

Über die Karyokinese bei *Oedogonium*.

Sechster Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese.

Von

C. van Wisselingh.

Mit Tafel XII.

Während die Zellteilung bei *Oedogonium* besonders die Aufmerksamkeit der Botaniker erregt hat, ist der Prozeß, der mit derselben zusammengeht, die Kernteilung, nur wenig studiert worden. In dieser Hinsicht bildet *Oedogonium* einen Kontrast mit *Spirogyra*, bei der die Kernteilung von mehreren Untersuchern in Einzelheiten beschrieben worden ist. Die Ursache davon ist, daß bei den dickeren Arten der Gattung *Spirogyra* die Kerne ziemlich groß sind und oft leicht beobachtet werden können. Bei den dicksten *Oedogonium*-Arten sind die Kerne gewöhnlich bedeutend kleiner als bei den dicksten *Spirogyren*; überdies sind sie verborgen hinter den dunkelgrünen, wandständigen Chromatophoren, wodurch die Untersuchung sehr erschwert wird. Die Einzelheiten, welche die Kernteilung darbietet, sind beim lebenden Objekt ganz der Beobachtung entzogen. In der Literatur habe ich denn auch wenig über die Kernteilung bei *Oedogonium* gefunden. Die wichtigsten Veröffentlichungen sind von Strasburger und Klebahn.

Historisches.

Strasburger¹⁾ beschreibt die Kernteilung bei *Oedogonium tumidulum* Kg. und deutet dabei wiederholt auf die Übereinstimmung mit der Kernteilung der höheren Pflanzen. Er erwähnt die Bildung der Chromosomen (Fasern) durch Zusammenschmelzung der in dem Kern anwesenden Körner, das Verschwinden des Kernkörperchens, die Gestalt der Kernspindel und das Auseinanderweichen der Kernspindelhälften. Zwischen den beiden Kernanlagen sah Strasburger eine feinkörnige Substanz. Die Tochterkerne

¹⁾ Zellbildung und Zellteilung. 1880. S. 190 ff.

bilden sich nach Strasburger auf die folgende Weise: Die Stäbchen (Chromosomen) in den beiden Kernanlagen verschmelzen zunächst an ihren polaren und dann an ihren äquatorialen Enden. Die Tochterkerne runden sich jetzt ab und wachsen auf Kosten des zwischen ihnen angesammelten feinkörnigen Protoplasmas, das sie nach Strasburger verschlucken. Indessen nähern die Kerne sich wieder. Die Stäbchen zerfallen in aneinander gereihte Körner und in jedem Tochterkern wird ein Kernkörperchen sichtbar. Nach Anlage der Zellplatte gehen die Tochterkerne aufs Neue auseinander.

Klebahn¹⁾ erwähnt die Übereinstimmung zwischen der Kernteilung bei *Oedogonium Boscii* und der der höheren Pflanzen. Er deutet aber auch auf eine wichtige Verschiedenheit hin. Er hat nämlich keine entwickelte Spindelfasern beobachten können.

Methode.

Durch Anwendung einer Untersuchungsmethode, mit welcher ich schon bei *Spirogyra*, *Fritillaria* und *Leucojum* gute Resultate erhielt²⁾, habe ich versucht, auch unsere Kenntnis der Kernteilung bei *Oedogonium* zu erweitern. Für diese Untersuchung gebrauchte ich eine dicke *Oedogonium*-Art, die dickste, welche ich in der Umgebung Steenwyks finden konnte. Bei der Untersuchung zeigte es sich, daß dieselbe *Oedogonium cyathigerum* Wittr. war³⁾.

Die für die Untersuchung bestimmten Pflänzchen wurden mit Hilfe des Flemming'schen Gemisches fixiert, und wenn sie in demselben einige Tage verweilt hatten, wurden sie mit Chromsäure behandelt, die ich gewöhnlich in einer zwanzigprozentigen Lösung anwendete. Durch die Einwirkung des Flemming'schen Gemisches erleiden das Kerngerüst, der Zellwandring und der äußere Zellwandteil derartige Abänderungen, daß ihre Widerstandsfähigkeit Chromsäure gegenüber bedeutend größer geworden ist. Die oben genannten Teile bleiben zurück, wenn der Zellinhalt und die Zellwand im Übrigen ganz gelöst sind. Dann lösen sich die dünnen Teile des Kerngerüsts und demzufolge fällt dasselbe auseinander. Während der Einwirkung der Chromsäure wird selbstverständlich genau beobachtet. Es versteht sich, daß die Kerne gewöhnlich nicht in den äußeren, meist zylinderförmigen Membranteilen bleiben. Neben diesen Membranteilen und den Zellwandringen schwimmen sie in der Chromsäurelösung. Bei der Anwendung einer zwanzigprozentigen Chromsäurelösung schreitet der Lösungsprozeß sehr langsam fort, so daß es viele Stunden, und bisweilen länger als einen halben Tag dauert, bis die Beobachtungen beendet sind. Bei

¹⁾ Studien über Zygoten. II. Die Befruchtung von *Oedogonium Boscii*. (Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XXIV. 1892. S. 235.)

²⁾ Über den Nukleolus von *Spirogyra*. (Bot. Zeitung. 1898. S. 195.)
Über das Kerngerüst. (Bot. Zeitung. 1899. S. 155.) Über Kernteilung bei *Spirogyra*. (Flora. 1900. S. 355.) Untersuchungen über *Spirogyra*. (Bot. Zeitung. 1902. S. 122.) Über abnormale Kernteilung. (Bot. Zeitung. 1903. S. 201.)

³⁾ van Wisselingh, C., Über den Ring und die Zellwand bei *Oedogonium*. (Beihefte zum Bot. Centralbl. Bd. XXIII. Abt. I. Heft 3. S. 162.)

der Anwendung einer stärkeren Chromsäurelösung, z. B. einer vierzig- oder fünfzigprozentigen, wie ich sie früher benutzte, findet zwar eine schnellere Auflösung statt, aber es entsteht dann zu viel Bewegung in der Flüssigkeit. Die starke Aufschwellung des inneren Membranteils verursacht, daß die Zellen sich jedesmal verschieben, was oft sehr hinderlich ist. Bisweilen wandte ich Brillantblau enträgrünlich an, um die Kerne, nachdem ich die Chromsäure mit Wasser ausgewaschen hatte, zu färben.

Der ruhende Kern.

Bei *Oedogonium cyathigerum* befindet sich der Kern im wandständigen Protoplasma in ungefähr gleicher Entfernung von den beiden Querwänden. Derselbe hat eine mehr oder weniger kugelförmige Gestalt. An der Seite der Zellmembran ist er etwas abgeplattet. Wenn die abgeplattete Seite dem Beobachter zugekehrt ist oder von ihm abgewendet ist, so erscheint der Kern fast kreisförmig. Der Kern ist scharf begrenzt, eine Erscheinung, die, wie bei anderen Kernen, aller Wahrscheinlichkeit nach auch hier mit der Anwesenheit einer Kernmembran zusammenhängt. Das Kerngerüst ist dem anderer Kerne ähnlich. Es erscheint aus Körnern zusammengesetzt, welche durch feine Fädchen miteinander verbunden sind. Wenn man bei dem mit dem Flemming'schen Gemisch fixierten Material mittelst Chromsäure das Kerngerüst isoliert hat, so kann man bei weiterer Einwirkung beobachten, daß es allmählich auseinanderfällt, weil die feinen Verbindungen gelöst werden. Man erhält dann aber nicht sogleich eine Menge lose Körner; während der Einwirkung der Chromsäure kann man sehen, daß auch dünne Fädchen frei werden, welche feinen Perlschnüren ähnlich sind.

Mehr oder weniger in der Mitte des Kernes befindet sich der Nukleolus. Ich untersuchte, ob dieser Ähnlichkeit mit dem Nukleolus von *Spirogyra* hätte, oder ob er mit den Nukleolen der höheren Pflanzen übereinstimmte. Es zeigte sich, daß Letzteres der Fall war. Nie gelang es mir, mit Hilfe von Chromsäure Fäden, wie bei *Spirogyra*, oder etwas Besonderes aus dem Nukleolus zu isolieren. Er löste sich immer in der Chromsäure auf, ohne etwas zurückzulassen. Der Chromsäure leistet er weniger Widerstand als das Kerngerüst, aus dem er während der Einwirkung allmählich verschwindet.

Die Karyokinese.

Während in dem oberen Ende einer Zelle sich ein Zellwandring oder ein mit demselben identischer, napfförmiger Zellwandteil bildet, erleidet der Kern Abänderungen, die auf eine künftige Teilung hinweisen. Die Körner im Kerngerüst sind größer als bei dem ruhenden Kern; während der Einwirkung der Chromsäure zerfällt es in Körner, Klümpchen und Fädchen, welche Perlschnüren ähnlich sind. Letztere sind deutlicher als bei dem ruhenden Kern. Der Nukleolus wird kleiner und verschwindet zuletzt ganz, während

der Kern auch seine scharfe Begrenzung verliert, was, wie bei anderen Pflanzen, wohl mit einer Auflösung der Kernmembran zusammenhängt. Dies sind die ersten Modifikationen, welche der Kern zeigt.

In folgenden Entwicklungsstadien sind die perlschnurförmigen Fäden, welche mehrere Windungen zeigen, kompakter. Allmählich verschwindet die Ähnlichkeit mit Perlschnüren. Sie bekommen eine gleichmäßige Dicke. Einige zeigen noch eine einzelne dünne Stelle, eine Erscheinung, die ich auch bei *Fritillaria*¹⁾ beobachtet habe. Später sind alle dünnen Teile verschwunden. Indessen haben sich die meisten feinen Verbindungen zwischen den verschiedenen Fäden gelöst. Die Fäden werden später noch kürzer, während sich die Zahl der Windungen vermindert. Aus dem Kerngerüst entstehen also eine Anzahl Kernfäden oder Chromosomen. Dieselben gruppieren sich auf eine besondere Weise. Im Polfeld²⁾ kommen sie zusammen. Es befindet sich in der Mitte der der Zellmembran zugekehrten Seite. Figur 1 stellt einen Kern vor, der das Polfeld zeigt. Die Begrenzung ist bei demselben nicht so deutlich wie bei dem ruhenden Kern, während seine Form platt und länglich ist. Die feinen Verbindungen zwischen den Chromosomen sind in der Chromsäurelösung nicht wahrnehmbar und demgemäß sind sie in der Figur nicht gezeichnet worden. Die Kernfäden bleiben im Polfeld miteinander verbunden. Der gegenseitige Verband wird an dieser Stelle sogar noch fester, während alle übrigen Verbindungen zwischen den Kernfäden aufgehoben werden. Ihre freien Enden weichen in verschiedener Richtung auseinander. Die Kernplatte ist dann gebildet. Figur 2 stellt eine in Chromsäurelösung schwimmende Kernplatte vor.

Wie bei *Spirogyra*, *Fritillaria* und *Leucojum*³⁾ kann man auch bei *Oedogonium* mittelst Chromsäure nachweisen, daß zwischen den Chromosomen feine Verbindungen vorhanden sind. Wenn das Cytoplasma und die Zellwand mit Ausnahme des äußeren Teils aufgelöst sind, so schwimmen die Kernfiguren in der Chromsäurelösung frei umher. Bei den Kernplatten bleiben die Chromosomen lange miteinander verbunden. Allmählich werden die feinen Verbindungen gelöst und die Chromosomen werden nacheinander frei. Zuletzt sind alle feinen Verbindungen gelöst und alle Chromosomen gehen auseinander (Fig. 4), vorausgesetzt, daß sie sich nicht ineinander verwickelt haben, was ihrer Windungen wegen leicht geschehen kann. Allmählich werden ihre Umrisse undeutlich und zuletzt sind sie auch aufgelöst.

Wenn die Chromosomen frei werden, so kann man leicht ihre Länge und ihre Form studieren, aber sehr schwer ist es, ihre Anzahl festzustellen. In einem folgenden Abschnitt werde ich beschreiben auf welche Weise mir das gelungen ist. Jetzt erwähne

¹⁾ Über das Kerngerüst. Fig. 3.

²⁾ Rabl, Über Kernteilung. (Morpholog. Jahrb. Bd. X. 1885. S. 226, 281 u. 322.)

³⁾ Über den Nukleolus von *Spirogyra*. S. 209. Über das Kerngerüst S. 163 u. 168.

ich nur, daß ihre Anzahl 19 ist. Die Länge der Chromosomen ist sehr verschieden. Man beobachtet sehr lange, mittelmäßig lange und kurze. Die längsten können selbst sechsmal länger sein als die kürzesten. Bisweilen konnte ich feststellen, daß eines der 19 Chromosomen bedeutend länger war als die übrigen; es gibt aber auch Kernplatten, bei denen ich diese Erscheinung nicht beobachten konnte. Die Chromosomen haben eine sehr verschiedene Form. Man findet I-, J-, L-, S-, U- und V-förmige Chromosomen, während auch noch verschiedene andere Formen vorkommen können. Die längeren sind oft U- oder V-förmig und haben dann gewöhnlich zwei gleich lange Schenkel; sie können aber auch eine ganz andere Gestalt haben. Die Befestigungsstelle ist bei den Chromosomen verschieden. Bei den längeren befindet diese sich ungefähr in der Mitte, bei den kürzeren befindet sie sich an dem einen Ende oder sie nähert sich mehr oder weniger demselben. Wo die Chromosomen aneinander befestigt sind, sind sie gewöhnlich umgebogen; ganz gerade kommen wenig vor.

Die Kernplatte teilt sich in zwei gleiche Kernplattenhälften. Die Chromosomen erleiden dabei eine Längsspaltung und ihre Hälften weichen auseinander. Dieses findet im Allgemeinen auf eine derartige Weise statt, daß die Enden der halbierten Chromosomen am längsten miteinander verbunden bleiben. Zuletzt haben die Hälften aller Chromosomen sich von einander losgelöst. Aus den 19 Chromosomen sind dann zwei Gruppen, jede von 19 halben Chromosomen, entstanden. Die Kernplatte hat sich geteilt in zwei Kernplattenhälften. Bei den Kernplattenhälften sind die Chromosomen an der den Polen der Kernfigur zugekehrten Seite durch feine Verbindungen miteinander verbunden. Während der Spaltung der Chromosomen und des Auseinanderweichens der Kernplattenhälften ist dieser gegenseitige Verband beibehalten geblieben. Die freien Enden der Chromosomen der beiden Kernplattenhälften sind einander, zugekehrt. Wenn man die Kernfiguren mit Chromsäurelösung behandelt, so kann man sich von den obenerwähnten Einzelheiten überzeugen. Die Kernplattenhälften fallen allmählich auseinander, der Auflösung der obengenannten feinen Verbindungen zufolge. Die halbierten Chromosomen kann man dann beobachten entweder ganz frei oder paarweise verbunden, wenn die Hälften der Chromosomen an ihren Enden noch zusammenhängen.

Figur 8 stellt die Chromosomen einer in Teilung begriffenen Kernplatte vor. Mittelst Chromsäure sind sie isoliert worden. Die Hälften der längsten Chromosomen sind an beiden Enden noch miteinander verbunden; die Hälften der Chromosomen mittelmäßiger Länge hängen noch an einem Ende zusammen, während die Hälften der kürzesten Chromosomen ganz frei umherschweben. Aus diesen und derartigen Beobachtungen schließe ich, daß die Trennung der Hälften anfängt, wo die Chromosomen miteinander verbunden sind, und daß bei den kürzesten und den mittelmäßig langen Chromosomen die Hälften an dem freien Ende am längsten miteinander verbunden bleiben, während bei den längsten die Verbindung an beiden Enden ungefähr gleichzeitig aufgehoben wird. Bei den kürzesten ist die

Trennung zuerst vollzogen. Auch folgt aus den Beobachtungen, daß die feinen Verbindungen zwischen den Chromosomen bei der in Teilung begriffenen Kernplatte mittelst Chromsäure leichter gelöst werden, als die Verbindungen zwischen den noch zusammenhängenden Chromosomenhälften.

In Bezug auf die Übereinstimmung der Karyokinese bei *Oedogonium* mit der bei höheren Pflanzen ist die Lösung der Frage, ob auch bei *Oedogonium* eine Kernspindel vorkommt, von großer Bedeutung. Wenn auf die Frage eine verneinende Antwort gegeben werden muß, wie Klebahn gemeint hat, so würde die Karyokinese bei *Oedogonium* mit der der höheren Pflanzen nebst Punkten von Übereinstimmung auch eine große Verschiedenheit darbieten. Ich habe deshalb genau auf die Anwesenheit einer Kernspindel Acht gegeben, und in der Tat ist es mir gelungen, diese in verschiedenen Entwicklungsstadien sehr deutlich zu beobachten. Die Kernspindel bei *Oedogonium* ist der von *Spirogyra* und höherer Pflanzen ähnlich, aber die Spindelfasern sind viel feiner, sodaß es sehr begreiflich ist, daß andere Beobachter, die bei *Oedogonium* die Karyokinese nur beim lebendigen Objekt oder nach einer anderen als der von mir befolgten Methode studierten, dieselbe nicht haben unterscheiden können.

Wenn die Kernplattenhälften auseinander gewichen sind, so zeigt es sich, daß sie noch durch feine Spindelfasern verbunden sind, welche man auf die folgende Weise nachweisen kann: Mittelst einer 20 prozentigen Chromsäurelösung isoliert man die Kernfigur durch Auflösung der inneren Zellwand und des Cytoplasmas. Bemerkenswert ist es, daß die beiden umherschwimmenden Kernplattenhälften einander gegenüber genau dieselbe Stellung behalten. Das kommt dadurch, daß die Kernspindel der Einwirkung der Chromsäure etwas länger Widerstand leistet als das übrige Cytoplasma. Zuletzt werden die Spindelfasern aufgelöst. Die Kernplattenhälften sind dann nicht mehr genau einander gegenüber gestellt; sie trennen sich und schwimmen jede für sich in der Chromsäurelösung umher, bis sie der Auflösung der feinen Verbindungen zwischen den Chromosomen zufolge auseinander fallen. Die feinen Spindelfasern sind in der Chromsäurelösung schwer zu unterscheiden, aber wenn man die Chromsäure mit Wasser vorsichtig wegwäscht, so kann man die Spindel sehr deutlich wahrnehmen. Man sieht dann eine Anzahl feiner, fadenartiger, bogenförmiger Verbindungen zwischen den beiden Chromosomenbündeln (Fig. 3). Am Rande der Kernfigur kann man bisweilen wahrnehmen, daß die Verbindungen den Chromosomen entlang nach den Polen der Kernfigur laufen. Wenn die Chromsäure etwas lange eingewirkt hat, so beobachtet man zwischen den beiden Kernplattenhälften nur Reste der Kernspindel, welche einer körnigen Substanz ähnlich sind. Wenn die Kernplattenhälften sich schon bedeutend modifiziert haben und kleinen Kernen ähnlich sind, gelingt es noch auf die obenerwähnte Weise, die mehr oder weniger zurückgegangene Spindel nachzuweisen (Fig. 5). Dieselbe zeigt dann einige Ähnlichkeit mit einer körnigen Substanz. Später

konnte ich sie nicht mehr wahrnehmen. Ich nehme an, daß sie im Cytoplasma aufgelöst oder verteilt wird.

Die Tochterkerne, die an den Polen der Kernfigur sich schon in bedeutender Entfernung voneinander befinden, kommen später wieder sehr nahe aneinander und nehmen dann genau einander gegenüber eine Stelle an beiden Seiten der neuen Querwand, welche indessen gebildet ist, ein. Figur 7 stellt die beiden Tochterkerne vor, während dieselben sich in der Chromsäurelösung befinden. Das umringende Cytoplasma hat sich aufgelöst, aber die dünne Querwand noch nicht. Dieselbe breitet sich anfangs nur durch den mittleren Teil des Protoplasten aus. Später breitet sie sich bis an die Längswand aus, wobei das wandständige Chromatophor durchschnitten wird¹⁾. Der Protoplast ist dann in zwei Teile geteilt, aber die Querwand ist dann noch nicht an der Längswand befestigt. Sie bildet eine dünne, lose Platte in der Zelle. Die Tochterkerne entfernen sich später wieder von der Zellplatte und nehmen jeder ungefähr in der Mitte des entsprechenden Protoplasten eine Stelle ein. Sie befinden sich immer in dem wandständigen Protoplasma.

Über die Entwicklung der Kernplattenhälften zu Tochterkernen bemerke ich Folgendes: Die Chromosomen ziehen sich zusammen. Ihre freien Enden kommen an der vom Pole abgewendeten Seite zusammen und treten miteinander in Verbindung. Die Chromosomen werden an vielen Stellen dünner und demzufolge perlschnurförmig. Diese perlschnurförmigen Fäden bilden Bogen, welche sich von der nach dem Pol zugekehrten Seite zu der gegenübergestellten Seite ausbreiten. Zusammen bilden sie dann eine Platte, mehr oder weniger kreisförmige oder etwas längliche Figur. Figur 6 stellt die beiden Tochterkerne in dem oben geschilderten Zustande vor, während dieselben sich in der Chromsäurelösung befinden. Die Tochterkerne erhalten eine scharfe Begrenzung, was wohl mit der Bildung einer Kernmembran zusammenhängt. Die Chromosomen teilen sich in Körner, welche durch feine Fädchen verbunden bleiben, während zwischen den verschiedenen Chromosomen auch feine Verbindungen entstehen. In den Kernen erscheinen Nukleolen (Fig. 7). Anfangs befinden sich diese an der der Zellplatte zugekehrten Seite. Sie vereinigen sich zu einem Nukleolus, der ungefähr in der Mitte des Kernes eine Stelle bekommt. Die Tochterkerne, welche anfangs gewöhnlich etwas länglich sind, wachsen, und werden allmählich mehr oder weniger kugelförmig.

Die Karyokinese ist jetzt beendet, aber die Zellteilung noch nicht. Die alte Zellwand spaltet sich um den Zellwandering oder um den dicken Rand des Näpfchens. Der Ring oder das Näpfchen streckt sich und bildet ein neues Membranstück. Demzufolge findet im Zellinhalt eine Versetzung statt und wird die lose Querwand nach oben geschoben. Wenn diese im unteren Ende des neuen Membranstückes angelangt ist, so hat sie die Stelle ihrer Be-

¹⁾ van Wisselingh C., Über den Ring u. die Zellwand bei *Oedogonium*, (l. c. S. 171.)

stimmung erreicht. An beiden Seiten wird sie bald von dem zellulosereichen inneren Membranteil bedeckt¹⁾).

Über die Bestimmung der Chromosomenzahl.

In dem vorigen Abschnitt habe ich mitgeteilt, daß es bei *Oedogonium cyathigerum* sehr schwer ist, die Zahl der Chromosomen zu bestimmen. Weil die von mir angewendete Methode zur Bestimmung der Chromosomenzahl neu ist, dieselbe ungemein viel Geduld erfordert, und ich gegen meine Erwartung eine ungerade Zahl, nämlich neunzehn, fand, so werde ich hier in Einzelheiten mitteilen, auf welche Weise ich zu diesem Resultat gekommen bin. Beim Studium der Kernplatten zeigte es sich, daß es durchaus unmöglich ist, die Zahl der Chromosomen zu bestimmen, so lange sie miteinander verbunden sind. Das Zählen der freien Enden, vorausgesetzt, daß solches ausführbar wäre, würde zu ganz unrichtigen Schlüssen führen, da einige Chromosomen an einem Ende festsitzen, während andere in der Mitte festsitzen und deshalb zwei freie Enden haben. Sogar zeigte es sich beim Auseinanderfallen der Kernplatten in freie Chromosomen und Häufchen zusammenhängender Chromosomen, durch Einwirkung verdünnter Chromsäure, daß es nicht möglich ist, bei den Häufchen, auch wenn sie nur aus drei bis fünf Chromosomen bestehen, mit Gewißheit die Zahl zu bestimmen. Die Chromosomen sind von verschiedener Länge und verschieden gebogen, während sie auf allerlei Weise übereinander liegen können. Dadurch ist es sehr schwer, ihre Zahl festzustellen. Ich habe es mir darum bei der Bestimmung ihrer Zahl zur Aufgabe gemacht, sie alle durch Einwirkung verdünnter Chromsäure zu isolieren und jedes für sich wahrzunehmen. Jedes Chromosom wurde gezeichnet und wenn der Versuch beendet und gelungen war, wurden sie mit Hilfe der Zeichnung gezählt. Die Methode ist sehr einfach, aber bei ihrer Anwendung erfährt man allerlei Schwierigkeiten, wie sich unten zeigen wird. Wenn man mit Hilfe verdünnter Chromsäurelösung den inneren Teil der Zellwand und das Cytoplasma vorsichtig aufgelöst hat, so kann man beobachten, daß viele Kerne noch in den zylinderförmigen äußeren Membranteilen sitzen und andere sich außerhalb derselben befinden. Wenn eine Kernplatte, deren Chromosomenzahl man bestimmen will, außerhalb des Restes der Zellwand liegt, so beobachtet man genau, ob nach einiger Zeit Chromosomen frei werden; einige Chromosomen werden bald losgelöst, während andere viel fester verbunden sind. Bisweilen gehen die Chromosomen wie von selbst allmählich auseinander, aber gewöhnlich bleiben einige übereinanderliegen und man muß dann versuchen, durch eine geringe Bewegung in der Chromsäurelösung eine Trennung zu vollführen. Ich versuchte solches, indem ich mit Filtrierpapier eine Spur der Flüssigkeit unter dem Deckgläschen wegsog oder mit Hilfe einer Nadel eine Spur Wasser hinzufügte

¹⁾ van Wisselingh, C., Über den Ring und die Zellwand bei *Oedogonium*. (l. c. S. 170.)

oder auf das Objektglas tickte, oder mit einer Nadel sehr sanft das Deckgläschen berührte. Alle diese Manipulationen müssen mit der größten Vorsicht und unter fortwährender genauer Beobachtung ausgeführt werden. Eine Bewegung, durch welche einige Chromosomen wegschwimmen, ohne daß man hat feststellen können, wieviel es sind, verursacht, daß der Versuch mißlingt. Auch wenn einige Chromosomen ineinander verwickelt bleiben und nicht zu trennen sind, gelingt es nicht, ihre Zahl festzustellen. Man muß darauf acht geben, daß unter dem Deckgläschen sich nicht mehr als eine Kernplatte befindet, um zu verhindern, daß zwischen ihre Chromosomen Chromosomen anderer Kernplatten geraten, was leicht eine Verwechslung veranlassen würde.

Wenn die Kernplatte in dem äußeren Membranteil sitzen geblieben ist, versuchte ich oft, auf eine andere Weise die Chromosomenzahl zu bestimmen. Ich versuchte, indem ich mit Hilfe von Filtrierpapier eine sehr geringe Strömung in der Flüssigkeit zuwege brachte, die freiwerdenden Chromosomen hintereinander aus dem äußeren Membranteil schwimmen zu lassen. Indessen wurden sie gezeichnet und nach Beendigung des Versuches gezählt. Bei dieser Art zu experimentieren können sich natürlich dieselben Schwierigkeiten darbieten, wie bei der ersterwähnten. Die Versuche dauern sehr lange; man muß jedoch keine stärkere Chromsäurelösung anwenden als eine zwanzigprozentige; besser ist es, eine noch verdünntere Lösung zu benutzen; die Versuche dauern dann zwar länger, aber die Aussicht, ein gewisses Resultat zu erhalten, ist größer.

Nachdem ich auf die oben beschriebene Weise eine Anzahl Versuche angestellt hatte, war es mir achtmal bei einer Kernplatte gelungen, alle Chromosomen für sich zu beobachten und zu zeichnen. In diesen acht Fällen deutete die Zeichnung neunzehn Chromosomen an (Fig. 4). Bei den Kernplattenhälften habe ich auch versucht, die Chromosomenzahl zu bestimmen. Weil die Zahl, nämlich der beiden Kernplattenhälften zusammen, dann das Doppelte, also 38 ist, so ist es viel schwerer, ein sicheres Resultat zu erhalten. Noch weniger gelingt es, vor der Bildung der Kernplatte die Chromosomen zu zählen. Sie sind dann länger und dünner als bei der Kernplatte und zeigen auch mehr Windungen, sodaß es nicht gelingt, sie zu trennen. Dagegen glückte es mir bei einer teilenden Kernplatte, die Chromosomenzahl festzustellen. Ich zählte zehn Chromosomenhälften, unter denen sehr lange waren, welche paarweise an den beiden Enden miteinander verbunden waren, sechzehn, die paarweise an einem Ende zusammenhängen, und zwölf, größtenteils kleinere, die ganz frei waren, im ganzen also 38 Chromosomenhälften (Fig. 8).

Kritisches und Resultate.

In Übereinstimmung mit den Ansichten von Strasburger und Klebahn habe auch ich gefunden, daß die Karyokinese bei *Oedogonium* der der höheren Pflanzen sehr ähnlich ist. Die Ähnlichkeit ist sogar noch größer, als Klebahn sich vorstellte. Von

mir wurde nämlich sehr deutlich eine aus Fasern zusammengesetzte Kernspindel wahrgenommen, während Klebahn keine Spindelfasern unterscheiden konnte.

Strasburger spricht von einer körnigen Substanz zwischen den beiden Tochterkernen, welche von denselben verschluckt wird. Ich habe bemerkt, als ob die zurückgegangene Spindel mehr oder weniger einer körnigen Substanz ähnlich ist, und es kommt mir deshalb vor, als ob die körnige Substanz, welche Strasburger beobachtete, die zurückgegangene Spindel wäre. Ich habe aber durchaus nichts wahrnehmen können, was auf ein Verschlucken von den Tochterkernen deutet, weshalb ich annehme, daß auch bei *Oedogonium* die Kernspindel aus dem Cytoplasma entsteht und in dasselbe wieder aufgenommen wird.

Was die Chromosomen angeht, so gehen die Meinungen von Strasburger und die meinigen sehr auseinander. Strasburger unterscheidet keine Chromosomen verschiedener Länge und nimmt auch nicht an, daß sie während der Karyokinese stets miteinander verbunden sind. Die von Strasburger befolgte Untersuchungsmethode gestattet es aber auch nicht, die von mir nachgewiesenen Einzelheiten zu beobachten. Es kommt mir vor, als ob dieses zu der Verschiedenheit unserer Resultate beigetragen hat. Weniger wahrscheinlich scheint es mir, daß die Karyokinese der beiden untersuchten Arten so verschieden ist.

Die von mir erhaltenen Resultate sind im Folgenden kurz zusammengefaßt:

Die Karyokinese bei *Oedogonium* zeigt große Übereinstimmung mit der der höheren Pflanzen. Die Entstehung der Kernfäden oder Chromosomen aus dem Kerngerüst, die Bildung der Kernplatte aus den Chromosomen, die Teilung der Kernplatte, die Längsspaltung der Chromosomen, die Entwicklung der Kernplattenhälften zu Tochterkernen, alle diese Erscheinungen der Karyokinese zeigen bei *Oedogonium* Ähnlichkeit mit der Karyokinese im Embryosack von *Fritillaria* und *Leucojum*. Auch bei *Oedogonium* bleiben während der Karyokinese die Chromosomen stets durch feine Verbindungen miteinander verbunden. Wie bei den höheren Pflanzen kommt auch bei *Oedogonium* eine Kernspindel zur Entwicklung. Der Nukleolus verschwindet beim Anfang der Karyokinese und in den Tochterkernen erscheinen wieder Nukleolen, welche sich zu einem einzigen Nukleolus vereinigen. Der Nukleolus stimmt überein mit den Nukleolen höherer Pflanzen und nicht mit dem von *Spirogyra*. Fäden, wie sie bei *Spirogyra* in dem Nukleolus vorkommen, oder etwas anderes von besonderer Beschaffenheit habe ich in dem Nukleolus von *Oedogonium* nicht nachweisen können. Das Interessanteste, das die Karyokinese bei *Oedogonium* darbietet, sind wohl die Chromosomen, welche sehr verschiedener Länge sind und deren Zahl 19 beträgt.

Oedogonium ist ein neues Beispiel einer Pflanze mit verschiedenen Chromosomen. Im Pflanzenreich ist diese Erscheinung sehr selten beobachtet worden. Rosenberg¹⁾ hat von derselben im Jahre 1905 einen interessanten Fall erwähnt. Er fand nämlich bei *Listera* in den Gonotokonten 5 größere und 11 kleinere Chromosomen und in den somatischen Kernen 10 größere und 22 kleinere. Im Jahre 1898 habe ich²⁾ schon mitgeteilt, daß bei *Spirogyra crassa* zwei der zwölf Chromosomen von den übrigen verschieden waren. Diese zwei waren gewöhnlich etwas länger als die übrigen und an dem einen Ende ein wenig verdünnt. Bei im Flemming'schen Gemisch gehärtetem Material gelang es mir, mittelst Chromsäurelösung aus dem dünneren Ende ein fadenähnliches Körperchen zu isolieren. Dieser Versuch ist nicht nur ein einziges Mal gelungen, sondern wohl vielleicht hundertmal. Nie erhielt ich ein negatives Resultat. Bei der weiteren Untersuchung zeigte es sich, daß die beiden abweichenden Chromosomen in näherer Beziehung mit dem Nukleolus oder mit den zwei Nukleolen standen, welche von allen übrigen im Pflanzenreich aufgefundenen Nukleolen verschieden sind. Die bei *Spirogyra crassa* erhaltenen Resultate fand ich später bei einer anderen Spezies, *Spirogyra triformis*, bestätigt³⁾.

Im Pflanzenreich sind bis jetzt noch keine Chromosomen aufgefunden, welche untereinander so sehr verschieden sind, wie bei *Spirogyra*. Dagegen sind im Tierreich wohl solche Beobachtungen gemacht worden⁴⁾. Henking⁵⁾ vermochte in der Spermatogenese von *Pyrrhocoris* ein Chromatinelement nachzuweisen, das sich von den übrigen durch bestimmte Eigenschaften unterscheidet. Dieses spezifische Chromosoma, von Montgomery als „Chromatin nucleolus“, von Mac Clung als accessorisches Chromosoma bezeichnet, ist seither bei zahlreichen Insekten nachgewiesen worden, und auch bei *Arachnoideen* und *Myriopoden* scheint etwas Ähnliches vorzukommen. Von besonderem Interesse sind vor allem die Beobachtungen, die Sutton⁶⁾ über das accessorische Chromosoma in den Spermatogonien der Heuschrecke, *Brachystola magna*, gemacht hat.

Merkwürdig ist bei *Oedogonium* die ungerade Chromosomenzahl. Ungerade Zahlen sind selten aufgefunden worden. In Verbindung mit der Keimung der Oospore von *Oedogonium*, aus welcher vier Schwärmsporen entstehen, halte ich das erhaltene Resultat von Bedeutung. Es kommt mir vor, daß *Oedogonium* eine Generation mit einer einfachen Chromosomenzahl ist und daß bei der Keimung der Oospore die Reduktionsteilung stattfindet, woraus folgen würde, daß bei *Oedogonium* kein Generationswechsel vorkommt.

¹⁾ Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen. (Botan. Notiser. 1905. Separatabdr. S. 9.)

²⁾ Über den Nukleolus von *Spirogyra*. S. 207.

³⁾ Über Kernteilung bei *Spirogyra*. S. 362.

⁴⁾ Boveri, Th., Ergebnisse über die Konstitution d. chromat. Substanz d. Zellkerns. S. 52 ff.

⁵⁾ Über Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei *Pyrrhocoris apterus* L. (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LI. 1891.)

⁶⁾ The spermatogonial divisions in *Brachystola magna*. (Bull. Univ. Kansas. Bd. I. 1900.) On the morphology of the chromosome group in *Brachystola magna*. (Biolog. Bull. Bd. IV. 1902.)

Anhang.

Am Schlusse dieses Aufsatzes über Karyokinese will ich nach Anleitung von Untersuchungen von Grégoire und Wygaerts¹⁾ und von Berghs²⁾ einige Bemerkungen machen über den Wert der von mir befolgten Untersuchungsmethode und die mit derselben erhaltenen Resultate.

Diese Methode ist beim Studium der Karyokinese von mir bei *Spirogyra* schon wiederholt und auch beim Embryosack von *Fritillaria* und *Leucojum* angewendet worden. In verschiedenen Abhandlungen habe ich sie beschrieben und habe ich die Vorteile, welche sie darbietet, insbesondere bei der Untersuchung von Teilen, welche in dem Flemming'schen Gemisch eine größere Widerstandsfähigkeit Chromsäure gegenüber erhalten haben, erwähnt. Um nicht in Wiederholungen zu verfallen, verweise ich auf meine Abhandlungen über Karyokinese³⁾. Ich bemerke nur, daß das Material in dem Flemming'schen Gemisch hinreichend gehärtet werden muß. Anfangs benutzte ich Material, das vier Tage in dem Flemming'schen Gemisch verweilt hatte; später ließ ich es länger in demselben stehen und untersuchte von Zeit zu Zeit, ob es hinreichend gehärtet war. Zuerst wendete ich eine starke Chromsäurelösung an, nämlich eine 50prozentige; später habe ich oft verdünntere Lösungen benutzt, z. B. eine 20prozentige. Die Versuche dauern dann natürlich länger, aber die Gelegenheit, genau zu beobachten, ist größer.

Eine Fehlerquelle, welche meiner Methode wie auch allen Methoden, bei denen Fixiermittel benutzt werden, anhängt, ist, daß das Fixieren Modifikationen hervorruft. Wenn man lebendige Kerne, z. B. in *Spirogyra*-Fäden, mit Aufmerksamkeit unter dem Mikroskop beobachtet und schnell das Flemming'sche Gemisch einwirken läßt, so bemerkt man, daß das Ansehen der Kerne plötzlich sehr modifiziert wird. Deshalb habe ich meine Resultate so viel wie möglich durch Untersuchung lebendigen Materials kontrolliert.

Beim Studium der Karyokinese höherer Pflanzen werden allgemein von fixiertem und in Paraffin eingeschmolzenem Material Serienschnitte angefertigt, welche gefärbt und teilweise wieder entfärbt werden. Wie bekannt, erhält man mittelst dieser Methode, wenn sie mit Sorgfalt angewendet wird, wunderschöne Präparate. Doch sind meiner Meinung nach die verschiedenen Operationen, welche das Material erleidet, mit Fehlerquellen verbunden.

¹⁾ Grégoire, Victor, und A. Wygaerts, La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes. (La Cellule. T. XXI. Fasc. 1. 1903. S. 7.) Grégoire, Victor, La structure de l'élément chromosomique. (La Cellule. T. XXIII. Fasc. 2. 1906. S. 311.)

²⁾ Berghs, Jules, Le noyau et la cinèse chez le *Spirogyra*. (La Cellule. T. XXIII. Fasc. 1. 1906. S. 55.)

³⁾ Über den Nukleolus von *Spirogyra*. (Bot. Zeitung. 1898. S. 199.) Über das Kerngerüst. (Bot. Zeitung. 1899. S. 155.) Über abnormale Kernteilung. (Bot. Zeitung. 1903. S. 210.)

Wie ich oben schon bemerkt habe, ruft das Fixieren tief eingreifende Modifikationen hervor. Auch ist die Möglichkeit, daß zufolge der verschiedenen Operationen bisweilen Teile, wie Spindelfasern oder Chromosomen, von ihrer Stelle geraten, nicht ausgeschlossen. Daß gegen die teilweise Entfärbung der Schnitte Einwendungen zu machen sind, darauf habe ich schon früher hingewiesen¹⁾. Besonders hat A. Fischer solches nachgewiesen²⁾ und auch Sypkens ist derselben Meinung³⁾.

Wenn man die verschiedenen Fehlerquellen, die der so schönen und in vielen Hinsichten vortrefflichen Methode anhängen, berücksichtigt, so darf man es als motiviert betrachten, auch andere Untersuchungsmethoden anzuwenden, um die Resultate, welche auf verschiedene Weise erhalten sind, miteinander zu vergleichen. Wenn man verschiedene Methoden mit Sorgfalt anwendet, ihre Fehlerquellen berücksichtigt und keine übereilte Schlüsse macht, so muß man zuletzt zu übereinstimmenden Resultaten gelangen. Der Vorteil der Anwendung verschiedener Methoden besteht vor allem darin, daß die Fehlerquellen, welcher jeder Methode besonders anhängen, eher ans Licht kommen.

Wie bekannt, gründet sich meine Methode nicht auf die Anfertigung feiner Schnitte, sondern auf das Isolieren von Teilen, welche in dem Flemming'schen Gemisch Chromsäure gegenüber eine größere Widerstandsfähigkeit erhalten haben. Auf eine ganz andere Weise werden die Kerne analysiert als nach der allgemein gebräuchlichen Methode. Doch haben beide Methoden in einigen Fällen zu vollkommen übereinstimmenden Resultaten geführt. Mit einem einzigen Beispiel werde ich das erläutern:

Bei der Untersuchung der Kerne des protoplasmatischen Wandbeleges des Embryosackes von *Fritillaria* und *Leucojum* gelangte ich zu einem Resultate, das durchaus nicht in Übereinstimmung war mit den Ansichten früherer Autoren. Grégoire und Wygaerts⁴⁾ erwähnen dasselbe folgendermaßen: Récemment, van Wisselingh (99) a émis une opinion particulière. D'après lui, l'élément chromatique est formé simplement de parties plus épaisses, très irrégulières et très diverses, réunies entre elles par des portions plus minces. De plus, ces deux sortes de parties du réseau nucléaire ne sont pas des constituants morphologiques différents. L'auteur, en effet, tout en réservant la question de la nature chimique du réseau, n'admet pas la distinction morphologique entre substratum achromatique et corpuscules nucléiniens. Nachdem oben genannte Autoren⁵⁾ die Resultate, welche sie bei den Wurzeln von *Trillium grandiflorum* erhielten, mitgeteilt haben, bemerken sie folgendes: Si l'on compare les données qui précèdent avec les renseignements de la littérature botanique, on voit qu'elles ne se rapprochent guère que des observations de van Wisselingh,

1) Über das Kerngerüst. S. 160.

2) Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.

3) De Kerndeeling by *Fritillaria imperialis*. S. 9 ff.

4) l. c. S. 11.

5) l. c. S. 14.

avec lesquelles elles concordent parfaitement. Hierbei bemerke ich noch, daß meine Untersuchungen bei *Fritillaria* von Sypkens¹⁾ einer Kontrolle unterworfen sind. Sypkens, der bei seiner Untersuchung Serienschnitte und auch meine Methode benutzte, fand gleichfalls meine Resultate bestätigt.

Außer dem obenerwähnten Resultat sind auch noch andere meiner Resultate von Grégoire und Wygaerts²⁾ bestätigt worden. In einem Punkte haben diese Autoren mich aber nicht verstanden. Ich halte es deshalb für erwünscht, einige meiner Resultate näher zu erläutern. Die Bildung der Kernfäden aus dem Kerngerüst ist von mir wie folgt beschrieben worden³⁾: „Ein Teil der feinen Fädchen, welche die Klümpchen und Körner miteinander verbinden, zieht sich zusammen. Demzufolge nähern sich die Klümpchen und die Körner einander und schließlich sind sie nicht mehr zu unterscheiden. So entstehen die Kernfäden. Anfangs sehen dieselben einigermaßen perlschnurartig aus. Das dauert jedoch nicht lange. Die Klümpchen und Körner werden gegeneinander gedrückt und abgeplattet. Die Fäden erhalten ein mehr gleichmäßiges Aussehen. Nachher ziehen sie sich noch bedeutend zusammen. Anfangs sind sie dünn und lang; zuletzt haben sie eine bedeutende Dicke erhalten, während ihre Länge abgenommen hat. Während ein Teil der feinen Verbindungen sich zusammenzieht, wird an anderen Stellen der Verband zerbrochen, aber nie werden alle Verbindungen zwischen den Kernfäden aufgehoben.“ Gegen meine Vorstellung, daß die Klümpchen und Körner gegeneinander gedrückt und abgeplattet werden, haben die belgischen Autoren⁴⁾ Einwendungen zu machen, wie sich aus Folgendem zeigt: „De plus, dans le *Trillium*, on ne peut pas dire que les „Klümpchen“ sont „gedrückt und abgeplattet“. Nous avons vu que toute la substance chromatique se ramasse sur elle-même, ainsi que ferait un filament de caoutchouc qu'on aurait étiré et qu'on abandonnerait ensuite lentement à son élasticité.“ Die Vorstellung von Grégoire und Wygaerts, nach welcher das ganze Kerngerüst sich zusammenzieht, ist durchaus nicht mit der meinigen in Widerspruch. Nach meiner Vorstellung zieht ein Teil der feinen Verbindungen sich zusammen, während andere Verbindungen aufgehoben werden; die feinen Fädchen ziehen sich dabei zurück und vereinigen sich mit den Kernfäden; die Kernfäden werden an einem Ende frei, während an dem anderen Ende die übriggebliebenen Verbindungen sich zusammenziehen, wodurch die Kernfäden fester miteinander verbunden werden. Alles dies schließt aber nicht aus, daß einige Teile des sich zusammenziehenden Gerüsts einen Druck gegeneinander ausüben könnten, und ich nehme an, daß solches in der Tat der Fall ist. Wenn die feinen Verbindungen sich zusammenziehen, kommen die Klümpchen gegeneinander und nach meiner

1) l. c. S. 44 u. 63.

2) l. c. S. 24, 25, 26.

3) Über das Kerngerüste. S. 163.

4) l. c. S. 41.

Meinung können sie dabei abgeplattet werden. In Verbindung hiermit erkläre ich das Vorhandensein einzelner Querstreifen bei einigen Kernfäden. Diese Querstreifen sind oft sehr deutlich wahrnehmbar. Auch Grégoire und Wygaerts haben dieselben abgebildet. Die Querstreifen deuten die Stellen an, wo die letzten feinen Verbindungen sich zusammengezogen haben. Vor dieser Zusammenziehung bestehen die Kernfäden, bei welchen die Erscheinung sich darbietet, aus zwei oder drei zusammenhängenden Teilen. Nach der Zusammenziehung beobachtet man einen oder zwei deutliche Querstreifen. Während der Behandlung mit Chromsäure fallen solche Kernfäden in zwei oder drei Stücke auseinander, welche an den Stellen, wo sie miteinander verbunden waren, bisweilen sehr platt sind. Ich bin der Meinung, daß diese Erscheinung verursacht wird durch einen Druck, welchen die zusammenkommenden Teile der Kernfäden aufeinander ausüben. Auch nehme ich an, daß die Kernfäden und die Kernwand einen Druck gegeneinander ausüben, weil die an die Kernwand stoßenden umgebogenen Enden der Kernfäden oft auch platt sind.

Wie ich oben schon erwähnt habe, haben auch Grégoire und Wygaerts¹⁾ die Querstreifen, die bisweilen einige Kernfäden zeigen, abgebildet; sie geben aber keine Erklärung dieser eigentümlichen Erscheinung. Die Zusammenziehung des Kerngerüsts vergleichen die genannten Autoren²⁾ mit der eines „filament de caoutchouc“; diese Vergleichung stimmt nicht vollkommen, weil beim Kerngerüst dicke und dünne Teile miteinander abwechseln. Aus Obigem geht hervor, daß unsere Beobachtungen völlig miteinander in Übereinstimmung sind, und nur unsere Vorstellungen von der Zusammenziehung des Kerngerüsts etwas verschieden sein können.

Auf noch ein anderes Mißverständnis will ich einen Augenblick die Aufmerksamkeit richten. Bei den Wurzeln von *Allium* ist Grégoire³⁾ später zu einem einigermaßen anderen Resultate gekommen als bei *Trillium*. Er erwähnt darüber Folgendes: „Nous devons dire, à l'inverse de van Wisselingh, Moll, Sypkens, que nous considérons comme très vraisemblable la constitution de l'élément chromosomique aux dépens de deux groupes de substances. Seulement, et ici va apparaître mieux encore la divergence qui nous sépare des théories corpusculaires, — nous tenons que la substance chromatique imprègne le substratum achromatique, qu'elle se trouve sur ce dernier non pas sous la forme de corpuscules indépendants, mais à l'état d'imprégnation.“ Ich muß hierzu bemerken, daß ich nie behauptet habe, daß das Kerngerüst aus einem einzigen Stoff besteht, was unter Anderem aus dem folgendem Satz aus meiner Abhandlung über das Kerngerüst hervorgeht⁴⁾: „Um Mißverständnisse zu vermeiden, bemerke ich, daß ich wohl die

1) l. c. Fig. 20.

2) l. c. S. 32.

3) l. c. S. 312 u. 313.

4) l. c. S. 161.

Ansicht bestritten habe, nach welcher beim Kerngerüste ein morphologischer Unterschied zwischen Chromatinkörnern und Lininfäden bestehe, aber daß ich durchaus nicht behaupte, daß das Gerüst nur aus einem einzigen Stoffe gebildet sei. Betrachtungen über die chemische Zusammensetzung des Gerüsts sind nicht Zweck dieser Arbeit.“

Über meine Untersuchungsmethode hat Grégoire sich nicht ausgelassen; wenn ich aber die Weise, auf welche er von meinen Resultaten Kenntnis nimmt, berücksichtige, so darf ich annehmen, daß er auch meiner Methode Wert beilegt. Ganz anders ist, wie sich zeigen wird, das Urteil von Jules Berghs, der im Laboratorium von Grégoire den Kern und die Karyokinese bei *Spirogyra* studiert hat.

Berghs¹⁾ hat bei seiner Untersuchung die jetzt bei höheren Pflanzen allgemein gebräuchliche Methode angewendet, die Anfertigung von Serienschnitten und das Färben. Er kommt zu Resultaten, welche von den früherer Autoren sehr verschieden sind. Der Kürze wegen werde ich dies nur an einem einzigen Beispiel erläutern. Berghs²⁾ nimmt an, daß während der Protophase aus dem Nukleolus zwölf Chromosomen entstehen, les petits bâtonnets (chromosomes) prophasiques et métaphasiques. An ihrer Bildung beteiligt sich nicht der ganze Nukleolus, sondern nur ein Teil desselben. Was nun sehr eigentümlich ist, ist wohl die Bildung von sechs großen Chromosomen während der Anaphase, les chromosomes anaphasiques. Diese entstehen aus den chromosomes prophasiques und aus dem Rest des Nukleolus.

Berghs versucht zu beweisen, daß die Beobachtungen und Resultate anderer Untersucher unrichtig sind. Auch die von mir angewendete Methode muß es entgelten. Er³⁾ schreibt: „Nous croyons que la méthode de van Wisselingh n'est pas faite pour étudier la morphologie du noyau. La méthode est plutôt faite pour étudier la nature chimique des différentes substances du noyau et de la cellule.“ Ich hatte nicht erwartet, daß jemand meine Methode für eine chemische Untersuchung geeignet halten würde. Ich selbst finde dieselbe dafür durchaus nicht geeignet, wie auch aus verschiedenen Publikationen hervorgeht. In meiner Abhandlung über das Kerngerüst schrieb ich⁴⁾ z. B.: „Betrachtungen über die chemische Zusammensetzung des Gerüsts sind nicht Zweck dieser Arbeit.“

Daß meine Methode nicht geeignet für das Studium der Morphologie des Kernes ist, nimmt Berghs an auf Grund eines Versuches bei dem ruhenden Kern. Er versuchte, mit Chromsäure die beiden von mir entdeckten Nukleolusfäden zu isolieren. Dieses Experiment ist ganz mißlungen. Berghs⁵⁾ beobachtete nur „des endroits plus réfringents, de contours et de nombre variables.“

¹⁾ l. c. S. 60 ff.

²⁾ l. c. S. 64, 66 u. 72.

³⁾ l. c. S. 76 u. 78.

⁴⁾ l. c. S. 161.

⁵⁾ l. c. S. 77.

Er fragt: „Sont-ce des vacuoles ou bien sont-ce des formations specials, qui auraient pu donner l'illusion du peloton de Meunier ou des deux chromosomes de van Wisselingh?“

Ich habe schon wiederholt die Karyokinese bei *Spirogyra* studiert, und bei jeder Untersuchung habe ich sehr deutlich die beiden Nukleolusfäden unterscheiden können. Für eine Anzahl von Fällen bei verschiedenen Spezies habe ich sie abgebildet¹⁾. Zumal bei *Spirogyra crassa* habe ich selbst die Modifikationen, welche diese Fäden erleiden, während der ganzen Karyokinese verfolgen können. Bei einer großen Anzahl Kernplatten ist ihre Stelle von mir bestimmt worden²⁾. Durch die erhaltenen Resultate wurde u. A. aufgeklärt, wie es kommt, daß die Zahl der Nukleolen bei *Spirogyra* höchstens zwei ist, nämlich die konstante Zahl der Nukleolusfäden. Alle meine Beobachtungen und Resultate werden von Berghs auf Grund eines einzigen Experiments, das nicht gelungen ist, als eine Illusion qualifiziert. Überdies wurde dieses Experiment bei einer anderen Spezies angestellt, als ich untersuchte, nämlich bei einer dünneren. Berghs hätte berücksichtigen müssen, daß die Karyokinese bei *Spirogyra* Verschiedenheiten darbietet und das, was bei der einen Art sehr deutlich zu sehen ist, bei einer anderen sehr schwer oder nicht wahrnehmbar ist. Vor Kurzem untersuchte ich eine Spezies, welche auch dünner war, als die früher untersuchten Spezies. Es kostete mir Mühe, die beiden Nukleolusfäden zu unterscheiden, während es mir bei den früher untersuchten Spezies wieder sofort gelang.

Meunier³⁾ hat auch schon, indem er die lebendigen *Spirogyra*-Fäden auf eine besondere Weise behandelte, in dem Nukleolus des ruhenden Kerns einen gewundenen Faden (peloton) unterscheiden können. Berghs betrachtet dieses auch als eine Illusion. Ich habe es dagegen immer als eine interessante Beobachtung gefunden. Bei dem ruhenden Kern sind die beiden Nukleolusfäden so sehr gewunden, daß man nicht feststellen kann, ob deren ein oder zwei vorhanden sind. Während der Prophase werden sie aber kurz und dick und ihre Zahl ist genau zu bestimmen⁴⁾. Moll⁵⁾, der zuerst Serienschnitte der *Spirogyra*-Kerne gemacht hat, hat bisweilen auch mehr oder weniger deutlich die Fäden in dem Nukleolus unterscheiden können. Besonders interessant ist seine Figur 29.

Berghs⁶⁾ hat in seinen Schnitten im Nukleolus nichts unterscheiden können; bisweilen hat er nur ein helles Fleckchen beobachtet. Daraus folgt aber nicht, daß die Beobachtungen anderer Untersucher unrichtig sind.

¹⁾ Über den Nukleolus von *Spirogyra*. (Bot. Zeitung. 1898. Fig. 6 bis einschließlich Fig. 16 und Fig. 24.) Über Kernteilung bei *Spirogyra*. (Flora. 1900. Fig. 1, 2 u. 11.) Über abnormale Kernteilung. (Bot. Zeitung. 1903. Fig. 126 bis einschließlich Fig. 134.)

²⁾ Über den Nukleolus von *Spirogyra*. l. c. S. 216.

³⁾ Le nucléole des *Spirogyra*. (La Cellule. Vol. III. S. 370 ff.)

⁴⁾ Van Wisselingh, Über den Nukleolus von *Spirogyra*. l. c. S. 206.

⁵⁾ Observations on Karyokinesis in *Spirogyra*. (Verhandl. d. Koninkl. Akad. von Wetensch. te Amsterdam. Abt. 2. Bd. 1. No 9. 1893.)

⁶⁾ l. c. S. 62.

Einmal hat Berghs¹⁾ einen karyokinetischen Zustand wahrgenommen, der nicht mit seinen Resultaten übereinstimmte. Als ein „cas extraordinaire“ wird derselbe nicht im Zusammenhang mit anderen Zuständen berücksichtigt, obgleich andere Autoren doch ähnliche Beobachtungen gemacht haben²⁾. Die Zeichnungen von Moll nennt Berghs³⁾ „un peu schématisés“. Durch die Freundlichkeit von Moll hatte ich die Gelegenheit, sie mit den Präparaten zu vergleichen, und ich konnte mich dabei von der großen Genauigkeit, mit welcher sie ausgeführt sind, überzeugen. Beim Studium der Karyokinese habe ich sie wiederholt berücksichtigt.

Die Zeichnungen von Berghs machten auf mich einen weniger günstigen Eindruck. Ich behaupte nicht, daß sie schematisiert sind; vielmehr machen sie den Eindruck, daß sie nach mehr oder weniger verschrumpften Präparaten angefertigt sind. Die Spindelfasern haben ein sehr unnatürliches Aussehen. Sie zeigen allerlei unregelmäßige Krümmungen. Berghs berücksichtigt nicht die Fehlerquellen, welche seiner eigenen Methode anhängen, während er meiner Methode keinen Wert beilegt. So behauptet er⁴⁾ u. A.: „Les reactifs que nous avons employés ne peuvent avoir détruit l'aspect des choses; c'est le reproche qu'on pourrait faire plutôt à ceux de van Wisselingh, et il nous semble que l'auteur, en se basant sur sa méthode, ne peut pas conclure à ce qui se passe dans la cellule vivante en cinèse“. Wenn man wissen will, was in der lebendigen Zelle stattfindet, so liegt es doch auf der Hand, zuerst das lebendige Objekt selbst zu untersuchen. Berghs hat es aber nicht für nötig erachtet, seine Resultate durch eine derartige Untersuchung zu kontrollieren. Doch wäre dies sehr wünschenswert gewesen. Wenn man nämlich die Karyokinese beim lebendigen Objekt studiert, so kann man beobachten, daß die Spindelfasern ganz anders aussehen als Berghs sie abbildet. Sie zeigen keine unregelmäßigen Krümmungen. Die Kernwand, die Spindelfasern und die Aufhängefäden, alle sind gespannt. Berghs⁵⁾ nimmt an, daß die Spindelfasern von zwei Seiten in den Kern dringen. Ich kann mir vorstellen, daß man, wenn die Spindelfasern durchgeschnitten sind, und durch diese Weise von Präparieren von ihrer Stelle gebracht sind, ohne dies zu berücksichtigen, wohl zu einem derartigen Schluß kommen kann.

Was die Untersuchungen von Berghs betrifft, so bemerke ich noch, daß er meiner Meinung nach spätere und frühere Zustände miteinander verwechselt hat. Figur 10 stellt einen späteren Zustand vor als Figur 6 und 7, obgleich der Kern sich noch nicht in die Länge gestreckt hat und während die Quantität des Cytoplasmas um den Kern weniger ist als in Figur 6 und 7.

1) l. c. S. 63 u. 85 und Fig. 7.

2) Moll, l. c. Nukleolus in Fig. 27.

3) l. c. S. 75.

4) l. c. S. 77.

5) l. c. S. 81.

Zwischen Figur 4 und 6 ist eine Lücke, welche durch die Beschreibung nicht ausgefüllt wird. Wenn man die Quantität des Plasmas um den Kern berücksichtigt, so ist es klar, daß die beiden vorgestellten Zustände weit von einander entfernt sein müssen. Dasselbe gilt für Fig. 10 und 11.

Zuletzt bemerke ich noch, daß die von mir bei *Spirogyra* erhaltenen Resultate von Berghs¹⁾ nicht ganz richtig mitgeteilt werden. Aus dem Nukleolus kommen nämlich nicht zwei ganze Chromosomen, sondern nur Teile von zwei Chromosomen; diese Teile unterscheiden sich von den Teilen, welche aus dem Kerngerüst entstehen, und den zehn anderen Chromosomen ähnlich sind. Meine ersten Beobachtungen bei *Spirogyra* stimmen vollkommen mit den späteren überein, aber verschiedene Überlegungen haben mich²⁾ veranlaßt, anzunehmen, daß nicht zwei ganze Chromosomen aus dem Nukleolus oder aus den beiden Nukleoli entstehen, sondern nur Teile von Chromosomen. Diese Modifikation in meiner Vorstellung führte zu einer einfacheren und besseren Erklärung aller meiner Beobachtungen.

Meine Meinung über die von mir angewendete Methode ist seit meiner ersten Untersuchung über Karyokinese nicht modifiziert worden. Die Untersuchung des lebendigen Materials betrachte ich als die ideale. Großen Wert lege ich der Anfertigung von Serienschnitten bei. Aber auch die von mir angewendete Methode hat Wert für das Studium der Karyokinese. Sie gestattet uns, verschiedene Einzelheiten der Karyokinese zu studieren, wozu andere Methoden nicht ausreichen. Ich würde z. B. in der Tat keine Möglichkeit gesehen haben, die Chromosomenzahl bei *Oedogonium* zu bestimmen, wenn ich nicht die Chromsäuremethode hätte benutzen können. Die Bestimmung ist aber sehr schwer und fordert die größte Vorsicht und Geduld. Man soll deshalb die Methode und die mit ihr erhaltenen Resultate nicht sogleich verwerfen, wenn es nach Hinzufügung der Chromsäurelösung nicht sofort gelingt, mit Leichtigkeit 19 Chromosomen zu zählen.

Groningen, Mai 1907.

Figurenerklärung.

Alle Figuren haben Beziehung auf die Karyokinese. Die Vergrößerung ist 1000 mal.

Fig. 1. Kern mit dem Polfeld während der Einwirkung von Chromsäure. Die Begrenzung ist nicht so scharf wie beim ruhenden Kern.

Fig. 2. Eine mittelst Chromsäure isolierte Kernplatte.

Fig. 3. Die beiden Kernplattenhälften mit der Spindel, mittelst Chromsäure isoliert; die Chromsäure durch Wasser gewaschen.

Fig. 4. Die 19 mittelst Chromsäure isolierten Chromosomen.

¹⁾ l. c. S. 8.

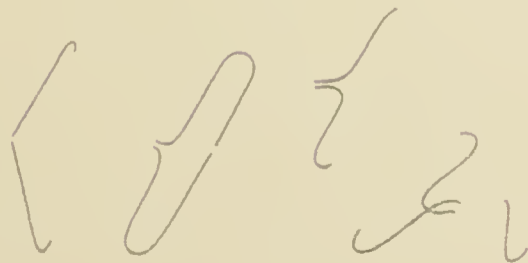
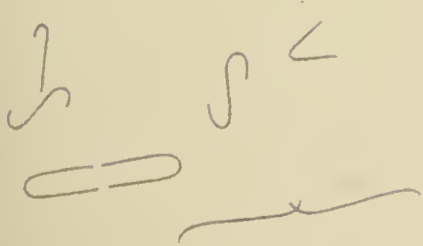
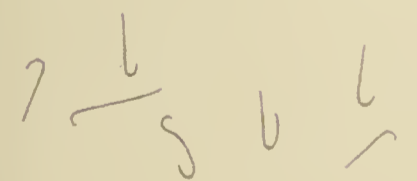
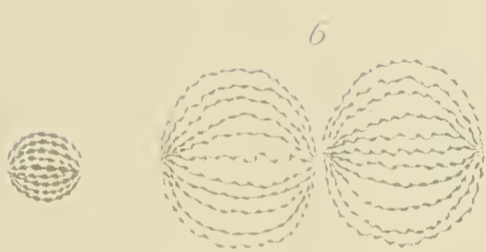
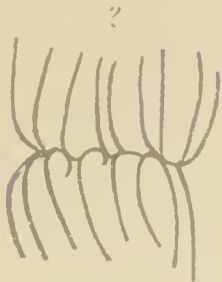
²⁾ Über abnormale Kernteilung. l. c. S. 215 ff.

Fig. 5. Die beiden Tochterkerne mit der zurückgegangenen Spindel, mittelst Chromsäure isoliert; die Chromsäure durch Wasser gewaschen.

Fig. 6. Die Kerngerüste der beiden Tochterkerne in Chromsäurelösung; die Nukleolen sind aufgelöst.

Fig. 7. Die Tochterkerne während der Einwirkung von Chromsäure; die Nukleolen und die Zellplatte sind noch nicht aufgelöst.

Fig. 8. Die 38 Chromosomenhälften in Chromsäurelösung; viele sind paarweise verbunden.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [BH_23_1](#)

Autor(en)/Author(s): Wisselingh C. van

Artikel/Article: [Über die Karyokinese bei Oedogonium. Sechster Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. 137-156](#)