

EX LIBRIS
MUSEUM
MUSEUM
MUSEUM

Chromosomenverhältnisse, Reduktionsteilung und Revision der Keimentwicklung der Mistel (*Viscum album*).

Von
Artur Pisek.

Mit 6 Textfiguren.

Die folgenden Studien knüpfen an blütenbiologische Untersuchungen von Heinricher an¹⁾. Es handelte sich bei diesen im wesentlichen um Experimente, welche ergaben, daß zur Blütezeit in Stramingaze gesackt gewesene weibliche Mistelbüsche Beeren entwickelten — obwohl die Blüten von Insekten²⁾ nicht bestäubt werden konnten —, und daß diese Beeren Embryonen enthielten, also nicht etwa parthenokarp waren. Dazu kamen eingehende Beobachtungen während des Blühens im Freien, die besonders an den weiblichen Blüten nur einen relativ recht geringen Insektenbesuch konstatieren ließen, und schließlich der Nachweis, daß die Mistelblüten jedweder Nektarausscheidung ermangeln. Diese Ergebnisse und die Tatsache, daß die Mistel im allgemeinen doch ziemlich reichlich Beeren trägt, führten Heinricher zu dem Schlusse, es müsse bei der Bestäubung der Mistel neben den Insekten, die hierbei keine besondere Bedeutung hätten, dem Winde eine ganz wesentliche Rolle zufallen. In einem Nachsatze der unten an zweiter Stelle angeführten Arbeit wies Heinricher aber noch auf die Möglichkeit somatisch-parthenogenetischer Entwicklung der

1) E. Heinricher, Ist die Mistel (*Viscum album*) wirklich nur Insektenblütler? Flora, Bd. 113, 1920. — Derselbe, Wie erfolgt die Bestäubung der Mistel; scheiden ihre Blüten wirklich Nektar ab? Biol. Zentralbl., Bd. 40, 1920.

2) Abgesehen von Blasenfüßern (*Thrips*), die aber an Mistelblüten nicht beobachtet wurden.

Mistel hin, eine Möglichkeit, über welche neue Untersuchungen entscheiden müßten.

Ich wurde von Hofrat Heinricher angeregt, diese Frage der allfälligen apomiktischen Entwicklung der Mistel cytologisch-entwicklungsgeschichtlich zu prüfen. Hierfür, sowie für das stete Interesse am Fortschritt der Arbeit und mannigfache Literaturhinweise erlaube ich mir an dieser Stelle Herrn Hofrat Heinricher, meinem verehrten Lehrer und Institutsvorstande, tiefsten Dank auszudrücken.

Die über die Mistel bestehende Literatur läßt der Idee apogamer Entwicklung durchaus Spielraum. Die Arbeiten von Treviranus¹⁾ und Decaisne²⁾ aus der Mitte des vorigen Jahrhunderts zeitigten überhaupt nur, soweit es sich um die leichter verfolgbaren, fortgeschrittenen Entwicklungszustände von Embryo und Endosperm handelt, greifbare Resultate. Etwa ein Jahrzehnt hernach veröffentlichte Hofmeister³⁾ u. a. auch über die ersten Stadien der Embryo- und Endospermbildung der Mistel Ergebnisse, die bei der Schwierigkeit des Gegenstandes und, weil sie sich im wesentlichen als zutreffend erwiesen haben, für seine Zeit erstaunlich genannt werden können; doch lag das hier angeschnittene Problem, wie begreiflich, noch außerhalb des Rahmens seiner Arbeit, so enthält sie keine Entscheidung darüber, wenn er den Pollenschlauch zum Embryosack wachsen und den Embryo aus einem der „Keimbläschen“ (Ei + Synergiden) hervorgehen sieht. Der späteren Abhandlung von Jost⁴⁾ über die Entstehung der Embryosäcke, die Entwicklung der Antheren und des Pollens, der ich wertvolle Anhaltspunkte für die Orientierung an meinem Objekt verdanke, lag es gleichfalls noch ferne, auf die uns hier gerade interessierenden Vorgänge einzugehen.

Die Gliederung der Arbeit ergab sich aus der Erwägung, daß schon das Studium des Reduktionsprozesses in den Sporenmutterzellen viel Licht auf die schwebende Frage werfen mußte, wozu wieder zunächst die diploide Chromosomenzahl festzustellen war. Merkwürdigerweise sind nämlich die Chromosomenverhältnisse

1) L. C. Treviranus, Über Bau und Entwicklung der Eychen und Samen der Mistel. Abhandl. d. bayer. Akad. d. Wissensch., math.-phys. Kl., 7. Bd., 1853.

2) Decaisne, Mémoire sur le developpement du pollen, de l'ovule etc. du gui. Mem. de l'acad. de Bruxelles, tom. XIII, 1841.

3) W. Hofmeister, Zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. Abhandl. d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., math.-phys. Kl., 4. Bd., 1859.

4) L. Jost, Zur Kenntnis der Blütenentwicklung der Mistel. Bot. Zeitung, 1888.

unserer Mistel noch ungeklärt, trotzdem man schon lange deren großen Kerne kennt. In Tischlers¹⁾ Zusammenstellung der bisher gefundenen Chromosomenzahlen fehlen Daten über die Mistel, und die Lücke ist seither nicht ausgefüllt. Fürs zweite galt es dann, die ersten Entwicklungsvoigänge im reifen Embryosack zu verfolgen, zumal auch bei Wegfall somatischer Parthenogenese noch immer irgendwelche Adventivembryonenbildung möglich sein konnte.

Das zur Untersuchung benötigte Material (Laubholzmisteln) entstammt den reichen Mistelkulturen des Innsbrucker botanischen Gartens und wurde mit Alkohol-Eisessig fixiert. Die Mikrotomschnitte wurden mit Delafieldschem Hämatoxylin und Eosin, Handschnitte einfach mit Hämatoxylin gefärbt. Die Figuren sind mit dem Abbeschen Zeichenapparat entworfen und zwar, soweit sie Kernteilungen betreffen, bei Verwendung von Reichert $\frac{1}{12}$ hom. Imm. und Ok. 4, die übrigen bei Obj. 7a und Ok. 2²⁾.

Abschnitt I.

Somatische Teilung — diploide Chromosomenzahl.

Die zur Feststellung der diploiden Chromosomenzahl erforderliche Auswahl von somatischen Teilungsstadien boten Vegetationspunkte, die Anfang April fixiert und querschnitten wurden. Schon im ruhenden Zustande fallen die Kerne aller Gewebe durch relative Größe und Chromatinreichtum auf. In der Prophase der Teilung wächst ihr Durchmesser auf 20μ im Mittel. 1 bis 2 große, von einem helleren Hof umgebene Nukleolen springen, besonders wenn sich das Chromatin zum Knäuel lockert, in die Augen, sind aber auch an Ruhekernen zu beobachten. Die großen Chromosome sind V- oder U-förmige Schleifen mit langen,

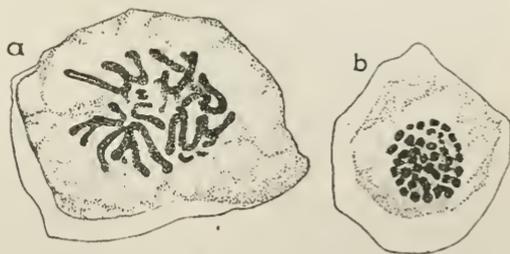


Fig. 1. Somatische Metaphase (a) und Anaphase (b) in Polansicht.

Nukleolen springen, besonders wenn sich das Chromatin zum Knäuel lockert, in die Augen, sind aber auch an Ruhekernen zu beobachten. Die großen Chromosome sind V- oder U-förmige Schleifen mit langen,

1) G. Tischler, Chromosomenzahl, -form und -individualität im Pflanzenreiche. *Progressus rei botanicae*, 5. Bd., 1917.

2) Die Ausführung der Zeichnungen nach meinen Entwürfen besorgte mit größter Sorgfalt die wissenschaftliche Hilfskraft am Institute, Fr. M. Bucek, der ich hierfür besten Dank schulde.

oft gekrümmten und stark spreizenden Schenkeln, so daß die Metaphase in Polansicht etwa einem Bündel auseinanderflatternder Bänder gleicht, das nicht zu entwirren ist (Fig. 1a¹). In der Anaphase dagegen straffen sich die Schleifen, und dann bietet sich manchmal ein Tochtorsortiment in der Ansicht vom Pol oder vom Zentrum der Spindel so dar, daß mehr oder weniger paarweise zusammengehörige Punkte in großer Zahl deutlich zu unterscheiden sind: Die Scheitelpunkte bezw. optischen Durchschnitte der zweiseitenkeligen Chromosome (Fig. 1b). Mehrmalige Zählungen an solchen Stadien schwankten zwischen 38 und 42 Punkten; daraus ergibt sich im Mittel die diploide Zahl von 20 Chromosomen, was im folgenden bestätigt wird.

Abschnitt II.

Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen.

Über den Verlauf der Reduktionsteilung orientiert man sich bei unserem Objekt rascher an den Pollenmutterzellen, deren jeder Querschnitt durch die Antherenregion einer männlichen Blüte eine Menge enthält, während in der weiblichen Blüte im ganzen nur mit etwa 7—9 Embryosackmutterzellen zu rechnen ist. Daher nahm ich zuerst die Pollenmutterzellen vor und reihte auch in der folgenden Darstellung die Vorgänge in den Embryosackmutterzellen, obwohl gerade sie zunächst interessieren, an zweiter Stelle ein.

Die Mistel weicht in Anlage und Bau ihrer Reproduktionsorgane sehr vom gewöhnlichen Typus ab. Über diese merkwürdigen Verhältnisse, die übrigens schon lange bekannt sind, hat uns in neuerer Zeit speziell Jost unterrichtet. Es fehlen bei *Viscum* vollständige Staubblätter, nur die Antheren werden als polsterartige Gebilde unmittelbar auf der Innenseite der Perigonblätter angelegt; der Pollen wird in einer großen Anzahl von Kammern gebildet, die ganz regellos im Innern der Anthere sich finden und sich einzeln nach außen öffnen.

Der Inhalt einer solchen Pollenkammer vor Beginn der Synapsis (Fig. 2) stellt sich als ein rundlicher kompakter Haufen von Pollenmutterzellen dar, die durch zarte Membranen gegeneinander abgegrenzt sind. Diesen Inhalt umgeben wenige Lagen tangential abgeflachter Zellen, die peripher ohne scharfe Grenze in parenchy-

1) Größter Durchmesser der Chromosomenplatte in Fig. 1a = 32 μ .

matisches Gewebe übergehen. Die innerste Lage ist jedenfalls als Tapetenschicht zu deuten; ein typisches Tapetum sowie ein Periplasmodium kommt nicht zur Ausbildung. Die Kerne der Pollenmutterzellen sind groß (22—26 μ Durchmesser), blasig und führen je 1, selten 2 charakteristische, große, doppelt konturierte Nukleolen; ihr Chromatin ist in diesem Stadium feinflockig und -fädig im Kernraum verteilt. Am Beginn der Synapsis dagegen sind die chromatischen Elemente zu rein fädigen Strukturen geordnet. In der Nähe des Kernkörperchens bildet der anfangs glatte Faden einen lockeren Knäuel, von dem aus einzelne Stränge und Strangbündel durch die Kernhöhle gegen die Kernoberfläche ziehen (Fig. 3a) und diese mit mannigfach gewundenen Schleifen locker überspinnen (Fig. 3b), so daß die Peripherie des Kerns im optischen Durchschnitt von Pünktchengruppen gesäumt erscheint (vgl. Fig. 3a). Auch der erwähnte Knäuel bietet mehr das Bild einer Ansammlung derartiger Punkte. Es handelt sich zweifellos nicht um knotige Chromatinkontraktionen (Gamosomen Strasburgers), eine Annahme, zu welcher die häufige Gruppierung der Punkte zu Zweien verleiten könnte, die indes bloß auf einen teilweise parallel-gepaarten Verlauf der Fäden schließen läßt. Eine Zusammenziehung des gesamten Chromatins zu Gamosomen, die sich paaren und dann auf dem Höhepunkt der Synapsis zu einem dichten Haufen ballen, während der Kernraum im übrigen fast chromatinfrei wird, dieses typische Bild vom Beginne der Synapsis, wie dies von Strasburger und seinen Schülern an andern Objekten beschrieben wurde¹⁾, konnte ich bei den Pollenmutterzellen der Mistel nicht beobachten. Statt dessen fand ich gerade an jenen Stellen der Schnittserien, an welchen Synapsisballen zu vermuten waren,



Fig. 2. Pollenkammer mit Pollenmutterzellen.

1) Siehe z. B. Strasburger, Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., 42. Bd., 1906. — Schoch, Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen über die Pollenbildung und Bestäubung einiger *Burmannia*-Arten. Arb. a. d. Züricher Institut, 1920.

bloß dichtere Verknotungen im Knäuel, dessen Faden in solchen dichten Partien vollständig aufgelockert erschien. — In einem weiteren Stadium, das sich dem vorhin beschriebenen unmittelbar anreihet, ist der Knäuel in der Umgebung des Kernkörperchens zwar größer, dichter und undurchdringlich geworden, sendet aber nach wie vor zahlreiche Stränge gegen die Oberfläche (Fig. 3 *e*).

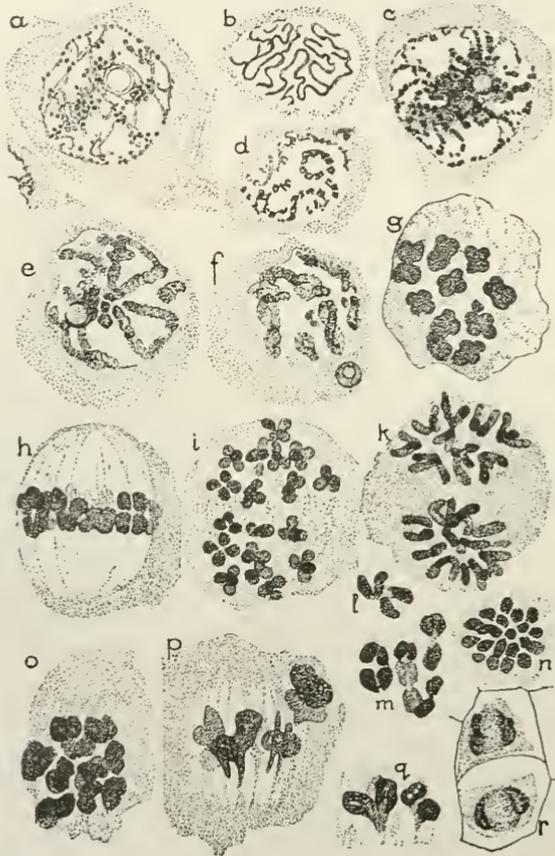


Fig. 3. Synapsis, heterotypische und homäotypische Teilung der Pollen- (*a* bis *n*) und Embryosackmutterzellen (*o* bis *r*).

Anschnitte von derartigen Kernen zeigen, daß die Oberfläche — wie vordem — von Schlingen und Schleifen überspannt ist; außerdem ist deutlich zu sehen, wie der Faden nunmehr eine perl-schnurartige Struktur angenommen hat, indem Knötchen, die manchmal eine paarige Natur mehr ahnen als sicher beobachten lassen, mit Zwischenräumen wechseln (Fig. 3 *d*). Die angedeutete Zwei-

teilung der Knötchen kann auf bereits vollzogene Fadenschmelzung weisen (die Knötchen entsprechen somit den Syniden Strasburgers). In später Synapsis ist der Faden noch viel dicker, derb und rauh, wieder ungegliedert; nur wenige große Schlingen greifen von einem noch immer deutlichen, dichtern Knäuel am Nukleolus gegen die Kernmembran hin aus (Fig. 3e).

Der nächste beobachtete Schritt ist bereits die Diakinese (Fig. 3f).

Die Struktur der Paarlinge gleicht ganz jener des Fadens im eben geschilderten Synapsisstadium. Häufig überkreuzen sie sich in einer Achterfigur oder sind mit den Enden umeinander gedreht (Fig. 3f) oder kleben auch in der einen Hälfte zusammen, während die andern Hälften auseinanderklaffen. Die Paare differieren wohl in der Größe, aber die Unterschiede sind zu unbestimmt, um etwa eine Größensortierung zu gestatten. An Handschnitten läßt sich beobachten, daß das Plasma, welches den Kern meist einseitig, wie eine Kappe, umgibt, einen sichelförmigen, breiten, helleren Hof von zart radiafasriger Struktur um den Kern bildet.

Bevor die Paarlinge nun zur 1. Teilung antreten, müssen sie noch weitgehende Gestaltsveränderungen durchmachen; denn am Beginn des 1. (heterotypischen) Teilungsschrittes stellen sie sich als (mehr oder weniger deutlich) vierteilige Chromatinklumpen von ansehnlicher Größe dar (Fig. 3g), entsprechend dem Chromatinreichtum bei geringer Chromosomenzahl; es sind Tetraden, wie sie zuerst aus der Zoologie bekannt, in neuerer Zeit aber auch bei vielen Pflanzen entdeckt wurden. Wie ich der Arbeit von Schoch entnehme, scheint Tetradenbildung nach bisherigen Ergebnissen mehr für Formen mit vielen und kleinen Chromosomen charakteristisch zu sein; insofern würde die Mistel eine bemerkenswerte Ausnahme bedeuten.

Wenn ich hier etwas ausgreife, weil ich später noch darauf zurückkomme und Schochs Resümee aus der bezüglichen Literatur folge, geht die neuere, speziell auf Grégoire und Schreiner fußende Ansicht über die Entstehung der Tetraden dahin, daß die in der frühen Diakinese parallel-gepaarten Chromosome später auseinanderspreizen, bis eines in die Verlängerung des andern kommt, und schon während dessen oder nachher sich längs spalten. Die Skizze (Fig. 4a—d) mag den Vorgang anschaulich machen. Danach ist die Tetradenbildung auf eine Längsteilung der Paarlinge zurückzuführen, die nichts als eine Vorwegnahme, eine frühe

Vorbereitung der erst im 2. Teilungsschritt erfolgenden Trennung der Tochterchromosome bedeutet. Ziehen wir dieses Schema zur Erklärung der Tetradenbildung in unserm Falle heran, so erhellt, wie weit die Zusammenziehung des Chromatins fortschreiten muß, bis die Paarlinge zu Vierlingsgruppen von fast quadratischem Umriß werden.

Die Vierergruppen ordnen sich zur Äquatorialplatte ungefähr so an, daß sie durch die Teilungsebene halbiert werden (Fig. 3*h*, Spindel in Seitenansicht). In Polansicht (Fig. 3*g*) lassen sich jetzt 10 solcher Chromatinklumpen meist unschwer voneinander sondern; ihre Größenunterschiede sind sicher durch die verschiedene Lage mit bedingt.

Die Teilung müßte nun jede Tetrade in 2 Zweiergruppen zerreißten, und es wäre demgemäß zu erwarten, daß in der Anaphase gegen jeden Pol ein Häufchen von 10 Zweiergruppen oder von 10 ungeteilten Chromosomen zieht; letzteres nämlich wäre möglich, wenn der bei der Tetradenbildung vorweggenommene Längsspalt wieder verwischt würde. Indessen sieht man 2 Gruppen von je

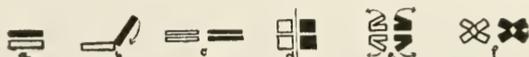


Fig. 4. Schema der Entstehung der Tetraden im allgemeinen (*a* bis *d*) und ihres Verhaltens in der Anaphase der heterotypischen Teilung bei der Mistel (*e*, *f*). Der Strich in *d* gibt die Ebene der heterotypischen Teilung an.

etwa 10 immer deutlich 3—4teiligen Chromosomen polwärts wandern, förmlich neue Tetraden, aber zarter und bedeutend kleiner als die vorigen und an Gestalt am besten Kleeblättchen, 4- oder 3zähligen, vergleichbar (weil häufig ein Vierling außerhalb der Ebene der drei andern liegt). Sie verleihen der sich teilenden Pollenmutterzelle ein für die Anaphase der heterotypischen Teilung ganz charakteristisches, geblühtes Aussehen (Fig. 3*i*). Den Weg zur Deutung dieses zuerst verwirrenden Bildes scheint mir die folgende 2. (homöotypische) Teilung zu weisen. Die Chromosome des 2. Teilungsschrittes sind V-förmig mit deutlichem Knick an der Spitze und kurzen, spreizenden Schenkeln; je zwei solche V gehören, entsprechend ihrer Entstehung aus einem Mutterchromosom, unverkennbar zusammen, bilden vorläufig eine vierzipfelige Einheit (Fig. 3*k*). Zufällig versprengte das Messer an einem Präparat ein solches Tochterchromosomenpaar, daß es sich isoliert in günstiger Lage bot (Fig. 3*l*). Dieses vierzipfelige Gebilde ist nicht anders zu verstehen als ein Paar ebensolcher V-förmiger Tochterchromo-

some, die an der Spitze zusammenhaften, und schlägt so die Brücke zur Kleeblattform der Chromosome in der Anaphase der vorausgegangenen Teilung.

Wie aber diese letzteren zu ihrer merkwürdigen Form gelangen, darüber gibt der in Fig. 3m dargestellte Fall Aufschluß. Es sind drei Tetraden im Beginne des Auseinanderweichens ihrer Hälften in Seitenansicht der Spindel gezeichnet, so daß die Ebene der 1. Teilung als horizontale Linie mitten durch die Figur zu denken wäre. Die Tetrade links zeigt das von Fig. 3h bekannte typische Aussehen, nur ist die Trennung in 2 Zweiergruppen hier schon deutlich. In der Mitte der Figur liegt eine Tetrade, deren plumpe, intensiv gefärbte, obere Hälfte — wie ihre Nachbarin links — eine unveränderte Zweiergruppe vorstellt; die untere Hälfte dagegen ist ein blasser gefärbtes, gestrecktes, 4teiliges Gebilde, das nicht anders entstanden sein kann, als indem die untere Zweiergruppe der Länge nach auseinanderklappte, wie man etwa ein Taschenmesser öffnet. Rechts endlich sind beide derart zu kleinen Vierergruppen auseinander geklappten Tetradenhälften im Auseinanderweichen. Ein wenig Spreizen der Teile einer solchen neuen kleinen Vierergruppe — und die charakteristische Kleeblattform ist erreicht. Auf diese Weise wird offenbar die V-Form, welche die Tochterchromosome während der 2. Teilung auszeichnet, schon gegen Ende der 1. Teilung vorbereitet. Eine an das Schema der Tetradenentstehung (nach heutiger Auffassung) anschließende Skizze (Fig. 4e, f) möge diesen eigentümlichen Vorgang der Bildung von 4teiligen Chromosomen in der Anaphase der heterotypischen Teilung, dem ich aus der mir zugänglichen Literatur nichts Gleiches an die Seite zu stellen weiß¹⁾, schematisch klar machen.

Die gegebene Deutung scheint mir um so einleuchtender, als danach die Entstehung der kleinen Scheintetraden nur eine Parallele zur eigentlichen Tetradenbildung wäre, die — wie vorhin

1) *Rhoeo discolor* zeigt nach Suessenguth ähnliche Chromosomenform; doch liegen dort die Dinge von vornherein anders, insofern die Chromosome, die sich nicht zu gemini vereinigen, sondern hintereinander liegen, schon in der Prophase der heterotypischen Teilung diese Form besitzen. (Siehe Suessenguth, Meiotische und somatische Kernteilung einiger Monokotylen. Flora, 1921.) — Die beschriebene (wie aus dem einen gezeichneten Fall schon ersichtlich), nicht gleichzeitig bei allen Chromosomen einsetzende Komplikation bringt es auch mit sich, daß Ansichten von Metaphasen der 1. Teilung selten so klar sind, wie man es bei der Größe der Tetraden und ihrer relativ geringen Zahl erwarten möchte.

kurz dargelegt — auf eine Vorwegnahme der erst im 2. Teilungsschritt „fälligen“ Längsspaltung der Mutterchromosome in Tochtersegmente zurückzuführen ist. Es scheint eben den Sporenmutterzellen, wenigstens in vielen Fällen, die Tendenz innezuwohnen, der Entwicklung vorauszuweichen¹⁾).

In der Anaphase der homöotypischen Teilung klappen die ursprünglich spreizenden Schenkel der V-Chromosome mehr zusammen. Dann ist da und dort in Polansicht sehr schön das Gegenstück zur Anaphase der somatischen Teilung (Fig. 1*b*) wahrzunehmen: Dort ungefähr 40, hier (sicher zählbar!) bloß 20 Punkte, deren paarweise Zusammengehörigkeit oft ganz klar ist, als Scheitelpunkte der oben konvergierenden Schenkel von 10 Chromosomen (Fig. 3*n*).

Am Schlusse des 2. Teilungsschrittes erst teilt sich, dem Dikotylenotypus folgend, die Pollenmutterzelle in die 4 Enkelzellen, die zunächst noch von der schon während der Synapsis stark verquellenden Membran der Pollenmutterzelle (Fig. 3*a*) wie von einer Schleimmasse umschlossen bleiben. —

Zur Ergänzung sei noch nachgetragen, daß im Stadium zwischen den beiden Teilungen das Chromatin der Tochterkerne zweierlei Formen annimmt: einmal bildet es sehr lockere Knäuel von glattfädigen gewundenen Schlingen; dann aber auch flockige Schollen, mindestens in der vierfachen haploiden Zahl; es ist merkwürdig zu sehen, wie auch diese prochromosomartigen Gebilde manchmal 4teilig sind. Die beiden Zustände (Faden und Schollen) folgen jedenfalls zeitlich aufeinander, doch konnte ich mir über die Reihenfolge nicht Klarheit verschaffen. Die Verkettung der ganzen subtilen Vorgänge fällt besonders deshalb nicht leicht, weil die Entwicklung nur sehr im allgemeinen von der Basis gegen die Spitze der Antheren fortschreitet und die Inhalte der einzelnen Pollenkammern desselben Querschnittes oft auf sehr verschiedener Entwicklungsstufe stehen.

Synapsis und Reduktionsteilung fallen in die erste Hälfte des August (die jungen männlichen Blüten zeigten ziemlich individuelle Schwankungen). Anfang September machen die Pollenkörner die progame Teilung durch und führen dann die typischen beiden Kerne. An Handschnitten konnte ich feststellen, daß die Chromosome in der progamen Teilung, die ich weiter nicht genau verfolgte, wieder

1) Vgl. Schochs vorhin zitierte Arbeit über Pollenbildung von *Burnannia*-Arten, S. 33.

V-Form besitzen wie während der homöotypischen Teilung, nur sind die Schenkel eher länger.

Abschnitt III.

Reduktionsteilung der Embryosackmutterzellen.

Wie bei der männlichen Blüte herrschen auch im Bau der weiblichen Reproduktionsorgane unserer Mistel extreme Verhältnisse, insofern die Samenanlagen auf nackte Embryosäcke reduziert sind, die in der Zahl von etwa 7—9 (Jost) zentral in der Basis des Fruchtknotens angelegt werden.

An Querschnitten durch weibliche Blütenanlagen vom Anfang des Juli läßt sich in der Basis des Fruchtknotens ein Komplex lebhaft sich teilender Zellen beobachten, unter welchen schon jetzt eine Anzahl durch Größe und Kernvolumen auffällt. Aber erst mit Beginn der Synapsis (d. h. bei meinem Materiale von Mitte Juli an) sind die Embryosackmutterzellen so weit herausdifferenziert, daß sie als solche sicher kenntlich sind.

Nach der eingehenden Darlegung der korrespondierenden Vorgänge in den Pollenmutterzellen kann ich mich hier mehr darauf beschränken, Abweichungen von dem dort Wahrgenommenen hervorzuheben. Da ist fürs erste zu bemerken, daß es in den Embryosackmutterzellen auf der Höhe der Synapsis zu einer viel dichtern Zusammenballung des Chromatins kommt. Man begegnet ganz dichten Knäueln, von denen allenfalls wenige, aber schon in Knötchen (wie bei den Pollenmutterzellen, Fig. 3*d*) gegliederte Fadestücke in die Kernhöhle hinaus vorragen. Gamosomenbildung scheint auch hier auszufallen. Nach deutlichen Diakinesestadien durchsuchte ich meine Präparate vergebens, dafür — und das war schließlich die Hauptsache — fanden sich genug Metaphasen der heterotypischen Teilung. Noch schöner als bei den Pollenmutterzellen sind hier mit Sicherheit 10 große Chromatineinheiten zu zählen, keine Tetraden, sondern einfach unregelmäßig konturierte, große Klumpen (Fig. 3*o*, Polansicht). In Fig. 3*p*, einer Seitenansicht der Spindel, sind sie offenbar im Beginn des Auseinanderweichens ihrer Hälften, deutlich 2lappig. In einem günstigen Falle, wobei durch das Messer gerade zwei solche Einheiten von der Menge der übrigen abgetrennt wurden (Fig. 3*q*), bieten sie das Bild eines Paares auseinanderspreizender Lappen, die mit dem einen Ende in einer wie verquollen aussehenden, heller gefärbten

Masse zusammenhängen, die wieder gegen die Pole der Spindel in einen Zipfel ausgezogen ist (auch Fig. 3*p* zeigt diese Zipfel). Überdies ist an jedem Lappen ein heller Strich, jedenfalls als Andeutung einer vollzogenen oder sich eben erst vollziehenden Längsspaltung, zu erkennen. In der Anaphase finden sich wieder die kleeblattähnlichen Chromosome, womit übereinstimmt, daß das Bild der 2. (homöotypischen) Teilung ganz jenem der Pollenmutterzellen desselben Stadiums gleicht; nur geht hier der 2. Teilungsschritt in getrennten Tochterzellen vor sich, da sich mit der 1. Kernteilung die Mutterzelle teilt. Bei der homöotypischen Teilung dagegen, die noch beide Tochterkerne durchmachen (Fig. 3*r*), obwohl in der Regel nur einer sich weiter entwickelt, unterbleibt die Zellteilung.

Nach Jost verharret eine große Anzahl der Anlagen auf dieser Stufe; nur 1—4 Embryosackmutterzellen¹⁾ liefern je einen ausgewachsenen Embryosack und zwar jene, „welche dem weiter oben in die Mediane der beiden Carpelle einmündenden Gefäßbündel am nächsten liegen“ (Jost, Taf. VI, Fig. 8). Selten werden beide übereinander liegenden Tochterzellen einer Embryosackmutterzelle zu Embryosäcken (oder die obere allein, wie ich in einem Falle beobachtete); in der Regel wächst nur die basal gelegene Tochterzelle seitlich aus und „dringt als ein dickwandiger, viele Biegungen zeigender Schlauch zwischen den parallelen Zellreihen des Fruchtknotenparenchyms nach oben vor“ (Jost, Taf. VI, Fig. 9), während ihre obere Schwesterzelle nur als niedere Kappe dem Basalteil des auswachsenden Embryosackes aufliegt und desorganisiert wird. Anfang August schon war die Mehrzahl der Anlagen so weit gediehen.

Aus dem Vorausgegangenen ergibt sich also, daß Pollen- und Embryosackmutterzellen in der Reduktionsteilung und deren vorbereitenden Phasen teilweise etwas getrennte Wege gehen, die aber in beiden Fällen zu durchaus typischer Reduktion der Chromosomenzahl führen. Dieses Resultat schränkt die Idee apogamer Entwicklung der Mistel eigentlich völlig auf die Möglichkeit allfälliger

1) Hierin bezw. in der Zahl der Keimlinge verhalten sich Laubholzmistel einerseits, Kiefern- und Tannenmistel andererseits insofern verschieden, als bei letzteren beiden 1 embryonige Samen vorherrschen, während die Samen der Laubholzmistel meist 2—3, selten 4 Embryonen enthalten. An meinem Materiale fand ich zumeist 2 ausgewachsene Embryosäcke. — Siehe Heinricher, Experimentelle Beiträge zur Frage nach den Rassen und der Rassenbildung der Mistel. Centralblatt f. Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten, 31. Bd., 1911, S. 256 u. 261, Anm. 2.

Adventivembryonenbildung ein. Denn auch der Fall von *Thalictrum purpurascens*, welches nach Overton¹⁾ neben apogam sich entwickelnden, diploiden Eiern auch haploide bildet, kommt nicht in Betracht. Wenn selbst diese letzte Möglichkeit nach Hofmeisters Arbeit wenig Wahrscheinlichkeit für sich hatte, so war es doch zur einwandfreien Klarlegung und gewissermaßen zur Probe geboten, die Entstehung des Embryos neuerlich zu verfolgen.

Abschnitt IV.

Befruchtung und Embryoentwicklung.

Die Embryosäcke der ausgebildeten, aber noch geschlossenen weiblichen Blüte zeigen (wie schon Jost vermerkte) normalen Inhalt. Das narbenwärts gelegene, keulig erweiterte Ende des Embryosacks birgt am Scheitel den Eiapparat; 3 bläschenförmige, blaß tingierte Kerne mit deutlichem Nukleolus. Die Kerne differieren untereinander nicht, und auch die ihnen zugeordneten Plasmabezirke sind meist undeutlich abgegrenzt, so daß Ei und Synergiden sich selten einmal unterscheiden lassen. Nahe dem Eiapparat liegen in einer Plasmaansammlung konstant die beiden Polkerne als zwei besonders große, aneinander gelagerte, aber deutlich getrennte Kerne, in Form und Struktur jenen des Eiapparates gleichend²⁾. Am Grunde des schlauchartig verschmälerten, basalen Embryosackendes sind die Antipoden zu finden. Daß man sie selten einmal auf einem Schnitt zusammen mit den fünf anderen Kernen zu sehen bekommt, verschulden die Krümmungen des Embryosackes.

Die dickwandigen Pollenschläuche brauchen jedenfalls einige Tage, um durch das Narben- und Fruchtknotengewebe zum Embryosack vorzudringen. Gelegentlich von Voruntersuchungen, die ich schon im vergangenen Jahre in dieser Richtung anstellte, sah ich die Pollenschläuche 3 Tage nach vorgenommener Bestäubung zwischen den gestreckten Zellen des Narbenkopfes eingedrungen; am 5. Tage hatten die meisten gut die Hälfte ihres Weges zum Embryosack zurückgelegt.

1) Overton, Über Parthenogenese bei *Thalictrum purpurascens*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 22. Bd., 1904.

2) Merkwürdigerweise entgingen Hofmeister diese beiden auffälligen Kerne. Er sieht erst nach dem Auftreffen des Pollenschlauches am Scheitel des Embryosackes auf einmal im Mittelraume desselben zwei Kerne erscheinen. Ich komme noch später darauf zurück.

In diesem Jahre wurden frisch aufgegangene Blüten am 18. März bestäubt. An einigen davon, die am 28. März fixiert waren, konnte ich mit Sicherheit bereits Befruchtung, d. h. den Beginn der Kernverschmelzung feststellen (Fig. 5a). Dem Eikern liegt mit breiter Fläche ein größerer bläschenförmiger Kern an, den beiden noch immer getrennten Polkernen ein zweiter ebensolcher Kern; beide lassen gegenüber den alten Insassen des Embryosackes einen Nukleolus vorläufig vermissen. Zweifellos sind dies die beiden Spermakerne. Zwischen der Bestäubung und dem Eintritt der Befruchtung lag also in diesem Falle ein Intervall von höchstens 10 Tagen; dabei war die Witterung nicht günstig. Wenn Hofmeister schrieb: „Das Verstäuben des Pollens¹⁾ erfolgt bei uns gewöhnlich in der ersten Hälfte des April. Die Zeit, deren die Pollenschläuche zu ihrer Entwicklung und bis zum Vordringen zum Embryosack bedürfen, ist sehr veränderlich; offenbar in hohem Grade von der Gunst der Witterung abhängig. Die Berührung von Pollenschlauch und Embryosack erfolgte 1851 erst gegen Ende Mai, 1852 schon Anfang desselben Monats und 1855 und 1856 Mitte Mai“, so dürfte es sich wohl um ungenaue Zeitangaben handeln. 4—5 Wochen oder gar mehr brauchen die Pollenschläuche jedenfalls nicht, um ihr Ziel zu erreichen. — Während die Eizelle sich gleich nach der Befruchtung als große Blase mit wenig Plasma und großem Safttraum gegen den Embryosack deutlich abgrenzt, sind die Synergiden „verschrumpft zu einem Körper aus körniger Masse verwandelt, oft von Wurmform“ (Hofmeister); ihre Kerne sind unregelmäßig gestaltet, sichtlich desorganisiert, oft von grob schaumiger Struktur. Später zerfallen sie häufig in Teilstücke, so daß 5—6 solcher Kernfragmente in dem trüben, abgestorbenen Plasma an der Spitze des Embryosackes liegen. Einen vollen Monat hindurch ist keine weitere Veränderung zu bemerken, als daß Ei- und Polkerne mit ihren männlichen Partnern mehr und mehr verschmelzen. Trotz wöchentlich zweimaliger Stichproben konnte ich erst am 24. April an Blüten des Mistelzweiges, der am 18. März bestäubt worden war, einen Fortschritt verzeichnen. Es war die 1. Endospermteilung vollzogen, der Embryosack durch eine Querwand in zwei lange, schlauchförmige Zellen geteilt, deren riesige Kerne sehr schön (entsprechend ihrer Abstammung von einem Verschmelzungsprodukt dreier Kerne?) 3 große, behöftete Nukleolen

1) Der von Hofmeister gebrauchte Ausdruck „verstäuben“ legt den Rückschluß nahe, auch er habe Windbestäubung bei der Mistel angenommen.

zeigten. Dagegen war die Eizelle noch vollkommen in Ruhe, ihr Kern führte 2 Nukleolen; der Rest des Eiapparates zeigte das oben charakterisierte Aussehen (Fig. 5b)¹⁾.

Erst jetzt kommt Leben in die anfangs fast ruhende Entwicklung. Schon äußerlich wird das durch auffällige Größenzunahme des Fruchtknotens und Rundung seiner Form bemerkbar, was hauptsächlich auf intensive Teilungen des Parenchyms in einer von vornherein dichtzelligen Zone im Umkreis der Embryosäcke zurückzuführen ist²⁾. Es wird das Zellmaterial für die „Samenhaut“ und die späteren Schleimschichten geschaffen. Die beiden ersten Endospermkerne teilten sich erst Anfang Mai weiter; entsprechend der weit überwiegenden Längenausdehnung ihrer Zellen ist die Spindel längsgestellt, die Teilung also quer. (Zufällig traf der Schnitt auch das Ende des Embryosackes und waren in diesem die drei Antipoden noch deutlich zu sehen.)



Fig. 5. Befruchtung (a) und Endospermbildung (b, c).

1) Bei Hofmeister lautet die dieses Stadium betreffende Stelle etwas unklar: „Die erste wesentliche Veränderung, welche im Embryosacke nach Anlangen des Pollenschlauches an dessen Scheitel hervortritt, ist das Erscheinen zweier im Mittelraum desselben freischwebender, großer Zellenkerne Dem Auftreten dieser Kerne folgt sofort die Bildung einer den Embryosack quer durchsetzenden Scheidewand zwischen beiden Kernen, welche den Sack in eine gewöhnliche längere untere und kürzere, aber geräumigere obere Hälfte teilt.“

2) Bei diesen Teilungen fielen mir nebenbei synapsisähnliche Stadien auf.

Was diese und die folgenden Teilungen anbelangt, kann ich Hofmeister nur bestätigen, wenn er schreibt: „Die untere der (2) . . . Endospermzellen vermehrt sich entweder gar nicht weiter oder nur durch einige Querteilungen. In der oberen dagegen beginnt nach einigen Querteilungen Vermehrung nach allen Richtungen des Raumes, . . . die den oberen Teil des Embryosackes zu einem aus vielen Zellen zusammengesetzten Endospermkörper umwandelt.“ So gewinnt der Embryosack innerhalb 4 Wochen nach der 1. Teilung breitkeulige Gestalt, wobei der schmale kurze Stiel auf den Anteil der basalen Endospermzelle bzw. deren Abkömmlinge zu beziehen ist; zugleich flacht er sich immer ausgesprochener ab, indem er gemäß der platten Form des späteren „Samens“ in die Breite wächst. Barg der Fruchtknoten, wie dies bei den zur Untersuchung verwendeten Laubholzmisteln die Regel war, zwei reife Embryosäcke und wurden diese beide befruchtet, so platten sich die aus ihnen hervorgehenden Endospermkörper in einer gemeinsamen Ebene ab, welche der Breitenausdehnung des „Samens“ entspricht und in den Seitenblüten einer Dreiergruppe parallel deren Brakteen liegt; ihre Lage ist anfangs schon äußerlich an einer leichten Abplattung der Fruchtknoten zu erkennen. Die Tatsache ist methodisch von Bedeutung, weil Eizelle bzw. Embryo und Endosperm am besten und raschesten an Schnitten zu bekommen sind, die parallel dieser Breitseite angefertigt wurden.

Während das Endosperm die bezeichnete Entwicklung nimmt, ruht die Eizelle zunächst noch immer und wächst auch gar nicht, ein Verhalten, das unmittelbar an jenes von *Balanophora* und verschiedenen *Burmannia*-¹⁾ Arten, wie es Ernst aufdeckte, erinnert. Je mehr der Endospermzellen werden, die schließlich die Eizelle bis auf ihre Scheitelfläche umgeben, um so schwieriger wird es infolgedessen, die Eizelle als solche zu erkennen, wenn auch ihre ungefähre Lage durch noch stets auffindbare, verschrumpfte Reste der Synergiden gewissermaßen markiert wird. Eben diese Synergidenreste suggerierten mir bei Voruntersuchungen des vergangenen Jahres die Möglichkeit, sie könnten den ganzen zugrunde gegangenen Eiapparat vorstellen, wie es Treub (nach Ernst) bei *Balanophora* annahm, und der Embryo entstünde adventiv. In dessen konnte ich dieses Jahr, die Entwicklung schrittweise verfolgend und indem ich schließlich Handschnitte einfach in ein Ge-

1) A. Ernst, Embryobildung bei *Balanophora*. Flora, 1913.

misch von Wasser und Glycerin einschloß, worin die Membranen viel deutlicher als in Canadabalsam sichtbar blieben, die erste Entwicklung der Eizelle einwandfrei beobachten. Sie setzt auffallend spät ein. Noch an einem am 24. Mai, also fast 2 Monate nach Eintritt der Befruchtung, fixierten Objekt ist am Scheitel eines schon 23zelligen Endosperms die noch ungeteilte Eizelle zu sehen, ihr Kern allerdings — durch seine Größe hervortretend — offenbar in Vorbereitung zur Teilung (Fig. 5c). Daneben liegt im Präparat an der Spitze des anderen (unvollständigen) Endospermkörpers bereits ein zweizelliger Embryo. Fig. 6a und b geben Bilder von jungen Embryonen nach Glycerinpräparaten, wobei die Endosperme nur zum Teil gezeichnet sind. Bei Fig. 6a ist das Endosperm

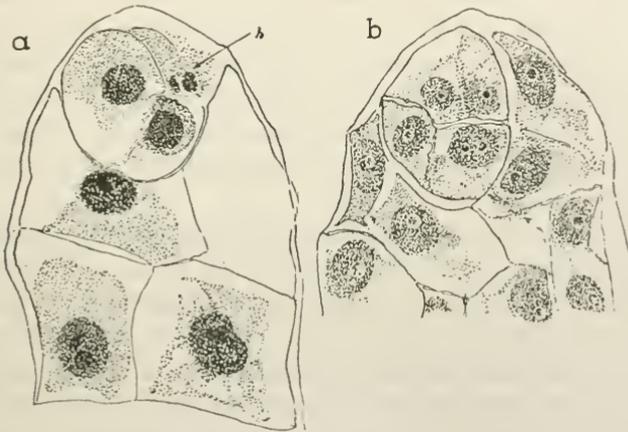


Fig. 6. Junge Embryonen.

bloß 15zellig, die Eizelle noch nicht so von Endospermzellen umdrängt, hat daher noch ganz ihre charakteristische Form, aber sie führt schon zwei Kerne, die durch eine zarte, schräge Membran getrennt sind. Der Eizelle aufliegend sind Synergidenreste (*s*), am Grunde der basalen Zelle des Endosperms waren am Präparate noch Reste der Antipoden zu beobachten. Bei Fig. 6b sieht man einen etwa 6zelligen Embryo (ein Teil von ihm ist weggeschnitten), der dem Scheitel eines schon über 40 Zellen umfassenden Endosperms eingesenkt war. Die deutliche 1. Teilungswand verläuft hier (mit einem Bruch gegen die Mitte) quer, die nächstfolgenden, noch sehr zarten Membranen sind längs orientiert. Aus diesen zwei Fällen ist schon ersichtlich, daß die erste Teilung nicht immer quer erfolgt (wie Hofmeister angibt), vielmehr dürfte sich die

erste Spindel in die Richtung der größten Dimension der Eizelle einstellen, welch' letztere durchaus nicht immer in der Längsrichtung des Embryosackes gestreckt ist. So sind Fälle begreiflich, wo ich 2zellige Embryonen mit längsgestellter 1. Teilungswand fand.

Durch fortgesetzte weitere Teilungen vermehrt sich der Zellbestand des Embryos, er wächst ziemlich gleichmäßig nach allen Dimensionen und behält so noch längere Zeit die ursprüngliche, kugelige bis ellipsoide Form bei. Decaisne beobachtete an solchen Embryonen einen kleinen gefäßlosen Strang, womit sie am Scheitel des Endosperms aufgehängt seien (Taf. II, Fig. 19, 20). Ich habe nichts Derartiges, was sich als Suspensor ansprechen ließe, gefunden. Erst Mitte Juli beginnt der bis dahin ungegliederte Embryo in die Länge zu wachsen, sein abwärts gewendetes Ende verrät durch Teilung in zwei Lappen die Anlage der Kotyledonen, während der apikale Teil gegen die Oberfläche des Endosperms hin zum Hypokotyl auswächst. Über diese späten Stadien der Embryonalentwicklung bis zur Reife haben schon Treviranus und Decaisne berichtet und Bilder gebracht, diesbezüglich sei auf deren im Beginn zitierte Arbeiten verwiesen.

Haben sich zwei Embryosäcke weiterentwickelt, so stoßen die aus ihnen hervorgehenden Endosperme bei ihrem vorhin erwähnten Breitenwachstum bald aufeinander und verwachsen dann der Länge nach (die Verwachsungsnäht ist eine Zeit hindurch wohl kenntlich) zu einem einheitlichen flachen Endospermkörper von Herzform, der dann zwei Embryonen umhüllt, eine Eigentümlichkeit, die gleichfalls Decaisne schon richtig erkannt und in Abbildungen festgehalten hat (Taf. II, Fig. 27—29).

Wenn ich das Resultat der Untersuchungen ganz kurz zusammenfasse, ergibt sich:

1. Die somatischen Teilungen zeichnen sich durch relativ große Chromosome von V- oder U-Form mit langen Schenkeln aus. Die diploide Zahl beträgt 20.
2. Pollen- und Embryosackmutterzellen erfahren typische Reduktion der Chromosomenzahl. Die Reduktionsteilung verläuft in beiden teilweise etwas verschieden. In den Pollenmutterzellen werden in der Prophase der 1. Teilung Tetradengruppen gebildet; in beiden Gonotokonten zeichnen sich die Chromosome in der Anaphase

der heterotypischen Teilung durch eine charakteristische Form aus, welche mit der V-Form der Tochterchromosome während der homöotypischen Teilung in Zusammenhang steht und als vorzeitiger Ansatz zu deren Bildung verständlich ist. Die haploide Zahl beträgt 10.

3. Es findet normale Befruchtung statt, nach welcher eine mehrwöchige Pause in der Entwicklung eintritt. Hierauf bildet sich innerhalb weiterer Wochen zuerst das Endosperm bis zu einem gewissen Grade aus, dann erst beginnt die Eizelle sich zu teilen. Der Embryo ist anfangs kugelig oder eiförmig und läßt keine Gliederung in Suspensor und Proembryo erkennen.

Die Mistel entwickelt sich also nicht apogam, sondern — bei allen Eigentümlichkeiten der Entwicklung — durchaus normal amphimiktisch. Die Bildung von (embryonenführenden) Beeren an den zur Blütezeit gesackt gehaltenen weiblichen Büschen, jener Fall, der den Verdacht apogamer Entwicklung aufdrängte, kann nur auf Windbestäubung beruhen, deren Bedeutung die angeführten Abhandlungen von Heinricher hervorgehoben haben¹⁾.

Innsbruck, botanisches Institut, im August 1922.

1) In einer erst vor kurzem erschienenen Abhandlung über „die Blüten und die Bestäubung bei *Viscum cruciatum*“ (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1922, Heft 5) hat Heinricher auf viel offenkundigere Merkmale von Windblütigkeit bei dieser Mistel aufmerksam gemacht, was einigermaßen auch für das Verhalten unserer Mistel ins Gewicht fallen dürfte.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [62](#)

Autor(en)/Author(s): Pisek Arthur

Artikel/Article: [Chromosomenverhältnisse, Reduktionsteilung und Revision der Keimentwicklung der Mistel \(*Viscum album*\). 1-19](#)