Kernteilungsbilder bei der Erbse.

Von **Eduard Strasburger.**

(Mit Tafel I.)

Ein Beweggrund, den ich weiter angeben werde, veranlaßt mich, einige Bilder hier zusammenzustellen, die sich auf die Reduktionsteilung der Erbse (Pisum sativum) beziehen. Das Untersuchungsmaterial wurde einer weißblühenden Rasse entnommen, mit Chromosmiumessigsäure fixiert, in Schnittserien zerlegt und letztere mit Eisenhämatoxylin gefärbt.

Von der Wiedergabe der Synapsis sehe ich für den vorliegenden Zweck ab. Sie bot das gewohnte Ausssehen und war nicht minder häufig in diesen Erbsenpräparaten, als in jenen einer beliebigen anderen Pflanze, deren Reduktionsteilungen man untersucht, anzutreffen. Wie man auch über die Ursachen ihres Auftretens urteilen mag, ihr Bild gehört zu den Kennzeichen der Reduktionsteilung im ganzen Pflanzenreich und pflegt den Beobachter. der nach Reduktionsteilungen sucht, meist am schnellsten auf ihre Spur zu bringen. Ich hatte es im vorliegendem Falle bei der Durchmusterung meiner Erbsenpräparate auf die Reduktionsspindel, als den ersten Zustand, den ich in der Zeichnung festhalten wollte, abgesehen. Die Gemini sind an dieser Spindel meist in halber Länge befestigt. Durch die Zugfasern werden die Chromosomen jedes Paares so auseinandergezogen, daß kreuzförmige Figuren entstehen. Jedes der beiden Chromosomen hat dann die Gestalt eines **V**, dessen beide Schenkel aneinandergedrückt und an den Enden umgekrümmt sind. Nur an diesen Enden hängen sie zusammen. Das ist eine sehr häufige Form der Gemini bei den Angiospermen. Die Fig. 3 Taf. I zeigt alle die an ihr sichtbaren Gemini so ausgestaltet. Doch es kann auch ein Geminus näher dem einen Ende von den Zugfasern erfaßt worden sein, und dann nur einen einzigen Seitenarm besitzen, seine beiden Chromosomen im übrigen gerade polwärts richten, bzw. an den polaren Enden mehr oder weniger hakenförmig umgekrümmt zeigen. Oder die beiden Seitenarme des Kreuzes haben sich, statt tangential zu verlaufen, von der Spindel hinweg radial nach außen gewandt und bis zur Berührung einander genähert, so daß sie schließlich nur noch eine mittlere knopfförmige Anschwellung am Geminus bilden (Fig. 1 u. 2). Die Längshälften, in welche jedes Chromosom während der Prophasen gespalten worden war, decken sich bei einer Frontansicht der Gemini.

Auch an seitlich orientierten Gemini vermag man sie in diesem Stadium nicht zu unterscheiden. Sie sind es auch nicht, die bei der hier gegebenen Befestigungsart der Gemini, während des Auseinanderweichens der Chromosomen (Fig. 5, 6) in die Erscheinung treten, vielmehr die beiden Schenkel des Chromosoms, die auch jetzt einander meist dicht anliegen (Fig. 6) und gleiche oder ungleiche Länge besitzen, entsprechend dem Umstand, ob das Chromosom in seiner Mitte, oder näher einem seiner Enden von den Zugfasern erfaßt worden war. Deutlich treten die beiden Längshälften jedes Chromosoms erst in späten Anaphasen, wenn solche in Polansicht vorliegen, hervor, entsprechend dem was man an anderen ähnlichen Objekten früher schon festgestellt hat (Fig. 7, 8). Wie die Kernplatte einer Reduktionsspindel der Erbse in Polansicht aussieht, soll uns nachträglich noch die Fig. 4 lehren, mit ihren massigen Gemini, deren Zahl zuerst von William Austin Cannon richtig auf 7 angegeben worden ist[1]). — Von den Anaphasen der Reduktionsteilung soll der folgende Schritt uns gleich zu den Kernplatten des zweiten Teilungsschrittes der Pollenmutterzelle, der homotypischen Teilung führen. Da der erste Teilungsschritt, nach dikotyledoner Art, nicht von einer Zellteilung begleitet war, so liegen die beiden homöotypischen Teilungsfiguren in demselben Zellraum. Meist sind sie parallel orientiert, können aber gekreuzt sein. Ich habe letzteren Fall zur Darstellung in Fig. 9 gewählt, um eine Kernplatte in Polansicht vorführen zu können. In gewohnter Weise liegen die paarweise vereinten Schwesterchromosomen, welche die Prophase der Reduktionsteilung für die Tochterkerne schon vorbereitet hatte, mit ihren Enden befestigt an den Spindelfasern. Es sind kurze Stäbchen, die entweder einander der ganzen Länge nach anliegen, oder an dem von der Spindel abgekehrten Enden mehr oder weniger weit auseinander spreizen. Die Abzählung der Kernplattenelemente in der Polansicht ergibt wieder die Zahl 7, sofern man berücksichtigt daß das Spreizen der Schwesterchromosomen eines Paars, für dieses eine Doppelzahl vortäuschen kann. — Die Wanderung der Tochterchromosomen nach den Polen führt die Fig. 10 vor. Sie stellen einfache gerade Stäbchen dar, die sich weiterhin an ihrem Polende hakenförmig umzukrümmen pflegen. Die Polansichten der Anaphase (Fig. 11) zeigen 7 einfache Elemente von der Größe jener, welche in den Paaren während der Anaphasen der Reduktionsteilung vertreten waren.

---

1) The Spermatogenesis of Hybrid Peas. Bull. of the Torrey Bot. Club 1903, Vol. XXX, pag. 519.

Hiermit sind, und das war der Zweck dieser Untersuchung, Bilder gewonnen, die uns für die Erbse das Aussehen der beiden Teilungsschritte zeigen, die miteinander im Vorgang der heterotyphischen Reduktionsteilung verknüpft sind. Mit ihnen sollen die Teilungsbilder verglichen werden, die uns in chloralisierten Erbsenwurzeln entgegentreten.

B. Němec sucht in einem neuerdings erschienenen Buch[1]), seine frühere Angabe[2]), daß Synkarionten, die in chloralisierten Wurzeln, der Erbsen sowie anderer Pflanzen, aus Kernverschmelzungen hervorgehen, die übernormale Zahl ihrer Chromosomen durch Reduktionsteilung auf die normale wieder zurückzuführen vermögen, durch weitere Beobachtungen zu erhärten. In seiner ersten Abhandlung über diesen Gegenstand stützte er sich vornehmlich auf Wahrscheinlichkeiten. Denn es heißt dort an der ersten Stelle, wo die Reduktionsteilung in Vergleich gezogen wird[3]): „Ich habe in einer ziemlich großen Zelle, in welcher wir entweder zwei Teilungsfiguren oder eine mit doppelter Chromosomenzahl erwarten durften, eine einzige, normale Teilungsfigur mit der typischen Chromosomenzahl beobachtet. Es ist zwar schwierig, auf einen Fall eine kategorische Behauptung aufzustellen, aber mir scheint es möglich zu sein, daß in dieser Zelle eine Reduktion der Chromosomenzahl vor sich gegangen ist". An der zweiten Stelle schreibt B. Němec[4]): „42 Stunden nach dem Auswaschen gibt es in den Wurzelspitzen keine zweikernige Zelle mehr. Die langen Zellen sind in großer Anzahl vorhanden, in ihnen gibt es meist Figuren mit einer doppelten Chromosomenzahl. Auffallend waren jedoch einige lange Zellen, die eine Figur mit 14 Chromosomen besaßen, diese Chromosomen waren meist dick, etwas länger als sonst; es schien mir in einigen Fällen, daß jede Chromatinschleife eigentlich aus vier Chromosomen, während des Äquatorialstadiums bestehe. Doch war es mir nicht möglich, ganz deutliche und überzeugende Figuren aufzufinden. Soviel war jedoch sicher, daß derartige Figuren etwa 14 Chromosomen besaßen, wogegen lange Zellen sonst regelmäßig deren 28 zeigten. Auch hier scheint es mir wahrscheinlich zu sein, daß eine Reduktion der Chromosomenzahl stattgefunden hat". — Als Beleg für die erste der eben zitierten Angaben zieht B. Němec seine Textfigur 125 (a.

1) Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen, 1910.

2) Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. XXXIX, pag. 645.

3) a. a. O. pag. 688.

4) a. a. O. pag. 698.

a. O. S. 688) heran. — In einem Aufsatze[1]), in welchem ich das Eingreifen der heterotypischen Reduktionsteilungen in die Karyokinese chloralisierter Erbsenwurzeln, zwecks autoregulativer Herabsetzung der Chromosomenzahl von Synkarionten, in Abrede stellte, reproduzierte ich diese Němec'sche Figur[2]). Ob aus ihr auf eine heterotypische Reduktionsteilung sich schließen lasse, sollte jeder unmittelbar beurteilen können. Mein Urteil war das nicht. B. Němec weist nun in seiner neuen Arbeit[3]) darauf hin, daß die beiden anderen Figuren, auf welche er sich an der zweiten Stelle, die ich vorhin angeführt habe, bezieht, wichtiger wären, „da sie die Chromosomen weit besser zu erkennen geben". Die Němec'schen Textfiguren 156 und 157 (a. a. O. S. 698), um die es sich handelt, sind nun ganz bestimmt ebensowenig heterotypische Reduktionsteilungen, wie das von mir reproduzierte Bild. Ich wählte sie zur Wiedergabe nicht aus, weil B. Němec selbst, dort wo er diese Figuren anführte, hinzufügt: „Doch war es mir nicht möglich, ganz deutliche und überzeugende Figuren aufzufinden". B. Němec hatte für diese seine erste Untersuchung die chloralisierten Wurzeln in Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure fixiert, in toto mit Parakarmin durchgefärbt, in Paraffin eingebettet und geschnitten. Bilder, die tieferen Einblick in die Kernteilungsvorgänge gestatten, sind auf diesem Wege nicht zu gewinnen.

Doch dem hilft nun die erneuerte Untersuchung chloralisierter Wurzelspitzen in B. Němec's umfangreichen Buche nach. Er fixiert sie mit Flemming'scher Lösung und färbt die Mikrotomschnitte mit Safranin-Gentiana-Orange. Die gewonnenen Bilder bestärken ihn in seiner früheren Überzeugung, während ich nach wiederholter Untersuchung meiner Präparate, ebenso bestimmt bei meiner Ansicht bleibe und in dieser auch nicht durch das eingehende Studium des Němec'schen Buches erschüttert werde.

Ich erkenne dabei durchaus an, daß das neue Němec'sche Buch wieder manchen wertvollen Beitrag für das Gebiet, das ich hier behandle, wie sonst auch in verschiedenen anderen Richtungen uns bringt, und betone ausdrücklich, daß es sich in diesem meinem Aufsatze nur um eine objektive Gegenüberstellung dessen was ich für richtig halte, dem was er vertritt, handeln soll. Die Vorgänge auf die es ankommt, verlangen aber durchaus eine Klarlegung, da sie B. Němec in Be-

1) Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, Bd. XLIX, pag. 482.

2) a. a. O. pag. 485.

3) Das Problem der Befruchtungsvorgänge, pag. 12.

ziehung zu den Befruchtungsproblemen bringt und meint, daß sie auch die Phylogenie des Generationswechels beleuchten könnten.

B. Němec hat diesmal seine Chloralisierungsversuche wesentlich ausgedehnt. Er führte sie nicht nur an verschiedenen neuen Pflanzen aus, sondern wiederholte auch die Chloralisierung zwei und mehrmals an derselben Wurzel. Ich folgte darin nicht seinem Beispiel, da das Problem, um das es sich für mich handelt, an der einmal chloralisierten Erbsenwurzel voll zum Austrag kommt. B. Němec hatte seinerzeit schon gefunden, und ich konnte das bestätigen, daß die syndiploiden Kerne nach der Chloralisierung aus der Wurzelspitze, die weiter wächst, allmählich verschwinden. B. Němec, so wie ich, führten diesen Schwund vornehmlich darauf zurück, daß die syndiploiden Zellen aus der meristematischen Zone in die Streckungs- und Dauerzone übergehen. Daneben setzte aber B. Němec noch die heterotypische Reduktionsteilung, als einen autoregulativen Vorgang, der aus didiploiden, diploide Kerne schaffen und so die Synkarionten beseitigen sollte, in Tätigkeit. Ich schilderte meinerseits auch einige Vorgänge, durch welche syndiploide Zellen stellenweise ausgeschaltet werden; eine autoregulative Korrektur durch heterotypische Reduktionsteilung gab ich aber nicht zu. Da meine Beobachtungen auch diesmal auf die einmal chloralisierten Erbsenwurzeln eingeschränkt bleiben, so betone ich nochmals, daß das Problem auf dessen Lösung es ankommt, voll bei den genannten Wurzeln vorliegt; daß meine Untersuchung dieser Wurzel sich über rund 70 Präparate erstreckt; daß jedes Präparat unter einem Deckglas von 45 zu 25 mm Größe, die Serienschnitte von einer Wurzel oder von zwei Wurzeln einschließt, im ersten Falle meist 14, im zweiten 28 Schnitte; daß die Zahl der Kernteilungen, die mir in diesen Schnitten zu Gesicht kamen, nach vielen Tausenden zählt, es somit ausgeschlossen erscheint, daß gewisse Teilungszustände in den Präparaten hätten fehlen können; daß auch Präparate mit Serien von Querschnitten vorlagen, etwa 100 Querschnitte in einem Präparat, daß endlich, wie ich es seinerzeit schon angab[1]), die Fixierung der Wurzelspitzen 3, 5 $^1/_2$, 17, 20, 27 und 42 Stunden nach ihrer Chloralisierung erfolgt war, mit Bevorzugung der 27. Stunde, in welcher die Abnahme der syndiploiden Kerne in den Bildern am meisten auffällt.

Wie die Figuren aussehen, welche die Wurzeln anderer Pflanzen nach der Chloralisierung zeigen, bzw. wie sie sich in Wurzeln der Erbse und anderer Planzen nach wiederholter Chloralisierung darstellen,

1) a. a. O. pag. 486.

lehren uns die zahlreichen Abbildungen des neuen Němec'schen Buches. An diese Bilder werden wir uns des weiteren halten und mit der Frage an sie herantreten, ob sie, oder wie weit sie, für die Němec'sche Auffassung entscheidend sind. Zu bemerken wäre hier gleich, daß sich auch für B. Němec aus der Heranziehung neuer Pflanzen für seine Versuche, andere Teilungsbilder als jene die ihm die chloralisierten Erbsenwurzeln darboten, nicht ergaben. Die wiederholte Chloralisierung derselben Wurzel in Zeitabschnitten brachte auch nicht prinzipiell Neues, wenn sie auch, und zwar besonders bei der Erbse, die Bildung von tetradiploiden und sogar oktodiploiden Synkarionten förderte.

Während in der ersten Abhandlung von B. Němec nur die heterotypische Reduktionsteilung als Mittel zur Herabsetzung der zu hohen Chromosomenzahl Anwendung findet, werden in dem neuen Buche zwei Arten von Reduktionsteilung unterschieden, die, zu diesem Ziele führen: die indirekte, die der heterotypischen entspricht, die bei welcher „die Chromosomen als Tetraden und später während der Metakinesis als Doppelstäbchen erscheinen, und die direkte, wo in einer syndiploiden Zelle im Kern direkt die reduzierte Chromosomenzahl erscheint". „Auf Grund einiger Übergangsfiguren" knüpfte B. Němec hieran die Folgerung, „daß die direkte Reduktion nur durch eine Verschmelzung von Chromosomen zustande kommt und daß sie nicht prinzipiell von der indirekten verschieden ist" [1]).

Sehen wir uns zunächst das Beweismaterial für indirekte Reduktionsteilung in den chloralisierten Wurzelspitzen an. Weder Synapsis, noch sonst eine von den charakteristischen Prophasen einer heterotypischen Reduktionsteilung hat B. Němec in einer syndiploiden Wurzelzelle jemals gesehen. Das gibt er an verschiedenen Stellen seines Buches selber zu. Doch das Aussehen der Kernplatte mancher syndiploiden Kerne zeuge für Reduktionsteilung, da sie die Chromosomen in Tetraden führt. Ich selbst soll eine solche Teilungsfigur gezeichnet haben, ohne ihre Bedeutung zu erkennen. Es sei dies die Fig. 1, Taf. V in meinem früheren Aufsatz. Mit ihr wollen wir uns daher zuerst beschäftigen. Ich lasse diese Figur hier als Fig. 12, Taf. I nochmals ganz unverändert reproduzieren, was nicht schaden kann, da ihre Wiedergabe auf der früheren Tafel hätte treuer ausfallen müssen. Man wolle vor allem diese Teilungsfigur mit wirklichen Reduktionsteilungsspindeln der Erbse vergleichen, wie sie in unseren Figuren 1—3 vorgeführt

1) Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw., pag. 7.

werden. Irgend welche Ähnlichkeit dürfte man schwerlich herausfinden. Doch ich soll selbst „betont“ haben, daß diese Kernplatte (Fig. 12 des jetzigen Aufsatzes) „immerhin den Gedanken erwecken könnte, daß ihr Bau zu einer Art Reduktionsteilung sich verwenden ließe [1]).“ Das was ich damals geäußert habe, lautet [2]): „Die eben beschriebene Kernplatte sieht keinesfalls wie eine heterotypische Reduktionsplatte aus, doch könnte meine Schilderung den Gedanken erwecken, daß der Bau zu einer Art Reduktionsteilung sich verwenden ließe. Die paarweise Gruppierung der Chromosomen ist bisher in typischen Kernplatten nicht aufgefallen, sie könnte somit eine besondere Einrichtung hier vorstellen, durch die erreicht wird, daß, wie bei der heterotypischen Reduktionsteilung, ganze Chromosomen sich voneinander trennen und ihre beiden Längshälften demselben Pol zuführen. Das ist nun nicht der Fall, vielmehr wandern die Längshälften jedes Chromosoms nach entgegengesetzten Polen. Die paarweise Zusammenfügung der Chromosomen ist in dieser Kernplatte durchaus verschieden von jener in heterotypischen Reduktionsplatten . . . . Sind für typische Kernplatten paarweise Lagerungen der Chromosomen bisher nicht angegeben worden, so liegt der Grund nur darin, daß man sie nicht beachtet hat.“

In eben jenem meinem Aufsatz, der die in Betracht kommende Figur brachte, habe ich dann eingehend die Anordnung der homologen Chromosomen zu Paaren in den Kernplatten der typischen Teilungsbilder der Erbse geschildert [3]). Ich konnte damit an ältere Angaben solcher Art, die ich für andere Pflanzen bereits gemacht hatte, anknüpfen, und die Zahl entsprechender Beobachtungen hat sich seitdem gemehrt. Im allgemeinen liegen nun, in den Kernplatten einer Erbsenwurzel, die paarigen Chromosomen in annähernd gleicher Ebene und frägt es sich daher, warum dies in dieser didiploiden Kernplatte (Fig. 12) nicht der Fall ist. Die Antwort darauf lautet, daß die durch Kernverschmelzungen in chloralisierten Wurzelspitzen veranlaßte Vermehrung der Chromosomen, ihre Anordnung zu zwei Stockwerken oft begünstigen wird. Das wird stets dann erfolgen, wenn die Kernplatte nicht eine zu der Chromosomenzahl entsprechende Ausdehnung erfuhr. Um aber in gegenseitiger Nähe zu bleiben, werden sich dann diese homologen Chromosomen in der Längsrichtung der Kernspindel verschieben

1) B. Němec, Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw., pag. 12.
2) a. a. O. pag. 488.
3) a. a. O. pag. 491.

müssen und in deren Seitenansicht sich als übereinander liegend darstellen. Allein auch in allen diesen Fällen wird man finden, daß die homologen Chromosomen nicht in der Weise zueinander halten, wie es in einer heterotypischen Kernplatte der Fall ist, daß es nicht zu ihrer vollen Berührung in der Äquatorialebene, geschweige denn zu ihrer intimen Zusammenfügung kommt. Eine solche war in dem Maße nicht einmal zwischen den beiden längsgespaltenen Chromosomen, am linken Rande der in meiner Fig. 12 dargestellten Kernplatte erfolgt, wo ich in Wirklichkeit, um das untere Chromosom zeichnen zu können, das Objektiv tiefer einstellen mußte [1]). Eine solche intime Vereinigung der homologen Chromosomen wie sie in den Reduktionskernplatten der Erbse vorliegt und durch unsere Figuren 1—3 illustriert wird, ist mir in den syndiploiden Kernplatten der chloralisierten Erbsenwurzeln nie vorgekommen. Zudem liegen in solchen syndiploiden Kernplatten, ebenso wie in den einfachen diploiden, die Längshälften jedes Chromosoms nach verschiedenen Polen orientiert, während sie in Reduktionskernplatten nach derselben Polseite schauen. Weiter kann man feststellen, daß die Längshälften jedes Chromosoms, auch in den syndiploid gewordenen somatischen Kernplatten, an den Zugfasern entgegengesetzter Pole befestigt sind, während für beide Längshälften in der Reduktionskernplatte die Befestigung an derselben Polseite liegt. Daher auch die beiden Längshälften jedes Chromosoms aus der Reduktionskernplatte nach demselben Tochterkern, aus der syndiploiden Kernplatte, wie sie in Fig. 12 dargestellt ist, nach zwei Tochterkernen gelangen. B. Němec kann aber, wie er schreibt [2]), „nicht begreifen", wie die Verteilung der Längshälften jedes Chromosoms aus einer solchen syndiploiden Kernplatte wie sie in meiner Figur 12 vorliegt, auf entgegengesetzte Pole, möglich wäre, denn die inneren Längshälften müßten bei der Bewegung zu den Polen aneinander stoßen". Nun, sie tun es, trotzdem ihre Mutterchromosomen sich in der Kernplatte mehr oder weniger decken, nicht, weil jede Längshälfte von entgegengesetzer Seite befestigt ist; sie gleiten vielmehr aneinander vorbei, um an den richtigen Pol zu gelangen. Wie dann die Bilder beginnenden Auseinanderweichens sich darstellen, läßt sich bereits zahlreichen Abbildungen aus früherer Zeit, die chromosomenreiche Kernplatten, deren Chromosomen dicht gedrängt sind und nach verschiedenen Polen ihre Enden richten, in ähnlichem

1) Heißt es doch auch in meiner damaligen Beschreibung, a. a. O. pag. 448: „Das erste Chromosom links deckt mit seiner (in dem Bilde) unteren Längshälfte die obere Hälfte des tiefer gelegenen".

2) Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw., pag. 14.

Stadium entnehmen. Ich verweise hierfür auf einige dem protoplasmatischen Wandbelag des Embryosacks entstammende Bilder[1]), die ich schon im Jahre 1884 gezeichnet habe. Die Sonderung der von entgegengesetzten Seiten kommenden, die äquatoriale Ebene passierenden Längshälften der Chromosomen erinnert sehr an das, was ich für syndiploide Kerne der Erbsenwurzel in meinen Figuren 14 und 15 zur Darstellung bringe. Die Bilder zeigen klar, daß auch in diesen syndiploiden Kernen die Längshälften der Chromosomen sich voneinander trennen, um nach entgegengesetzten Polen zu gelangen, daß sie somit nicht, wie es B. Němec glaubt, demselben Pol zufallen. Ich kann hier auf das bestimmteste versichern, daß das nicht der Fall ist. In all den überaus zahlreichen Teilungsbildern syndiploider Kernplatten der Erbsenwurzeln die ich studiert habe, ist mir der von B. Němec angenommene Vorgang auch nicht ein einziges Mal begegnet. Er konnte es somit nicht sein, der es veranlaßte, daß auch in meinen Erbsenwurzeln, die Zahl der syndiploiden Kerne entsprechend der Zeit abnahm, die zwischen der Chloralisierung und der Fixierung der Wurzelspitzen verstrichen war.

An sich würde übrigens der von B. Němec postulierte Vorgang eine Verringerung der Chromosomenzahl in den Teilungsprodukten noch nicht zur Folge haben. Denn ob alle Chromosomen die eine ihrer Längshälften oder ob die Hälfte der Chromosomen ihre beiden Längshälften an die Tochterkerne abgeben, ändert nichts an der Zahl der Chromosomen, welche sich dann in diesen Tochterkernen befindet. Bei der heterotypischen Reduktionsteilung wird die Zahl der Chromosomen bei der Teilung der Tochterkerne auf die Hälfte herabgesetzt. Doch dazu ist die homöotypische Teilung nötig, die auch ihrerseits wieder ganz charakteristische Teilungsbilder liefert und darauf beruht, daß die von dem ersten Teilungsschritt übernommenen längsgespaltenen Chromosomen zur Trennung ihrer Längshälften und deren Verteilung auf die Enkelkerne schreiten. Diese zweite heterotypische Teilung ist bekanntlich mit der ersten eng verknüpft und pflegt ihr unmittelbar zu folgen. Wie sie bei der Erbse aussieht, haben uns die Figuren 9 und 10 gezeigt. Nach solchen Zusammenhängen und Bildern wird man in den chloralisierten Erbsenwurzeln vergeblich suchen.

Kernplattenbilder, wie sie meine früher mit 1, hier mit 12 bezeichnete Figur vorführt, sind zwar vorwiegend an syndiploiden Kernen

---

1) Fig. 7—12, Taf. XIII, in: Die Kontroversen der indirekten Kernteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIII, pag. 246.

zu beobachten, doch nicht ausschließlich auf sie beschränkt. Auch eine nur diploide Kernplatte kann ihre Chromosomen in doppelter Lage führen. Diploide wie syndiploide Kernplatten tun es dann, wenn die gegebene Größe der Kernplatte eine freie Nebeneinanderlagerung der Chromosomen nicht zuläßt. Die Kernplatte kann aber an ihrer weiteren Flächenausdehnung durch die geringe Breite der Zelle, oder durch eine nicht entsprechende Größenzunahme der Spindel selbst, verhindert worden sein. Eine diploide Kernplatte, die infolge geringer Zellweite dazu schritt, ihre Chromosomen in doppelter Lage anzuordnen, zeigt unsere Fig. 13. Abgesehen von der Chromosomenzahl, gleicht diese diploide Kernplatte ganz der didiploiden Fig. 12. Ein Grund für sie, sich auf Reduktionsteilung einzurichten, lag nicht vor. Sie hätte eine solche in Wirklichkeit ebensowenig ausgeführt, wie die Kernplatte der Fig. 12. Dabei zeigt aber diese nur diploide Kernplatte der Fig. 13 noch ganz besonders ausgeprägt jenes, was B. Němec als Tetraden bezeichnet. Diese Tetraden, oder richtiger diese vier zu einer Tetrade angeordneten Querschnitte der Tochterchromosomen, kommen entweder dadurch zustande, daß ein Chromosom, dessen Längshälften den Polen zugewandt sind, sich in Richtung der Äquatorialebene gefaltet hat und seine Schenkel senkrecht zur Beobachtungsebene im Bilde stehen, oder dadurch, daß zwei längsgespaltene Chromosomen aneinander liegen. In Fig. 13 ist eine Faltung der Chromosomen die Veranlassung der Tetraden, in Fig. 12 kann für die der Mitte nahe Tetrade die seitliche Annäherung zweier Chromosomen die Ursache abgegeben haben. Zu Fig. 12 sei übrigens noch bemerkt, daß in sie nur der geringste Teil der vorhandenen Chromosomen eingetragen wurde, so daß deren gedrängte Lage in der Kernplatte nicht zur Geltung kommt.

Die Fig. 14, die uns die ersten Stadien des beginnenden Auseinanderweichens der Tochterchromosomen in einer syndiploiden Kernplatte vorgeführt hat, entstammt nicht einer chloralisierten Wurzel. Sie wurde vielmehr dem Längsschnitt einer normalen Wurzel entnommen, wie ich deren mehrere zum Vergleich untersuchte. Kernverschmelzung in Zellen, die durch Kernteilung, welcher Zellteilung nicht folgte, zweikernig wurden, sind eben auch unter normalen Verhältnissen in Erbsenwurzeln keine seltene Erscheinung. Und auch die Teilungsbilder, welche die Synkarionten dann liefern, entsprechen jenen der chloralisierten Wurzeln. Damit ist die Entscheidung dahin zu fällen, daß man die Kernverschmelzungen in chloralisierten Erbsenwurzeln auch nicht als Folge der Chloralisierung, sondern der künstlich veranlaßten Mehrkernigkeit anzusehen habe. Die Zellen der meristematischen Region

in der Erbsenwurzel haben somit schon normalerweiser die Neigung, falls sie durch eine Kernteilung, der aus irgendwelchem Grunde die Zellteilung nicht folgte, mehrkernig wurden, Kernverschmelzungen vorzunehmen. B. Němec verfügte für Pisum sativum und andere chloralisierte Wurzeln, bei denen er Kernverschmelzungen beobachtete, nur über die nach der Chloralisierung gesammelten Erfahrungen, daher er sich weniger bestimmt ausdrückt[1]). Es ist ihm zwar nicht wahrscheinlich, daß es sich hier um einen pathologischen Vorgang handle, „immerhin ist es nicht sicher, ob hier nicht direkte Folgen der Chloralisierung vorliegen". Es gibt übrigens auch Wurzeln, die auf mehrkernige Zellen eingerichtet sind, bei denen demgemäß auf Kernvermehrung ohne Zellteilung eine Kernverschmelzung nicht folgt. B. Němec[2]) weist das für die Wurzelspitzen von Ricinus nach; für die Milchröhren der Euphorbien war es schon bekannt.

Ich sehe es als ein sicheres Ergebnis meiner Untersuchung an, daß die syndiploiden Kerne chloralisierter wie nichtchloralisierter Wurzelspitzen, in heterotypische Reduktionsteilungen nicht eintreten. Synapsis hat auch B. Němec bei ihnen nicht gesehen, ebensowenig wie andere charakteristische Prophasen der Reduktionsteilung. Das was B. Němec für heterotypische Reduktionskernplatten hält, lasse ich als solche nicht gelten. So weder seine Fig. 17a, pag. 37, noch seine Fig. 18a, pag. 38, noch die Figuren der pag. 40, noch endlich auch jene der Taf. I, wie Fig. 7, 13, 17. Es sind das vielmehr Kernplatten, die mehr oder weniger meiner Fig. 12, Taf. I ähnlich sind und ebensowenig wie diese heterotypische Reduktionsteilungskernplatten darstellen. Sie decken sich auch nicht im geringsten mit den Bildern jener heterotypischen Reduktionsteilungen, wie sie Pisum an den für diese vorgesehenen Orten aufweist. — Bleibt die direkte Behauptung von B. Němec, daß Teilungen von Synkarionten in chloralisierten Wurzeln erfolgen, die das Wandern ganzer längsgespaltener Chromosomen nach den Spindelpolen zeigen, und bleiben auch seine, post hoc aus gewissen Erscheinungen gezogenen Schlüsse, die eine vorausgegangene Reduktionsteilung verlangen sollen.

Wie ich schon hervorgehoben habe, sah ich nie in meinen Erbsenwurzeln die beiden Längshälften eines Chromosoms, so wie es B. Němec angibt, nach demselben Pol wandern, ungeachtet jene Kernplatten mit doppelter Chromosomenschicht, die er für Reduktionskernplatten hält,

---

1) Das Problem usw., pag. 120.

1) Ebenda, pag. 122 ff.

eine nicht gerade seltene Erscheinung in meinen Präparaten waren. Annähernd eben so häufig wie sie, wenn Reduktionsteilungen von ihnen ausgegangen wären, hätten reduktionelle Anaphasen in denselben Präparaten sich zeigen müssen.

Nach B. Němec sollen seine Teilungsbilder *a* (unten) und *e* Fig. 19, pag. 39 indirekte Reduktionsteilungen in einer einmal chloralisierten Erbsenwurzel vorführen. Nach meiner Kenntnis des Gegenstandes erblicke ich in Fig. 19*e* nur die Metaphase einer gewöhnlichen Kernteilung bei beginnendem Auseinanderweichen der Tochterchromosomen, in Fig. 19a eine Anaphase, die jedenfalls auch einer gewöhnlichen Kernteilung entstammt, deren Fixierung aber so verunglückte, daß man überhaupt keinen Schluß auf sie bauen kann.

Es wäre ein überflüssiges Beginnen, wollte ich der Reihe nach an jeder der B. Němec'schen Figuren Kritik üben und sie umzudeuten suchen. B. Němec braucht ja dann nur weiter bei seiner Deutung zu verharren, und es stünde Ansicht gegen Ansicht da. Ich kann also nur betonen, daß ich mir die größte Mühe gab, unter den Němec'schen Bildern solche aufzufinden, die keine andere Deutung als die einer heterotypisch-reduktionellen Teilung zugelassen hätten, und daß mir das nicht gelang.

So auch kann ich nicht anerkennen, daß die der dreimal chloralisierten Wurzel von Vicia faba entnommenen Teilungsbilder, die B. Němec in den Fig. 29 u. 30, pag. 61 u. 64 zur Darstellung brachte, für heterotypische Reduktionsteilung zeugen. Die Fig. 29*f* und 30*c*, auf die wohl das Hauptgewicht zu legen wäre, führen Doppelstäbchen zu beiden Seiten der Äquatorialebene vor. So sieht eine reduktionelle Anaphase nicht aus. Wären hier, so fragt es sich, diese Doppelstäbchen überhaupt nach den Teilungspolen zur Anlage von Tochterkernen gewandert? Spindelfasern zeigen genannte Teilungsbilder in den vorgeführten Figuren nicht. Kein Němec'sches Bild führt uns Doppelstäbchen in den Tochterkernanlagen vor, in jener Gruppierung, wie sie für die Telophasen charakteristisch ist, wie sie aus der heterotypischen Reduktionsteilung bei der Erbse hervorgehen, wobei nochmals daran erinnert sei, daß mit einem solchen Teilungsschritt, auch wenn er wirklich sich vollzöge, noch nicht eine Reduktion der Chromosomenzahl vollzogen wäre. Da alle Anknüpfungspunkte für das Folgen einer homöotypischen Teilung auf die angenommene reduktionelle für die Erbsenwurzel fehlen, so hätte eine Hypothese hier wieder einzusetzen, die mit Hilfe nicht beobachteter Vorgänge eine Zahlenreduktion konstruieren müßte. Auf mich machen

die hier zuletzt angeführten Figuren nur den Eindruck abnormer Gebilde, deren Auftreten in Wurzeln, die dreimal eine Chloralisierung zu überstehen hatten, vielleicht nicht so auffällig wäre. So schildert denn auch B. Němec selbst Abnormitäten in derselben dreimal chloralisierten Wurzel von Vicia faba, welche die eben besprochenen Kernbilder lieferte. Die häufigste Abnormität war, nach B. Němec, die, daß sich einzelne Schwesterchromosomen nicht vollständig voneinander trennten; als die seltenste trat ihm jene entgegen, wo an einen Pol der Teilungsfigur mehr Chromosomen gelangten als an den andern. „Es ist möglich", meint B. Němec, „daß dies mit einer abnorm ausgeführten Reduktion zusammenhängt."

Beinflussung der Kernteilungsfiguren durch chemische, physikalische und pathologische Eingriffe sind so bekannt, daß ich die Einzelangaben hier nicht erst anzuführen brauche. Nur eindeutige Bilder hätten mich zu dem prinzipiell so wichtigen Schluß bestimmen können, daß Kernverschmelzungen autoregulative heterotypische Reduktionsteilung auslösen und damit uns über den phylogenetischen Ursprung dieser Teilungsart aufklären könnten. In den durch Chloralisierung syndiploid gewordenen Zellen von Wurzelspitzen fehlen aber durchaus die hierfür entscheidenden Bilder.

Und nicht anders ist es in den Endospermanlagen solcher Phanerogamen, die mit übernormalen Kernverschmelzungen operieren und bei denen Němec weitere Stützen für seine Ansicht von dem autoregulativen Eingreifen heterotypischer Reduktionsteilungen in die Teilung von Synkarionten, zwecks Herabsetzung ihrer Chromosomenzahl, zu finden meint[2]). Daß auch in solchen Endospermanlagen noch niemand, auch B. Němec nicht, die charakteristischen Prophasen heterotypischer Reduktionsteilung gesehen hat, wäre zunächst wieder zu unterstreichen. B. Němec meint aber Meta- und Anaphasen dort beobachtet zu haben, die ähnlich wie heterotypische Teilungsbilder aussahen. Im besonderen konstruiert er einen solchen Vorgang für Ranunculus ficaria[3]), wo, „sobald sich durch die Segmentierung das Endosperm zu den Verhältnissen eines vegetativen Gewebes genähert hat, in seinen Zellen regulative Vorgänge auftreten, welche auf die Herabsetzung der Chromosomenzahl hinzielen". Einen solchen Vorgang schildert er, läßt dann aber selber die Bemerkung folgen: „Jedenfalls ... liegt hier eine Kern-

1) Das Problem usw., pag. 65.
2) Ebenda, pag. 96 ff.
3) Ebenda, pag. 118 u. 119.

teilung vor, welche von der typischen abweicht, dagegen Anklänge an die allotypische aufweist."

Allerdings ist auch mir in den protoplasmatischen Wandbelegen von angiospermen Embryosäcken, die ich untersucht habe, so neuerdings wieder bei Galtonia candicans, eine Herabsetzung der Zahl von Chromosomen, die den Tochterkernen durch bestimmte Teilungsvorgänge zugeführt werden, wiederholt entgegengetreten, doch handelte es sich dann stets um abnorme Prozesse. Bei der Endospermbildung machen sich bekanntlich karyolytische Einflüsse vielfach geltend und können zu Kernteilungsvorgängen führen, die alle Mittelformen zwischen typischer Karyokinese und Fragmentation annehmen. Ich brauche an dieser Stelle nur auf die Tafeln zu L. Buscalionis' diesbezüglichen Untersuchungen hinzuweisen, die Bilder in Fülle von solchen Kernteilungen enthalten[1]). Produkte solcher Kernteilungen haben keine Zukunft vor sich. Es ist daher auch bedeutungslos, ob der Teilungsvorgang, der sie liefert, sie mit dem vollen Chromosomensatz, also mit allen Erbeinheiten ausgestattet hat oder nicht. — Ganz ähnliche Kernteilungsfiguren kann auch das erkrankte tierische Gewebe aufweisen, wo die pathologischen Teilungsbilder auch mehrfach schon zu Vergleichen mit der heterotypischen Reduktionsteilung veranlaßt haben. Ich verweise hierfür auf die Zusammenstellung solcher Angaben, die sich in meinem Aufsatze über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage findet[2]). Von autoregulativen Vorgängen, die zur Herabsetzung der Chromosomenzahl führen sollen, kann dabei naturgemäß nicht die Rede sein. Will man aber für solche Verminderung der Chromosomenzahl durch abnorme Kernteilung einen besonderen Namen haben, so schlage ich dafür Diminutionsteilung vor. Die Bezeichnung ist ähnlich wie Reduktionsteilung gebildet, schließt andererseits Verwechslungen mit ihr aus.

Über die Gründe, die B. Němec veranlaßt haben, in den chloralisierten Wurzeln neben der „indirekten", d. h. der heterotypischen, auch noch eine „direkte" Reduktionsteilung anzunehmen, klärt er uns zum erstenmal bei Lilium candidum auf[3]). „Es handelt sich", so gibt er an, „um abnorm große Zellen, welche, mit den Nachbarzellen verglichen, syndiploide Kerne enthalten sollten." „Statt dessen enthielten sie Teilungsfiguren mit einfach diploider Chromosomenzahl". „So weit

1) Observazioni e ricerche sulla cellula vegetale. Annuario del R. Inst. bot. di Roma 1898, Vol. VII.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, Bd. XLIV, pag. 524.

3) Das Problem usw., pag. 24, 25. Entsprechend auch auf pag. 32, 39.

es mir", schreibt B. Němec weiter[1]), „die beschränkte Zahl derartiger Fälle, wo in einer abnorm großen Zelle eine diploide Figur vorkam, gestattete, konnte ich feststellen, daß sich das Spirem in typischer Weise entwickelte, also ohne Chromosomenverschmelzung und auch ohne Synapsis, indem während der Metaphase eine einfache Längsspaltung der Chromosomen vor sich ging. Wenn hier also eine Reduktion der Chromosomenzahl vor sich gegangen ist, so geschah dies direkt dadurch, daß sich im Kern die Chromosomen statt in einer doppelten, in einer einfachen Anzahl entwickelten. Daher ich diese Reduktion als eine direkte bezeichne, im Gegenteil zu der andern, wo die reduzierte Chromosomenzahl durch Kopulation von je zwei Chromosomen zustande kommt". Als ich diesen Abschnitt zum ersten Mal in dem Němec'schen Buche las, erwartete ich sicher, daß auf dessen erste Hälfte, aus der ich erfahren hatte, daß Alles typisch in solchen Kernen bis zur Metakinese verlaufen war, der Nachsatz folgen müsse, es habe sich um eine typische Kernhandlung gehandelt, daß es somit in solchen Wurzeln gelegentlich auch auffällig große Zellen mit nur diploidem Kern geben könne. Anders urteilt B. Němec, der hier eine direkte Reduktion der Chromosomenzahl postuliert. Eine direkte Reduktion dieser Zahl läge vor, wenn in den Prophasen ein Teil der Chromosomen aus dem Kerninnern ausgestoßen worden wäre, oder wenn Anzeichen für dessen Auflösung vorlägen. Darüber berichtet B. Němec aber nicht, vielmehr erfährt man weiterhin im Buche[2]), daß er aus seinen Beobachtungen „direkter Reduktion" in dreimal chloralisierten Erbsenwurzeln „schließt", „daß bei der direkten Reduktion je zwei Chromosomen an einem ihrer Enden verschmelzen, wobei zuweilen die Verschmelzung noch in einer Einschnürung angedeutet bleiben kann, in anderen Fällen vollständig ist, so daß nichts mehr auf sie hinweist". „Wenn nicht alle Chromosomen paarweise verschmelzen, bleiben neben großen, doppelwertigen, noch kleinere, einwertige bestehen. Für gewöhnlich scheint diese Verschmelzung vollständig zu sein und simultan an allen Chromosomenpaaren aufzutreten.

Nach solcher Erklärung für Pisum bekommt diese B. Němec'sche direkte Chromosomenreduktion ein ganz anderes Gesicht. Sie ist eben eine gewöhnliche somatische Kernteilung, die an ihren Enden verschmolzene Chromosomen aufweist. Mit solchen Verschmelzungen, welche die Chromosomenzahl scheinbar herabsetzen, habe ich mich

1) Das Problem usw., pag. 26.
2) pag. 51.

schon oft zu beschäftigen gehabt, wie die in meinen Veröffentlichungen zerstreuten Angaben lehren. Das eine wirkliche Chromosomenreduktion zu nennen, hätte ich mich aber schwerlich entschlossen. Denn die sämtlichen Chromosen sind da, wie zuvor; lagen sie in syndiploider Anzahl vor, so werden sie auch weiter durch Längsspaltung in dieser Anzahl auch die Nachkommen übertragen. Daß dieser Vorgang somit nicht prinzipiell von der indirekten, also heterotypischen Reduktion verschieden sein sollte[1]), kann ich nicht zugeben. Er ist von ihr ebenso verschieden, wie jede andere, ob haploide, ob diploide, ob syndiploide somatische Kernteilung. Auch eine autoregulative Bedeutung für die Herabsetzung der Chromosomenzahl fällt diesem Vorgang nicht zu, er leistet tatsächlich nichts in dieser Richtung. Darauf kann es doch nicht ankommen, daß nunmehr der Beobachter, infolge einer stattgefundenen Chromosomenvereinigung, eine geringere Zahl dieser Gebilde abzähle. Wie oft sind mir nicht schon diploide somatische Kernplatten begegnet, in welchen die Chromosomen mehr oder weniger sämtlich untereinander verbunden waren. Im übrigen sei noch zu den B. Němec'schen Angaben über diese „direkte Chromosomenreduktion" bemerkt, daß sie wohl für seine letzte Schilderung bei der dreimal chloralisierten Erbsenwurzel zutrifft, gemäß den Figuren[2]), auf die er sich dabei beruft, nicht aber auf jene Fälle, wo eine ganz regelmäßig ausgestaltete somatische Teilungsfigur in einer Zelle vorliegt und nur aus der Größe der Zelle, bezw. der Größe der Teilungsfigur, geschlossen wird, sie müsse aus einer „direkten Reduktion" hervorgegangen sein. Daß meine Fig. 22 *b*[3]), auf welche B. Němec in gleichem Sinne hinweist, so gedeutet werden könne, stelle ich entschieden in Abrede. Was soll auch in Wirklichkeit eine besonders groß geratene Zelle für eine Veranlassung dazu haben, ihre syndiploide Chromosomenzahl herabzusetzen. Viel eher könnte man erwarten, daß in einer Zelle, die aus irgend welchem Grunde, zu klein für ihren syndiploiden Kern geworden ist, sich solche Neigungen geltend machen könnten. Die Ursachen, die es andererseits veranlaßten, daß eine Zelle zu auffälliger Größe, trotz eines diploiden Kerns heranwuchs, und daß auch ihr Kern ungeachtet er nur diploid ist, zu bedeutender Größe und entsprechendem Chromatinreichtum gelangte, wird im Einzelfall, post hoc, meist schwer zu ermitteln sein.

---

1) Das Problem usw. Diese bereits in der Einleitung pag. 7 ausgesprochen.
2) Taf. I, Fig. 11, 12.
3) a. a. O. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, Taf. VI.

Mir ist die, aus irgendwelchem Grunde des längeren unterbliebene Teilung einer Zelle, innerhalb einer in lebhafter Zellvermehrung begriffenen Zellreihe, als häufige Ursache ihrer eigenen, sowie auch der Vergrößerung ihres Kerns entgegengetreten, dessen Chromatinreichtum zugleich eine entsprechende Steigerung erfuhr. Sehr auffällige Schwankungen in der Zell- und Kerngröße, sowie in dem Chromatingehalt der Kerne traten mir neuerdings in den Wurzeln von Melandryum rubrum während einer Untersuchung, die an sich andere Ziele verfolgte, entgegen. Die Erscheinung frappierte mich dort dermaßen, daß ich sie nicht unberücksichtigt lassen konnte, wie dies in meinem diesbezüglichen, im Erscheinen begriffenen Aufsatze nachzulesen sein wird[1]). Es handelte sich aber in jenem Falle um Wurzeln, die nicht chloralisiert waren, auch nicht syndiploide Kerne besaßen, dessenungeachtet dasselbe Problem ungleicher Zell- und Kerngröße an den Beobachter stellten. In chloralisierten Wurzelspitzen kommen aber zu den auch in normalen Wurzeln möglichen Abweichungen im Größenverhältnis einzelner Zellen noch etwaige durch die Chloralisierung veranlaßte Störungen hinzu. Auch in dem B. Němec'schen Buche findet sich in Bezug auf Erbsenwurzeln die Stelle[2]): „Die Größe der Zellen und Kerne variiert so sehr je nach der Gewebeart, Entfernung vom Vegetationspunkt und dem Entwicklungsstadium, daß man immer nur auf den Vergleich mit den Nachbarzellen angewiesen ist, und auch dann kann man zuweilen unschlüssig werden, wenn es sich fragt, was für eine Zelle vorliegt."

In meinem früheren Aufsatze über die chloralisierten Erbsenwurzeln[3]) schloß ich mich B. Němec in dem Ergebnis an, daß die syndiploiden Zellen allmählich aus den Spitzen der chloralisierten Wurzeln verschwinden, und zwar der Hauptsache nach dadurch, daß sie in die Streckungs- und Dauerzone gelangen. Daß heterotypische Reduktionsteilungen in den Vorgang eingreifen und autoregulativ zur Herabsetzung der zu hohen Chromosomenzahlen beitragen, ließ ich nicht gelten. Wohl aber nahm ich in beschränktem Maße andere Vorgänge zur Beseitigung überchromosomiger Zellen und Kerne in Anspruch, so vor allem deren Desorganisation[4]). An diesem Ergebnis

1) Über geschlechtbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, Bd. XLVIII, pag. 464. Zu vergleichen wäre übrigens hierzu auch der Abschnitt aus B. Němec's Buch, der die Beziehungen zwischen Kern- und Zellgröße behandelt, besonders pag. 403 ff.

2) Das Problem usw., pag. 48.

3) Über die Individualität der Chromosomen usw. Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, Bd. XLIV, pag. 498.

4) Ebenda, pag. 499—501.

muß ich auch nach eingehendem Studium des B. Němec'schen Buches und nach erneuerter Untersuchung meiner Präparate festhalten. Da B. Němec seine Angaben über autoregulative Reduktionsteilungen in chloralisierten Wurzeln in Beziehung zu den Problemen der Befruchtung und des Generationswechsels bringt, so hielt ich es für geboten, meine Ansichten hier den seinigen gegenüberzustellen.

Auch in dem Abschnitt seines Buches, der „Verwundung, Kernteilung und Kernübertritte" behandelt [1]), findet B. Němec Anknüpfungspunkte für „direkte" und „indirekte" Reduktionsteilung in vegetativen Geweben. Er stützt diese Deutung durch ähnliche Argumente und Bilder, wie es jene waren, die uns schon bei den chloralisierten Wurzeln beschäftigt haben. Zu den indirekten Beweisführungen gehört es auch hier beispielsweise, wenn B. Němec die einer dekapitierten Wurzelspitze entnommene Teilungsfigur 103_4 [2]) „mit einer Reduktionsteilung in Zusammenhang bringen" möchte, weil eine Querteilung von Chromosomen, auf die man aus diesem Bilde auch schließen könnte, bisher in keinem Falle sicher nachgewiesen worden ist. Was das herangezogene Bild bedeutet, will ich nicht untersuchen, nur seine Deutung als Reduktionskernplatte kann ich nicht akzeptieren und ebensowenig überzeugen mich die auf Taf. III unter Fig. 91*a* und *b* dargestellten Bilder, daß es sich in ihnen um die Anaphase einer Reduktionsteilung handelt, welche nach den Polen sich bewegende Doppelstäbchen vorführt. Immer wieder handelt es sich um Einzelbilder, wo der Beweis der Richtigkeit, der auf scheinbare Ähnlichkeiten sich stützenden Deutung, doch erst durch den Nachweis wirklicher Zusammenhänge mit dem angenommenen Ergebnis, erbracht werden müßte.

Sah ich mich in diesem Aufsatz zunächst veranlaßt, Kritik an den Angaben im B. Němec'schen Buche zu üben, so muß ich jetzt meiner Besprechung eine andere Wendung geben, um die Bedeutung hervorzuheben, die ich manchen in dem Buche niedergelegten, neuen B. Němec'schen Beobachtungen beilege. So wurde B. Němec durch einen wohlüberlegten Gedanken bestimmt, chloralisierte Hauptwurzeln zur Bildung von Seitenwurzeln anzuregen, um letztere auf etwaige von ihrer Mutterwurzel übernommene Synkarionten zu prüfen [3]). Die Mutterwurzeln wurden an fünf aufeinander folgenden Tagen chloralisiert und auf solche Weise an ihnen „eine mehrere Zentimeter lange Zone, wo

1) Das Problem usw., pag. 223 ff.
2) pag. 226.
3) Das Problem usw., pag. 73.

das Perikambium zahlreiche syndiploide Zellen enthält" erzielt. Am sechsten Tage dekapitierte B. Němec solche Wurzeln entsprechend weit, worauf sie, und zwar besonders an den jeweiligen Stellen, die nach den Chloralisierungen sich verdickt hatten, zahlreichere Seitenwurzeln trieben.

Erinnert sei daran, daß gemäß den Untersuchungen von Ph. Van Tieghem und H. Douliot[1]), der Pericykel (Perikambium) bei der Erbse, vor den Gefäßstrahlen, wo die Anlage der Seitenwurzeln erfolgt, gewöhnlich dreischichtig ist. Nur die äußerste dieser Schichten geht durch tangentiale Teilungen in den Aufbau des Seitenwurzelkörpers ein, und zwar, wie das die Van Tieghem-Douliot'schen Figuren[2]) lehren, mit einer Mehrzahl aneinandergrenzender Zellen.

In allen aus den chloralisierten Hauptwurzeln erzogenen Seitenwurzeln, eine ausgenommen, fand B. Němec Synkaryonten vor. In den meisten dieser Wurzeln „nahm die Zahl der Synkaryonten von der Basis zum Vegetationspunkte ab; häufig wurden ganze Gewebepartien von syndiploiden Zellen durch typische diploide Zellreihen abgelöst. In anderen Wurzelspitzen ließen sich jedoch die syndiploiden Zellreihen bis ins Transversalmeristem verfolgen und aus diesem weiter in die Wurzelhaube". Aus der Erscheinung, daß syndiploide Zellen durch typische diploide Zellreihen abgelöst werden, möchte B. Němec auch nicht unmittelbar auf erfolgte Chromosomenreduktion schließen[3]). Denn schon in seiner ersten Arbeit aus dem Jahre 1904[4]) sah er sich veranlaßt, mit der Möglichkeit zu rechnen, daß in einer chloralisierten Wurzel eine syndiploide Initiale am Vegetationspunkt durch eine diploide abgelöst werden könne. Dann würden aber auf syndiploide Zellpartien diploide folgen. In einem anderen Falle sieht B. Němec, wie syndiploide Zellen plötzlich endigen und diploide Zellen sie fortsetzen[5]). Doch ihnen liegen zusammengedrückte Reste abgestorbener Zellen an, zudem neben diesen weite Intercellularen, wie sie ungewohnt sind. „Das beweist, daß beim Ablösen der syndiploiden durch diploide Zellen Elemente abgestorben sind, und ich glaube", fügt B. Němec hinzu[6]), „es waren das eben die syndiploiden Initalien im Transversalmeristem."

---

1) Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. des sc. nat. Bot. 1889, 7e Sér., Tome VIII, pag. 185.

2) A. a. O. Taf. 13, Fig. 185 u. 186.

3) Das Problem usw., pag. 76.

4) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIX, pag. 723.

5) Das Problem usw., pag. 76.

6) Ebenda, pag. 77.

Anderswo ist aber die Situation derartig, daß sich B. Němec den Übergang von syndiploiden zu diploiden Zellen „nicht anders erklären kann“ als durch eine Chromosomenreduktion [1]). Wieder in anderen Fällen beschreibt B. Němec die Beseitigung syndiploider Initialen, die genügend dem Rande des Vegetationskegels genähert sind, durch ihre Überweisung an die Wurzelhaube. „Die nächst innere Zelle des Transversalmeristems wird dann nur Initiale für das Dermatogen.“ „Dadurch entsteht . . . . im Transversalmeristem sowie dem Wurzelkörper eine rinnenförmige Einkerbung . . .“ [2]). „Im ganzen nimmt“, wie das Schlußergebnis lautet, „die Zahl der syndiploiden Zellen mit dem Längerwerden der Wurzeln ab. Das ist . . . begreiflich, denn es können im Transversalmeristem syndiploide Initialen absterben, sie können ausgeschieden werden und schließlich kann auch eine Reduktion stattfinden [3]).“ Für das Absterben und Ausscheiden syndiploider Zellen aus solchen Seitenwurzeln hat B. Němec in der Tat weitere, recht interessante Belege gebracht. „In bezug auf die Reduktion“, schreibt er aber selber nieder, „ist zu bekennen, daß keine Kernteilungsfigur gefunden wurde, welche sicher als eine Reduktionsfigur zu deuten wäre [4]).“

Eine Seitenwurzel, die nur aus syndiploiden Zellen bestanden hätte, bekam B. Němec nicht zu sehen. Nur eine verbänderte Doppelwurzel bestand aus einer rein syndiploiden und aus einer gemischten Hälfte [5]). „In der aus lauter syndiploiden Zellen bestehenden Wurzel“, berichtet B. Němec, „gab es keine Anzeichen von Reduktionen“. Er fährt dann fort: „Dieser vereinzelte Fall ist deshalb interessant, weil er auf die Möglichkeit hinweist, daß die eventuellen Reduktionen sowie Ausscheidungen von syndiploiden Initialen unter dem Einfluß der die Mehrheit bildenden diploiden Zellen geschehen [6]).“ Für „Reduktionen“ läßt B. Němec, auf Grund weiterer Erwägungen, diese Möglichkeit nicht gelten [7]), wohl aber stellt er sie als autoregulativen Vorgang für die Beseitigung der syndiploiden Zellen, als fremdartige Elemente an dem Komplex der normal diploiden Initalien auf. In Wurzelspitzen mit dominierender Syndiploidie im Meristem könnte wohl die entgegen-

1) Das Problem usw., pag. 76.
2) Ebenda, pag. 78.
3) Ebenda, pag. 85.
4) Ebenda, pag. 87.
5) Ebenda, pag. 87, 88.
6) Ebenda, pag. 88.
7) Ebenda, pag. 88.

gesetzte Beseitigung erfolgen [1]). Ich halte diese Gedanken für sehr glücklich und möchte meinerseits für sie eintreten. Sie bringen uns eine sehr einleuchtende Stütze für die Annahme, daß die Verdoppelung des Chromosomensatzes in dem wichtigen Hugo de Vries'schen Mutanten Oenothera gigas ihren Ausgangspunkt hatte: „in einer Teilung der Chromosomen, die nicht von Zellteilung begleitet war, bald nach der Befruchtung". Ich führe diesen Satz so an, wie ihn Reginald Ruggles Gates zuerst ausgesprochen hat [2]). Ich schloß mich diesem Satze in der Fassung, daß eine Zellteilung der Kernteilung nicht gefolgt sei, an [3]), nachdem mich zuvor schon andere Fälle in meinem Aufsatze „Chromosomenzahl" zu einer ähnlichen Anschauung geführt hatten [4]). Man darf nunmehr, durch das Verhalten der von B. Němec aus chloralisierten Hauptwurzeln erzogenen Seitenwurzeln belehrt, mit weit größerer Wahrscheinlichkeit behaupten, daß eine Verdoppelung des Chromosomensatzes, die sich in der Phylogenie einer gegebenen Pflanze einstellte, nur dann Aussicht hatte fortzubestehen, wenn sie in einer Keimzelle sich vollzog, von der die gesamte Gewebebildung ausging, also bei den Metaphyten von der befruchteten Eizelle. Verdopplung des Chromosomensatzes in einzelnen Gewebezellen hat nicht Bestand, solche Zellen gedeihen nicht innerhalb der mit der anderen Chromosomenzahl ausgestatteten „Majorität". Wenn es Élie und Émile Marchal [5]) gelungen ist, den Chromosomensatz der Moospflänzchen wiederholt dauernd zu verdoppeln, so ist es auch nur, weil ihre neugeschaffenen Pflänzchen, am Ursprungsort, mit nur einer, die entsprechende Verdoppelung der Chromosomen aufweisender Kernart ausgestattet wurden. — Über die eigenartige Symbiose, in welche die Gewebe von spezifisch verschiedenem Ursprung innerhalb der Chimären eintreten und dem etwaigen Antagonismus, der sich zwischen ihnen geltend macht, werden uns weitere Veröffentlichungen aufzuklären haben.

Wichtig ist es mir, aus den B. Němec'schen [6]) Angaben zu ersehen, daß auch er in den Kernplatten syndiploider Kerne nur paarige Anordnungen von Chromosomen konstatieren konnte. Wo Gruppen

1) Das Problem usw., pag. 89 ff.

2) The Stature and Chromosomes of Oenothera gigas. Arch. f. Zellforschung 1908, Bd. III, pag. 546.

3) Flora 1910, Bd. C, pag. 409.

4) Ebenda, pag. 403.

5) Vgl. deren Mitteilungen in den Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique, Cl. des sciences, seit 1907.

6) Das Problem usw., pag. 53, 84.

von vier Chromosomen sich zeigten, hält sie auch B. Němec für bloß zufällig. Die theoretische Bedeutung dieser Tatsache hat mich neuerdings eingehend in meinem Aufsatze „Chromosomenzahl“ beschäftigt [1]). Ich erklärte sie damit, daß durch paarweise Gruppierung der Chromosomen jene Affinitäten, welche die homologen Chromosomen zusammenführen, gesättigt sind. Theoretisch folgerte ich weiter daraus, daß in den Endospermkernen der Angiospermen, die Chromosomen auch nur in Paaren und nicht zu dreien, wie es aus dem Ursprung dieser triploiden Kerne sonst folgen müßte, angeordnet sein würden. Ich fand meine Annahme durch die Untersuchung des protoplasmatischen Wandbelags der Embryosäcke von Galtonia candicans bestätigt [2]). Es ist mir nun sehr wichtig, daß auch B. Němec in den Kernplatten, die ihm in einer schon gefächerten Endospermanlage von Secale cereale zur Beobachtung vorlagen, nicht zu drei gruppierte, sondern einerseits zu je zwei einander genäherte, andererseits ohne Paarling gebliebene Chromosomen fand. „Es ist dies gewissermaßen überraschend“, schreibt B. Němec [3]), „denn man könnte auch eine Anordnung zu dreien erwarten, wenn es wirklich wahr ist, daß die üblichen Paarlinge aus einem mütterlichen und einem homologen väterlichen Chromosomen bestehen. Nichts würde hier eigentlich im Wege stehen, daß sich an ein mütterliches Chromosom zwei väterliche [4]) ankuppeln“. Dieser Teil des B. Němec'schen Buches war augenscheinlich gedruckt, bevor mein Aufsatz über „Chromosomenzahl“ erschien. Daß die Deutung, die ich dort der ebenfalls nur paarigen Anordnung der Chromosomen in den Kernplatten triploider Endospermkerne gab, das richtige traf, geht wohl daraus hervor, daß ich imstande war, die Erscheinung vorauszusehen. Daß ich von meinen theoretischen Anschauungen, bei der doch immerhin subtilen Untersuchung, nicht beeinflußt war, folgt aus der unabhängigen Feststellung derselben Tatsache durch B. Němec bei Secale cereale, ungeachtet er selbst eigentlich einen anderen Ausfall der Beobachtung erwartete.

Auf den allgemeinen Teil des B. Němec'schen Buches gehe ich nicht ein. Es brachte mir in bezug auf die Individualität der Chromosomen, in Fragen der Befruchtung und des Generationswechsels,

---

1) Flora 1910, Bd. C, pag. 414.

2) Chromosomenzahl, Flora 1910, Bd. C, pag. 416, Fig. 10 u. 11, Taf. VI.

3) Das Problem usw., pag. 111; auch die Erklärung der Figuren pag. 522 und die Figuren selbst, Taf. I, Fig. 29 u. 30.

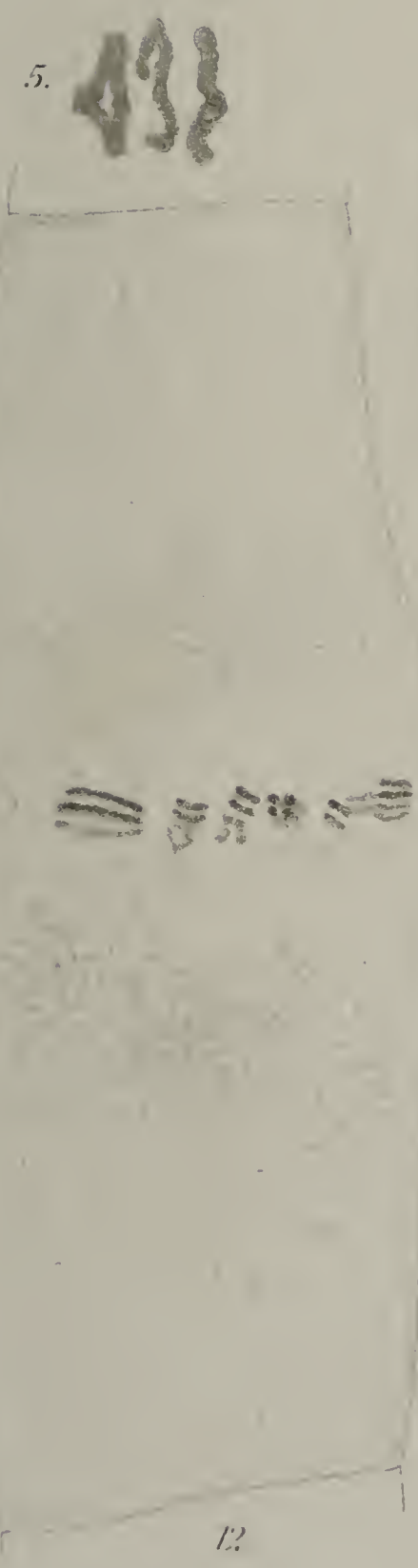
4) Müßte eigentlich umgekehrt heißen: an ein väterliches zwei mütterliche.

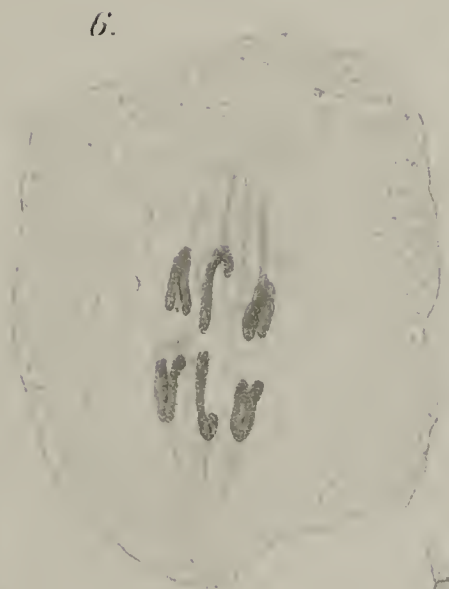

1.


2.


3.

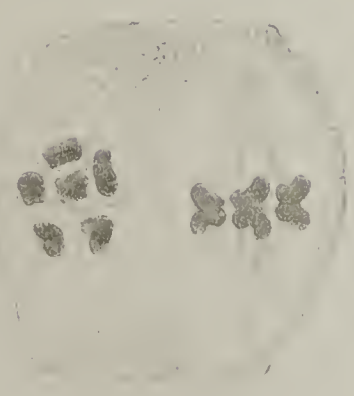
4.

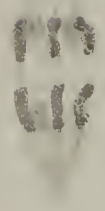

5.

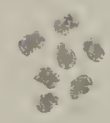

6.


7.

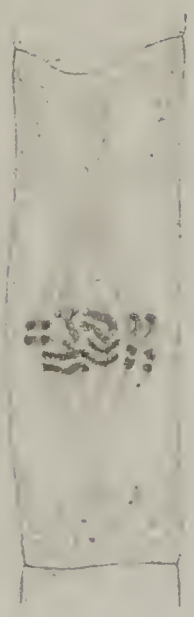

8.

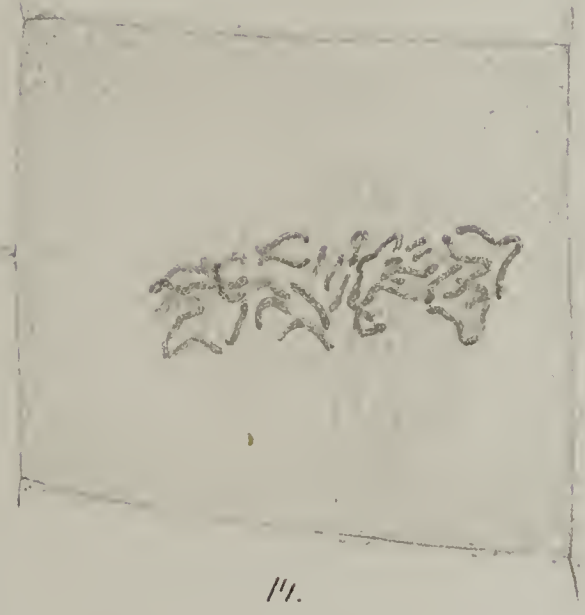

9.


10.


11.

12.


13.


14.


15.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

sowie sonstiger Probleme, die sich daran knüpfen lassen, manche Anregung. In vielen grundlegenden Dingen stellte sich Übereinstimmung der Ansichten heraus, in manchen nicht, wie das anders nicht zu erwarten stand. Wo Gegensätze der Auffassung bestehen, diese zu diskutieren, hätte hier keinen Zweck. Da mag jeder nach ihrer Begründung in den Originalarbeiten suchen und auf solcher Grundlage ein Urteil sich zu bilden suchen. Meinungsverschiedenheiten an sich hätten mich auch nicht bestimmt, diesen Aufsatz zu verfassen. Mir galt es aber, in ihm zu begründen, daß bestimmte Kernteilungsbilder über die B. Němec in seinem neuen Buch berichtet, keine zutreffende Deutung erfahren haben. Da nun B. Němec diesen Teilungsbildern eine weitreichende Bedeutung beimißt, so schien mir eine Stellungnahme ihnen gegenüber geboten.

Figurenerklärung zu Tafel I.

Alle Bilder sind Pisum sativum entnommen. Sie beziehen sich in den Fig. 1—11 auf Pollenmutterzellen, in den Fig. 12—15 auf Längsschnitte von Wurzelspitzen, und zwar wurde Fig. 14 einer im normalen Zustande fixierten Wurzelspitze entnommen, während die Fig. 12, 13 und 15 zuvor chloralisierten Wurzeln entstammen. Die Vergrößerung sämtlicher Figuren beträgt 1600.

Fig. 1—3. Reduktionsteilungsspindeln in Seitenansicht.
Fig. 4. Reduktionsplatte in polarer Ansicht.
Fig. 5. Reduktionskernplatte in Seitenansicht mit beginnender Trennung der die Gemini bildenden Chromosomen.
Fig. 6. Frühe Anaphase der Reduktionsteilung.
Fig. 7 u. 8. Späte Anaphase der Reduktionsteilung, die Tochterkernanlagen in Polansicht.
Fig. 9. Das homöotypische Kernspindelstadium der Tochterkerne. Rechts die ganze Kernspindel in Seitenansicht, links ihre Kernplatte in polarer Ansicht.
Fig. 10. Frühe Anaphase der homöotypischen Teilung.
Fig. 11. Späte Anaphase der homöotypischen Teilung, ein Enkelkern in Polaransicht.
Fig. 12. Eine somatische syndiploide Kernspindel in der Seitenansicht. Die längsgespaltenen Chromosomen doppelt gelagert innerhalb der Kernplatte.
Fig. 13. Eine somatische diploide Kernspindel in Seitenansicht innerhalb einer verhältnismäßig schmalen Zelle. Die längsgespaltenen Chromosomen doppelt gelagert innerhalb der Kernplatte.
Fig. 14. Beginnende Trennung der Längshälften der Chromosomen innerhalb einer somatischen syndiploiden Kernspindel in Seitenansicht. Die Längshälften jedes Chromosoms vollziehen die Trennung in Richtung entgegengesetzter Spindelpole.
Fig. 15. Nächstfolgender Zustand der Trennung.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 102

Autor(en)/Author(s): Strasburger Eduard

Artikel/Article: Kernteilungsbilder bei der Erbse 1-23