden. Dass die Bänder, die in diesen beiden Figuren gesehen werden, doppelt sind, erhellt erstens aus den vielen Spaltungen, die darin vorkommen. Man sieht diese in beiden Figuren z. B. in dem Chromosomenpaar, das mit 1 bezeichnet ist, weiter im Paare 4 in Fig. 7 u. s. w. Zweitens erhellt die Doppelnatur der Bänder aus den gabelförmigen Enden, die häufig gesehen werden, z. B. bei Band 3 in Fig. 6 und bei Band 1 in Fig. 7. Aus diesen Figuren geht hervor, dass nicht von einem durchlaufenden, doppelten Kernfaden und noch weniger von einem einfachen Kernfaden die Rede sein kann. Jedes der 12 Chromosomen tritt in der Prophase als ein feines Fädchen auf, auf welchem sich Chromatinkörner finden, und das zwei freie Enden hat. Zwei parallele Fäden bilden zusammen ein Band, das also auch zwei freie Enden hat. Die sechs Bänder müssen also zusammen 12 freie Enden haben. Aber es ist nicht immer möglich, in einem Kerne diese alle zu sehen. Solches ist z. B. der Fall in dem Stadium, das in Fig. 8, Taf. I dargestellt ist. Wohl erhellt hier aus den vielen Spaltungen, von denen zwei durch ein Sternchen bezeichnet sind,

dass die Bänder doppelt sind. Weiter muss noch bemerkt werden, dass man natürlich nicht in allen Mutterzellen so schöne Stadien beobachten kann, als in den Figuren 6, 7 und 8 dargestellt sind. Es scheint mir, dass die präsynaptischen Studien für verschiedene Einflüsse außerordentlich empfindlich sind. Bisweilen sieht man in derselben Anthere zahlreiche Mutterzellen, deren Kerne aussehen wie in den genannten Figuren, und andere, in deren Kernen man nur einen verwirrten Komplex dünner Fäden beobachtet. Muss dies darauf zurückgeführt werden, dass diese Kerne besonders arm an Chromatin sind? Wahrscheinlicher kommt es mir vor, dass es sehr schwer ist, die präsynaptischen Stadien so zu fixieren, dass die Struktur in allen Zellen ganz unverändert bleibt. Übrigens bilden unzweifelhaft die Bilder, wie ich sie gezeichnet habe, die Mehrheit und hier ist kein Zweifel an der Doppelnatur der Bänder möglich. Vielleicht steht damit im Zusammenhang, dass auch bei denjenigen Stadien, welche unmittelbar der Bildung des Synapsisknäuels vorangehen, nicht immer dieselbe Struktur beobachtet wird. Fig. 9 auf Taf. I zeigt ein Bild, das sich an die Figuren 6 und 7 anschließt. Die Bänder sind reicher an Chromatin und dabei dicker und kürzer geworden. Übrigens sind noch sechs zu sehen und verraten sie ihre Doppelnatur durch Spaltungen und durch gabelförmige Enden, wie sie z. B. an dem rechten Ende der Paare 1 und 2 vorkommen. Die synaptische Kontraktion hat hier angefangen. Hierauf folgen Stadien, wie diejenigen, welche in Fig. 12 und 13 dargestellt sind und in denen der Synapsisknäuel fast fertig ist. Auch hier zeigt sich die Doppelnatur noch durch Spaltungen. Diese sieht man z. B. in Fig. 14 bei \*.

Es ist mir aufgefallen, dass ein Zusammenhang zwischen dem Nukleolus und dem Chromosomenkomplex zu bestehen scheint. Schon anlässlich dessen, was in Fig. 5 auf Taf. I dargestellt ist, habe ich darauf hingewiesen. Beim Entstehen des Synapsisknäuels traf es mich, dass derselbe stets zwischen dem Nukleolus und der Kernwand gebildet zu werden scheint. In Fig. 11 sieht man, wie der Nukleolus durch das Entstehen des Synapsisknäuels von der Kernwand weggedrängt wird. In weitaus den meisten Fällen liegt er später an der von der Wand abgewendeten Seite dieses Knäuels, während letzterer an der Kernwand liegt. Dabei bleiben Nukleolus und Knäuel miteinander verbunden. Fig. 11 zeigt einen Synapsisknäuel, in welchem man die sechs Chromosomenpaare nicht unterscheiden kann. Dasselbe ist der Fall in Fig. 10. Diese Figur habe ich aber gezeichnet, weil zwei der Paare darin besonders deutlich hervortreten. Sie sind mit a und b bezeichnet und weisen sehr schöne Spaltungen und doppelte Enden auf.

Jetzt ist das Stadium der Synapsis erreicht. Fig. 1, Taf. II gibt die Darstellung eines Querschnitts einer Anthere, deren Mutterzellen sich in diesem Stadium befinden. Die Wandzellen haben angefangen, sich voneinander loszulösen und weisen meistens zwei Kerne auf.

Dass Tapetenzellen mehrkernig werden können, ist eine Erscheinung, die in letzter Zeit oft die Aufmerksamkeit auf sich gezogen hat. Diese Erscheinung wird durch eine Teilung des ursprünglich vorhandenen Kerns verursacht, auf welche keine Zellteilung folgt. Auch können wohl mehr als zwei Kerne in einer Zelle auftreten, aber dies habe ich bei *Spinacia* nicht beobachtet. Von nun an färben sich diese Wandzellen sehr dunkel.

Wie wir gesehen haben, entstand der Synapsisknäuel dadurch dass sechs Bänder, aus je zwei seitlich miteinander verschmolzenen Chromosomen bestehend, sich zusammenballten. Hieraus lassen sich nun folgende Erscheinungen leicht erklären. In Fig. 2, Taf. II sieht man, dass ein dicker Faden aus dem Knäuel, der deutlich mit dem Nukleolus zusammenhängt, hervorgetreten ist und dass dieser Faden eine Andeutung einer Längsspaltung aufweist. Wenn man nun bedenkt, dass der Knäuel aus sechs durcheinander gewundenen Fadenpaaren besteht, so ist es deutlich, dass, wenn ein Knäuel sich zu lockern anfängt, ein Fadenpaar zuerst mit einem seiner freien Enden oder aber mit einem mittleren Teil heraustreten kann. Im letzteren Falle wird man also eine Schleife sich aus dem Knäuel herausschieben sehen. Ein solcher Fall ist in Fig. 3, Taf. II wiedergegeben. Hier ist ein gestreckter unzweifelhaft doppelter Faden außerhalb des Knäuels angelangt, während man weiter zwei kleine Schleifen bemerkt. Die Entwickelung des Synapsisknäuels schreitet nun fort. In Fig. 4, Taf. II sind drei kleine Schleifen und zwei gestrekte Fäden herausgekommen, von denen die beiden letztgenannten wieder deutlich doppelt sind. Die Umbiegungsstelle bei a meine ich hierdurch erklären zu müssen, dass dieses Paar als Schleife entstanden ist und dass erst später sein eines Ende aus dem Knäuel frei wurde. In Fig. 5, Taf. II sieht man außerhalb des Knäuels vier gestreckte Fäden und eine Schleife. In allen Paaren sieht man Andeutungen von Längsspaltungen, namentlich in demjenigen, welches nach oben gerichtet ist. Die beiden nach links gerichteten weisen eine Krümmung auf, die wahrscheinlich andeutet, dass sie ursprünglich Schleifen waren.

Noch etwas weiter ist das Stadium fortgeschritten, das Fig. 6, Taf. II zeigt. Hier sicht man drei Schleifen und drei gestreckte Fäden mitzerstreuten Spaltungen. Die beiden nach links gerichteten Paare sind offenbar wieder geöffnete Schleifen. Ich hebe besonders hervor, dass alle dargestellten Mutterzellenkerne nicht von dem Messer angeschnitten worden waren. Nur diejenigen Kerne habe ich zu den Darstellungen ausgewählt, über und unter denen sich bei veränderter Einstellung des Mikroskops Protoplasma zeigte. Dass die Schleifen geöffnet sind, kann also nicht dadurch verursacht sein, dass ich etwa einen Teil derselben weggeschnitten hatte.

Ein weiteres Stadium zeigt Fig. 7, Taf. II. Der Synapsisknäuel wird stets kleiner und es kommen drei Schleifen mit freien Enden, nämlich die, welche mit 1, 2 und 3 bezeichnet sind, und drei geschlossene Schleifen (4, 5 und 6) aus demselben hervor. Die Doppelfäden werden nun gleichmäßig kürzer und dicker, während sich hintereinander die verschiedenen Schleifen öffnen. In den Figuren 8 und 9, Taf. II ist nur noch eine geschlossen, in Fig. 10 sind sie alle geöffnet. Dass die dicken Fäden hier wirklich Paare sind, zeigt sich aus den stellenweise sichtbaren Spaltungen, und zugleich daraus, dass die beiden Enden, die am meisten nach links liegen, deutlich doppelt sind. Merkwürdig ist, dass das durch \* bezeichnete Paar jetzt noch eine Umbiegungsstelle aufweist, welche darauf hinweist, dass dasselbe früher Schleifengestalt gehabt haben muss. Auch sieht man, dass von allen Paaren das eine Ende in dem nun viel kleiner gewordenen Knäuel liegen geblieben ist.

In Fig. 11, Taf. II ist noch ein späteres Stadium dargestellt, in welchem die Paare noch kürzer geworden sind. Mehrere Paare sind deutlich gespalten; auch kann man bei a und b Doppelenden bemerken. In dem mit \* bezeichneten Paar sieht man wieder eine Umbiegungsstelle. Ein ähnliches Stadium zeigt auch Fig. 12, Taf. II. Die Paare a und b haben hier jedes ein deutliches gabeliges Ende, die übrigen Paare weisen in der Mitte eine Längsspaltung auf. Dies ist auch bei den beiden unteren der Fall, die eine V-förmige Gestalt haben, wahrscheinlich infolge einer früheren Schleifengestalt. Die Paare hängen, sogar bis unmittelbar vor der Diakinese, mit dem einen Ende im Knäuel zusammen. Dies zeigt sich deutlich aus Fig. 13, Taf. II. Hier haben sie ihre endgültige Gestalt erreicht, bis auf das oberste, das noch gebogen ist, aber deutlich eine Längsspaltung aufweist. Die übrigen Paare bestehen aus zwei nebeneinander liegenden Chromosomen, die nun auseinander weichen können, und zwar so, dass sie oft ein O oder ein V bilden. Zwei derartige Paare sind in diesem Kern gerade frei geworden.

Jetzt folgt das Stadium der Diakinese, das durch die Figuren 14-17, Taf. II dargestellt wird. Bezeichnend für dieses Stadium ist, dass die Paare sehr oft eine Ring- oder eine V-Form annehmen. So bemerkt man in Fig. 14 fünf V-förmige Paare und ein ringförmiges (a); V-förmige Paare sind auch in den übrigen Figuren dargestellt; einen Ring sieht man links vom Nukleolus in Fig. 16. Auch ist es möglich, dass sich die beiden Glieder eines Paares ganz voneinander trennen. Dies ist z. B. bei \* in Fig. 16 geschehen.

Fassen wir jetzt die gegebene Beschreibung der Entstehung der Diakinesepaare bei der Pollenbildung in kurzen Worten zusammen. Die zwölf im vegetativen Leben vorhandenen Chromosomen werden in der Prophase der Reduktionsteilung als achromatische oder Lininfäden sichtbar, welche stellenweise Verdickungen zeigen, die sich infolge der Anwesenheit von Chromatin dunkel färben. Diese Fäden nähern sich einander paarweise und schließlich verschmelzen die Verdickungen, welche in den beiden Fäden einander gegenübergestellt sind. In dieser Weise entstehen sechs Bänder, die je ein Paar Chromosomen vergegenwärtigen und zwei freie Enden haben. Im Synapsisknäuel sind diese Bänder durcheinandergewunden. Wenn später dieser Knäuel anfängt sich zu entwickeln, kann ein Chromosomenpaar zuerst mit einem der freien Enden aus ihm zum Vorschein kommen, aber in der Regel tritt ein mittlerer Teil als Schleife heraus. Jede von diesen Schleifen besteht aus zwei nebeneinanderliegenden und nicht aus zwei hintereinander angeordneten Chromosomen, und ist also eigentlich eine doppelte Schleife. In der Regel wird schließlich das eine Ende jedes schleifenförmigen Paares aus dem Knäuel frei, wobei eine gleichmäßige Verkürzung und Verdickung der beiden Glieder des Paares erfolgt. Hierbei kann die frühere Schleifengestalt als Umbiegungsstelle auch dann sichtbar bleiben, wenn das Paar schon stark verkürzt ist. Mit dem anderen Ende bleiben die sechs Paare lange Zeit im Knäuel zusammenhängen. Dies dauert in der Regel bis unmittelbar vor der Diakinese. Dann aber wird dieser Verband aufgehoben und legen sich die Paare der Kernwand an, wobei sie O-förmig und V-förmig werden können oder sogar ganz in die beiden zusammensetzenden Chromosomen auseinanderfallen können.

Jetzt komme ich zur Beschreibung meiner Beobachtungen an Embryosackmutterzellen. Wie man sehen wird, bestätigen sie das an den Pollenmutterzellen Gefundene.

Die junge Samenknospe ist von einem deutlichen Dermatogen überdeckt. Eine subepidermal gelegene Periblemzelle wird zur Archesporzelle. Von einem mehrzelligen Archespore habe ich nie eine Andeutung gefunden. Diese Archesporzelle teilt sich in eine periphere Wandzelle und in die mehr nach innen gelegene Embryosackmutterzelle. Im allgemeinen kann sich die Wandzelle jetzt auf verschiedene Weise verhalten; sie kann durch perikline Wände zu einer einzigen Reihe von Zellen werden; aber wo die Embryosackmutterzelle sehr breit wird, kann bei der ersten Teilung auch eine antikline Wand auftreten. Letzteres habe ich bei Spinacia beobachtet und in Fig. 1, Taf. I dargestellt. Während nun die Embryosackmutterzelle die verschiedenen Stadien der Reduktionsteilung durchläuft, teilt sich die distal gelegene Zellenschicht durch perikline Wände, wodurch die Embryosackmutterzelle allmählich tiefer im Nucellusgewebe zu liegen kommt. Die Anzahl der Schichten, die schließlich oberhalb der Embryosackmutterzelle auftreten, scheint

bei den verschiedenen *Spinacia*-Arten variieren zu können. Bei einer Art beobachtete ich, bis das Diakinesestadium erreicht war, eine allmähliche Vermehrung der Anzahl Schichten bis fünf; nach der ersten Teilung war diese Anzahl bis sieben gestiegen. Dagegen waren bei einer anderen Art während des Synapsisstadiums schon 4-6 Schichten vorhanden und in dem Stadium, in welchem die Schleifen aus dem Knäuel hervorkamen, zählte ich deren schon acht.

In der Embryosackmutterzelle sieht man im Kern, wenn derselbe in die Prophase der Teilung eintritt, gepaarte Chromatinkörner und feine parallele Fäden, die hier und da durch Chromatin verbunden sind, gerade wie in den Kernen der Pollenmutterzellen. Dieses ist in Fig. 1, Taf. I wiedergegeben und zwar etwas übertrieben, da der Lithograph die Linien etwas zu kräftig reproduziert hat.

Die Entwickelung des Synapsisknäuels erfolgt auf dieselbe Weise wie in den Pollenmutterzellen. Dies zeigt sich in den Fig. 2 und 3 auf Taf. I, in denen man dieselben Schleifen und gestreckten Fäden auch mit Andeutungen von Längsspaltungen sieht. Auch hier werden schließlich alle Chromosomenpaare mit dem einen Ende aus dem Synapsisknäuel frei, während das andere noch etwa in der Mitte des Kerns verbleibt, so dass infolgedessen daselbst noch ein Rest des Knäuels vorhanden ist.

Zu gleicher Zeit erfolgt die Verkürzung und Verdickung der Paare. Es ist zu bemerken, dass auch in Embryosackmutterzellen die schon bedeutend verkürzten Paare noch oft eine Umbiegungsstelle zeigen, welche wahrscheinlich wieder auf eine frühere Schleifengestalt zurückgeführt werden muss. Besonders interessant ist, dass die eigentliche Längsspaltung, welche gewöhnlich erst am Ende der ersten Teilung deutlich wird, hier oft schon viel früher, nämlich vor der Diakinese auftritt. Auch in der Diakinese, die durch Fig. 4, Taf. I dargestellt wird, ist sie sichtbar. Man kann hier vier gedrungene Paare zählen und ein Paar, dessen beide Chromosomen, die mit \* bezeichnet sind, sich ganz voneinander getrennt haben. Bei *a* bemerkt man aber eine vierzählige Gruppe, eine Tetrade. Dennoch sind dies nur zwei Chromosomen. Aber diese sind jedes einzeln schon längsgespalten. Gewöhnlich tritt diese Spaltung erst auf, wenn die Chromosomen nach den Polen wandern, und Tetraden. wie ich sie hier beschrieb, gehören, wenigstens im Pflanzenreich, zu den Ausnahmen.

Im allgemeinen bestätigt also die Untersuchung der Embryosackmutterzellen das, was für die Pollenbildung beschrieben worden ist.

# § 3. Die heterotypen und homoiotypen Teilungen bei Spinacia.

Nachdem einmal die Diakinesepaare gebildet sind, verläuft die Reduktionsteilung bei *Spinacia* ferner in derselben Weise, wie bei XXXI. 18 anderen Pflanzen jetzt allgemein angenommen wird. Darum werde ich sie hier nur für die Entwickelung des Pollens beschreiben.

In der Regel liegen die Chromosomenpaare in der Diakinese in der Form eines O oder eines V an der Kernwand. Wenn nun die Teilung erfolgen wird, verschwindet der Nukleolus und nimmt das Volumen des Kernes ab. Die hellgefärbten Stellen zwischen den Chromosomen werden immer kleiner und schließlich sind die Paare ganz mit Protoplasma umgeben. Man sagt dann, dass die Kernmembran verschwunden ist. Merkwürdig ist nun, dass die Paare doch ihre O-förmige oder V-förmige Gestalt behalten haben, wie in Fig. 1 auf Taf. III zu sehen ist. Dies erinnert an das, was Belajeff<sup>32</sup>) früher über das Zustandekommen der Reduktion geschrieben hat. Er glaubte, dass sich die Chromosomen paarweise in der Form eines V oder eines X in der Äquatorialebene der Spindel anordneten und dass bei der heterotypen Teilung nicht, wie jetzt allgemein angenommen wird, das eine Chromosom eines Paares nach dem einen Pol, und das zweite nach dem anderen wandere, mit anderen Worten, dass nicht die beiden Schenkel eines V oder eines X auseinandergingen, sondern dass sich das V und das X längsspalteten. Dadurch wanderten V-förmige oder X-förmige Paare nach beiden Polen und würden diese erst bei der homoiotypen Teilung in ihre beiden Glieder getrennt.

In der Kernplatte der ersten Teilung bei Spinacia fand ich aber, dass die O-förmigen oder V-förmigen Paare nicht mehr zu sehen sind (Fig. 2, Taf. III). Denn die beiden Chromosomen jedes Paares liegen nun aneinander und zwar so, dass das eine nach dem einen Pol und das andere nach dem entgegengesetzten gerichtet ist. In der Regel erfassen die Spindelfasern die Chromosomen bei dem Ende, das am meisten nach der Innenseite der Spindel gerichtet ist. Dies ist in den Fig. 4 und 5, Taf. III wiedergegeben. Bisweilen sieht man aber auch, dass ein Paar in der Mitte von den Spindelfasern erfasst wird (Fig. 3, Taf. III), wodurch dann die Chromosomen bei ihrem Auseinandergehen eine V-Form annchmen. Meistens kann man nun in jeder Spindel ein Paar finden, das wahrscheinlich in der Mitte erfasst worden ist. So scheint in Fig. 6, Taf. III, welche die Chromosomen auf dem Wege nach den Polen zeigt, das am meisten nach links liegende, sowohl im oberen als im unteren Komplex, in der Mitte an den Spindelfasern zu haften. In Fig. 7, Taf. III sind die Chromosomen bei den Polen der Spindel angelangt und sind die, welche mit a bezeichnet sind, deutlich V-förmig. Man könnte nun meinen, dass diese Form durch das Auftreten einer Längsspaltung entstehe. In

<sup>32)</sup> Belajeff. Über die Reduktionsteilung der Pflanzenkerne. Ber. d. D. Bot. Ges., 1898.

der Tat sind in Fig. 7 alle Chromosomen, die in Fig. 6 noch ungeteilt scheinen, deutlich in zwei dicht aneinanderliegende Hälften gespalten. Dennoch scheint es mir, dass die beiden in Fig. 7 mit *a* gezeichneten eine V-Form haben, weil sie in der Mitte von den Spindelfasern erfasst wurden und nicht, weil die zwei Längshälften etwas weiter auseinanderweichen als bei den anderen Chromosomen.

Zu diesem Schluss komme ich auf Grund einer Erscheinung, die ich in Fig. 8. Taf. III dargestellt habe. Man sieht, dass zwischen den Chromosomen Alveolen aufgetreten sind, von denen sie auseinandergedrängt werden. Dabei breiten sich die beiden Längshälften jedes Chromosoms, die am Ende der Teilung sichtbar geworden sind, oft auseinander, wodurch wieder V.förmige Figuren entstehen. Bei \* in Fig. 8 sieht man nun ein Chromosom, das deutlich ein doppeltes V bildet. Dies macht es sehr wahrscheinlich, dass dasselbe in der Mitte von den Spindelfasern erfasst worden war. Konnte es doch dadurch, während es nach dem Pol wanderte, die V-Form bekommen. Zugleich mit den übrigen Chromosomen erfuhr auch dieses eine am Ende der Teilung eine Längsspaltung, und so entstand also das doppelte V. Beim Entstehen der Tochterkerne wird dies nun deutlicher. Wie später beschrieben werden wird, ist es nicht unwahrscheinlich, dass in jeder Spindel stets ein Chromosomenpaar in der Mitte von den Spindelfasern erfasst wird.

Die Alveolen, wie sie in Fig. 8 beobachtet werden, werden stets größer, umgeben schließlich die Chromosomen, und die Protoplasmastränge dazwischen verschwinden. So entstehen die Tochterkerne, von denen zwei in Fig. 9 und 10, Taf. III abgebildet sind. Die Chromosomen ändern dabei nur wenig ihre Gestalt. Die durch Längsspaltung verursachte Doppelnatur tritt aber meistens deutlich hervor. Nukleolen treten jetzt nicht auf.

Ein Punkt, auf den ich noch hinweisen muss, ist das Verhalten der durchlaufenden Spindelfasern. Wenn die Chromosomen auf dem Wege nach den Polen sind, bleiben zwischen diesen nur noch sehr wenige Verbindungsfäden übrig (Fig. 6). Wenn dann die Chromosomen bei den Polen angelangt sind und die Tochterkerne zu entstehen anfangen, wird der Raum zwischen letzteren ganz mit Protoplasma gefüllt und es hat den Anschein, als ob die Spindelfasern, die noch anwesend waren, zerrissen und desorganisiert werden. Im Protoplasma bemerkt man nun zahlreiche extranukleare Nukleolen. Später, wenn die Tochterkerne gebildet sind, ist aber ein deutlicher Phragmoplast oder Verbindungsfadenkomplex zwischen den beiden Tochterkernen vorhanden. Es kommt mir unwahrscheinlich vor, dass diese sekundären Verbindungsfäden durch Spaltung der primär anwesenden entstanden sein sollten, wie jetzt ziemlich allgemein angenommen wird. Vielmehr scheint es, dass das Cytoplasma zwischen den beiden Tochterkernen sich aufs neue zu feinen Fäden

275

differenziert und dass auf diese Weise der Phragmoplast entsteht. Diese Vorstellung stimmt überein mit dem, was Postma<sup>33</sup>) neulich für das Entstehen der Phragmoplaste bei den vegetativen Teilungen in den Wurzelspitzen von *Allium* beschrieben hat. In Fig. 9, Taf. III ist ein Teil des Phragmoplasten zu sehen, während der ganze Phragmoplast, wie er zwischen den Tochterkernen liegt, in Fig. 13, Taf. III abgebildet ist.

Nachdem sie sich einige Zeit in dem dargestellten Ruhestadium befunden haben, fangen die Tochterkerne aufs neue an sich zu teilen. Die Kernhöhle wird allmählich kleiner; Protoplasmaverbindungen treten zwischen den Chromosomen auf; kleine Alveolen sind noch dazwischen sichtbar (Fig. 11 und 12, Taf. III). Aber schließlich sind auch diese verschwunden und liegen die Chromosomen, die noch mehr oder weniger ihre Doppelnatur aufweisen, frei im Protoplasma. Es ist eine auffallende Erscheinung, dass jetzt im Protoplasma um die Chromosomen herum, die sich in der Kernplatte anordnen, große Alveolen gesehen werden. Dies zeigt sich aus Fig. 13, Taf. III und wird im folgenden Kapitel näher besprochen werden. Ebenfalls die Erscheinung, die in der untersten Spindel von Fig. 13 wahrnehmbar ist, nämlich dass die Chromosomenhälften zuerst an jenem Ende auseinanderweichen, welches nicht an den Spindelfasern befestigt ist.

Der Bau der Kernplatten dieser zweiten Teilung und die Weise, wie die schon am Ende der ersten Teilung entstandenen Chromosomenhälften auseinandergehen, zeigt sich aus den Fig. 14-17 auf Taf. III. Fig. 14 stellt eine vom Pol aus gesehene Kernplatte dar. Zwischen den Chromosomen ist das Feld dunkler infolge der Anwesenheit der Spindel und hier und da sieht man auch Andeutungen von Spindelfasern. An zwei der Chromosomen beobachtet man eine V-Form. Dies kann daher kommen, dass das Chromosom als ein doppeltes V bei dem Pol der ersten Teilung angelangt ist, wie ich es beschrieben habe, und dass die beiden V-förmigen Hälften nun übereinander in der Äquatorialebene der Spindel liegen. Aber es ist auch möglich, dass sich die zwei übereinanderliegenden Hälften eines normalen, stabförmigen -Chromosoms in Bezug aufeinander ein wenig verschoben haben und dass dadurch die V-förmige Figur entsteht. Jedenfalls kann es auch bei dieser Teilung vorkommen, dass ein Chromosom in seiner Mitte von den Spindelfasern erfasst wird. Dieses zeigt sich deutlich aus Fig. 17. Man sieht hier, dass die Hälften des einen Chromosoms an dem nach der Innenseite der Spindel gerichteten Ende erfasst werden, während bei dem anderen die Spindelfasern ungefähr in der Mitte der auseinandergehenden

<sup>33)</sup> G. Postma. Bijdrage tot de kennis van de vegetatieve celdeeling bij de hoogere planten. Dissert. Groningen 1909.

Hälften befestigt sind. Ersteres ist Regel, wie u. a. aus einer Besichtigung der in den Fig. 15 und 16 dargestellten Spindeln hervorgeht. Bei \* in Fig. 16 bemerkt man aber ein Chromosom, das gebogen ist und sehr wohl in seiner Mitte an einem Büschel Spindelfasern befestigt sein kann.

Anlässlich dessen, was ich bei den Spindeln der ersten Teilung beobachtete, habe ich die Vermutung ausgesprochen, dass in jeder derselben die Chromosomen eines bestimmten Paares in ihrer Mitte von den Spindelfasern erfasst werden. Es ist nun nicht unwahrscheinlich. dass das nämliche bei den Spindeln der zweiten Teilung der Fall ist. Dies würde dann übereinstimmen mit dem, was Strasburger<sup>34</sup>) schon im Jahre 1900 für einzelne Pflanzen beschrieben hat. Er teilt nämlich mit, dass in der Prophase der zweiten Teilung die längsgespaltenen Chromosomen an derselben Stelle von den Spindelfasern erfasst werden, wo sie am Ende der ersten Teilung an denselben befestigt waren. War ein Chromosom z. B. bei der ersten Teilung an seinem Ende von den Spindelfasern erfasst, so wird dies auch bei der zweiten Teilung wieder der Fall sein. Ebenso hat eine Anheftung in der Mitte bei der ersten Teilung eine ähnliche bei der zweiten zur Folge. Wenn meine Vermutung richtig ist, dass bei Spinacia bei der ersten Teilung ein Chromosom in der Mitte erfasst wird, so geht hieraus hervor, dass dieses auch bei der zweiten Teilung der Fall sein muss. Dieses wäre dann ein Argument für die Kontinuität der Zugfasern, für ihre Anwesenheit auch in dem Ruhestadium der Kerne, obwohl man sie dann nicht beobachten kann. Auf diesen Punkt komme ich aber im folgenden Paragraphen zurück.

Eine Spindel der zweiten Teilung wird auch in Fig. 18, Taf. III wiedergegeben. Die Chromosomen weichen hier in zwei Gruppen nach den Polen auseinander und in der Äquatorialebene bleiben, ebenso wie bei der ersten Teilung, nur wenige ununterbrochene Spindelfasern übrig. Das am höchsten liegende und deshalb in der Figur am dunkelsten gezeichnete Chromosom in jeder Gruppe ist offenbar in seiner Mitte an den Zugfasern befestigt. Es hat nämlich eine V-Form, was besonders in der unteren Hälfte der Figur deutlich ist. Es fällt auf, dass diese Spindeln in diesem Stadium im allgemeinen kräftiger sind, als so lange die Kernplatte noch anwesend ist.

Jetzt verschwindet allmählich der Phragmoplast der ersten Teilung und, wenn die Chromosomen bei den Polen angelangt sind, wie in Fig. 19, Taf. III dargestellt ist, kann man davon nichts mehr sehen. In den Mutterzellen sind nun vier Gruppen von je sechs

<sup>34)</sup> E. Strasburger. Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Hist. Beitr., Heft VI, Jena, G. Fischer, 1900.

Chromosomen anwesend und zwischen denselben befindet sich dichtes Plasma, in welchem man unregelmäßig verlaufende Spindelfasern sehen kann. Noch stets kann man sehen, dass eins der Chromosomen in jeder Gruppe eine V-Form hat. Dies zeigt sich z. B. in der am meisten nach links liegenden Gruppe in Fig. 19, wo man auf den ersten Blick sieben Chromosomen zu sehen meint. In der Tat sind es aber nur sechs, aber eins derselben ist V-förmig (bei *a*) und erscheint dadurch doppelt.

Zwischen diesen Chromosomen treten nun wieder Alveolen auf (Fig. 20, Taf. III), die allmählich größer werden und sie schließlich umgeben. Dann sind die Kerne der Pollenkörner fertig. Die Körner selbst entstehen durch eine Tetradenteilung der Mutterzellen. Anfangs können die Chromosomen in den Kernen kompakt bleiben oder aber es treten Alveolen darin auf und sie zerteilen sich zu einem Netzwerk. In Fig. 21 und 23, Taf. III sind diese Alveolen noch nicht deutlich zu sehen, wohl aber in Fig. 22.

Nach einiger Zeit teilt sich nun der primäre Kern des Pollenkornes und es wird in der bekannten Weise eine generative Zelle gebildet. Ich beobachtete, dass diese sich schon in der Anthere von der Wand des Pollenkornes loslöst und dann frei in die Zelle zu liegen kommt. Dieses erfolgt in derselben Weise wie Strasburger<sup>35</sup>) für *Lilium* beschrieben hat. Allmäblich wird die Ansatzstelle der generativen Zelle an der Wand des Kornes kleiner. Dabei dringt diese kleine Zelle tiefer in das Pollenkorn hinein und zuletzt schnürt sie sich ganz von der Wand ab. Nie habe ich in den Antheren Pollenkörner mit zwei generativen Zellen gefunden und ich vermute deshalb, dass auch hier die Teilung der generativen Zelle erst im Pollenschlauch erfolgt.

Schließlich noch ein Wort über die Entwickelung der Embryosäcke. Diese ergab keine besonderen Erscheinungen und verläuft ganz normal. Wie gewöhnlich entsteht ein Embryosack mit acht Kernen und findet eine doppelte Befruchtung statt. Demzufolge findet man in den Kernplatten der sich teilenden Endospermkerne 18 Chromosomen. Dies sind drei einander gleiche Sätze. Nie beobachtete ich, dass sich hier die Chromosomen zu Gruppen von drei anordneten, ebensowenig als in den syndiploiden Kernplatten der Wurzeln je Gruppen von vier Chromosomen auftreten. Meistens lagen die 18 Chromosomen ordnungslos durcheinander. Die Anzahl der Endospermkerne ist schließlich nur gering. Das Nährgewebe besteht wenigstens größtenteils aus Perisperm. Nach Hegelmaier<sup>36</sup>

<sup>35)</sup> E. Strasburger. Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908.

<sup>36)</sup> Hegelmaier. Unters. über die Morphologie des Dikotylen-Endosperms. Zitiert in Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. III. Teil, 1. Abt. a, S. 49.

wird bei den *Chenopodiaceae* das Endosperm später vom Embryo resorbiert und ist in den reifen Samen bei dieser Familie nur Perisperm vorhanden.

## § 4. Besprechung der Resultate.

Aus den beschriebenen Beobachtungen geht hervor, dass bei Spinacia oleracea eine parallele Konjugation der Chromosomen während der Synapsis erfolgt. Sie bestätigen also die Anschauung. welche von Strasburger, Grégoire und zahlreichen anderen Forschern geteilt wird und die Häcker<sup>37</sup>) mit dem Namen "Junktionstheorie" bezeichnet. In §1 dieses Kapitels haben wir aber gesehen, dass hinsichtlich untergeordneter Punkte noch keine vollständige Übereinstimmung zwischen den Anhängern dieser Lehre erreicht ist. Erstens besteht noch keine Gewissheit über die Frage, ob die Chromosomen in einem ununterbrochenen doppelten Spirem geordnet sind. Zweitens sind die Ausichten über die Art der Elemente, die während der Synapsis miteinander paaren, geteilt. Drittens fragt es sich, ob nur eine Paarung dieser Elemente ohne Verschmelzung erfolgt, oder aber, ob die Chromosomen in der Prophase der Reduktionsteilung sich nicht nur paaren, sondern außerdem verschmelzen. Hinsichtlich dieser drei Punkte geben die Resultate meiner Untersuchung der Reduktionsteilung von Spinacia eine Antwort.

Auf die Frage, ob die Chromosomen in einem ununterbrochenen doppelten Spirem geordnet sind, oder aber sich nie mit ihren Enden vereinigen, geben viele der neuesten Abhandlungen keine entscheidende Antwort. So lassen Overton und Lundegårdh die Möglichkeit offen, dass bei verschiedenen der von ihnen untersuchten Gewächse ein durchlaufender Kernfaden vorhanden ist. Rosenberg aber beobachtet bei *Crepis virens* nicht nur einen, sondern mehrere Spiremfäden und hält es also für wahrscheinlich, dass die Chromosomen sich bei dieser Pflanze nicht zu einem ununterbrochenen Spirem vereinigen. Auch bei *Spinaeia* habe ich keine Andeutung eines ununterbrochenen Kernfadens finden können. Vor der Synapsis waren sehr oft sechs Bänder, je mit zwei freien Enden, sichtbar (Fig. 8, 9 und 11, Taf. I), und nach der Synapsis kamen auch keine Erscheinungen vor, die darauf hinweisen konnten, dass eine Segmentation eines Spirems erfolgen würde.

Was den zweiten Punkt betrifft, nimmt Grégoire, wie wir gesehen haben, an, dass aus dem Netzwerk des ruhenden Kerns parallele feine Fäden differenziert werden, die sich beim Eintritt des Synapsisstadiums aneinanderlegen, um erst wieder auseinander-

<sup>37)</sup> V. Häcker. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie, herausgeg. von Spengel, Bd. 1, 1907.

zuweichen, nachdem sie aus dem Knäuel als Doppelfäden hervorgekommen sind. Strasburger beschrieb aber, dass vor der Synapsis dicke Anhäufungen von Chromatin auftreten, die er Gamosomen nannte. Im Knäuelstadium neigen diese nur zusammen und spinnen sich zu dünnen Fäden aus, um erst viel später zu kopulieren. Infolgedessen treten aus dem Synapsisknäuel bald zwei nebeneinanderliegende dünne Fäden hervor, die noch verschmelzen müssen, bald Doppelfäden, in denen diese Verschmelzung schon erfolgt ist.

Bei Spinacia sah ich in frühen präsynaptischen Stadien keine dichten Anhäufungen von Chromatin; es sind also keine Gamosomen in einer der der Chromosomen entsprechenden Anzahl vorhanden. Dem, was Grégoire beschrieben hat, entsprechend, sah ich feine parallele Fäden auftreten, auf denen in gewissen Entfernungen Chromatinkörner sichtbar waren. Diese Fäden näherten sich einander paarweise und dadurch entstanden Bänder, die je zwei Chromosomen vertraten. Ihre Anzahl war die generative. Schon bevor der Synapsisknäuel sich zu bilden anfing, hatte also die Kopulation angefangen. Aus dem Knäuel traten später dicke Fäden hervor, die je länger je deutlicher eine Längsspaltung aufzuweisen anfingen.

Unmittelbar bevor der Synapsisknäuel entsteht, sah ich oft bei Spinacia, dass diese sechs Körperchen, die also je zwei Chromosomen vertraten, viel kürzer waren als die Schleifen, die später aus dem Knäuel hervorkommen sollten (Fig. 11, Taf. I). Diese Körperchen stimmen hierin mit den Zygosomen von Strasburger überein, aber unterscheiden sich in dieser Hinsicht von denselben. dass hier, wie aus den vorangehenden Stadien erhellt, die beiden Chromosomen jedes Paares schon miteinander verschmolzen sind, während Zygosomen aus zwei nebeneinanderliegenden, aber nicht kopulierten Gamosomen bestehen. Nach Strasburger strecken sich diese nebeneinander zu Gamomiten und verschmelzen erst dann. Die Körperchen, die ich bei Spinacia vor der Synapsis beobachtete, strecken sich nach dem Knäuelstadium gleichfalls in erheblichem Maße, ebenso wie das bei Zygosomen der Fall ist. Man kann also sagen, dass der Verlauf der Reduktionserscheinungen bei Spinacia den Beobachtungen von Strasburger, aber gleichfalls denen von Grégoire entspricht, weil schon in der frühen Prophase feine parallele Fäden miteinander paaren.

Aus meinen Beobachtungen und aus einem Studium der Literatur glaube ich also schließen zu dürfen, dass die Verschmelzung der Chromosomen zu verschiedenen Zeiten anfangen kann. Hat eine Pflanze in ihren vegetativen Kernen stark entwickelte Prochromosomen und kommen diese auch in den Mutterzellen vor, in denen sie dann Gamosomen genannt werden, so könnten sich diese ganz in der Weise, wie Strasburger und seine Schüler dieses im

Jahre 1905 beschrieben haben, erst zu feinen Fäden ausspinnen, bevor sie kopulieren. Dasselbe könnte in anderen Pflanzen ohne oder mit kleineren Prochromosomen der Fall sein, wenn eine Mutterzelle nur ein kurzes Ruhestadium durchläuft, nachdem sie entstanden war und also die Chromosomen nicht vollständig in den Ruhezustand übergegangen waren. Bei Pflanzen, in deren Mutterzellen aber aus irgendeinem Grunde während des Ruhezustandes keine Chromatinmassen von beträchtlichen Dimensionen, sondern nur ein sehr feines Netzwerk vorkommt, wie dieses ja bei Spinacia der Fall ist, wäre dann die Möglichkeit größer, dass feine Fäden auftreten, welche schon sehr bald zur Kopulation übergehen, wobei dann dickere Körperchen, die mit Zygosomen zu vergleichen sind, entstehen können oder nicht. In den Pollenmutterzellen von Spinacia herrscht nun in den verschiedenen Zellen in dieser Hinsicht ein gewisser Grad von Variabilität, was dafür zeugt, dass die genannten Typen nicht wesentlich voneinander verschieden sind.

Auf die dritte Frage, ob die Chromosomen in der Prophase der Reduktionsteilung nicht nur paaren, sondern außerdem verschmelzen, habe ich hiermit zugleich die Antwort gegeben. Da Grégoire die Kopulation zwischen den feinen Fäden im Zygonemastadium in Abrede stellt, habe ich insbesondere auch die Paarung der Fäden in der Prophase der Reduktionsteilung beachtet. Ich sah, dass die Chromatinkörner, die auf den parallelen Lininfäden einander gegenüber angeordnet waren, miteinander verschmolzen (Fig. 7, Taf. I). Die dunkleren Stellen in den Bändern, die dadurch entstanden, kann man nicht etwa dadurch erklären, dass man annimmt, dass die Chromosomen umeinander gedreht sind. Ich wies auch schon darauf hin, dass ein solches Band eine große Übereinstimmung mit dem Bild zeigt, das ein Chromosom darbietet, welches sich in der Prophase einer typischen Mitose teilt. Weiter will ich hier daran erinnern, dass die Längshälften eines Chromosoms, das sich in der Prophase einer vegetativen Kernteilung geteilt hat, oft umeinander gedreht sind. Diese Erscheinung ist also nicht "absolument caractéristique de la prophase hétérotypique", wie Grégoire meint. Dies ist auch deshalb von Bedeutung, weil Janssens<sup>38</sup>) eine "Théorie de la Chiasmatypie" daran geknüpft hat, nach welcher die Chromosomen in der Prophase einer heterotypen Teilung bei ihrer Umschlingung ganze Stücke umtauschen sollten. Es scheint mir, dass sowohl die Umschlingung zweier Chromosomen in der Prophase der Reduktionsteilung als auch die Umschlingung der Hälften eines Chromosoms in der Prophase einer typischen Teilung mechanische Erscheinungen ohne weitere physiologische Bedeutung sind.

<sup>38)</sup> Siehe: La Cellule, Bd. XXV, Juli 1909.

Bei Spinacia beobachtete ich, wie ich schon gesagt habe, eine Verschmelzung von Chromatinkörnern, die auf den parallelen Lininfäden paarweise einander gegenüber angeordnet waren. Es stellt sich nun die Frage: wie kommen die Körner gerade einander gegenüberzustehen, bevor die Verschmelzung eintritt? Oben habe ich die Meinung erörtert, dass die sogenannten Chromomeren infolge mechanischer Ursachen entstehen und bei vegetativen Teilungen, sowohl in Mutterals in Tochterchromosomen, nur dann auftreten, wenn diese schmal sind und wenig Chromatin enthalten. Treten nun bei Spinacia im Leptonemastadium der Reduktionsteilung doch solche Chromomeren auf? Macht sich doch ein Streben der stofflichen Vererbungsträger kenntlich, sich zu höheren Einheiten zu vereinigen im Zusammenhang mit den weiteren Teilungserscheinungen? Dies kommt mir nicht wahrscheinlich vor. Ich erinnere hier an das, was Grégoire anlässlich der Tatsache sagt, dass auch er bei den von ihm untersuchten Pflanzen im Leptonemastadium sogenannte Chromomeren beobachtete<sup>39</sup>). "Les chromomères situés le long des filaments ne sont pas des corpuscules autonomes, des unités morphologiques nettement définies, mais bien des tractus plus épais et plus chromatophiles situés sur le filament chromosomique. Ces renflements chromatiques doivent s'expliquer, au moins en partie, comme dûs à un étirement subi par les filaments et leur correspondance d'un filament à l'autre trouve probablement son explication dans le fait que cet étirement n'est subi par les filaments que lorsqu'ils sont déjà intimement rapprochés: cette élongation est donc subie par eux d'une façon identique." Dies kann nur schwerlich eine Erklärung dafür geben, dass bei Spinacia in der frühesten Prophase die Chromatinkörner gepaart auftreten. Aber wir müssen bedenken, dass auch die Ursachen, infolge deren in vegetativen Kernen die homologen Chromosomen Paare zu bilden pflegen, unbekannt sind und weiter, dass auch die Prochromosomen oft gepaart sind. Hieraus geht also hervor, dass, wenn von den zwei Chromosomen eines Paares ein Teil alveolisiert ist, der sichtbar bleibende Teil in vielen Fällen gleichfalls homolog ist. Aber dann liegt es auf der Hand zu fragen: warum sollten dann in der Prophase der Reduktionsteilung nicht auch "des tractus plus épais et plus chromatophiles" der beiden Chromösomen, dank ihrer uns unbekannten Homologie, zu gleicher Zeit und gepaart sichtbar werden? Diese Betrachtung spricht meines Erachtens gegen die Auffassung dieser Körperchen als Chromomeren.

Auch bei der Längsspaltung der Schleifen nach dem Pachynemastadium habe ich bei *Spinacia* keine Andeutung der Anwesenheit von Chromomeren gesehen. Im Zusammenhang mit der mechanischen Erklärung des Entstehens der Chromomeren, die ich in der Einleitung gab, ist eine Mitteilung von Lundegårdh wichtig. Wo er über die Spaltung der Doppelfäden nach der Synapsis spricht, sagt er<sup>40</sup>): "Wie bei *Trollius* konnte ich auch bei *Matricaria* die Anwesenheit eines in Chromomeren zerteilten Spirems konstatieren. Dagegen habe ich immer einen glatten und anscheinend homogenen Kernfaden bei *Achillea* und *Anthemis* gefunden." "Das Spirem ist bei *Matricaria* sehr dünn und lang und durchsetzt den Kern in vielen Krümmungen und Schlingen." Auch hier treten also nur bei schmalen Chromosomen Chromomeren auf. Dies spricht für die gegebene Erklärung.

Einige Bemerkungen mögen hier im Zusammenhang mit meinen Beobachtungen an *Spinacia* noch beigefügt werden.

An erster Stelle ist die Diakinese hier merkwürdig, weil die beiden Glieder der verschiedenen Chromosomenpaare sich in größerem oder geringerem Maße voneinander loslösen können. Es können V-förmige und O-förmige Paare entstehen und die beiden Glieder eines Paares können sich sogar ganz trennen (Fig. 14—17, Taf. II). Dies ist eine Erscheinung, auf welche in letzter Zeit besonders Strasburger hingewiesen hat und zwar u. a. für *Thymelaeaccae*<sup>41</sup>) und für *Urtica*<sup>42</sup>). In extremen Fällen können natürlich alle Paare in ihre beiden Komponenten auseinanderfallen. Dies kann erklären, weshalb Geerts bei *Oenothera Lamarckiana* nach der Synapsis die vegetative Anzahl Chromosomen wieder auftreten sah<sup>43</sup>).

Besonders wichtig scheint mir auch die Feststellung der Tatsache, dass die Chromosomenpaare sehr oft bis unmittelbar vor der Diakinese in der Form eines Sterns in Zusammenhang bleiben. Ich glaube, dass sich hierdurch das Entstehen von Ketten hintereinander angeordneter Chromosomen, wie z. B. Miyake sie für *Galtonia* und *Tradescantia* beschrieben hat, auf einfache Weise erklären lässt. Stellt man sich nämlich vor, dass in diesem sternförmigen Stadium einige Paare anstatt an dem peripheren Ende an dem zentralen ihre beiden Komponenten spreizen lassen und dass letztere miteinander verbunden bleiben, dann gelangt man damit zu jenen Reihen aufeinanderfolgender Chromosomen. Meiner Meinung nach gilt diese Entstehungsweise auch für die Ketten, welche Gates bei *Oenothera rubrinervis* beobachtet hat und die er dadurch zu erklären sucht, dass er annimmt, die Chromosomen seien hier bereits

283

<sup>40)</sup> l. e., S. 110.

<sup>41)</sup> E. Strasburger. Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Hist. Beitr., Heft VII, 1909, S. 73.

<sup>42)</sup> E. Strasburger. Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 47, 1910, Heft 3, S. 246.

<sup>43)</sup> J. M. Geerts. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. Rec. des Trav. Bot. Neerl., Vol. 5, 1909.

während der Synapsis hintereinander angeordnet. Damit gelangt er, in Übereinstimmung mit der Auffassung von Farmer und seiner Schule, zu der Vorstellung, dass die Paare durch Umbiegung, d. h. durch Faltung entstehen.

Ich komme nun zu einem zweiten Punkt. Es kommt mir nämlich vor, dass die Weise, in welcher die Paarung der Elemente in den präsynaptischen Stadien bei *Spinacia* erfolgt, imstande ist, die Kontroverse, die noch über die Reduktionsteilung herrscht, aufzuklären.

Am Ende des ersten Paragraphen dieses Kapitels habe ich darauf hingewiesen, dass Gates sich vorstellt, dass sich im Pflanzenreich zwei Typen der Reduktionsteilung finden.

Bei einem Teil der untersuchten Pflanzen sollte sie nach der schon genannten Junktionstheorie, bei einem anderen Teil nach der sogen. Faltungstheorie erfolgen. Ich habe schon darauf hingewiesen, dass dies, mit Rücksicht auf die große Wichtigkeit der Erscheinung, nicht wohl annehmbar ist. Hier mögen noch einige weitere Argumente folgen.

Erstens haben die Anhänger der beiden Richtungen sehr oft dieselben Pflanzen untersucht. Für diese kann also offenbar nur eine der Ansichten die richtige sein. Dies führt zu der Vermutung, dass solches wohl auch für diejenigen Arten der Fall sein kann, welche nur von einer der Parteien untersucht wurde. Ferner scheint es mir, dass die Darstellungen, welche von den Vertretern der Junktionstheorie gegeben werden, in der Regel ihre Ansicht besser beweisen als diejenigen, welche die Anhänger der Faltungstheorie für ihre Anschauung geben. Man vergleiche z. B. die Figuren, welche Yamanouchi zwingen, sich für *Fucus* zu letztgenannter Theorie zu neigen, während er für *Nephrodium* eine Paarung vor der Synapsis beschrieben hat.

Was mir nun ein wichtiges Resultat meiner Untersuchung der Reduktionsteilung bei Spinacia zu sein scheint, ist, dass die Elemente, welche vor der Synapsis miteinander paaren, sehr feine Fäden sind. Möglicherweise ist dieses ein Punkt, der der Aufmerksamkeit der Anhänger der Faltungstheorie entgangen ist, wenigstens in einigen Fällen. Ich denke hier insbesondere an die Tatsache, dass jetzt drei Forscher für das Geschlecht Oenothera gemeint haben, dass hier die Reduktionsteilung nach Farmer's Schema verlaufe. Dennoch ist dies meines Erachtens durchaus nicht bewiesen. An erster Stelle vermute ich, dass hier in frühen präsynaptischen Stadien Fäden kopulieren, die noch feiner sind als die bei Spinacia. Dies schließe ich aus Fig. 3, Taf. VI, aus den Fig. 8 und 9 auf Taf. XII von Geerts' Untersuchung der Reduktionsteilung bei Oenothera Lamarckiana, und weiter aus Fig. 10, Taf. XLI der Abhandlung von Davis über O. grandiflora. Die Bänder, welche man in diesen

Figuren sieht, kann man vergleichen mit denen, welche ich für *Spinacia* dargestellt habe. Nur sind sie weniger deutlich, was ich darauf zurückführe, dass die von diesen Forschern gewählte Chrom-Osmium-Essigsäure vielleicht kein so geeignetes Fixierungsmittel für frühe präsynaptische Strukturen ist als der Alkoholeisessig, den ich bei *Spinacia* anwendete. Ich bin also der Meinung, dass auch bei *Oenothera* eine Paarung von Elementen in der Prophase der Reduktionsteilung erfolgt. Dass nach der Synapsis hier die vegetative Anzahl Chromosomen auftritt und diese in Reihen hintereinander angeordnet sein können, ist kein Bedenken gegen diese Anschauung, wie ich oben schon erörtert habe.

Übrigens bin ich der Meinung, dass *Oenothera* kein sehr zweckmäßiges Material für die Untersuchung der Reduktionsteilung bietet. Davon habe ich mich persönlich überzeugt.

Als letzten Punkt wünsche ich eine Hypothese über die Natur der Zugfasern aufzustellen. Meiner Meinung nach bestehen diese als solche fort und sind sie auch im Ruhezustande der Kerne anwesend, obwohl sie dann unsichtbar sind. Ich schließe dies aus den folgenden, bereits genannten Beobachtungen bei Spinacia. Erstens treten in der Prophase der Reduktionsteilung dunkle Körner auf, welche am Nukleolus liegen, wohin je ein Paar parallel liegender Lininfäden zu wandern scheint. Später entsteht der Synapsisknäuel fast stets zwischen dem Nukleolus und der Kernwand und drängt also den Nukleolus nach dem inneren Teil des Kerns. Dabei bleiben Knäuel und Nukleolus auffallend miteinander verbunden. Zweitens werden bei der homoiotypen Teilung die Chromosomen stets an derselben Stelle von den Zugfasern erfasst als bei der heterotypen Teilung der Fall war. Was das erste Argument betrifft, muss ich noch erwähnen, dass ich mir vorstelle, dass die Zugfasern am Ende der Teilung, infolge deren der Kern der Mutterzelle entstand, von dem sich bildenden Nukleolus umgeben wurden. Ebenso wie die Chromosomen lagen sie dabei paarweise. Demzufolge verlaufen sie auch später in der Prophase der Reduktionsteilung paarweise nach dem Nukleolus.

In der Literatur sind ferner verschiedene Argumente zu finden, die meines Erachtens für eine Kontinuität der Zugfasern zeugen. Insbesondere meine ich hier die Mitteilungen über Polarität. So sagt Grégoire, wo er die Prophase der Reduktionsteilung in den Sporenmutterzellen von Osmunda bespricht<sup>44</sup>): "On voit des filaments minces nettement orientés vers un pôle du noyau." "Ils sont groupés deux par deux et déjà quelques-uns sont associés intimement et entrelacés." Und weiter weist er darauf hin, dass dies ist<sup>45</sup>): "le premier exemple, dans les plantes, de cette polarité

<sup>44)</sup> l. c., 1907, S. 378.

<sup>45)</sup> l. c., 1907, S. 388.

si nette des filaments lepto-zygotènes." Diese Erscheinung lässt sich in ausgezeichneter Weise durch eine Kontinuität der Zugfasern erklären.

Eine derartige Beobachtung machte Yamanouchi bei Nephrodium<sup>46</sup>). Ebenso zeigt eine Darstellung der Prophase der Teilung einer Pollenmutterzelle von Calendula officinalis (Fig. 40), die Lundegårdh gibt, Fadenpaare, welche nach dem Rand des Nukleolus verlaufen, ebenso wie ich dies bei Spinacia beschrieben habe. Weiter weist Harper<sup>47</sup>) auf einen Zusammenhang zwischen der Stelle, wo der Synapsisknäuel entsteht und dem Centrosom bei Fungi.

Ich glaube also schließen zu dürfen, dass eine Hypothese über die Kontinuität der Zugfasern Existenzberechtigung hat.

#### Zweiter Abschnitt.

#### Die Rolle der Vakuolen bei den Kernteilungen.

§ 1. Beobachtungen an Spinacia oleracea.

Bei der Untersuchung der Teilungserscheinungen in Spinacia habe ich insbesondere meine Aufmerksamkeit auf die Art der Kernmembran und das Verhalten der Chromosomen beim Eintreten und beim Verlassen des Ruhezustandes gerichtet. Es kommt mir vor, dass Vakuolen dabei eine wichtige Rolle spielen und ich werde das in diesem Paragraphen näher zu erörtern suchen.

Ziemlich allgemein wird angenommen, dass die Vakuolen erwachsener Zellen aus Alveolen des Cytoplasma entstehen, welches in meristematischen Zellen den Kern umgibt.

So sagt Koernicke<sup>45</sup>): "gehen doch die Vakuolen aus Waben des Alveolarplasma hervor, welche sich vergrößern, abrunden und zur Bildung größerer Safträume miteinander verschmelzen." Went hat aber entdeckt, dass in meristematischen Zellen genau dieselben Vakuolen vorkommen wie in erwachsenen, und somit sind die sogen. Alveolen tatsächlich kleine Vakuolen, die je von einem Tonoplasten umgeben sind, ebenso wie diejenigen der älteren Zellen; auch haben sie dieselben Eigenschaften wie diese. Diese wichtige Entdeckung bildet den Ausgangspunkt für die jetzt folgenden Betrachtungen über den Bau der Kerne und Chromosomen und, im Zusammenhang damit, über ihre Teilungserscheinungen.

Fangen wir unsere Besprechung mit der Frage an: Welche ist die Natur der Kernmembran? Wie wird sie nach einer Teilung gebildet; wie verschwindet sie, wenn ein Kern sich zu teilen anfängt?

46) l. e., S. 20.

47) R. A. Harper. Sexual reproduction and the organization of the nuclei in certain mildews. Publ. Carnegie Institution, Washington. Nr. 37, 1905.

48) M. Koernicke. Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XXI, 1903, S. (68). Für die Untersuchung des Entstehens der Kernwand bei *Spinacia* sind die vegetativen Teilungen nicht sehr zweckmäßig, weil die Chromosomen einen sehr dichten Knäuel bilden, wenn sie bei den Polen angelangt sind. Zu diesem Zwecke kann man sich besser an die ersten und zweiten Teilungen in den Pollenmutterzellen wenden. Diese erwiesen sich für diese Untersuchung als besonders günstig.

Nachdem bei der ersten Teilung die längsgespaltenen Chromosomen bei den Polen der Spindel angelangt sind, liegen sie anfangs dicht zusammen (Fig. 7, Taf. III). Bald aber sieht man zwischen ihnen Alveolen, von denen sie auseinandergedrängt werden (Fig. 8, Taf. III). Wie kann diese Erscheinung erklärt werden? Anfänglich ist die Chromosomengruppe ganz von Protoplasma umgeben, in welchem zahlreiche sowohl größere als kleinere Vakuolen vorkommen, welche ihm die bekannte Schaumstruktur geben. Dann treten zwischen den Chromosomen Alveolen auf, die sich gar nicht von denen des umgebenden Plasma unterscheiden. Hieraus darf man schließen, dass in dem Plasma zwischen den beim Pol angelangten Chromosomen anfänglich zahlreiche sehr kleine Vakuolen anwesend waren, die nun anzuschwellen und die Chromosomen auseinanderzudrängen anfangen. Letztere behalten dabei ihre Gestalt und lassen nur ihre beiden Längshälften etwas weiter auseinanderspreizen. Zwischen ihnen ist in Fig. 8 eine Anzahl feiner Linien sichtbar. Dies sind die Wände der genannten Vakuolen. Allmählich werden diese nun größer und schließlich umgeben sie allseitig die Chromosomen, die auch dabei keine merklichen Veränderungen erfahren. Auf diese Weise entsteht die Wand der Tochterkerne. Dieses beobachtete ich in allen untersuchten Mutterzellen. Nie sah ich, dass Polarstrahlungen auf irgendwelche Weise mitwirkten, die Kernmembran zu bilden, wie man wohl annimmt. Daraus schließe ich deshalb, dass die Kernwand ein Tonoplast oder eine Vakuolenwand ist und dass der Kernsaft mit dem Zellsaft zu vergleichen ist.

Nun stellt sich die Frage, ob man sich vorstellen soll, dass die Kernhöhle aus einer einzigen Vakuole oder aus mehreren aneinanderschließenden besteht. Um eine Antwort zu finden, betrachten wir die Linien, die in der angeführten Fig. 8 auf Taf. III zwischen den Chromosomen gesehen werden. In den Fig. 9 und 10, welche die Tochterkerne während der Interkinese vorstellen, sind diese verschwunden. Zwei Erklärungen dieser Erscheinung sind möglich: entweder die Wände der Vakuolen sind so dünn geworden, dass man sie nicht mehr sieht; in diesem Falle wäre nur scheinbar eine große Vakuole, nämlich die Kernhöhle da. Oder die verschiedenen ursprünglich zwischen den Chromosomen vorhandenen Vakuolen sind tatsächlich zu einer einzelnen großen verschmolzen. Nimmt man an, dass die Wände bestehen geblieben sind, so ist es deutlich, warum die Chromosomen an eine bestimmte Stelle im Kern gebunden sind. Nimmt man aber an, dass sie verschwunden sind und dass also die Chromosomen frei in die Kernhöhle zu liegen kommen, so müsste man zu Hypothesen über die Natur des Kernsaftes seine Zuflucht nehmen, um zu erklären, warum die Chromosomen nicht durch die Schwerkraft gezwungen werden, sich in einem bestimmten Teil der Kernhöhle anzusammeln. Schließlich könnte man auch erwägen, dass die Wände zum Teil verschwinden können, während zwischen den Vakuolen noch Plasmafäden übrig bleiben, die mit den Plasmasträngen in erwachsenen Zellen vergleichbar sind.

Zur Zeit, wenn die Tochterkerne der zweiten Teilung entstehen, kann man dieselben Erscheinungen beobachten. Wieder werden die Chromosomen, die anfänglich dicht aneinander bei den Polen der Spindel lagen (Fig. 19 auf Taf. III), von an Volumen zunehmenden Vakuolen voneinandergedrängt (Fig. 20, Taf. III). Diese umgeben sie schließlich und bilden so die Kernwand, ohne dass die Chromosomen dabei eine merkliche Veränderung erfahren (Fig. 21, Taf. III). Auch hier ist es deutlich, dass eine Polarstrahlung beim Entstehen der Kernmembran keine Rolle spielen kann. Später, in den Tochterkernen, sind zwischen den Chromosomen keine Plasmaverbindungen mehr zu sehen. Dieses muss wiederum entweder dadurch erklärt werden, dass die Wände zwischen den verschiedenen Vakuolen, welche die Kernhöhle bildeten, zu dünn wurden, um noch sichtbar zu sein, oder dadurch, dass sie wirklich verschwanden, indem sich die Vakuolen miteinander zu einer großen Vakuole, der Kernhöhle, vereinigten.

Beim Anfang einer Kernteilung spielt sich, wie zu erwarten ist, der umgekehrte Vorgang ab. Das Verschwinden der Kernmembran in der Prophase einer Teilung ist nichts anderes als das Kleinerwerden der Vakuolen, welche die Chromosomen umgeben, wodurch letztere schließlich frei ins Protoplasma zu liegen kommen.

In Fig. 1 auf Taf. III ist dies für den Kern einer Pollenmutterzelle von *Spinacia*, der gerade das Diakinesestadium verlassen hatte, dargestellt. Man sieht, dass die Chromosomenpaare noch dieselbe Gestalt haben wie in der Diakinese. Das Protoplasma drängt sich zwischen sie, während nur in der Mitte noch einige offene Stellen übrig geblieben sind. Dies sind die Kernvakuolen, die allmählich kleiner werden. Schließlich sind ihre Dimensionen so gering, dass man sagen kann, dass die Chromosomenpaare frei im Protoplasma liegen. Zugleich entsteht die Spindel, wobei man nur geringe Andeutungen eines multipolären Ursprungs beobachtet.

Dieselbe Erscheinung wiederholt sich, wenn die Tochterkerne sich zu teilen anfangen (Fig. 11 und 12 auf Taf. III). Allmählich wird die Kernhöhle kleiner; es treten zwischen den Chromosomen Plasmaverbindungen auf, die offenbar Wände von Kernvakuolen sind, und das Plasma drängt sich zwischen die Chromosomen. Schließlich sind die hellen Stellen zwischen ihnen verschwunden. Die Kernvakuolen haben ihr Volumen auf ein Minimum zurückgebracht und die Chromosomen liegen also frei im Protoplasma.

Wenn die Kernmembran verschwindet und die Kernhöhle kleiner wird, sieht man zwischen den Chromosomen wieder Plasmaverbindungen erscheinen, welche Vakuolenwände sind. Dass diese jetzt wieder auftreten, erhöht die Wahrscheinlichkeit, dass die Kernhöhle nicht eine einzige Höhle war, sondern aus zahlreichen aneinanderschließenden Vakuolen mit unsichtbaren, dünnen Wänden bestand. Wäre die Kernhöhle nur eine einzige Vakuole, so müsste man annehmen, dass dem Kleinerwerden der Vakuolen Teilungen vorangingen. Im anderen Fall werden einfach die unsichtbaren, aber tatsächlich vorhandenen Wände wieder deutlich.

Weiter spricht meiner Meinung nach folgende Erscheinung für die Auffassung der Kernwand als Tonoplast und der Kernhöhle als ein Vakuolenkomplex.

Wenn sich eine Pollenmutterzelle im Stadium der Diakinese befindet, sieht man in ihrem Cytoplasma nur sehr kleine Vakuolen. Sobald sie sich aber in einem Teilungsstadium befindet und die Chromosomen in der Kernplatte liegen oder auf der Wanderung nach den Pollen der Spindel begriffen oder bei denselben angelangt sind, sind im Protoplasma der Zelle die Vakuolen groß geworden (Fig. 7, Taf. III). Dies ist leicht verständlich, wenn man die Kernmembran als Tonoplast und die Kernhöhle als einen Komplex von Vakuolen auffasst. Denn das Größerwerden der Vakuolen im Cytoplasma kann dann auf Kosten der Kernvakuolen erfolgt sein. Sind später die Tochterkerne der ersten Teilung entstanden, so beobachtet man im Cytoplasma wiederum nur kleine Vakuolen. Fangen sie aber aufs neue an sich zu teilen und ist ihre Wand verschwunden, dann sind die Safträume des Plasma wieder groß geworden. Dies sieht man z. B. in Fig. 13 auf Taf. III. Sind endlich die Tochterkerne dieser zweiten Teilung fertig, so sind die Alveolen des Plasma wieder klein geworden und in den jungen Pollenkörnern ist letzteres denn auch feinmaschig. Hieraus geht somit hervor, dass die Kernhöhle an Volumen auf Kosten der Vakuolen des Protoplasma zunehmen und umgekehrt Säfte an letztere abtreten kann. Dies spricht für die Auffassung ihrer Wand als Tonoplast.

Fassen wir jetzt in kurzen Worten das bis jetzt Besprochene zusammen.

Die Kernmembran ist ein Tonoplast. Beim Ende einer Teilung liegen die Chromosomen anfangs dicht zusammen und frei im Protoplasma. Dann schwellen kleine Vakuolen, die in diesem XXXI. 19 Plasma zwischen den Chromosomen vorhanden sind, an. drängen dadurch die Chromosomen auseinander und umgeben sie schließlich allseitig. In dieser Weise wird die Kernwand gebildet. Wahrscheinlich vereinigen sich die verschiedenen Vakuolen, welche die Kernhöhle bilden, nicht zu einer einzigen; aber ihre Wände bleiben bestehen, obgleich sie zu dünn sind, um beobachtet werden zu können. Die Zunahme an Volumen der Kernvakuolen erfolgt auf Kosten des Inhalts der Vakuolen des Protoplasma. Wenn ein Kern sich zu teilen anfängt und die Kernmembran verschwindet, spielt sich der umgekehrte Vorgang ab. Die Kernvakuolen werden dann allmählich kleiner, indem sie ihren Saft an die Vakuolen des Protoplasma übertragen. Schließlich sind sie so klein, dass die Chromosomen frei ins Protoplasma zu liegen kommen. Da, wie Went gefunden hat, in einer einzigen Zelle Vakuolen mit verschiedenen Eigenschaften vorkommen können, ist es sehr wohl möglich, dass sich die Kernvakuolen in mancher Hinsicht von den anderen Vakuolen der Zelle unterscheiden<sup>49</sup>).

Jetzt komme ich zu der Besprechung eines folgenden Punktes und werde zu beweisen suchen, dass auch in den Chromosomen selbst Vakuolen vorhanden sind und die Formveränderungen bedingen, welche diese Körper beim Eintreten und beim Verlassen des Ruhezustandes zeigen.

Für das Studium der Formveränderungen der Chromosomen beim Ende der Teilungen liefert Spinacia kein besonders brauchbares Material. Während der vegetativen Teilungen liegen diese Körperchen in einem zu dichten Knäuel und in den Tochterkernen der ersten Teilung der Pollenmutterzellen erfahren sie keine bedeutenden Veränderungen. Nur in den Tochterkernen der zweiten Teilung kann man das sogen. Alveolisieren beobachten. Dies habe ich in Fig. 22 auf Taf. III dargestellt. Anfangs sind die Chromosomen kurz und dick. Dann treten aber Höhlen darin auf und zu gleicher Zeit werden sie länger. Es leuchtet ein, dass diese Höhlen anschwellende Vakuolen sind. Sie nehmen an Größe zu auf Kosten der übrigen Kernvakuolen. Meiner Meinung nach beruht nun das sogen. Alveolisieren von Chromosomen nach einer Teilung im allgemeinen auf dem Größerwerden zahlreicher kleiner Vakuolen. Dies hat zur Folge, dass ein Chromosom in zahlreiche Lamellen zerlegt wird, die von Vakuolenwänden begrenzt sind, und die so dünn werden können, dass das Chromosom in dem Ruhezustand der Kerne nur als ein sehr feines Netzwerk sichtbar ist. Den zum Größerwerden erforderlichen Saft beziehen die Chromosomvakuolen aus den Kernvakuolen. Durch dieses Vakuolisieren werden die Chromosomen zu einem Netzwerk ausgedehnt und da die Ränder

<sup>49)</sup> Siehe den folgenden Paragraphen.

der alveolisierten Chromosomen aneinanderschließen können, kann die ganze Oberfläche eines Kerns ein einziges Netzwerk zu sein scheinen.

In der Prophase einer Teilung findet nun das Umgekehrte statt. Die Chromosomvakuolen übertragen ihren Saft der Kernhöhle und werden also kleiner. Demzufolge zieht sich das Chromosom, das im Ruhezustand netzförmig war, zu der kompakteren Form zusammen, die es während der nun folgenden Teilung behält. Diese Erscheinungen habe ich oft beobachtet. Nicht nur bei vegetativen Teilungen in Meristemen von Wurzeln und in dem Gewebe junger Samenknospen und Antheren von *Spinacia*, sondern auch bei anderen Pflanzen, u. a. in Vegetationspunkten von Wurzeln von *Allium Cepa*. Überall wurde ich in meiner Überzeugung bestärkt, dass in den Chromosomen, ebenso wie im Protoplasma, Vakuolen anwesend sind und dass ihre Volumveränderungen die mehr oder weniger gedrungene Gestalt der Chromosomen verursachen.

Anlässlich dieser Betrachtungen möchte ich noch auf die beiden folgenden Punkte hinweisen.

Erstens erinnere ich an das, was ich oben über die Längsspaltung der Chromosomen in der Prophase vegetativer Teilungen gesagt habe. Man sieht dann in den Chromosomen eine Reihe von Öffnungen auftreten, die offenbar diese Spaltung veranlassen. Nach dem, was ich in diesem Paragraphen über das Vorkommen von Vakuolen in Chromosomen gesagt habe, ist es deutlich, dass auch diese Öffnungen als Vakuolen betrachtet werden müssen. Durch ihre Vergrößerung entstehen dann die genannten Alveolen, welche die Spaltung der Chromosomen verursachen.

Zweitens möchte ich hinweisen auf den Zusammenhang zwischen der Hypothese von der Kontinuität der Zugfasern, die ich im letzten Paragraphen des vorigen Kapitels aufstellte, und dem, was in diesem Paragraphen besprochen worden ist. Die Chromosomen sind besondere Teile des Protoplasten, in denen alle erblichen Eigenschaften vertreten sind. Dieses bringt aber durchaus nicht mit sich, dass diese Teile, wie man augenscheinlich meistens annimmt, ganz von dem übrigen Protoplasma abgeschnürt sein sollten. Es scheint mir, dass dies eine willkürliche und unnötige Annahme ist. Vielmehr bilden die Zugfasern die Verbindungen des spezialisierteren Teiles des Protoplasten, in diesem Falle der Chromosomen, mit dem übrigen Protoplasma. Dieser Zusammenhang bleibt stets bestehen, auch im Ruhezustand der Kerne, obgleich man dann nichts davon entdecken kann. Dies kann zugleich als Erklärung der Tatsache dienen, dass in der Prophase einer Teilung die beiden Hälften eines Chromosoms an entsprechenden Stellen von den Spindelfasern erfasst werden. Bis jetzt nimmt man an, dass beim Verschwinden der Kernmembran die Spindelfasern von beiden Seiten

in die Kernhöhle hineindringen und sich zum Teil an die Chromosomen befestigen. Hierdurch kann aber meines Erachtens nicht erklärt werden, warum sie dieses nur an einer einzigen Stelle tun und zwar von beiden Seiten gerade an der entsprechenden Stelle in den beiden Hälften eines Chromosoms.

Bisher haben wir gesehen, dass die Kernmembran ein Tonoplast sein muss und dass in den Chromosomen Vakuolen anwesend sein müssen. Jetzt möchte ich noch darauf hinweisen, dass auch die Erscheinungen, die im Protoplasma um den Kern herum vorkommen, wenn eine Teilung erfolgen wird, und damit die Spindelbildung, das Spiel von Vakuolen sind.

Wenn sich ein Kern in der Prophase einer Teilung befindet, ändert sich die Struktur des umliegenden Protoplasma. Aus schaumförmig wird es fadenförmig. Zugleich ändert sich sein Vermögen, sich mit bestimmten Färbemitteln zu färben. So wird es mit Flemming's Dreifarbenmethode jetzt violett statt bräunlich. Strasburger<sup>50</sup>) hat darauf hingewiesen, dass diese Veränderung mit dem Schwinden des Nukleolus zusammengeht. Er unterscheidet das schaumförmige Plasma als Trophoplasma und das fadenförmige als Kinoplasma. Besonders an den Stellen, wo später die Pole der Spindel auftreten, häuft sich letzteres stark an und beim Verschwinden der Kernmembran veranlasst es die Entstehung der Spindelfasern in der bekannten Weise, verschieden je nachdem man Teilungen vegetativer Zellen oder aber von Pollen- oder Embryosackmutterzellen untersucht.

Diese Umbildung von Trophoplasma in Kinoplasma beruht nun im wesentlichen auf dem Kleinerwerden von Vakuolen. Wenn man sich vorstellt, dass in Reihen von Vakuolen die Querwände verschwinden, müssen in den Präparaten Protoplasmafäden sichtbar werden. Dies habe ich beobachten können und zwar besonders bei Phragmoplasten, wie die, welche in Fig. 13 auf Taf. III dargestellt sind. Zwischen zwei Fäden sieht man oft einen hellen Streifen, bisweilen aber eine Reihe kleiner Höhlen. Verschwinden dann die Querwände zwischen denselben, so kann in dieser Weise das Bild von Längsfäden entstehen.

Es muss dahingestellt bleiben, ob das Verschwinden des Nukleolus nur zufälligerweise zu gleicher Zeit mit dem Auftreten von Kinoplasma außerhalb des Kerns erfolgt oder aber damit im Kausalzusammenhang steht. In letzterem Fall könnte man sich vorstellen, dass osmotisch tätige Stoffe, die im Nukleolus lokalisiert waren,

<sup>50)</sup> E. Strasburger. Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Hist. Beitr. Heft VI, Jena, G. Fischer, 1900, S. 125. — Ferner in E. Strasburger. Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908.

jetzt im Plasma zerteilt werden, wo sie dann eine Verkleinerung der unmittelbar um den Kern gelegenen Vakuolen bedingen können.

Nach obigen Betrachtungen beruht der Mechanismus des Kernteilungsprozesses im wesentlichen auf der Tätigkeit von Vakuolen. In der Prophase einer Teilung werden die Chromosomvakuolen kleiner und treten ihren Saft an die Kernvakuolen ab. Zugleich differenziert sich um den Kern herum, durch das Kleinerwerden der Vakuolen, das schaumförmige Trophoplasma zu fadenförmigem Kinoplasma. Dann vermindern auch die Kernvakuolen ihr Volumen und entsteht die Spindel aus dem Kinoplasma, das namentlich an den Polen des Kerns gelegen ist. Hierbei können die Plasmafäden, die sich nun von beiden Seiten einander nähern, zu durchlaufenden Spindelfasern oder Stützfasern werden, indem sie sich miteinander vereinigen. Dies braucht aber nicht zu geschehen. Für die Zugfasern nehme ich, wie ich schon sagte, Kontinuität an, d. h., dass sie stets anwesend sind.

Schließlich möge anlässlich des bisher Besprochenen noch eine Bemerkung über die Bewegung der Tochterchromosomen einer Teilung nach den Polen der Spindel folgen.

Alfred Fischer<sup>51</sup>) führt diese Bewegung auf Wachstums- und Bewegungserscheinungen des Protoplasma zurück. Demgegenüber nehmen die meisten botanischen Cytologen an, dass die Zugfasern das Vermögen haben, die Chromosomen nach den Polen der Spindel zu ziehen. Zu dem Zwecke wären die Pole meistens direkt mit dem Ektoplasten verbunden oder sonst durch Polarstrahlungen an demselben gleichsam aufgehängt. Wenn die Zugfasern sich verkürzen, nehmen sie aber nicht an Dicke zu. Darum nimmt Strasburger an, dass ihre Verkürzung auf einem Substanzverlust beruht<sup>52</sup>). "So wie diese Fasern bei ihrer Anlage Nukleolarsubstanz für ihr Wachstum verwenden, so geben sie jetzt diese Substanz wieder ab und verkürzen sich damit gleichzeitig."

Beim Studium von Pollenmutterzellen von *Spinacia* habe ich aber nie beobachtet, dass die Pole der Spindeln am Ektoplasten hafteten. Ebensowenig sah ich sie durch Polarstrahlungen so damit verbunden, dass der Pol als ein fester Punkt in der Zelle und also als Stützpunkt für ziehende Kräfte betrachtet werden konnte. Darum kann ich der allgemein geteilten Anschauung nur darin beitreten, dass die Verkürzung der Zugfasern auf Substanzverlust beruht und meine ich, dass dieser Stoff an das übrige Protoplasma der Zelle abgegeben wird. Nach der in diesem Paragraphen gegebenen Erörterung stehen doch Protoplasma, Zugfasern und Chro-

<sup>51)</sup> Alfred Fischer. Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasma, S. 252.

<sup>52)</sup> l. c., 1900, S. 142.

mosomen in fortwährender Wechselwirkung. Die Bewegung der letztgenannten nach den Polen muss also wohl, Fischer's Anschauung entsprechend, aus Bewegungs- und Wachstumserscheinungen des Protoplasma erklärt werden. Zwei Möglichkeiten kommen dabei in Betracht.

Einerseits könnte man annehmen, dass Protoplasmaströmungen, die an den Polen der Spindel entlang gehen, den Substanzverlust in den Zugfasern veranlassen. Dies könnte erklären, warum in der Regel die Hälften eines Chromosoms da auseinanderzuweichen anfangen, wo die Zugfasern angebracht sind.

Eine zweite Möglichkeit ist, dass Vakuolen durch ihre Spannungen dazu mithelfen, die Chromosomen nach den Polen zu drängen. Dies könnte man z. B. aus der unteren in Fig. 13 auf Taf. III dargestellten Spindel schließen. Sieht man hier doch, dass die Paare zuerst an ihren freien Enden auseinanderzuweichen anfangen, was nicht durch eine Kontraktion der Zugfasern und also nur durch eine Tätigkeit von Vakuolen erklärt werden kann. Weiter ist die in Fig. 18 auf Taf. III dargestellte Spindel der zweiten Teilung, in der die Chromosomen auf dem Wege nach den Polen sind, von Pol zu Pol gerechnet, länger als die Spindeln, die in den Fig. 15 und 16 abgebildet sind und in denen die Chromosomen noch in der Kernplatte liegen. Auf Grund einer Anzahl von mir vorgenommener Messungen scheint es mir, dass dieses die Regel ist. Auch dies kann nicht durch eine Kontraktion der Zugfasern erklärt werden, wohl aber durch eine Volumenzunahme der zwischen den beiden auseinandergehenden Chromosomenkomplexen gelegenen Vakuolen

## § 2. Vakuolen in meristematischen Zellen.

Es kommt mir vor, dass die Anschauung, dass die Erscheinungen der Kernteilung im wesentlichen auf der Tätigkeit von Vakuolen beruhen, eine große Vereinfachung bedeutet. Darum will ich nun aus der Literatur eine Anzahl Argumente anführen, die, meiner Meinung nach, für diese Anschauung zeugen. Dabei will ich erst das Aussehen und die Bedeutung von Vakuolen besprechen und die Mitteilung cytologischer Argumente auf einen folgenden Paragraphen verschieben.

Die im vorigen Paragraphen entworfene Anwendung der Lehre von den Vakuolen auf die Kernteilungen geht von der Erfahrung aus, dass in meristematischen Zellen Vakuolen gefunden werden, die mit einer eigenen Wand versehen sind und dieselben Eigenschaften haben wie die der erwachsenen Zellen. Sie beruht weiter auf der Tatsache, dass in derselben Zelle Vakuolen verschiedener Art vorkommen können. Unsere Kenntnisse der Vakuolen in meristematischen Zellen stützen sich auf Went's Untersuchungen<sup>53</sup>). Sie erscheinen dort ebenso wie in erwachsenen Zellen, sind aber in der Regel sehr klein und in großer Zahl anwesend. Went untersuchte die Initialzellen von Stengeln und Wurzeln von Phanerogamen, die Scheitelzellen von Kryptogamen, sehr jugendliche Zellen von Algen und Fungi, Embryosäcke, Eizellen, Pollenkörner und Kambiumzellen. Überall fand er Vakuolen und zwar meistens mehrere in derselben Zelle. Nur in der Scheitelzelle vieler Kryptogamen und in der Eizelle der Phanerogamen sah er oft nur eine große Vakuole. Zum Beobachten dieser Saftblasen genügt es meistens, die Präparate in eine 5% ige Zuckerlösung zu bringen. Dass sie auch in diesen Zellen eine eigene Wand besitzen, bewies Went mittelst der folgenden Erscheinung.

Wenn man eine erwachsene Zelle mit einer  $10^{\circ}/_{0}$ igen Kaliumnitratlösung plasmolysiert, kann es geschehen, dass die beiden äußeren Schichten des Protoplasten absterben, während nur der Tonoplast sich kontrahiert. Ist die Zelle ungefärbt und hatte man zu der Salpeterlösung ein wenig Eosin gefügt, so kann man in diesem Falle die Vakuole als eine farblose Blase in der roten Flüssigkeit liegen sehen, während sich die beiden äußeren Schichten des Protoplasma intensiv färben. Diese Erscheinung beruht darauf, dass der Tonoplast dem tödlichen Einflusse verschiedener Reagenzien größeren Widerstand leistet als die Außenschicht und das Körnerplasma.

Über die Art dieses Widerstandes hat Verschaffelt<sup>54</sup>) Untersuchungen angestellt. Kann die äußere Schicht des Protoplasten die Einwirkung einer 10<sup>0</sup>/<sub>0</sub>igen Salpeterlösung ertragen und normale Plasmolyse herbeiführen, so kann man die Isolierung der Vakuolen dadurch veranlassen, dass man den ganzen Protoplasten erst schwächt. Dies kann z. B. durch die Anwendung einer hohen Temperatur erfolgen. Je höher diese ist, desto kürzer braucht sie zu wirken, um zu veranlassen, dass sich bei der Plasmolyse nur der Tonoplast kontrahiert. Hieraus geht hervor, dass der Tonoplast nach der Erwärmung die Wirkung der plasmolysierenden Flüssigkeiten erträgt, obgleich die äußere Schicht des Protoplasma dieses dann nicht mehr kann. Weniger schädliche Lösungen, wie Glyzerin, beschädigen unter gewöhnlichen Umständen die äußeren Schichten

<sup>54)</sup> E Verschaffelt. Over weerstandsvermogen van het protoplasma tegenover plasmolyseerende stoffen. Botan. jaarb. uitgeg. door het kruidk. Gen. Dodonaea te Gent, III, 1891.

<sup>53)</sup> F. A. F. C. Went. De jongste toestanden der vacuolen. Dissertatie, Amsterdam 1886. Les premiers états des vacuoles. Arch. Néerl. des Sc. ex. et nat., 1887. Die Vermehrung der normalen Vakuolen durch Teilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIX, 1888.

nicht und diese kontrahieren sich somit. Durch eine vorhergehende Einwirkung einer höheren Temperatur kann man diese Schichten aber so schwächen, dass sich auch in diesen Lösungen nur der Tonoplast zusammenzieht. Dieselben Resultate wie mit höherer Temperatur kann man erzielen durch das Vorenthalten von Sauerstoff oder von Nahrung und durch verschiedene andere schädliche Einflüsse.

Went ließ eine mit Eosin gefärbte 10% ige Salpeterlösung auf meristematische Zellen einwirken. Die beiden äußeren Schichten des Protoplasma starben dabei ab und färbten sich rot, während die Vakuolen lebendig blieben und als farblose Bläschen in der roten Masse lagen. Durch einen sanften Druck konnte er sie aus dem gefärbten Plasma hervortreten lassen. Erwärmte er dann das Präparat unter dem Mikroskop, so sah er die Bläschen platzen, sobald die Temperaturgrenze des Lebens erreicht wurde. Aus dem Angeführten geht hervor, dass schon in den jüngsten Zellen viele kleine Vakuolen mit einer eigenen Wand oder Tonoplast anwesend sind. Wendet man dies auf junge Kerne an, so muss man es für sehr wohl möglich halten, dass nach einer Kernteilung, wenn die Chromosomen bei den Polen der Spindel liegen, kleine Vakuolen zwischen ihnen vorhanden sind und durch ihre Anschwellung die Kernmembran bilden. Ebenso ist die Möglichkeit nicht zu leugnen, dass in den Chromosomen selbst gleichfalls Vakuolen vorhanden sind und dass diese das sogen. Alveolisieren verursachen.

Besonders möchte ich darauf hinweisen, dass von diesen Vakuolen die Wand als das Primäre und der Inhalt als das Sekundäre betrachtet werden muss, obgleich dieses im Gegensatz steht zu der Anschauung Pfeffer's<sup>55</sup>) Meint dieser Forscher doch, dass reichlich aufgenommenes Imbibitionswasser sich tropfenartig inmitten des Protoplasma ansammeln würde und dass dieses dann eine Wand um dasselbe herum ablagern würde. Um diese Meinung zu begründen, gibt er die Darstellung eines Wurzelhaars von Hydrocharis morsus ranae, das in Wasser zerdrückt wurde. Im herausgeflossenen Protoplasma treten nun große Vakuolen auf und zwar nach Pfeffer infolge der Absonderung reichlich aufgenommenen Imbibitionswassers. Mit wenigstens ebenso großem Recht kann diese Erscheinung aber auf eine Anschwellung schon vorhandener Vakuolen zurückgeführt werden und dieses entspricht einer Mitteilung Pfeffer's, nach der die genannten Bläschen in plasmolysierenden Flüssigkeiten nicht entstehen. Diese würden aber offenbar, falls man es mit einer Imbibitionserscheinung zu tun hatte, gleichfalls Vakuolen hervorrufen müssen.

In erwachsenen Zellen haben die Vakuolen das Vermögen, sich in kleinere zu teilen und miteinander zu verschmelzen. Ein schönes

<sup>55)</sup> Pfeffer. Pflanzenphysiologie, S. 92, Fig. 6.

Beispiel dafür liefern die sogen. Aggregationserscheinungen in den Tentakeln von *Drosera*, die Darwin entdeckt hat. Wenn infolge irgendeines Reizes die Drüsen zu stärkerer Ausscheidung übergehen, kann man in den Zellen von Drüse und Stiel namentlich drei Veränderungen beobachten<sup>56</sup>); 1. eine beschleunigte Zirkulation des wandständigen Protoplasma; 2. eine Teilung der Vakuole in kleinere und 3. eine bedeutende Verminderung des Volumens dieser Vakuolen. Hierbei lassen diese einen Teil ihres Inhalts in das Protoplasma treten, aber der rote Farbstoff und gewisse gelöste Eiweiße bleiben in den Vakuolen. Nachdem der Reiz aufgehört hat, vergrößern sich diese wieder, verschmelzen und die Zelle kehrt wieder zum ursprünglichen Zustand zurück.

Ein anderes gutes Beispiel liefert das Entstehen der Aleuronkörner. Wakker<sup>57</sup>) fand bei Pflanzen, die im Besitz solcher Körner sind, dass in den Zellen des reifenden Endosperms die große Vakuole sich in zahlreiche kleinere teilt und dass dieselben Eiweiß in sich aufspeichern. Auf diese Weise entstehen die Aleuronkörner. Beim Keimen wird das Eiweiß gelöst und verschmelzen die kleinen Vakuolen wieder zu größeren.

Nach Went erfolgen auch in meristematischen Zellen Teilungen und Verschmelzungen von Vakuolen. Um dieses zu sehen, braucht man junge Zellen nur in Zuckerlösungen von  $3-5^{\circ}/_{0}$  zu untersuchen. Besonders günstig hierfür fand er die Hyphen von Fungi. Dieselbe Beobachtung machte er aber bei jungen Pollenkörnern, bei Haaren, Initialzellen von Stengeln und Wurzeln, u. s. w. Schöne Beispiele für Teilungen von Vakuolen findet man weiter in den Untersuchungen desselben Schriftstellers über das Entstehen dieser Organe in den Fortpflanzungszellen der Algen<sup>58</sup>). Wenn aus einer Mutterzelle zahlreiche Schwärmsporen gebildet werden, während anfangs nur eine einzige Vakuole anwesend war, sieht man diese sich durch Teilung so vermehren, dass jede Zoospore eine bekommen kann.

Die Tatsache, dass schon in jugendlichen Zellen die Vakuolen miteinander verschmelzen können, gibt der Erklärung des Entstehens von Kinoplasma als Folge der Verschmelzung von Reihen kleiner Vakuolen genügenden Halt.

Ein anderer wichtiger Punkt, der hier besprochen werden muss, ist, dass in derselben Zelle Vakuolen verschiedener Art vorkommen

<sup>56)</sup> de Vries. Über die Aggregation im Protoplasma von Drosera rotundifolia. Bot. Ztg., 1886, S. 1.

<sup>57)</sup> J. H. Wakker. Aleuronkorrels zijn vacuolen. Maandblad voor nat. wet., 1886, Nr. 7 und 1887, Nr. 5 und 6; Bot. Centralblatt, Bd. XXXIII, Nr. 12; Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzellen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd XIX, 1888, S. 423.

<sup>58)</sup> F. A. F. Ĉ. Went. Die Vakuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen. Bot. Ztg., 1889 und Die Entstehung der Vakuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXI, 1890.

können. Dies ist besonders deutlich, wenn eine der Vakuolen einen gefärbten Zellsaft enthält, aber die übrigen nicht, wie dies bei vielen Blumenblättern der Fall ist. Ein Beispiel dafür geben die Blumen von Camellia, welche Went studiert hat. Hier liegt in der Mitte jeder Zelle ein roter Zellsaft und um diesen herum mehrere kleine farblose sogen. Adventivvakuolen. Der gefärbte Zellsaft weist außerdem eine Reaktion auf Gerbstoff auf. Untersucht man nun junge, noch farblose Blumenblätter, so zeigt es sich, dass der Gerbstoff schon dann in der zentralen Vakuole anwesend ist. Auf noch jüngeren Stadien sind die verschiedenen Vakuolen auch in dieser Hinsicht nicht voneinander zu unterscheiden. Dieses ist für unseren Zweck sehr wichtig. Vakuolen, die in einem jungen Stadium gar nicht voneinander abzuweichen scheinen, können später doch verschiedene Eigenschaften haben. Ebensogut ist es also möglich, dass kleine Vakuolen, die zwischen und um die Chromosomen liegen, wenn diese nach einer Teilung bei den Polen der Spindel angelangt sind, sich zu Kernvakuolen differenzieren und sich dabei in mancher Hinsicht von den übrigen Vakuolen der Zelle unterscheiden.

Anlässlich dieser Erscheinung kann die Frage aufgeworfen werden, ob man annehmen soll, dass diese Kernvakuolen bestimmte Vakuolen mit besonderen Eigenschaften sind, oder aber ob die gewöhnlichen Vakuolen der Zelle unter gewissen Einflüssen diese Eigenschaften annehmen können. Im ersteren Fall müsste man sich vorstellen, dass bei einer Kernteilung die kleingewordenen Vakuolen mit den Chromosomen nach den Polen wandern und dort aufs neue anschwellen. Im letzteren Fall könnten jedesmal beliebige Vakuolen des Protoplasma unter den Einfluss der Chromosomen gelangen und dabei zu Kernvakuolen werden.

Letzteres kommt mir am wahrscheinlichsten vor, weil für diese Anschauung wichtige Argumente sprechen. So kommen nach Went in den Blumenblättern von *Glycine sinensis* weiße und blaue Vakuolen vor, welche durch alle Übergänge miteinander verbunden sind. Dieses macht es unwahrscheinlich, dass für jede Färbung ein besonderer Tonoplast anwesend sein sollte. Ein kräftiges Argument bietet auch folgendes. Wenn man eine weißblühende Varietät einer roten Spezies mit dem Pollen der letztgenannten befruchtet, pflegt in dem Bastard die rote Farbe zu dominieren. Die Vakuolen des Bastards entstehen aber aus denen der Eizelle der Mutterpflanze und diese würden bei Selbstbestäubung nur ungefärbte Nachkommen geben. Offenbar bringt also der männliche Geschlechtskern die Eigenschaft für Farbe mit sich und werden die Vakuolen des Bastards von demselben beeinflusst. Hiermit zu vergleichen ist folgendes Beispiel, das de Vries<sup>59</sup>) nennt. Wird eine Pflanze,

<sup>59)</sup> de Vries. Intrazellulare Pangenesis. 1889, S. 198.

die nicht das Vermögen hat, in ihren Vakuolen Apfelsäure zu bilden, von einer anderen bestäubt, welche dieses Vermögen besitzt, so kommt diese Säure doch in den Vakuolen des Bastards vor. Dies ist dann offenbar durch die Anwesenheit des männlichen Kerns verursacht.

In den angeführten Beispielen ändern Vakuolen ihre Eigenschaften unter dem Einfluss der Zellkerne. Wir dürfen dies also auch für die Vakuolen der Zellkerne selbst annehmen.

# § 3. Cytologische Argumente.

Wenn man die neuere cytologische Literatur mit Rücksicht auf eine etwaige Rolle von Vakuolen in den Kernen studiert, findet man eine Menge Figuren und Beobachtungen, die für diese Vorstellung sprechen. Es ist unmöglich, alle Argumente hier zusammenzubringen, aber ich halte es für wichtig, wenigstens einige davon anzuführen.

Erstens weise ich darauf hin, dass schon früher beschrieben worden ist, dass in einigen Stadien der Kernteilung innerhalb der Teilungsfigur Vakuolen beobachtet werden können. Sypkens<sup>60</sup>) sagt für die Teilung der freien Kerne im protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosacks von *Fritillaria imperialis*: "Wenn die Kernmembran ganz oder teilweise verschwunden ist, sehen wir den Kernraum mit einer körnigen Masse gefüllt, die der umgebenden dichtkörnigen Protoplasmazone gleich ist." "Oft befinden sich in der körnigen Masse innerhalb des Kernraums auch kleine, aber deutlich und scharf begrenzte Vakuolen." Diese stimmen meines Erachtens mit den kleingewordenen Kernvakuolen überein, welche ich bei *Spinacia* beobachtete.

Zweitens spricht Sypkens über das Eindringen von Vakuolen in die Spindel nach Ablauf der Teilung. In dem Protoplasma, das die Spindel umgibt, sind zahlreiche Vakuolen vorhanden. Nachdem die Tochterkerne einer Teilung gebildet worden sind, wird der Zusammenhang zwischen diesen und dem Verbindungsfadenkomplex aufgehoben. Dort erscheint nun Protoplasma mit Vakuolen in stets zunehmender Menge. Von der Stelle aus, wo es zuerst auftrat, also von den Tochterkernen aus, dringt dieses Plasma nun nach der Äquatorialebene durch. "Ohne Zweifel", sagt Sypkens<sup>61</sup>), "stammt dieses Protoplasma mit seinen Vakuolen, das in der Teilungsfigur sichtbar wird, aus dem umliegenden Protoplasma." Da deshalb "die Vakuolen, die sich in bestimmten Stadien innerhalb der Teilungsfigur befinden, dort nicht entstehen, sondern ander-

<sup>60)</sup> B. Sypkens. Die Kernteilung bei *Fritillaria imperialis*. Rec. des trav. bot. Néerl., 1904, S. 33.

<sup>61)</sup> B. Sypkens, I. c., S. 53.

wärts schon vorhanden waren", entspricht dies den Ansichten von de Vries und Went. Hieran schließt sich das oben beschriebene Auftreten von Vakuolen zwischen den Chromosomen, nachdem diese bei den Polen der Spindel angelangt sind, auf einfache Weise an.

Weiter entsteht nach mehreren Schriftstellern die Kernmembran ohne die Mitwirkung von Polarstrahlungen. Dies stimmt ganz mit meinen Beobachtungen bei *Spinacia* überein. So beschreibt Laws on <sup>62</sup>), dass in der Telophase der heterotypen Teilung von Pollenmutterzellen von *Passiflora* und in der Telophase der Teilungen der Sporenmutterzellen von *Equisetum limosum* zwischen den Chromosomen Safträume auftreten, die größer werden und dabei die Chromosomen auseinanderdrängen. Wenn der Kernsaft schließlich mit dem Cytoplasma in Berührung käme, würde letzteres zur Bildung einer Membran übergehen, die also von cytoplasmatischer Abstammung wäre. Hieraus geht hervor, dass die erwähnten Hohlräume Vakuolen gewesen sein müssen. Diese müssen aber schon vom Anfang an eine eigene Wand besessen haben, denn gerade die Wand ermöglicht es der Vakuole, sich zu vergrößern. Die Annahme, dass das Protoplasma der Zelle sich durch eine Membran gegen den Saftraum begrenzen würde, wird dadurch ganz überflüssig.

In derselben Weise entsteht nach Grégoire und Wijgaerts<sup>63</sup>) die Kernmembran bei *Trillium*. Beim Ende einer Teilung bilden die Chromosomen ein "tassement polaire", wobei sie sich seitlich berühren<sup>64</sup>). "C'est en ce moment que l'on voit apparaître, entourant et baignant l'ensemble chromosomique, le liquide qui constituera l'enchylème du futur noyau. Il augmente rapidement, déterminant (comme nous le verrons) la formation de la vacuole nucléaire et de sa membrane."

Dies hat zur Folge, dass die Chromosomen sich voneinander entfernen, und dabei beobachten die genannten Autoren Anastomosen zwischen ihnen. Diese betrachten sie als Fäden, deren Entstehung die Folge wäre der vorangegangenen Berührung im Zusammenhang mit einer klebrigen Natur der Chromosomen. Die Möglichkeit, dass auf diese Weise beim Auseinandergehen der Chromosomen Fäden gebildet werden, ist natürlich nicht zu leugnen. Wahrscheinlicher ist es aber, dass die genannten Anastomosen nichts anderes sind als die Wände der Vakuolen, welche die Kernhöhle hervorrufen werden. Grégoire und Wijgaerts vergleichen selbst aber diese Safträume nicht mit echten Vakuolen und meinen, ebenso wie Lawson, dass die Kernmembran erst später entstehe durch

<sup>62)</sup> Anstruther A. Lawson. On the relationship of the nuclear membrane to the protoplast. Bot. Gaz., Bd. XXXV, 1903.

<sup>63)</sup> Victor Grégoire et Λ. Wijgaerts. La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes. La Cellule, T. XXI, Fase. I, 1903.

<sup>64)</sup> l. c., S. 16 und 17.

"une condensation périphérique du cytoplasme autour de l'enchylème nucléaire" <sup>65</sup>).

Bei Allium entsteht nach Grégoire<sup>66</sup>) die Kernmembran auf dieselbe Weise. Ebenso beschreibt Martins Mano<sup>67</sup>) das Auftreten von Safträumen zwischen den Chromosomen beim Ende einer Teilung. So sagt auch Berghs<sup>68</sup>) für Paris quadrifolia: "Le liquide nucléaire se dépose entre les chromosomes et les sépare. Il se forme ainsi la vacuole nucléaire, se distendant dans le protoplasme qui l'entoure de toutes parts." Escoyez<sup>69</sup>) beschreibt dasselbe für die Kernteilung von Zygnema.

Schließlich möchte ich noch darauf hinweisen, dass auch nach Gates<sup>70</sup>) bei der Entstehung der Tochterkerne der heterotypen Teilung bei *Oenothera* zwischen den Chromosomen Safträume auftreten. "The nuclear membrane appears where the karyolymph comes in contact with the cytoplasm. The nucleus so formed is at first very small, but grows rapidly to its full size by the increase in nuclear sap." Von der Flüssigkeit selbst sagt er, dass "it must remain uncertain whether the karyolymph is secreted by the chromosomes or merely attracted and accumulated about them from the cytoplasm." Nach der in diesem Kapitel entwickelten Anschauung muss natürlich letzteres der Fall sein.

So könnten noch andere Beispiele angeführt werden, in denen das Auftreten von Safträumen zwischen den Chromosomen beim Ende einer Teilung beobachtet worden ist, ebenso wie ich dies für *Spinacia* beschrieben habe. Im Zusammenhang mit der Ansicht von de Vries, Went und vielen anderen Forschern über den Bau der Pflanzenzellen muss dies überall eine Anschwellung schon vorhandener Vakuolen bedeuten. Der Tonoplast muss da sein, um das Größerwerden des Saftraums veranlassen zu können. In Verbindung damit muss die Kernmembran als Tonoplast betrachtet werden. Die Anschauung, dass sie als Produkt des Protoplasma auftritt, wo dasselbe mit dem Kernsaft in Berührung kommt, wie

68) J. Berghs. Le fuseau hétérotypique de *Paris quadrifolia*. La Cellule, T. XXII, Fase. 1, 1905, S. 209.

69) Eud. Escoyez. Le noyau et la caryocinèse chez le Zygnema. La Cellule, T. XXIV, Fase. 2, 1907.

70) R. R. Gates. The behavior of the chromosomes in Oenothera lata  $\times$  O. gigas. Bot. Gaz., Bd. XLVIII, Nr. 3, Sept. 1909.

<sup>65)</sup> l. c., S. 27.

<sup>66)</sup> Victor Grégoire. La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (Racines d'Allium). La Cellule, T. XXIII, Fasc. 2, 1906.

<sup>67)</sup> Thomaz Martins Mano. Nucléole et Chromosomes dans le meristème radiculaire de Solanum tuberosum et Phaseolus vulgaris. La Cellule, T. XXII, Fasc. 2, 1905.

dies in den obengenannten Untersuchungen allgemein angenommen wird, muss deshalb wegfallen.

Die Hypothese, dass auch in den Chromosomen selbst Vakuolen vorkommen, entspricht den Erfahrungen über den Bau der Kerne von van Wisselingh<sup>71</sup>), Grégoire, Wijgaerts u. a. Insonderheit haben Grégoire und Wijgaerts das sogen. Alveolisieren der Chromosomen beim Übergehen in den netzförmigen Zustand nach einer Teilung studiert. Ihre Figuren für Trillium und Allium sprechen in überraschender Weise für meine Meinung, dass das Alveolisieren auf das Größerwerden von Vakuolen zurückgeführt werden muss. Ich möchte hier nur noch darauf hinweisen, dass die Chromosomen im Ruhezustand nicht ausschließlich einen alveolaren Bau aufweisen. "D'autre part", sagen Grégoire und Wijgaerts<sup>72</sup>) "à côté de ces plages alvéolaires ou spongienses il existe aussi, dans le même novau, de vrais filaments, qui disparaissent rapidement à la vue, lorsqu'on tourne la vis micrométrique. La structure du noyau est 'donc à la fois alvéolaire et réticulée, bien que, nous devons l'ajouter, le noyau présente plutôt dans son ensemble un aspect alvéolaire". Die Erklärung dieser Erscheinung geben sie selbst schon<sup>73</sup>). "Mais de plus, à l'intérieur même des bâtonnets, l'alvéolisation en progressant peut amener la rupture de certaines membranules et leur transformation en parties plus ou moins filamenteuses ou lamellaires." Diese Erscheinung lässt sich im Zusammenhang mit meiner Auffassung der Alveolen als Vakuolen sehr wohl erklären. Können diese sich doch derart miteinander vereinigen, dass dabei Teile der früheren Scheidewand als Fäden erhalten bleiben. So soll man sich doch auch die Entstehung der Protoplasmastränge vorstellen, die bisweilen in erwachsenen Zellen beobachtet werden.

Aus diesen und vielen anderen Untersuchungen, die ich noch anführen könnte, wird es also sehr wahrscheinlich, dass in den Chromosomen allgemein Vakuolen vorkommen und dass diese die Formveränderungen bedingen, welche erstere beim Eintreten und beim Verlassen des Ruhezustandes zeigen.

Auch für die Meinung, dass das Auftreten von Kinoplasma in der Prophase einer Teilung und die Bildung der Spindel verursacht werden durch ein Kleinerwerden von Vakuolen, verbunden mit ihren Verschmelzungen, können zahlreiche Argumente aus der Literatur angeführt werden.

<sup>71)</sup> C. van Wisselingh. Über den Nukleolus von Spirogyra. Bot. Ztg., 1898; Über das Kerngerüst. Bot. Ztg., 1889; Über Kernteilung bei Spirogyra. Flora, 1900; Untersuchungen über Spirogyra. Bot. Ztg., 1902; Über abnormale Kernteilung. Bot. Ztg., 1903; Über die Karyokinese bei Oedogonium. Beih. z. Bot. Centralbl., 1907.

<sup>72) 1.</sup> c., S. 31.

So entsteht bei *Pellia* nach Grégoire und Berghs<sup>74</sup>) in der Prophase eine faserige Struktur, indem sich die Maschen des Protoplasma in der Richtung der Pole abplatten. Nach einer Teilung wird die Spindel am Äquator breiter, die Fäden entfernen sich voneinander und gehen, nachdem die Zellplatte und die neue Wand entstanden sind, wieder in das maschige Protoplasma über. Diese Verwandlung des Netzwerkes in Fäden erfolgt allmählich. Wenn man annimmt, dass die Maschen des Cytoplasma auch hier Vakuolen mit einer eigenen Wand sind, muss dies also auf eine Verkleinerung des Volumens dieser Vakuolen zurückgeführt werden. In dieser Abhandlung bestreiten Grégoire und Berghs auch die Hypothese der Kontraktion der Zugfasern auf Grund der Tatsache, dass diese sich nicht verdicken und dass die Chromosomen bis zu den Polen wandern. Eine so starke Kontraktion der Zugfasern ist, nach ihnen, undenkbar.

Für Paris kommt Berghs<sup>75</sup>) zu demselben Schluss. Im Ruhestadium zeigt das Cytoplasma ein ganz gleichförmiges Netzwerk. "Ce réseau donne le fuseau en perdant sa structure réticulée et en s'orientant spécialement sous l'influence des phénomènes dont le noyau et la cellule sont le siège. Il ne sert pas entièrement à former le fuseau: la zone périphérique n'est jamais atteinte par les modifications fusoriales; la structure réticulée y est conservée; mais elle reste toujours en relation directe avec celle du fuseau et passe graduellement en elle. De plus, à la fin de la division, le fuseau redevient le réseau cytoplasmique, en perdant son orientation." "Le fuseau de *Paris* n'est ainsi que le cytoplasme spécialement ordonné en vue de la division de la cellule." Dabei beschreibt er eine Abplattung der Maschen in der Richtung der Pole. Auch hier beruht also augenscheinlich die Entstehung der Spindel auf der Tätigkeit von Vakuolen.

Von hervorragender Wichtigkeit ist eine Abhandlung von Densmore<sup>76</sup>) über die Spindelbildung bei *Smilacina amplexicaulis*. Er beschreibt, dass in den Wurzelzellen dieser Pflanze die Maschen des Protoplasma bei den Polen des Kernes kleiner sind als anderswo in der Zelle. An diesen Polen entstehen nun in der Prophase dunkle Kappen, die aus sehr vielen kleinen Maschen bestehen, die mit sich dunkel färbendem Plasma umgeben sind. Zu gleicher Zeit ist der Nukleolus viel kleiner geworden, wie aus seinen Figuren

303

<sup>73)</sup> l. c., S. 12.

<sup>74)</sup> Victor Grégoire et J. Berghs. La figure achromatique dans Pellia epiphylla. La cellule, T. XXI, Fasc. 1, 1904.

<sup>75)</sup> J. Berghs, l. c., 1905.

<sup>76)</sup> Hiram D. Densmore. The origin, structure and function of the polar caps in *Smilacina amplexicaulis*. Univ. of Cal. Publ. in Botany. Vol. 3, Nr. 2, Dec. 1908.

hervorgeht. Es ist möglich, dass hierdurch die starke Färbbarkeit des Protoplasma verursacht wird. Densmore bespricht nun die Weise, wie aus diesem kleinmaschigen Plasma Fäden entstehen. Er sagt, dass auf Längsschnitten die Wändchen zwischen Reihen von Maschen verschwinden. Auf Querschnitten durch die Spindel beobachtet man in jungen Stadien dunkle Punkte, die durch Linien zu einem Netzwerk verbunden sind. In späteren Stadien verschwinden auch in diesen Durchschnitten die Wände der Maschen. Man kann außerdem auf Längsschnitten bemerken, dass die Fäden während dieses Prozesses dicker werden. Es scheint mir, dass hieraus deutlich hervorgeht, dass die ganze Erscheinung beruht: erstens auf einem Kleinerwerden von Vakuolen und dann auf der Verschmelzung derselben sowohl in der Länge als um die Knotenpunkte des Netzwerkes herum, das man auf Querschnitten in jungen Stadien beobachtet. Es scheint mir, dass solche Beobachtungen ein kräftiges Argument für meine Meinung sind, dass Kinoplasma durch die Tätigkeit von Vakuolen aus Trophoplasma entsteht.

#### Zusammenfassung der Resultate.

Spinacia oleracea hat in den vegetativen Kernen ihrer diploiden Generation 12 Chromosomen aufzuweisen. Diese sind in Paaren angeordnet und zwar nicht nur innerhalb der Kernplatten, sondern auch in den Prophasen und sehr wahrscheinlich auch im Ruhezustande der Kerne. Zwischen diesen Chromosomen sind deutliche Längenunterschiede vorhanden, die während der aufeinanderfolgenden Kernteilungen erhalten bleiben und in verschiedenen Individuen auf dieselbe Weise erscheinen.

In normalen Keimwurzeln beobachtete ich oft sogen. syndiploide Zellen. Bisweilen lagen sie vereinzelt, bisweilen auch in Reihen zerstreut zwischen den gewöhnlichen diploiden Zellen, von denen sie sich sofort durch ihre bedeutendere Größe unterschieden. Ich traf in ihnen entweder einen einzigen großen Kern oder zwei diploide oder auch mehrere kleine Kerne an. In den Kernplatten der Teilungen dieser syndiploiden Zellen zählte ich 24 Chromosomen. Wie in den normalen Kernplatten liegen auch diese in Paaren. Gruppen von je vier Chromosomen habe ich nie gesehen.

Die Längsspaltung der Chromosomen erfolgt in der frühen Prophase, während sie noch an der Kernwand liegen. Dabei tritt in jedem Chromosom eine Längsreihe von Vakuolen auf, und diese bewirken durch ihre Vergrößerung schließlich die Spaltung. Infolge der Anwesenheit dieser Vakuolen zeigen sowohl Mutter- als Tochterchromosomen eine Abwechslung von dunkleren und helleren Stellen. Häufig sind die beiden Tochterchromosomen unmittelbar nach der Spaltung umeinandergedreht. In der Prophase der Reduktionsteilung werden die 12 Chromosomen als achromatische oder Lininfäden sichtbar, welche stellenweise Verdickungen aufweisen, die sich infolge der Anwesenheit von Chromatin dunkel färben. Diese Fäden nähern sich einander paarweise und schließlich verschmelzen die Verdickungen, welche in den beiden Fäden einander gegenübergestellt sind. In dieser Weise entstehen sechs Bänder, die je zwei Chromosomen vergegenwärtigen und zwei freie Enden haben. Ein durchlaufendes, einfaches oder doppeltes Spirem existiert also nicht. In diesem Stadium beobachtet man oft in einigen Mutterzellen einer Anthere nur einen verwirrten Komplex dünner Fäden; aber dies muss offenbar einer schädlichen Wirkung der Fixierflüssigkeit zugeschrieben werden.

Jetzt fängt die synaptische Kontraktion an. Dabei können zuvor die gepaarten Chromosomen sich mehr oder weniger zusammenziehen, bisweilen sogar zu ziemlich gedrungenen Körpern. In den verschiedenen Mutterzellen herrscht aber in dieser Hinsicht ein gewisser Grad von Variabilität.

Wenn später der Synapsisknäuel sich zu entwickeln anfängt, kann ein Chromosomenpaar zuerst mit einem der freien Enden aus ihm zum Vorschein kommen, aber in der Regel tritt ein mittlerer Teil als Schleife heraus. Eine solche Schleife besteht dann aus zwei nebeneinanderliegenden Chromosomen und ist also eigentlich eine doppelte Schleife. Dass hier Doppelfäden vorliegen erkennt man an den zahlreichen Spaltungen und den gabelförmigen Enden. Gewöhnlich sieht man auf diese Weise sechs Schleifen entstehen, da die generative Zahl hier sechs ist. Von jeder löst sich in der Regel schließlich eines der beiden Enden aus dem Knäuel los. Dadurch öffnen sie sich, während das andere Ende in der Mitte des Kernes im Knäuel verbleibt. Darauf findet eine gleichmäßige Verdickung und Verkürzung der Paare statt, wobei die frühere Schleifengestalt sich noch lange als Umbiegungsstelle kennbar machen kann. Bis unmittelbar vor dem Stadium der Diakinese können die Paare also in der Mitte des Kernes in der Form eines Sterns in Zusammenhang bleiben. Aber dann wird dieser Verband aufgehoben und legen sich die Paare der Kernwand an. Dabei können sich die beiden Chromosomen eines Paares mehr oder weniger voneinander trennen, wodurch O-förmige oder V-förmige Gebilde entstehen. Auch vermögen sie sich ganz voneinander zu trennen. In den Embryosackmutterzellen können in der Diakinese auch Tetraden auftreten.

Die heterotypen und homoiotypen Teilungen von Spinacia verhalten sich wie bei anderen Pflanzen. Ihr Studium regte in mir die Vorstellung an, dass die Zugfasern als solche fortbestehen, mit anderen Worten, dass sie auch im Ruhezustande der Kerne, obwohl unsichtbar, anwesend sind und dass sie also eine bleibende Ver-

XXXI.

305

bindung zwischen den Chromosomen und dem übrigen Protoplasma darstellen. Der Phragmoplast, der nach der ersten Teilung zwischen den Tochterkernen auftritt, entsteht nicht durch eine Spaltung der primär anwesenden Verbindungsfäden, sondern dadurch, dass sich das Cytoplasma aufs neue zu feinen Fäden differenziert.

Die Kernmembran ist ein Tonoplast. Nach einer Teilung schwellen kleine Vakuolen, die im Protoplasma zwischen und neben den bei den Polen der Spindel befindlichen Chromosomen liegen, an, und zwar auf Kosten des Zellsaftes anderer Vakuolen aus dem Protoplasma. Sie drängen dabei die anfänglich dicht zusammenliegenden Chromosomen auseinander und umgeben sie schließlich allseitig. Dabei erfahren die Chromosomen selbst vorläufig noch keine auffallenden Veränderungen. Auf diese Weise entsteht die Kernhöhle, die deshalb als ein Vakuolenkomplex zu betrachten ist. Das sogen. Verschwinden der Kernmembran in der Prophase einer Teilung beruht auf den umgekehrten Vorgang. Auch in den Chromosomen selbst sind Vakuolen vorhanden. Sie bedingen die Formänderungen, welche diese Körper beim Eintreten und beim Verlassen des Ruhezustandes zeigen. Im ersten Falle schwellen sie auf und verursachen dadurch, dass das Chromosom die Gestalt eines feinen Netzwerkes annimmt. In der Prophase einer Teilung werden sie kleiner, zufolgedessen das Chromosom eine mehr gedrungene Gestalt annimmt. Die Chromosomvakuolen bekommen ihren Saft hauptsächlich von den Kernvakuolen her.

Endlich beruhen auch die Umwandlung von Trophoplasma in Kinoplasma und das Entstehen der Spindel auf dem Spiel von Vakuolen. Diese werden kleiner, Längsreihen verschmelzen zu Röhren und dabei wird das Protoplasma zu Fäden differenziert.

#### Figurenerklärung.

Alle Figuren sind mit Hilfe eines Zeichenapparats von Zeiß- nach Material von *Spinacia oleracea* L. entworfen. Wo dies nötig war, sind auch die feinsten Lininfäden, die Plasmastruktur u. s. w., mit Hilfe dieses Prismas gezeichnet. Immer wurde, was höher lag, dunkler und was tiefer gelegen war, heller ausgeführt. Bei jeder einzelnen Figur wird die Vergrößerung angegeben.

#### Tafel I.

Fig. 1—4 beziehen sich auf Embryosackmutterzellen, Fig. 5—13 auf Pollenmutterzellen.

Fig. 1. Nucellus einer jungen Samenanlage. Das innere Integument hat gerade angefangen, sich zu entwickeln. Die Archesporzelle hat sich in eine Wandzelle und in die Embryosackmutterzelle geteilt. In letzterer befindet sich der Kern in einem präsynaptischen Stadium. Man sicht den Nucleolus und außerdem sehr feine parallele Lininfäden, die in geringen Entfernungen durch Ansammlungen von chromatischer Substanz verbunden sind. Vergr. 500.

Fig. 2 und 3. Kerne von Embryosackmutterzellen, unmittelbar nach der Synapsis. In Fig. 2 kommen aus dem Synapsisknäuel zwei Schleifen und ein gestreckter Faden zum Vorschein; in Fig. 3 zwei dickere gestreckte Fäden und zwei kleine Schleifen. Vergr. 1500. Fig. 4. Diakinese. Die Chromosomen eines, mit \* angedeuteten, Paares haben sich voneinander getrennt. Bei a eine Tetrade. Vergr. 2250.

Fig. 5—13. Pollenmutterzellen in präsynaptischen Stadien. Vergr. bei allen 2250. Fig. 5. Sehr früh präsynaptisches Stadium. Man sieht feine parallele Lininfäden, welche hier und da von chromatischer Substanz verbunden sind. Hier und da sieht man aber auch gepaarte, sich dunkel färbende Körner auf parallelen Lininfäden.

Fig. 6 und 7. Etwas spätere Stadien. In beiden zählt man 6 Bänder, offenbar aus zwei parallelen Fäden zusammengesetzt, zwischen denen Ansammlungen von Chromatin liegen. An vielen Stellen sind Spaltungen deutlich sichtbar. In Fig. 7 zeigt das Band 1-1 besonders an der rechten Seite ein deutlich gabelförmiges Ende. Ein großer und ein kleiner Nucleolus sind vorhanden.

Fig. 8. Präsynaptisches Stadium, in dem man mehrere freie Enden sieht. Es ist aber nicht mit Sicherheit möglich, gerade 12 freie Enden zu zählen, wie infolge der Anwesenheit von 6 gepaarten Chromosomen zu erwarten wäre. Die Fäden sind deutlich doppelt, da die zusammensetzenden Teile an vielen Stellen auseinanderweichen, z. B. bei \*.

Fig. 9. Anfang der synaptischen Kontraktion. 6 hier und da deutlich gespaltene Bänder sind sichtbar. Die mit 1 und 2 bezeichneten sind an ihrem rechten Ende gegabelt.

Fig. 10. Die synaptische Kontraktion hat begonnen. 2 Chromosomenpaare, mit a und b bezeichnet, treten deutlich hervor und zeigen besonders auffallend ihre Doppelnatur durch gabelförmige Enden und Spaltungen.

Fig. 11. Dieser Kern zeigt die Stelle, wo der Synapsisknäuel in der Regel entsteht, nämlich zwischen Kernwand und Nucleolus.

Fig. 12 und 13 Das Synapsisstadium ist fast erreicht. Noch immer sind hier und da Spaltungen in den Fäden sichtbar, z. B. bei \* in Fig. 12.

#### Tafel II.

Alle Figuren beziehen sich auf Pollenmutterzellen.

Fig. 1. Teil des Querschnittes einer Anthere, deren Mutterzellen sich im Synapsisstadium befinden. Die Tapetenzellen trennen sich bereits voneinander und zeigen meist zwei dicht nebeneinanderliegende Kerne. Vergr. 750.

Fig. 2. Postsynaptisches Stadium. Der Synapsisknäuel hängt dentlich mit dem Nucleolus zusammen. Ein dicker Faden tritt aus ihm heraus und zeigt eine Andeutung einer Längsspaltung. Vergr. 1500.

Fig. 3. Ein ähnliches Stadium. Aus dem Synapsisknäuel kommen 2 Schleifen und ein gestreckter Faden zum Vorschein. Letzterer zeigt wieder eine Andeutung einer Längsspaltung. Vergr. 1500.

Fig. 4. Ein etwas späteres Stadium. 3 Schleifen treten aus dem Synapsisknäuel hervor. Ebenso 2 gestreckte Fäden, die beide eine Andeutung einer Längsspaltung zeigen, während der eine außerdem bei *a* eine Umbiegungsstelle aufweist. Vergr. 1500.

Fig. 5. 1 Schleife und 4 gestreckte Fäden kommen aus dem Synapsisknäuel zum Vorschein. Die beiden Fäden links zeigen eine Krümmung. Das obere Paar zeigt ziemlich deutlich eine Doppelnatur. Auch bei den übrigen sieht man Andeutungen von Längsspaltungen. Vergr. 2250.

Fig. 6. Ein folgendes Stadium. Jetzt sind 3 Schleifen und 3 gestreckte Fäden außerhalb des Synapsisknäuels angelangt. Letztere zeigen Andeutungen von Längsspaltungen, die beiden links zeigen eine Umbiegungsstelle. Vergr. 2250.

Fig. 7. Noch späteres Stadium. 3 Schleifen mit freien Enden (1, 2 und 3)und 3 noch geschlossene Schleifen (4, 5 und 6). Vergr. 2250.

Fig. 8 und 9. Noch etwas weiter fortgeschrittene Stadien. Bis auf eine sind jetzt alle Schleifen geöffnet. Die Fäden werden kürzer und dicker. Vergr. 2250.

Fig. 10. Die gepaarten Chromosomen werden immer kürzer und dicker. Hier und da sind Spaltungen sichtbar. Die beiden am weitesten nach links gelegenen Enden sind deutlich doppelt. Das obere der betreffenden Paare zeigt bei \* eine auffallende Biegungsstelle. Die 6 anderen Enden der Chromosomenpaare liegen noch im Synapsisknäuel, der bedeutend an Größe abgenommen hat. Vergr. 2250.
Fig. 11. Ein späteres Stadium kurz vor der Diakinese. Mehrere Paare sind

Fig. 11. Ein späteres Stadium kurz vor der Diakinese. Mehrere Paare sind der Länge nach gespalten. Bei a und b sieht man deutlich doppelte Enden. Eine auffallende Umbiegungsstelle bei \*. Vergr. 2250.

Fig. 12. Ein ähnliches Stadium. Bei a und b schön gespaltene Enden. Die übrigen Paare zeigen gleichfalls in der Mitte eine Längsspaltung. So auch die beiden unteren, die durch ihre V-förmige Gestalt auffallen. Vergr. 2250.

Fig. 13. Unmittelbar vor der Diakinese. Man sieht, wie die Paare mit ihrem einen Ende in der Mitte des Kernes zusammenhängen geblieben sind. Unten haben ein O-förmiges und ein V-förmiges Paar sich frei gemacht. Die übrigen Paare sind gleichfalls der Länge nach gespalten. Das obere hat bei a eine Umbiegungsstelle. Vergr. 2250.

Fig. 14. Diakinese. 5 Paare haben eine V-förmige Gestalt, eins (a) die eines Ringes. Vergr. 2250.

Fig. 15. Diakinese. 4 Paare haben eine V-förmige Gestalt, eins liegt hinter dem Nucleolus. Das untere Paar zeigt 2 dicht nebeneinanderliegende, kurze Chromosomen. Vergr. 2250.

Fig. 16. Diakinese. Links ein Ring. Das Paar unter dem Nucleolus und das rechts oben haben eine V-förmige Gestalt. Bei \* sieht man ein Paar, dessen Glieder sich ganz voneinander getrennt haben. Außerdem 2 kleine Paare. Vergr. 2250.

Fig. 17. Gleichfalls Diakinesestadium. Bei \* liegen 2 Paare senkrecht aufeinander. Vergr. 2250.

#### Tafel III.

Fig. 1-23 beziehen sich auf die Entwickelung des Pollens.

Fig. 1. Unmittelbar nach der Diakinese. Man sieht, dass die Chromosomenpaare noch immer ihre V-förmige oder O-förmige Gestalt aufweisen. Zwischen den Paaren deutliche Vakuolen. Vergr. 2250.

Fig. 2. Kernplatte der heterotypischen Teilung. Vergr. 2250.

Fig. 3. 2 Chromosomenpaare einer ebensolehen Kernplatte der Länge nach gesehen. Bei dem von der Seite gesehenen Paare greifen die Zugfasern ungefähr in der Mitte an, infolgedessen die auseinandergehenden Chromosomen einigermaßen eine V-förmige Gestalt annehmen. Vergr. 2250.

Fig. 4 und 5 zeigen je ein Chromosomenpaar, das an dem am meisten nach der Innenseite der Spindel hingelegenen Ende von den Zugfasern ergriffen und auseinandergezogen wird. Vergr. 2250.

Fig. 6. Die Chromosomen auf dem Wege nach den Polen. Am Äquator sind jetzt bedeutend weniger Längsfäden sichtbar wie bei den Polen. Nicht unwahrscheinlich ist es, dass das zur äußersten Linken gelegene Chromosomenpaar, ebenso wie in Fig. 3, in der Mitte ergriffen worden ist. Von einer Längsspaltung der Chromosomen ist noch wenig siehtbar. Vergr. 1500.

Fig. 7. Die Chromosomen sind an den Polen der Spindel angelangt. Sie zeigen jetzt alle mehr oder weniger deutlich, dass sie der Länge nach gespalten sind. Die beiden mit  $\alpha$  bezeichneten haben eine V-förmige Gestalt und sind wahrscheinlich in ihrer Mitte von den Spindelfasern erfasst worden. Vergr. 1500.

Fig. 8. Bildung der Tochterkerne. Zwischen den Chromosomenpaaren treten Vakuolen auf. Das Paar bei \* zeigt jetzt deutlich, dass es ein doppeltes V ist. Im Präparat lagen auffallend viele extranucleare Nucleolen. Vergr. 2250.

Fig. 9 und 10. Tochterkerne der heterotypischen Teilung, in Fig. 9 von der Seite gezeichnet, infolgedessen man einen Teil des Phragmoplasten sieht; in Fig. 10 vom Pol aus geschen. In beiden Figuren sind 6 Paare vorhanden. Vergr. 2250.







Fig. 11 und 12. Die Kernmembran verschwindet. Man bekommt den Eindruck, dass zwischen den Chromosomenpaaren sich Vakuolen befinden. Diese Paare zeigen mehr oder weniger deutlich ihre Doppelnatur. In Fig. 11 ist der Kern vom Pol aus gesehen. In Fig. 12 von der Seite. Vergr. 2250.
Fig. 13. Mutterzelle während der homoiotypischen Teilung. In der Mitte

Fig. 13. Mutterzelle während der homoiotypischen Teilung. In der Mitte liegt ein gut entwickelter Phragmoplast. Darüber eine Kernplatte, umgeben von großen Vakuolen. Darunter eine Spindel, von der Seite gesehen. Bei letzterer fällt auf, dass einzelne Cbromosomen ihre freien, nicht an den Zugfasern angehefteten, Enden zuerst auseinandergehen lassen. Vergr. 1500.
Fig. 14. Kernplatte der homoiotypischen Teilung. 2 Chromosomen scheinen

Fig. 14. Kernplatte der homoiotypischen Teilung. 2 Chromosomen scheinen eine V-förmige Gestalt zu haben. Vielleicht wird dies wenigstens bei einem dieser beiden dadurch verursacht, dass die beiden Längshälften, die in der Figur übereinanderliegen, sich nicht vollständig decken Zwischen den Chromosomen ist das Feld dunkler infolge der Anwesenheit der Spindel. Andeutungen von Spindelfasern sind in der Mitte sichtbar. Vergr. 2250.

Fig. 15 und 16. Spindeln der homoiotypischen Teilung von der Seite gesehen. Die Chromosomen zeigen 2 Längshälften und sind meistens mit ihren inneren Enden an den Zugfasern befestigt. In Fig. 16 bei \* ein Chromosom, das in der Mitte erfasst wird. Vergr. 2250.

Fig. 17. Diese Figur zeigt, wie auch hier die Chromosomen sowohl an ihrem Ende wie in ihrer Mitte von den Zugfasern ergriffen werden können. Vergr. 2250.

Fig. 18. Spindel der zweiten Teilung. Die Chromosomen weichen nach den Polen auseinander. Das höchstliegende Chromosom ist in seiner Mitte von den Zugfasern erfasst worden. Dies ist besonders in der unteren Hälfte der Figur deutlich. Zwischen den zwei auseinandergehenden Chromosomenkomplexen sind jetzt wieder viel weniger Fäden sichtbar als näher bei den Polen. Es fällt auf, dass diese Spindel, mit derselben Vergrößerung (2250 ×) gezeichnet wie die Spindeln der Fig. 15 und 16, bedeutend länger ist als diese, von Pol zu Pol gerechnet.

Fig. 19. Ende der zweiten Teilung. Die Chromosomen sind bei den Polen angelangt. In der am meisten nach links hin gelegenen Gruppe zählt man deren beim ersten Anblick 7. Dies wird dadurch verursacht, dass das Chromosom bei *a* eine V-förmige Gestalt hat. Der Phragmoplast, der in Fig. 13 noch vorhanden war, ist jetzt gänzlich verschwunden. Vergr. 1500.

Fig. 20. Bildung der Tochterkerne der zweiten Teilung. Zwischen den Chromosomen treten wieder Vakuolen auf. Vergr. 2250.

Fig. 21 und 22. Weitere Stadien von Tochterkernen. In Fig. 21 sieht man noch dichte Ansammlungen von Chromatin, in Fig. 22 sind diese gestreckt und treten in ihnen Vakuolen auf. Vergr. 2250.

Fig. 23. Eine der 4 Zellen einer Pollentetrade. Die Vakuolisation der Chromosomen ist noch nicht von Bedeutung. Vergr. 2250.
Fig. 24. Reihe von doppeltkernigen Zellen aus einer Wurzel. Von unten

Fig. 24. Reihe von doppeltkernigen Zellen aus einer Wurzel. Von unten nach oben: 2 dicht gegeneinanderliegende Kerne, 1 doppelte Spindel, 2 miteinander verschmelzende Kerne und 1 viel größerer, offenbar doppelter Kern. Vergr. 500.

# Kultur und Gehirn. Von J. H. F. Kohlbrugge.

(Schluss).

Auch hat man oft darauf hingewiesen, dass der große Redner Gambetta ein stark entwickeltes Sprachzentrum zeigte, aber auch diese Übereinstimmung könnte eine zufällige sein, denn auch bei dem französischen Mörder Vacher fand man ein ähnlich ent-

# **ZOBODAT - www.zobodat.at**

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 31

Autor(en)/Author(s): Stomps Theodoor Jan

Artikel/Article: Kernteilung und Synapsis bei Spinacia oleracea L. 257-309