

Zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen.

Von

Wl. Belajeff.

Hierzu Tafel XII und XIII.

Vor zwei Jahren ist meine vorläufige Mittheilung in russischer Sprache über die karyokinetische Theilung der Zellkerne bei den Samenpflanzen in den Sitzungsberichten des Warschauer Naturforschervereins erschienen,¹⁾ worauf eine zweite im St. Petersburger Naturforschervereine über denselben Gegenstand folgte.²⁾

Da nun die obenerwähnte Mittheilung nur wenig Verbreitung unter den nichtrussischen Botanikern gefunden, die Veröffentlichung einer ausführlicheren Arbeit mit entsprechenden Illustrationen jedoch einstweilen vertagt werden musste, entschliesse ich mich einen kurz gefassten Bericht über die Resultate meiner Beobachtungen der Karyokinese — mit photographischen Aufnahmen einiger meiner Präparate — in deutscher Sprache zu veröffentlichen.

Das Hauptobject meiner Beobachtungen bildeten die Pollenmutterzellen bei verschiedenen Arten *Larix* (hauptsächlich der *Larix davurica*), welche ein ganz ausgezeichnetes Object zum Studium der Karyokinese bieten. Die Pollenmutterzellkerne bei allen diesen Arten sind aussergewöhnlich gross, wenig chromatinhaltig, und die vorhandenen kurzen Chromatinsegmente bilden keine so sehr verwickelten Figuren wie sie so oft bei den Monocotyledonen vorkommen, welche bis jetzt beinahe ausschliesslich als Objecte zum Studium der Karyokinese bei Samenpflanzen benutzt wurden.

1) Ueber die Karyokinesis in den Pollenmutterzellen bei *Larix* und *Fritillaria*. Sitzungsberichte des Warschauer Naturforschervereines vom 25. April und 23. Mai 1892.

2) Ueber die karyokinetische Theilung der Pflanzenkerne. Arbeiten des St. Petersburger Naturforschervereines Taf. XXIII, pag. 41.

Ganz hervorragend sind die von diesen Zellen gebotenen Vorzüge zur näheren Kenntniss der sog. Achromatinfäden und ihrer verschiedenen Gruppierungsphasen im Laufe der Karyokinese. Ich kenne kein anderes Object mit besser und deutlicher ausgeprägten, gleich intensiv sich färbenden und zu einem so dichten Netzwerk verschlungenen Fäden, wie gerade in diesem Falle.

Das von mir gewählte Material bietet noch manche andere Vortheile. Die Theilung der Pollenmutterzellen bei der *Larix* kann im Lauf des ganzen Winters beobachtet werden; es genügt, einen *Larix*-zweig mit männlichen Blüten in ein warmes Zimmer zu bringen¹ und schon im Verlaufe von 2—3 Tagen tritt die Bildung der Kernspindel in den Pollenmutterzellen ein.

Die Präparate wurden von mir vorwiegend mit Hilfe der Flemming'schen Lösung fixirt. Ganz ausgezeichnete Resultate erzielte ich auch mit der Hermann'schen Lösung (Platinchlorid-Osmium-Essigsäure)¹).

Aus den in Paraffin eingebetteten Präparaten werden von mir mit Hilfe des Mikrotomes von Minot Schnitte von $\frac{1}{300}$ mm Dicke angefertigt. Die Färbung geschah nach der Flemming'schen Methode zuerst mit Safranin, dann mit Gentianaviolett und Orange G.²), oder nach Hermann mit altem Holzessig.

Die Pollenmutterzellen der *Larix* fand ich während der Winterruhe schon zur karyokinetischen Theilung bereit. Aeusserst grosse Zellkerne waren im Centrum gruppirt und mit einem dichten Plasma umgeben. Wo die Färbung am besten gelungen, zeigten die Präparate ein in Plasma deutlich gezeichnetes Fadennetz, bestehend aus radial zur Zellwand gerichteten und strahlenförmig dem Zellkerne entspringenden Fasern (Fig. 1); der Länge nach haften an ihnen knotenartig vertheilte Körnchen von verschiedener Grösse (Mikrosomen). In der schwach gefärbten glashellen Grundmasse des Plasmas kann man auch noch unregelmässig geformte blassgraue Klümpchen unterscheiden. Der runde Kern ist mit einer durchsichtigen nicht tingirbaren Flüssigkeit (Kernsaft) gefüllt. An der Peripherie des Kerns sind gruppenweise Chromatinkörperchen gelagert; aus jeder Gruppe bildet sich später je ein Chromatinsegment (12 an der Zahl). Dieses Theilungsstadium der Pollenmutterzellen der *Larix* entspricht jenem der *Lilia*-

1) F. Hermann, Beiträge zur Histol. des Hodens. Arch. f. mikr. Anatomie B. 34, t. 59.

2) Flemming, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Arch. für mikr. Anatomie B. XXXVII, S. 686.

ceen, in welchem die Chromatinsegmente sich an der Kernwandung gruppieren (lockeres Knäuelstadium). Doch, während bei den Liliaceen die körnige Beschaffenheit der Chromatinsegmente nur schwer zu constatiren ist, bleiben die einzelnen Nucleomikrosomen der *Larix* deutlich markirt. Meistens ist die Anordnung ringartig; da jedoch der Mikrosomenring mehr oder weniger bedeutende Fortsätze aufweist, ist der erste Eindruck derart, als wäre die Gruppierung der Körnchen eine durchaus unregelmässige. Einzelne Körnchen sind untereinander mit Achromatinfäden verbunden; so auch einzelne Gruppen, indem letztere auch mit dem Kernkörperchen (Nucleolus) durch Fäden verbunden sind (Fig. 2). Diese Fäden sind wellenartig gewunden, gefranst und enthalten zahlreiche, schwach tingirbare Körnchen. Ausserdem entspringen jeder Gruppe weitere Fäden, welche die Kernwand durchdringen und mit den Fäden des Plasmas in Verbindung treten. Die im Zellkerne enthaltenen Fäden werden bei Anwendung dreifacher Färbung nach Flemming'scher Methode violett oder orange tingirt; ebenso die Fäden des Plasmas. Uebrigens behalten die Zellkernfäden häufig ihre violette Färbung, während die Plasmafäden die ihrige durch Auswaschung schon längst verloren. Das ist der Grund, weshalb in diesem Fall der Kern violett mit rothen Chromatinkörnchen und das Plasma orangefarben erscheint. Das sehr grosse Kernkörperchen (Nucleolus) liegt näher zur Mitte des Zellkerns und ist intensiv roth gefärbt, indem es ausschliesslich Safranin aufsaugt.

Die erste Veränderung, welche ich bei in Theilung begriffenen Zellen habe beobachten können, war die Bildung einer den Kern umhüllenden dichten, filzartigen Schicht, welche auf den ersten Blick als ein concentrisch um den Kern gewundener Fadenknäuel erscheint (Fig. 3). Eine nähere Untersuchung feinsten Schnitte zeigt jedoch, dass diese Filzschicht aus der Kernwandung parallel in die Länge gezogener Schlingen (Maschen) besteht. Eine ähnliche Filzbildung (oder Fadenknäuel) ist schon früher von Strasburger beobachtet worden.¹⁾

Die oben beschriebene Umgruppierung der Plasmafäden ist, wie es scheint, die Folge ihrer Contraction und des Zusammenziehens der Schlingen (Maschen) um den Zellkern.

Die im Kerne enthaltenen Chromatinkörnchen verschmelzen unterdessen zu homogenen, unregelmässig geformten Chromatinkörpern.

1) Strasburger, Ueber Kern- und Zelltheilung. Hist. Beiträge, 1888, Taf. III, Fig. 40.

Meistens sind es ringartige Gebilde mit Vorsprüngen, zuweilen auch X-förmige Figuren. Zugleich nimmt die Zahl der die Kernhöhle durchziehenden und einzelne Gruppen mit dem Nucleolus verbindenden Fäden bedeutend zu, bis sie nach und nach ein dichtes Maschenwerk bilden. Die Fäden enthalten noch viele Körnchen, verlieren aber ihr gefranstes und geschlängelttes Aussehen. Schliesslich schwindet die Kernwandung, so dass die Grenze zwischen der äusseren, den Kern umgebenden Filzschicht und dem inneren Fadengerüste sich gänzlich verliert. Die äussere Filzschicht und das innere Fadengerüst bilden nun in der Zelle einen zusammenhängenden Centralkörper, welcher scharf von dem ihn umgebenden Plasma absticht, da letzteres sich durch ein bedeutend weniger dicht verschlungenes Fadennetz auszeichnet. Die sich allmählich tingirenden Chromatinsegmente kommen jetzt, infolge der Verschmelzung der äusseren Filzschicht mit dem Kerninhalt, innerhalb des Centralkörpers zu liegen. Der Nucleolus (Kernkörperchen) wird nach der Auflösung der Kernmembran immer kleiner, bis er zuletzt ganz verschwindet. Die Plasmafäden haben in dieser Theilungsphase keine bestimmte Anordnung und bilden unregelmässige Schlingen. Nur einige von ihnen erscheinen stark gespannt, indem sie mit dem einen Ende an der Zellmembran, mit dem anderen am Centralkörper haftend, in radialer oder auch dem Centralkörper tangentiell auslaufender Richtung den inneren Zellraum durchsetzen; es sind diese gespannten Fäden, welche den Centralkörper polyedrisch erscheinen lassen (Fig. 4). Die Fäden vereinigen sich zu Gruppen, deren Zahl auf den Schnitten zwischen 1 und 4 variirt. In der Nähe des Centralkörpers gehen sie in die Peripheriefäden des Fadenknäuels über, welcher den Centralkörper bildet; zu gleicher Zeit dehnen sie ihn in die Länge oder ertheilen ihm eine drei- oder viereckige Form (Fig. 5). Indem die Fäden jeder Gruppe allmählich näher zusammenrücken, bilden sie in einiger Entfernung von der Zellmembran eine Art Knoten. Letztere stehen vermittelst der Fäden einerseits mit der Zellhaut, anderseits mit dem Peripherienetze des Centralkörpers in Verbindung, während die obenerwähnten tangentiellen Fäden die Knoten unter einander verbinden. Die Zellmembran scheint als Stützpunkt den an ihr befestigten und stark gespannten Fäden zu dienen. Bei der durch die Peripheriefäden verursachten Spannung des Centralkörpers werden die Chromatinsegmente gegen dessen Mittelpunkt gedrängt; um sie herum erhält sich noch kurze Zeit ein unregelmässiges Fadennetz, dessen Fasern mit den Chromatinsegmenten verbunden sind. Endlich werden auch diese Fasern in der Richtung

der die Peripheriegruppen bildenden Fäden gespannt, wobei die zu einem Segmente gehörigen Fäden sich in zwei Bündel gruppieren, welche je eine an entgegengesetzten Seiten des Segmentes befestigt sind.

Die Segmente selbst nehmen indessen die Gestalt eines Klümpchens mit vier Fortsätzen an; zwei derselben dienen als Ansatzpunkte für die Achromatinfäden, die beiden anderen liegen Ihnen kreuzweise gegenüber. Die Fädenbündel ziehen sich in der Richtung der oben beschriebenen Knotenpunkte fort, deren Zahl sich nachher auf zwei beschränkt. Was mit dem dritten oder mit den zwei anderen geschieht, ist schwer zu sagen. Einige Präparate lassen darauf schliessen, dass diese Knoten und die zu ihnen gehörigen Fasernbündel derart verschmelzen, dass zuletzt nur zwei Knoten und zwei die Kernspindel bildende Fadencomplexe zurückbleiben (Fig. 6).

Während dieses Processes werden die Chromatinsegmente von den Fadenbündeln, an denen sie befestigt, in die Equatorialebene der Spindel gezogen und bilden, was wir „Equatorialgruppe“ (Kernplatte, Mutterstern) nennen werden. Durch allmähliches Zusammenziehen der Fadenbündel werden die zwei Fortsätze der Chromatinsegmente, an denen die Fäden befestigt sind, in die Länge gezogen, so dass letztere die sich mehr und mehr nach den Polen der Spindel verlängernden Arme des Kreuzes bilden; die beiden kürzeren Arme kommen in die Equatorialebene zu liegen (Fig. 6). Im Kreuzungspunkte der Arme bildet sich im weiteren Verlaufe ein Riss, welcher sich allmählich in die längeren Arme des Kreuzes verlängert (Fig. 7). Ein eingehenderes Studium der Fadengruppirung lässt uns schliessen, dass auch in diesem Theilungsstadium die Kernspindel nicht ein System meridional verlaufender, gegen die Polen convergirender Fäden aufweist, sondern ein netzartiges Fadengeflecht, dessen Schlingen oder Maschen in der Richtung der Spindelaxe gedehnt sind. In der Nähe der Pole ist die netzähnliche Struktur am deutlichsten (Fig. 6).

Die Equatorialzone weist in der That eine parallele Anordnung der an den Kernsegmenten befestigten Fadenbündel auf, die sie constituirenden Fäden divergiren jedoch sehr bald und treten in eine enge Verbindung mit dem netzartigen Fadengeflecht. Unter sich sind die Bündel durch recht- und schiefwinklig auslaufende Fäden verbunden. Zwischen den an den Segmenten befestigten Bündeln ziehen sich noch andere Fäden, welche die beiden Polhälften der Kernspindel verbinden. Wahrscheinlich sind es lauter Peripheriefäden des Centralkörpers, welche die Knotenpunkte verbanden, ohne mit den Kernsegmenten in Berührung zu kommen.

An den Kernspindelpolen lässt sich noch ein anderes Fadensystem gewahren, dessen Fasern keinen Antheil an der Bildung der Kernspindel nehmen und strahlenartig in der Richtung zur inneren Peripherie der Zellmembran divergiren, indem sie letztere in verschiedenen Punkten berühren, wobei sie sich gegenseitig mit den, dem anderen Spindelpole ausstrahlenden Fäden kreuzen (Fig. 8).

Eine weitere Verkürzung der an den Kernsegmenten befestigten Fäden hat die Spaltung der kürzeren in der Equatorialebene liegenden Arme des Kreuzes zur Folge, wobei die ganze kreuzartige Chromatinfigur in zwei Töchtersegmente zerfällt. Jedes neue, aus je einer Polarhälfte entstandene und mit einer Längsspalte versehen gewesene Töchtersegment erhält die Form eines Bogens, welcher mit der Mitte am Fadenbündel befestigt, mit beiden freien Enden der Equatorialebene der Spindel zugekehrt ist (Fig. 8 und 9). Infolge weiterer Fadenverkürzung weichen die Bögen nach den Polen in zwei Gruppen auseinander, wobei sie jene, die beiden Spindelhälften verbindenden Fäden aus einander schieben und zu dicken Fadensträngen (Schnüren) verschmelzen lassen (Fig. 8). Im Verlaufe des oben beschriebenen Processes verändert sich die Struktur der Chromatinsegmente, um aus einer homogenen zu einer körnigen zu werden (Fig. 9). Die Chromatinkörnchen der Segmente erscheinen in Linin, als Grundsubstanz, gebettet (nach Fr. Schwarz). Gleichzeitig erhalten die Chromatinsegmente wieder die Fähigkeit, das Gentianaviolett zu absorbiren, während sie im Stadium der Equatorialkernplatte sich nur mit Safranin tingiren liessen.

Durch längere Auswaschung der Präparate in Alkohol wird Gentianaviolett entfernt, wodurch die Fäden farblos werden; die in denselben gebetteten Chromatinkörnchen behalten aber ihre rothe Safraninfärbung.

Folglich ist die veränderte Tinctionsfähigkeit der Chromatinsegmente in gewisser Abhängigkeit von Veränderungen in deren Struktur. Im Stadium des Muttersterns (Equatorialgruppe), wo sie homogen erscheinen, sind sie mit Safranin färbbar; mit Beginn der Differentiation in Chromatinkörnchen und Linin, welches letztere das Gentianaviolett absorbirt, wird die rothe Färbung der Chromatinkörnchen durch das Violett der Grundsubstanz des Segments maskirt.

An den um die Theilungspole gruppirten Segmenten konnte ich öfters statt zweier vier Fortsätze unterscheiden. Die Achromatinfadenbündel sind in diesem Falle im Vereinigungspunkte der vier Segmentzweige befestigt. Zwischen den Segmentzweigen bilden sich Linin-

fasern, welche sie untereinander verbinden. Oefters sah ich, wie aus jedem Segment ein kegelförmiges oder trianguläres Gitter entstand. In jedem Gitter erscheint eine klare Flüssigkeit, der sogenannte Kernsaft. Die Flüssigkeit nimmt die kugelige Form eines Tropfens an, in welchem das Gitter sich vertheilt (Fig. 10). Die anfangs abgeordneten Tropfen fliessen zusammen und so entsteht ein junger Kern, in welchem die Gitter einzelner Tropfen das Gerüstwerk darstellen. Ursprünglich behält dieser Kern die unregelmässige Contur einzelner zusammengefloßener Tropfen. Hernach wächst er im Umfange und erhält regelmässige Conturen. Auf seiner Oberfläche sondert sich eine Membran ab, eine Art Niederschlaghäutchen, welches durch die gegenseitige Einwirkung des Kernsaftes und des Zellplasmas gebildet zu sein scheint. Der Kern fängt vacuolenartig zu wachsen an, indem er Wasser absorbirt und das umgebende Plasma zurückdrängt (Fig. 11). Zugleich wird auch das Kerngerüst weiter auseinander gezogen: die Fäden werden feiner und die Maschen grösser. Sobald der Kern gewisse Dimensionen erreicht hat, bilden sich inwendig mehrere Nucleolen (Fig. 11).

„Es ist zu bemerken, dass nach der Auflösung der Nucleole der Mutterzelle im Zellplasma eine gewisse Anzahl grober Körnchen erscheint, welche mit Safranin färbbar sind. Mit dem Beginn der Nucleolenbildung in den Töchterzellen verschwinden die Körnchen vollkommen.“¹⁾

Was die beim Auseinanderweichen der Segmente zu dicken Strähnen verschmolzenen Achromatinfäden anbetrifft, so sehen wir sie bald wieder aus einander gewichen. Augenscheinlich findet auch in

1) So war der Wortlaut meiner Mittheilung vom 23. Mai 1892 über die von mir angestellten Beobachtungen des Zusammenhanges der Nucleolen mit dem sich im Zellplasma bildenden Körnchen. Dasselbe ist später auch von Zimmermann beobachtet worden; seine daraus gezogenen Schlüsse zeichnen sich jedoch durch grössere Bestimmtheit aus. Ich erklärte mir die Ergebnisse meiner Beobachtungen derart, als löste sich die Nucleole, nach vorausgegangener Auflösung der Kernmembran, unter der Einwirkung der in die Kernhöhle aus dem Zellplasma gedrungener Substanzen, gänzlich auf, um später durch den Einfluss des Kernsaftes, der die ganze Zelle durchdrungen, wieder hergestellt zu werden, indem der Kernsaft die Nucleolensubstanz im Zellplasma so zu sägen gerinnen macht. Nach der Bildung der Töchterkerne, welche ihren Kernsaft aus dem Zellplasma absorbiren, werden die Körnchen abermals vom Zellplasma aufgelöst, um zum zweitenmal im Inneren der jungen Kerne (Töchterkerne) in der Gestalt von Nucleolen zu erscheinen. Uebrigens will ich mich in dieser Mittheilung aller weitem und allgemeinen Schlussfolgerungen enthalten, um später, bei der Veröffentlichung meiner Arbeit in ihrem Gesamtumfange, darauf zurückzukommen.

diesem Falle in den equatorialen Theilen der Fäden die Absonderung einer hellen Substanz statt, welche die Fäden trennt. Dabei krümmen sich die peripherischen Fäden bogenförmig nach aussen, der Zellwand zu (Fig. 11). An den Fäden bilden sich in der Equatorialebene gelagerte Anschwellungen; indem diese letzteren zusammenschmelzen, erzeugen sie eine Platte, die sich bald wieder auflöst, wie es auch bei den Dicotyledonen der Fall ist, wo die Pollenmutterzellen gleichzeitig in je vier Töchterzellen zerfallen.

Die Vorgänge, welche von mir bei der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen der *Larix* beobachtet worden, sind nicht nur dieser Pflanze eigen, sondern wiederholen sich mit einigen unbedeutenden Abweichungen auch bei andern Pflanzenformen, dabei keineswegs nur bei der Zelltheilung in Pollensäcken, sondern auch in anderen Fällen. In vorliegender Mittheilung werde ich mich begnügen müssen, die Beobachtungen anzuführen, welche ich bezüglich der Vertheilung in den Pollenmutterzellen einiger Liliaceen, namentlich *Fritillaria* und *Lilium*, gemacht habe.

Meine Beobachtungen¹⁾ beginnen beim dichten Knäuelstadium. Schon in diesem Zustande erscheinen bei *Lilium* die chromatinhaltigen Fäden doppelt, folglich muss hier die sog. Spaltung der Segmente sehr früh eingetreten sein. Indem sich die Chromatinsegmente allmählich contrahiren und kurze, an der Kernwandung im lockeren Knäuelstadium gruppirte Segmente bilden (12 an der Zahl), erhalten dieselben bei *Fritillaria* die Gestalt eines V oder Y mit sehr kurzem unpaaren Zweige, zuweilen aber auch eines X mit zwei langen und zwei kurzen Zweigen; bei *Lilium* jedoch, infolge einer starken Annäherung der beiden Schenkel der V-förmigen Figur, erhalten die Segmente die Form eines dicken Doppelfadens. Auch hier erscheinen die Chromatinsegmente untereinander, sowie mit dem Kernkörperchen und mit dem Fasernetze des Plasmas durch einige spärliche hin- und hergewundene Fäden verbunden. Die Plasmafäden sind nur schwach tingirbar, wodurch es in gegebenem Falle schwer fällt, ihre Anordnung ins Auge zu fassen. Infolge dessen wird die bei *Larix* so deutlich ausgeprägte Filzbildung um den Kern hier kaum bemerkbar. Wie bei *Larix*, so bildet sich auch hier vor dem Verschwinden der Kern-

1) Bei der Fixirung der Pollensäcke der Liliaceen wandte ich dieselben Mittel an, welche ich früher zur Fixirung der Pollenmutterzellen von *Larix* gebrauchte. Die Färbung der Präparate geschah nach der Methode von Flemming (Safranin-Gentianaviolett-Orange G.) oder nach Erlich-Biondi's Verfahren mit M. Heidenhain'scher Abänderung (M. Heidenhain, Ueber Kern- und Protoplasma, Leipzig 1892, pag. 116).

wandung im Kerne selbst ein dichtes Fasergeflecht, welches mit den Chromatinsegmenten in Verbindung steht.

Unmittelbar nach der Auflösung der Kernwandung verschwindet das Kernkörperchen. Hier hatte ich Gelegenheit zu beobachten, wie ausserhalb des Kerns, dessen Umriss noch erhalten waren, aus einem im Plasma gelegenen Knoten (Centrosphäre?) ein Faserbündel entspringt und in den Kern dringt (Fig. 12). Die Fäden dieses Bündels richten sich im Innern des Kernes divergirend, nach den Chromatinsegmenten, mit welchen ihre Enden verbunden sind. An der Eintrittsstelle des Bündels verliert der Kern seine früheren Umriss. Die Zahl solcher Knoten auf Schnitten beträgt 1—4, und je nach ihrer Zahl erscheint auch hier wie bei *Larix* der Kern bald langgestreckt, bald drei- oder viereckig (Fig. 13 und 14). Die Knoten sind durch Fäden untereinander verbunden, entsenden auch solche in den Kern zu den Chromatinsegmenten. Diese Phase ist bis jetzt noch nicht beschrieben worden, wollte man nicht die tripolären Gebilde in Betracht ziehen, welche Strasburger abgebildet und als zufällige Abweichungen vom gewöhnlichen Typus der Kerntheilung gedeutet hat. Diese Phase entspricht derjenigen Kerntheilungsphase in thierischen Zellen, wo von den Polen der sogen. Centralspindel Fadenbündel zu den Chromatinsegmenten sich hinziehen.¹⁾ Der Unterschied besteht wesentlich darin, dass in Pflanzenzellen die Fäden, durch welche die Knoten (Pole) untereinander verbunden werden, keine Centralspindel bilden, sondern den Kern rund herum umfassen (Fig. 14). Aus den tri- oder tetrapolären Figuren, welche dabei entstehen, resultirt jedoch niemals eine Theilung des Kernes in drei oder vier Tochterkerne. Es entstehen daraus immer nur gewöhnliche Kernspindeln.

Da diese Figuren auf den Schnittserien fast immer beim Uebergange vom lockeren Knäuelstadium zum Kernspindelstadium beobachtet werden (in den Pollensäcken sind die Pollenmutterzellen in progressiven Entwicklungsstadien von unten nach oben gelagert), sollten dieselben nicht Uebergangsstadien vorstellen? Ist nicht der Zellkern vor der Spindelbildung immer vielpolig, wobei in einigen Fällen auf den Schnitten, je nach der Richtung derselben, bloss 1 oder 2, in anderen 3 und in wenigen Fällen auch 4 Pole beobachtet werden? Bei weiterem Zusammenziehen der Fäden vereinigen sich die an jedem Segmente befestigten Fasern, hier wie bei *Larix*, in zwei Bündel, und die Segmente selbst ordnen sich in der Equatorialebene der Spindel

¹⁾ Hermann, Beiträge zur Lehre von der Entstehung der karyok. Spindel. Arch. für mikr. Anatomie Bd. 37, Taf. XXXI, Fig. 6—9.

an, welche ebenso wie bei *Larix* entsteht. Bei *Lilium* tritt es besonders deutlich hervor, dass die Bündel nur in zwei Punkten an den Segmenten befestigt sind und dass sie wirklich aus vielen Fäden bestehen (Fig. 15). Bei *Fritillaria*, wo die Segmente V-, Y- oder X-förmig sind, werden die Bündel an der Stelle, wo die Schenkel der Figur sich vereinigen, befestigt. Die durch das Segment gebildete Figur lagert sich in der Equatorialebene der Spindel, so dass die freien Enden ihrer längeren Zweige sich der Peripherie derselben zuwenden. Eigentlich findet dasselbe auch bei *Lilium* statt, mit dem Unterschiede, dass dort, wie wir es schon gesehen, zwei Schenkel der Figur so nahe aneinander liegen, dass die Segmente die Form eines Doppelfadens annehmen; diese Doppelfäden verlaufen radial in der Aequatorialebene der Kernspindel und vereinigen sich mit den achromatischen Fadenbündeln an demjenigen Ende, welches der Spindelaxe zugewandt ist. In dem Maasse, wie sich die Achromatinfädenbündel verkürzen, bilden auch hier (bei *Fritillaria* und *Lilium*) die Chromatinsegmente zwei nach den Polen gerichtete und allmählich sich vergrößernde Vorsprünge. Wenn man die Kernspindel bei *Fritillaria* von der Seite beobachtet, so präsentiren sich auch hier die dem Beobachter zugekehrten Chromatinsegmente in der Form eines Kreuzes, dessen zwei Arme in der Equatorialebene der Kernspindel liegen, und die zwei anderen, an welchen die Achromatinfädenbündel befestigt sind, nach den Polen schauen (Fig. 16). An der Stelle, wo sich die Arme des Kreuzes vereinigen, bildet sich ein Schlitz, welcher sich allmählich erweitert und endlich zu einer die Polarzweige des Kreuzes theilenden Spalte wird. Dieser Riss entsteht in Folge der Spaltung beider Schenkel der V-förmigen oder der langen Schenkel der Y- und X-förmigen Figuren, die Spaltung beginnt an der Vereinigungsstelle der Zweige und schreitet in der Richtung gegen die freien Enden derselben fort. Zu der Zeit, wo die Spaltung sich den freien Enden der Zweige nähert, erscheint dem Beobachter, der die Kernspindel von der Seite betrachtet (d. h. so, dass die Kernspindelaxe in der optischen Schnittfläche zu liegen kommt) das ihm zugewandte Segment in der Form von 4 ein Rhombusfeld begrenzender Zweige (Fig. 17). Diese Zweige sind durch die Spaltung der beiden Schenkel der Figur V oder der langen Schenkel der Y- und X-förmigen Figuren entstanden. An den Verbindungsstellen der nach den Polen gerichteten Zweige sind die Achromatinfädenbündel befestigt. In den Fällen, wo die Segmente ursprünglich die Form Y hatten, beobachtet man an den Ansatzstellen der Fadenbündel je einen kurzen hängenden Fortsatz, der durch den gespaltenen unpaaren kurzen Zweig

der Figur gebildet wird (Fig. 17). *Mutatis mutandis*, da wo die Figur ursprünglich X-förmig war, ragen zwei solche Fortsätze hervor. Die Fläche, in welcher zwei das Rhombusfeld begrenzende und dem einen Pol zugekehrte Zweige liegen, bildet einen Winkel mit der Fläche, in der die beiden dem andern Pol zugewandten Zweige liegen (Fig. 17 links). Daher erscheinen die Seitensegmente der Kernspindel (so zu sagen im Profil gesehen) in der Form von $>$, indem die Zweige der Figur nach entgegengesetzten Polen gerichtet sind (in dieser Lage werden sie von Strasburger und Guignard dargestellt). Bei weiterem Zusammenziehen der Achromatinbündel wird die Verbindung — die sich bisher in der Equatorialebene zwischen den Chromatinzweigen des einen Pols und denen des anderen erhalten — allmählich gelöst (Fig. 17 rechts), und zu jedem Pol geht ein V-förmiges Segment ab, welches an Fäden, die der Verbindungsstelle der Zweige entspringen, befestigt, seine freien Enden der Equatorialebene der Spindel zuwendet. Es entstehen dabei durchaus keine Krümmungen, oder \cap - oder S- oder U-förmige Gebilde. Dasselbe, nur weniger deutlich ausgeprägt infolge geringer Entfernung zwischen den beiden langen Schenkeln der Figur, findet auch bei *Lilium* statt. Auch hier entsteht durch die Spaltung der Segmente ein Rhombus, der aber sehr spitze gegen die Pole ausgehende Winkel hat, die ebenso spitz auch nach der Theilung zwischen den Schenkeln der V-förmigen, nach den Polen abgehenden Segmenten bleiben (Fig. 18).

Es erweist sich, dass der geschilderte Spaltungsprocess der Segmente gänzlich dem Rabl'schen Schema¹⁾ entspricht, welches von ihm für die thierischen Zellkerne aufgestellt worden ist. Ich habe eine solche Spaltung nicht nur in den beschriebenen Fällen, sondern auch bei der Theilung des Embryosackkernes, der Kerne im protoplasmatischen Wandbelege des Embryosackes, wie auch in den Zellen des Samenknochenkerns beobachtet. Dieselbe Spaltungsweise ist den Kerntheilungsprocessen nicht nur verschiedener Gewebe bei den Samenpflanzen, sondern auch viel niedriger organisirter Formen, eigen. Wenigstens habe ich sie bei Characeen beobachtet. Lässt sich nicht daraus folgern, dass diese Spaltungsweise der Chromatinsegmente den Zellkernen aller Pflanzen eigen ist?

Weitere Umgestaltungen der Chromatinsegmente bei der Tochterkernbildung in den Pollenmutterzellen der Liliaceen sind der Be-

1) C. Rabl, Ueber Zelltheilung. *Morph. Jahrbücher*, Bd. X, S. 269—277, Taf. IX, Fig. 18, Taf. X, Fig. 6.

obachtung nur wenig zugänglich. Die sehr dicken Chromatinbogen, welche den Polen zugewandt sind, rücken so nah aneinander, dass sie zu einer fast völlig compacten Masse verschmelzen. Selbst an feinsten Schnitten wird es schwer, die Veränderungen, welche in dieser Chromatinanhäufung vor sich gehen, zu verfolgen. Jedoch hatte ich hier noch Gelegenheit, die Spaltung der Fäden in Linin und in die, letzterem eingelagerte, Chromatinkörperchen zu beobachten.

Ohne mich auf die beschriebenen Objecte zu beschränken, wandte ich mich zum Studium der Karyokinese in Zellen anderer Gewebe, um die Frage aufzuklären, in wie weit die von mir bei der Kerntheilung in Pollenmutterzellen beobachteten Erscheinungen in anderen Fällen von Kerntheilung vorkommen. Das, was ich bei der Kerntheilung im Embryosacke von *Lilium* und bei ähnlichem Vorgange im protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosackes von *Fritillaria* zu beobachten Gelegenheit hatte, beweist, dass diese Erscheinungen keineswegs für die Pollenmutterzellen allein charakteristisch sind. Ueber die betreffenden Beobachtungen behalte ich mir vor, bei nächster Gelegenheit ausführlich zu berichten.

Was die Centrosphären und Centrosomen anbetrifft, so ist es mir nicht gelungen, sie deutlich genug zu beobachten. Es ist wohl möglich, dass die von mir gebrauchten Fixationsmittel zerstörend auf sie einwirkten, obgleich dieselben Reagentien, bei thierischen Zellen angewandt, in dieser Hinsicht entsprechende Objecte geliefert haben. Nur an einigen Präparaten gelang es mir 1—2 Körnchen zu constatiren, welche an der, den Centrosomen entsprechenden Stelle gelegen (Fig. 18) und von einem hellen Saum eingefasst waren; jedoch ähnliche Körner mit ähnlicher Einfassung fand ich auch vielfach daneben, verschiedenartig im Plasma verstreut.

Erklärung der Tafel.

Die Tafeln XII und XIII sind mittels mikrophotographischem Apparate von Zeiss mit dem apochromat. Objective 2,0 Ap. 1,30 ohne Retouche hergestellt.¹⁾ Vergr. $\frac{1}{500}$.

Fig. 1—11 *Larix davurica* Trautv.

Fig. 1 und 2. Pollenmutterzellen während der Winterruhe. Die Kerne sind im lockeren Knäuelstadium.

Fig. 3. Pollenmutterzelle mit dem von der Filzschicht umgebenen Kerne.

1) An dieser Stelle spreche ich den herzlichsten Dank meinem verehrten Collegen Herrn Professor Lagorio, der die Freundlichkeit hatte, einige der besten von den hier vorliegenden Aufnahmen von meinen Präparaten herzustellen.

- Fig. 4. Polyedrischer Kern.
 Fig. 5. Dreipoliger Kern.
 Fig. 6. Fertige Kernspindel mit equatorialer Gruppe der Chromatinsegmente.
 Fig. 7. Ein Theil der Kernspindel mit zwei Chromatinsegmenten. Auseinanderweichen der Segmenthälften.
 Fig. 8 und 9. Tochtersternstadium (Polargruppen der Chromatinsegmente).
 Fig. 10. Die Tochterkerne aus zusammenfliessenden tropfenartigen Gebilden bestehend.
 Fig. 11. Ein weiteres Stadium. Die Tochterkerne erreichen sehr grosse Dimensionen.

Fig. 12—15 *Lilium candidum* L.

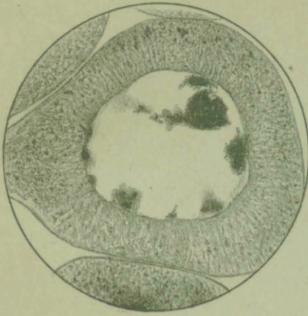
- Fig. 12. Pollenmutterzellen. Die Bildung eines Knotens im Plasma. Die aus dem Knoten entspringenden Fäden spreizen sich gegen die Chromatinsegmente im Innern des Kernes.
 Fig. 13. Dreipoliger Kern.
 Fig. 14. Vierpoliger Kern.
 Fig. 15. Ein Theil der Kernspindel mit drei Chromatinsegmenten und sechs Faserbündeln.

Fig. 16 und 17 *Fritillaria Meleagris* L.

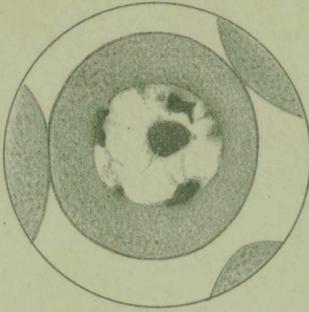
- Fig. 16. Ein Theil der Kernspindel mit nur einem Chromatinsegmente im Stadium des Kreuzes.
 Fig. 17. Auseinanderweichen der Chromatinsegmente.

Fig. 18 *Lilium candidum* L.

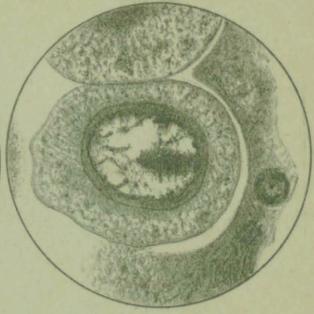
- Fig. 18. Diasterstadium (Centrosomen?).



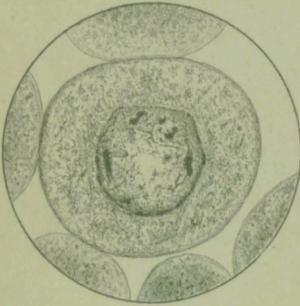
1.



2.



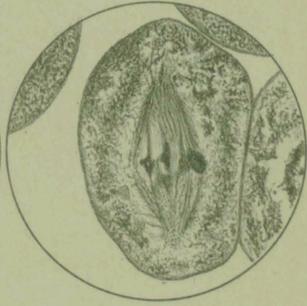
3.



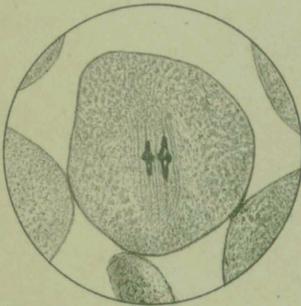
4.



5.

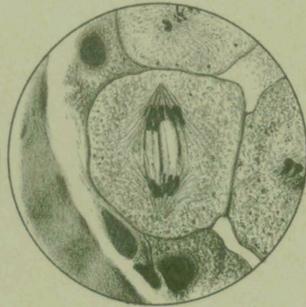


6.

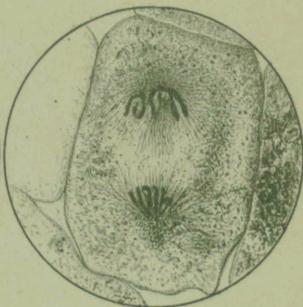


7.

Nach Photographie



8.

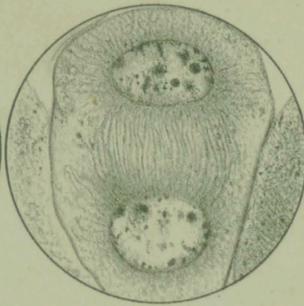


9.

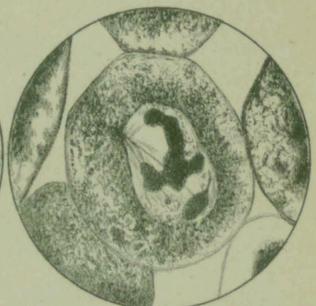
W.A. Meyn, Lith. Inst. Berlin S.



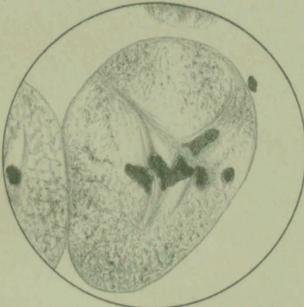
10.



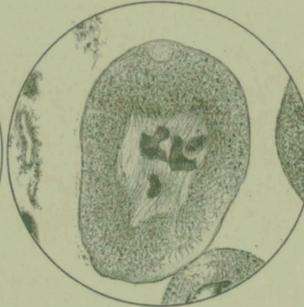
11.



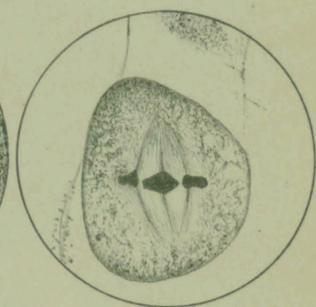
12.



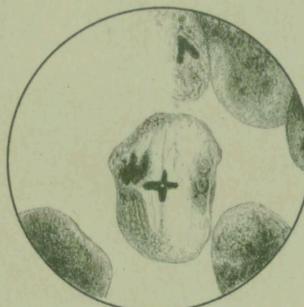
13.



14.

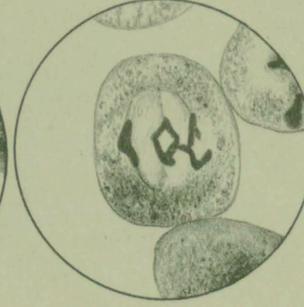


15.

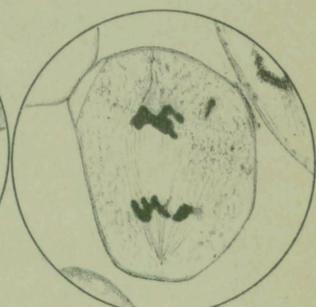


16.

Nach Photographie



17.



18.

W.A. Meyn, Lith. Inst. Berlin S.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: [79](#)

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

Artikel/Article: [Zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen. 430-442](#)