Zentrosomen bei Angiospermen?

Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der generativen Elemente im Pollenschlauch.

Von **Max Koernicke.**

Hierzu Tafel V.

Im April- und Maiheft des vorjährigen Journal de Botanique veröffentlichte Ch. Bernard, der schon im Jahre 1900 mit Angaben über Zentrosomen bei Lilium candidum, Helosis guyanensis und Lilium Martagon in der gleichen Zeitschrift hervorgetreten war[1]), weitere Mitteilungen über Zentrosomen bei höheren Pflanzen[2]). Veranlassung zu diesen Mitteilungen gaben ihm die kritischen Bemerkungen, die ich, gestützt auf eigene Beobachtungen, gelegentlich eines Referates über seine erste Arbeit in der Botanischen Zeitung gemacht hatte[3]), ferner die in meinem in den Berichten der Deutschen botanischen Gesellschaft 1903 erschienenen Zellbericht[4]) niedergelegten, die Zentrosomen im Pflanzenreiche betreffenden Untersuchungsergebnisse.

Zu der Zeit, wo die erste Bernardsche Arbeit erschien, hatte sich als herrschende Ansicht die durchgerungen, daß individualisierte Zentrosomen den höheren Pflanzen abgehen. So war es nicht zu verwundern, daß man sich den Bernardschen Angaben gegenüber skeptisch verhielt, zumal diese nicht nur zu denen Farmers[5]) und Mottiers[6]), welche die Existenz von Zentrosomen bei höheren Pflanzen in Abrede stellten, sondern auch zu denen Guignards[7]), des Führers im Kampfe

1) Ch. Bernard, Recherches sur les sphères attractives chez Lilium candidum, Helosis guyanensis etc. Journal de Botanique 1900, Tome XIV, pag. 118ff. 2 Tafeln.

2) Ders., Quelques remarques. à propos des centres kinétiques. Journal de Botanique 1905, Tome XIX, pag. 80—88, 89—97. 1 Tafel.

3) Botan. Ztg. 1901, LIX. Jahrg., II. Abt., Sp. 184—186.

4) Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung, pag. (66)—(134), insbesondere pag. (82)—(95).

5) J. B. Farmer, Über Kernteilung in Lilium-Antheren, besonders in bezug auf die Zentrosomenfrage. Flora 1895, Bd. LXXX, pag. 58.

6) D. M. Mottier, Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen und Monocotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. XXX, pag. 169 und Ders., Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosackes und die Vorgänge bei der Befruchtung. Ebenda, Bd. XXXI, pag. 125.

7) L. Guignard, Nouvelles études sur la fécondation. Ann. des scienc. nat., Botanique 1891, Tome XIV, pag. 163.

für die Zentrosomen, im Gegensatz standen. Die Gebilde, welche Bernard beobachten konnte, erschienen keineswegs so wohlausgebildet, wie Guignard sie angab. In manchen Fällen waren sie gar nicht zu beobachten, ferner war die Zahl der Zentrosphären am Kern und die der eigentlichen Zentrosomen in der Sphäre, schließlich ihre Form und Größe verschieden[1]). Meinen Bedenken den Bernardschen Angaben gegenüber habe ich denn auch in der Botanischen Zeitung gelegentlich einer Besprechung der Arbeit des Verf. Ausdruck gegeben und ferner nach eingehendstem Studium der verschiedensten Objekte, bei welchen früher Zentrosomen angegeben worden waren, in den Berichten der Deutschen botanischen Gesellschaft die Berechtigung des Standpunktes der meisten botanischen Zytologen verfochten, daß Zentrosomen bei den höheren Pflanzen nicht existieren.

Bernard geht in seiner zweiten Arbeit auf meine Bedenken ein und hält, ohne jedoch auch jetzt einwandfrei beweiskräftiges Material vorzubringen, an seiner Behauptung fest, daß Zentrosomen bei den Angiospermen existieren.

Neben manchen Punkten, die Bernard mir vorhält, und die ich weiterhin berücksichtigen werde, gab mir besonders der, daß ich meinen Angaben keine orientierenden Abbildungen beigegeben hatte, Veranlassung, die vorliegende Mitteilung der Öffentlichkeit zu übergeben.

Ich durchmusterte wieder eingehend meine alten Präparate, färbte sie zum Teil, obgleich sie vollkommen farbenfrisch erschienen, nochmals um, durch die Angabe Bernards dazu veranlaßt, daß bei seinen in Kanadabalsam eingeschlossenen Präparaten nach einiger Zeit die Zentrosomen und das Kinoplasma die Färbung verloren hatten und im übrigen Plasma nicht mehr zu erkennen waren[2]). Außerdem zog ich zur Untersuchung noch neues, mit dem von Sprecher empfohlenen und von Bernard in seiner letzten Arbeit[3]) angegebenen Gemisch von Eisessig (1 T.) und 80prozentigem Alkohol (2 T.) fixiertes Material heran. Dieses Fixierungsmittel war bei der Herstellung von Lilium-

1) Des leichteren Verständnisses wegen und um Verwirrung zu vermeiden, die bei Heranziehung der mit der älteren Nomenklatur versehenen früheren Zitate unvermeidlich sich einstellen würde, halte ich es für zweckmäßig, die älteren Bezeichnungen beizubehalten, zumal sie eine klarere Vorstellung von den in ihnen enthaltenen Begriffen geben. Ich folge damit dem Vorschlage von Wilson und O. Hertwig (cfr. O. Hertwig, Allgemeine Biologie 1906, pag. 46, 47) und unterscheide im Zentralkörperkomplex Zentrosomen (= Zentralkörperchen), ferner Zentrosphären und Zentrenstrahlung = Aster = Astrosphäre.

2) A. a. O. 1905, pag. 89.

3) A. a. O. 1905, pag. 90.

präparaten durch Sprecher und Fredericksz im Chodatschen Institut zur Anwendung gekommen, Präparaten, die Bernard vorlagen und nach seiner Angabe die fraglichen Gebilde so klar wie möglich (aussi clairement que possible) zeigten. Die Tinktion geschah entweder mit Safranin allein oder mit Safranin-Gentianaviolett-Orange; ferner wurde die von Meves ausprobierte Modifikation des Eisenhämatoxylin-Färbeverfahrens, das bei der Sichtbarmachung von Zentrosomen in tierischen Zellen sich außerordentlich bewährt hatte, und Jodgrün-Fuchsin zur Färbung verwandt.

Als Untersuchungsmaterial dienten naturgemäß in erster Linie die Embryosäcke von Lilium candidum, an welchen Bernard seine Beobachtungen gemacht hatte. Bernard fand gerade die Lilium-Embryosäcke wegen ihres homogenen, dichten Zytoplasmas besonders geeignet zu seinen auf den Nachweis von Zentrosomen gerichteten Studien. Diese Gleichmäßigkeit des Plasmas ist meinen Präparaten zufolge jedoch nur in jungen Embryosackzellen, deren Kerne noch im Ruhezustand verharren, zu finden. Sobald die erste Kernteilung eingeleitet wurde, war das Auftreten mehr oder weniger zahlreicher Einschlüsse (anscheinend meist extranuklearer Nukleolen), die wohl den morphologischen Ausdruck des regen Stoffumsatzes im Plasma darstellten, zu beobachten[1]), Einschlüsse, welche mir die Wahl gerade dieses Objektes für die in Frage stehenden Untersuchungen als nicht besonders glücklich erscheinen ließen[2]). Relativ günstigere Verhältnisse hätte Bernard in der Pollenmutterzelle vorgefunden und ist es zu verwundern, daß Bernard, wenn er seinen Zentrosomen-Angaben in der neuen Arbeit besonderes Gewicht geben wollte, nicht wenigstens diese noch in den Kreis der Untersuchungen hineingezogen hat, ein Objekt, welches auch schon durch die geringere Menge des auf Zentrosomen zu durchforschenden Plasmas sich zur Untersuchung empfiehlt, dessen Nachuntersuchung zudem durch die nach den früheren Angaben von Guignard[3]) unterdes von Yamanouchi[4]) gemachten neueren besonderes Interesse gehabt hätte.

1) Ich verweise zur Orientierung hierüber auf die nach Photographien hergestellten Abbildungen (Fig. 35, 36), welche Coulter und Chamberlain in ihrer „Morphology of Angiosperms“, New York 1903, geben.

2) Vergl. auch die Angaben und Abbildungen von M. und P. Bouin, welche die verschiedensten Bildungen in den Embryosackmutterzellen der Liliaceen schildern. Sur la présence de filaments particuliers dans le protoplasme de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacees. Bibliographie anatomique 1898.

3) L. Guignard, a. a. O. 1891, pag. 173 ff.

4) S. Yamanouchi, Einige Beobachtungen über die Zentrosomen in den Pollenmutterzellen von Lilium longiflorum. Vorläufige Mitteilung. Beih. z. Botan. Zentralbl. 1901, Bd. X, pag. 301 ff.

Was meine nach Erscheinen der zweiten Bernardschen Arbeit zunächst an den Embryosäcken von Lilium candidum von neuem aufgenommenen Untersuchungen angeht, so war es mir, um das Resultat gleich vorneweg zu nehmen, auch dieses Mal in keinem Fall möglich, individualisierte Zentrosomen zu entdecken, trotz Häufung des Materials, trotzdem ich ferner einem anderen Standort als damals die Blütenschäfte entnahm und beim Einlegen Variationen eintreten ließ, indem ich bald bei trübem, bald bei sonnigem, bald morgens, bald mittags und abends die Fruchtknoten fixierte. Die neu gewonnenen Untersuchungsergebnisse deckten sich mit den von mir in den Berichten der Deutschen botanischen Gesellschaft[1]) vor drei Jahren niedergelegten vollkommen. Wie damals erschienen die Embryosackmutterzellen verhältnismäßig lang. Auch in meinen neu angefertigten Präparaten ließ sich die Beobachtung machen, daß in weitaus den meisten Fällen die Spindelfiguren des ersten Teilungsschritts sich schräg zur Längsachse der Zellen (Tafel V, Fig. 1, 2, 3), manchmal fast senkrecht zu ihr gestellt hatten und so mit ihren Polen bald die seitlichen Hautschichten erreichten. Die Fixierung der Spindelfigur im Zellplasma, die nach Bernard durch Zentrosomen bewirkt wird, war somit meinen Beobachtungen zufolge durch Inserieren der Spindelpole in der Hautschicht der Embryosackmutterzelle bewirkt.

Wie verbreitet dieser Modus der Verankerung der Spindel in langgestreckten Embryosackmutterzellen, also der durch Schrägstellung der Spindelfigur an ihnen ermöglichte Anschluß der Spindelpole an die Hautschicht, bei den Angiospermen ist, lehrten mich neben den Präparaten, die ich daraufhin revidierte, auch die von den verschiedensten Autoren gegebenen Abbildungen. In meinen Präparaten fand sich das erwähnte Verhalten der Spindel noch in den Embryosackmutterzellen bezw. deren direkten Nachkommen von Yucca filamentosa, Iris germanica und Podophyllum peltatum. Nach den Abbildungen von Schniewind-Thies[2]) zeigt sich das gleiche bei Galtonia candicans, nach Lloyd[3]) bei Diodia teres, nach Coulter und Chamberlain[4]) bei Trillium recurvatum,

---

1) l. c. 1903, pag. (87) ff.

2) J. Schniewind-Thies, Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. Jena 1901, Taf. I, Fig. 14, 21.

3) Fr. E. Lloyd, The comparative Embryology of the Rubiaceae. Mem. of the Torrey botan. Club., Vol. VIII, No. 1, Pt. 2, 1902, Taf. XII, Fig. 17.

4) J. M. Coulter und Ch. J. Chamberlain, Morphology of Angiosperms, New York 1903, pag. 72, Fig. 28 B. C.

nach Wylie[1]) bei Elodea canadensis, um nur einige mir gerade in Erinnerung kommende Fälle zu nennen.

Ich schrieb damals: „Nach Fällen, wo die Längsachse der Spindel annähernd mit der der Zellen zusammenfiel, solchen Fällen also, die Bernard abbildet, mußte lange gesucht werden[2])". Hierauf möchte ich nur kurz hinweisen, da Bernard mir eine Angabe zuschreibt[3]), wonach ich niemals Spindeln gesehen hätte, die parallel zur Längsachse des Embryosacks situiert gewesen wären[4]). Ich war auf derartige sich in meinen Präparaten nur selten mir darbietende Fälle weiter eingegangen[5]) und hatte angegeben, daß die Spindelendigungen dort anders wie in den Bernardschen Figuren erschienen, indem die Pole sich scharf zugespitzt zeigten. Ich hegte die Vermutung, daß noch feine Fäden von ihnen aus weiter bis zur Hautschicht verliefen, um dort zu inserieren, eine Vermutung, die um so berechtigter erschien, als die Spindelpole nach der Seite, wo die nächst erreichbare Hautschicht lag, sich gekrümmt zeigten. Es handelte sich dabei immer um Spindelfiguren im Metaphasenstadium der Kernteilung. Bei der Wiederaufnahme des Studiums der zahlreichen alten und neuen Präparate, bei der ich auf die Lagerung der Spindel besonders mein Augenmerk richten mußte, weil Bernard, umgekehrt wie ich, nur mit seltenen Ausnahmen die erste Spindelfigur im Embryosack von Lilium parallel zur Längsachse der Zelle orientiert fand, ließ sich zudem noch konstatieren, daß in der Mehrzahl der seltenen Bilder, wo die Längsachse der Spindel mit der der Embryosackzelle zusammenzufallen schien, Fälle vorlagen, in denen die C- oder Sförmig gekrümmte Spindel nicht in Profilstellung, sondern in Flächenansicht sich präsentierte. Die Spindelendigungen wandten sich dabei entweder beide vom Beschauer ab (Tafel V, Fig. 4)[6]), oder beide ihm zu, oder das eine Ende war nach

---

1) R. B. Wylie, The Morphology of Elodea canadensis. Botan. Gaz. 1904, Vol. XXXVII, Taf. II, Fig. 27.

2) l. c. 1903, pag. (91).

3) l. c. 1905, pag. 92.

4) pag. 83, gelegentlich der Inhaltsangabe meiner Arbeit berichtet Bernard jedoch richtig: „Il affirme y avoir rarement vu les fuseaux" . . . etc. etc.

5) l. c. 1903, pag. (91).

6) Ein derartiger Fall liegt aller Wahrscheinlichkeit in den in Fig. 36 E des Werkes von Coulter und Chamberlain „Morphology of Angiosperms" und in Fig. 76 von Chamberlain, „Methods in Plant Histology", 2. Auflage, Chicago 1905, pag. 219, dargestellten Embryosäcken von Lilium philadelphicum vor, worauf ich besonders hinweisen möchte, da die Bilder nach Photographien reproduziert wurden.

oben, das andere nach unten zu gekehrt, um wohl an den entsprechenden Hautschichten seine Ansatzstelle zu finden. Mittlere Lamellen aus Embryosackzellen mit derartig gelagerten Spindeln konnten so leicht das Bild einer parallel zur Längsachse der Zelle gerichteten Spindel vortäuschen (Tafel V, Fig. 4), zumal die in den benachbarten Schnitten vorliegenden Spindelenden oft nur bei eingehendster Beobachtung und bei exzellent gefärbten Präparaten deutlich sich präsentierten; hatte doch das Messer sie in den meisten Fällen, namentlich dann, wenn sie besonders scharf nach oben oder unten abbogen, fast quer getroffen. Vielleicht lassen sich auf die Beobachtung derartiger Mittellamellen aus gebogenen Spindeln die relativ stumpfen Pole erklären, welche die von Bernard abgebildeten Spindeln besitzen, vielleicht sogar auch die Zentrosomenbilder, mit welchen diese Pole geschmückt sind. Haben wir doch hier einen ähnlichen Fall der gekrümmten Spindelform vor uns, wie ihn Guignard seinerzeit bei Nymphaea in den Pollenmutterzellen fand und abbildete[1]). Guignard wollte damals den kleinen Körperchen, die er an den Spindelpolen dort antraf, bezw. Körnchen, aus welchen die Spindelenden bestanden, Zentrosomennatur zugesprochen wissen, wogegen sich Strasburger[2]), gestützt auf eigene Beobachtungen, wandte. Gelegentlich der Schilderung der in sich teilenden Pollenmutterzellen von Nymphaea vorliegenden Verhältnisse berücksichtigte Strasburger auch die Fälle, wo ein dem Beobachter zugekehrtes Ende einer gekrümmten Spindel durchgeschnitten worden war; da konnte diese Stelle als ein stärker lichtbrechendes Korn erscheinen[3]). Sollte Bernard nicht auch bei manchen seiner „Centres kinétiques“ mit derartigen Fällen zu tun gehabt haben und so einer Täuschung zum Opfer gefallen sein, die bei der geringen Größe der fraglichen Gebilde so leicht möglich ist? Bernards Abbildungen lassen allerdings in diesem Punkte keine Entscheidung zu.

Dagegen, daß extranukleare Nukleolen ihm Zentrosomen vorgetäuscht haben, verwahrt sich Bernard ausdrücklich. Immerhin erscheint es auffallend, daß die meisten von ihm gegebenen Abbildungen Anaphasen, bezw. Telophasen der Kernteilung darstellen, Zustände, mit denen bekannterweise gerade bei Liliazeen ein besonders starkes Auftreten extra-

---

1) L. Guignard, Les centres cinétiques chez les végétaux. Ann. des sc. natur., Botanique 1898, VIII. Sér., T. VI, pag. 184, Taf. 9.

2) E. Strasburger, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Zentrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Jena 1900, pag. 158 ff.

3) E. Strasburger, l. c. 1900, pag. 161.

nuklearer Nukleolen, die irreleiten konnten, verknüpft ist. Von Nukleolen sollen sich nach Bernard die Zentrosomen durch ein bestimmtes Lichtbrechungsvermögen unterscheiden, ferner durch die Eigenschaft, bald ihre Färbung zu verlieren, während die Nukleolen, wie die Revision 6 Jahre alter Präparate ergab, auch dann noch lebhaft gefärbt hervortraten. Neben den Zentrosomen sollen auch Spindelfasern, Strahlungsfasern und das Kinoplasma (les filaments du fuseau, les rayons de l'aster, le kinoplasma)[1]) sehr schnell ihre Färbung verlieren und nicht mehr zu unterscheiden sein. Diese Angabe war mir insofern auffällig, als in den vor nunmehr über 10 Jahren im Bonner Botanischen Institut mit Safranin-Gentianaviolett-Orange gefärbten Präparaten die kinoplasmatischen Bestandteile noch jetzt in unverminderter Klarheit sich beobachten lassen, eine Tatsache, die doch für die Güte der im hiesigen Institut geübten Färbetechnik spricht. Diese Färbetechnik ist derartig an den verschiedensten Objekten von den verschiedensten Forschern im Institut durchprobiert und vervollkommnet worden, daß man bei den verschiedenen Variationen auch bei Angiospermen doch einmal von ihr das Hervorbringen selbst so kleiner Körper, wie Zentrosomen, erwarten mußte, falls diese vorhanden waren. Und in der Tat zeigten sich ja die im Verhältnis zu den Körpern, welche Bernard als „Centres kinétiques" deutet, viel kleineren Zentrosomen oder zentrosomartigen Gebilde bei niederen Pflanzen deutlich nach Anwendung unserer Färbemethoden — ebenfalls die Blepharoplasten bei Cycadeen — und haben zudem bis auf den heutigen Tag in unseren Präparaten ihre Färbung beibehalten.

Neben extranuklearen Nukleolen finden sich namentlich in älteren Embryosäcken von Lilium oft auch Körper vor, deren Bildung wohl auf den regen Umsatz der zum Embryosack geleiteten Nährstoffe sich zurückführen läßt. Ich habe diese Körper gelegentlich meiner früheren, die Bernardschen Angaben diskutierenden Mitteilungen[2]) schon beschrieben, muß jedoch jetzt, nach Erscheinen der zweiten Bernardschen Arbeit, nochmals darauf eingehen. „Neben den Polkernen bezw. dem sekundären Embryosackkern befanden sich ein oder mehrere Körper, von welchen jeder mit einer filzigen Plasmaschicht umhüllt war (Taf. V,

---

1) cf. pag. 89 des 2. Bernardschen Aufsatzes. Es sei bemerkt, daß die Fasergebilde der Spindel und Polstrahlungen kinoplasmatische Bestandteile darstellen, weshalb die Zufügung des „Kinoplasma" verwunderlich erscheint.

2) Botan. Ztg. 1901, a. a. O., Sp. 185 und Ber. der Deutschen Bot. Gesellschaft 1903, a. a. O., pag. (92).

Fig. 6). Dieselben Körper fanden sich auch frei im Plasma vor (Taf. V, Fig. 7). Sie waren, wie sich aus der Färbung und dem Verhalten gegen Reagentien entnehmen ließ, keine Nukleolen, sondern irgendwelche andere überschüssige Stoffe, die sich vielleicht in kleinen Vakuolen resp. Alveolen gesammelt hatten und durch eine dichte Plasmaschicht gegen die Umgebung abgegrenzt worden waren. Höchstwahrscheinlich waren es fett- oder ölhaltige Substanzen, da sie durch die Osmiumsäure enthaltenden Fixierungsmittel geschwärzt waren." Mit Wasserstoffsuperoxyd konnte die Schwärzung des Inhalts beseitigt werden (Taf. V, Fig. 8). Dies geschah z. B. in einem der hier und da zu beobachtenden Fälle, wo zwei dieser Körper von einer gemeinsamen Hülle umgeben waren und so Bilder boten, die Teilungsfiguren von Zentrosomen vortäuschen konnten (Taf. V, Fig. 9). An einen dieser eben geschilderten Körper erinnerte in etwas der Kern in Fig. 4, Taf. IV des ersten Bernardschen Aufsatzes, worauf ich denn auch hinwies [1]), erinnern auch bis auf die Strahlungen, die ich nie bei den von mir beobachteten Körpern konstatieren konnte, in gewissem Grade manche Bilder auf Taf. III der neuen Bernardschen Arbeit. Bernard bedauert gerade bei diesem Punkte das Fehlen von begleitenden Illustrationen in meinen bisherigen Mitteilungen, weshalb ich in den Figuren 6, 7, 8, 9 die fraglichen Körper vorführen möchte.

In den Bildern, die Bernard seiner letzten Arbeit beifügt, sind die Zentrosomen einmal mit, das andere Mal ohne Strahlung abgebildet. Bei einigen Figuren (13, 15, Taf. III) werden von dem ganzen Kernwandkreis ausstrahlende Fasern wiedergegeben bis auf die Stelle, wo die Zentrosomen in einer dichteren Plasmaansammlung liegen. In den meisten Fällen geht aber gerade von den Zentrosomen bezw. von der sie umgebenden dichten Plasmaansammlung ein stark ausgebildetes Faserstrahlungssystem aus. Auf das sich daraus ergebende verschiedene Verhalten geht Bernard jedoch nicht ein. Ich selbst habe in den Embryosäcken von Lilium candidum schön ausgebildete, in gleichmäßiger Verteilung vom ganzen Kernumkreis ausgehende Strahlungen, deren Fasern zum Teil die seitlichen Hautschichten erreichen und so zur Fixierung der Teilungsfigur im Zellplasma beitragen konnten, immer vom Beginn der Tochterkernbildung an (Taf. V, Fig. 5) bis zur Fertigstellung des ruhenden Zustandes des Tochterkerns beobachten können. Sie traten weiterhin zu Beginn der nächsten Spindelbildung besonders deutlich wieder hervor und fanden bei dem Aufbau des Spindelkörpers Verwendung.

1) Botan. Ztg. 1901, a. a. O. Sp. 185 und Ber. d. deutsch. Gesellsch. 1903, a. a. O. pag. (92).

Dabei war nie zu bemerken, daß an einer Stelle der Kernwand der Strahlenkreis unterbrochen gewesen wäre, wodurch sich ein Anhaltspunkt dafür hätte gewinnen lassen, daß an dieser Stelle doch ein durch die Färbung nicht zur Sichtbarkeit gebrachtes Zentrosom gelegen hätte. Ebenfalls fand ich nie die Strahlungsfasern auf eine Stelle der Kernwand hin gerichtet, den Ort verratend, wo ein Zentrosom sich hätte verborgen halten können. So ließen sich auch in den nächstfolgenden Phasen der Kernteilung keine Zentrosomen entdecken; die Spindelbildung und -entwicklung ging in der seit den Mottier'schen Untersuchungen [1]) für die Lilien bekannten Weise von statten.

Daß Bernard sich nicht die Mühe nahm, uns mit dem Verhalten der Zentrosomen vom Beginn der Karyokinese durch alle Teilungsstadien hindurch bis zum Beginn der nächsten im Zusammenhang bekannt zu machen, halte ich im Interesse der Klärung der Frage für sehr bedauerlich. Vor allem vermißt man Angaben über den Beginn der Kernteilung, wo sich den übrigen Angaben darüber zufolge die Centrosomen, falls vorhanden, besonders deutlich hätten zeigen müssen, und über das Verhalten des Zentrosoms bei der damit verknüpften Spindelbildung. Durch eine die aufeinanderfolgenden Zustände lückenlos in sich fassende Untersuchung hätte Bernard doch, wenn sie positiven Erfolg gehabt hätte, am ehesten eine Stütze für die Zentrosomennatur der von ihm beschriebenen Körper gewonnen. Das war der Grund, weshalb ich auch früher bedauerte, daß Bernard seine Untersuchungen nicht nach der genannten Richtung ausgedehnt hatte. Ich glaube nicht, daß die Begründung, welche er mir entgegenhält, und deren Inhalt der ist, daß er sich eben bloß auf die Feststellung des Vorhandenseins bezw. Nichtvorhandenseins dieser Körper habe beschränken wollen, stichhaltig ist und diese Unterlassung rechtfertigt. Heute wie damals, als seine erste Arbeit erschien, ist die Sachlage die, daß fast die Gesamtheit der botanischen Zytologen ein Nichtvorhandensein von individualisierten Zentrosomen bei den Angiospermen annimmt. Dem mußte Rechnung getragen werden, indem möglichst intensiv nach allen Seiten hin der Gegenstand durchgearbeitet wurde, wenn die Angaben hätten überzeugend wirken sollen; und wenn Bernard vorbringt, daß u. a. die geringe Größe der Körper einer Untersuchung nach der von mir gewünschten Richtung hinderlich im Wege stehen würde, so weise ich nur auf die seinen beiden Abhandlungen beigefügten Figuren hin, in welchen beträchtlich größere Körper wiedergegeben sind, als sie z. B.

---

1) l. c. 1897, 1898.

in den Abhandlungen von Strasburger[1]), Swingle[2]) und Mottier[3]), die bei verschiedenen Algen das Verhalten der Zentrosomen bei der Teilung der Kerne in intensivster Weise verfolgen konnten, zu finden sind.

Von besonderem Wert wäre es, wie schon eingangs betont, unter den vorliegenden Umständen auch gewesen, wenn Bernard seine Untersuchungen auch auf die Pollenmutterzellen ausgedehnt hätte. Dort sind die Verhältnisse schon aus dem Grunde leichter zu kontrollieren, daß der nach Zentrosomen zu durchforschende Plasmaleib hier geringere Dimensionen aufweist als in den Embryosäcken, welche gerade bei den Liliazeen eine auffallend große Plasmamenge einschließen. Besondere Veranlassung zur Ausdehnung seiner Untersuchung auf diese Zellen hätten neben meinen Angaben[4]) auch die von Yamanouchi ein Jahr nach der ersten Bernardschen Arbeit veröffentlichten Mitteilungen über Zentrosomen in den Pollenmutterzellen von Lilium longiflorum gegeben[5]). Yamanouchi konnte bei diesem Objekt nicht in allen Stadien der Kernteilung Zentrosomen beobachten. Die Gebilde traten ferner, nach den Abbildungen zu urteilen, welche Yamanouchi beigibt, nicht in bestimmter Form auf.

Ich hatte damals, schon bevor die Angaben von Yamanouchi veröffentlicht waren, Veranlassung genommen, die Pollenmutterzellen von Lilium Martagon auf das Vorhandensein von Zentrosomen hin zu prüfen. Auf dem im Mai 1901 in Bonn tagenden Anatomenkongreß war mir Gelegenheit geboten, Einblick in die nach einer besonderen Modifikation des Eisen-Hämatoxylin-Färbeverfahrens tingierten Präparate von F. Meves zu tun, der diese Färbemethode[6]) ausgebildet hatte. Die Präparate enthielten spermatogene Zellen einer Süßwasserschnecke (Paludina vivipara), in welchen die winzigen Zentrosomen mit überraschender Deutlichkeit durch die genannte Färbung hervorgebracht waren. Meves hatte die große Liebenswürdigkeit, mich bald darauf im Kieler ana-

---

1) E. Strasburger, Kernteilung und Befruchtung bei Fucus. Jahrbücher f. wissenschaftl. Bot. 1897, Bd. XXX, pag. 351 ff.

2) W. Swingle, Zur Kenntnis der Kern- und Zellteilung bei den Sphacelariazeen. Ebenda, pag. 297 ff.

3) D. M. Mottier, Nuclear and Cell division in Dictyota dichotoma. Ann. of Botany, Vol. XIV, pag. 163 ff.

4) Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch. 1903, pag. (88).

5) S. Yamanouchi, Einige Beobachtungen über die Zentrosomen in den Pollenmutterzellen von Lilium longiflorum. Beih. z. bot. Zentralbl. 1901, Bd. X, pag. 301 ff.

6) Genaueres über diese Färbemethode findet sich in der IV. Auflage des großen Botanischen Praktikums von E. Strasburger, 1902, pag. 70.

tomischen Institut mit seiner Färbetechnik vertraut zu machen, die ich zunächst bei den Pollenmutterzellen von Lilium Martagon in Anwendung brachte. Die Untersuchung fiel negativ aus. Zentrosomen waren auf keinem Stadium der Kernteilung sichtbar zu machen. Als die Arbeit Yamanouchis erschien, zog ich dann auch Lilium longiflorum in den Kreis der Untersuchung, mit demselben negativen Ergebnis. Die Bilder, welche sich bei der erneuten Revision meiner früheren und auch der neu hergestellten Präparate, bei deren Herstellung auch Lilium candidum berücksichtigt wurde, präsentierten, erschienen mir ebenso wie damals (vergl. Tafel V, Fig. 10—15). „Es war an ruhenden, wie an den sich teilenden Kernen nichts von Zentrosomen zu entdecken. Der ganze den Kern umgebende Zytoplast wurde systematisch nach den Körperchen durchforscht — mit negativem Erfolg. Ganz besondere Aufmerksamkeit wurde dem Stadium der Spindelanlage bei der ersten Teilung geschenkt. Man findet hier jene oft beschriebenen und abgebildeten multipolaren Spindeln vor, aus deren Mehrpoligkeit verschiedentlich der Schluß auf das Nichtvorhandensein von Zentrosomen gezogen wurde. Die von Meves[1]) über die Entwicklung der sogenannten wurmförmigen Samenfäden von Paludina vivipara gemachten Beobachtungen räumten diesen Einwand hinweg. Es traten Meves in den Spermatiden dieser Süßwasserschnecke mehrpolige Spindelanlagen entgegen, von denen jeder Pol mit einem Zentrosom versehen war. Die einzelnen Zentrosomen traten später bei Bildung der zweipoligen Spindel an zwei entgegengesetzten Punkten der Zellperipherie zusammen. Trotz eifrigsten Suchens konnte ich auch in den mit Eisenhämatoxylin tingierten Präparaten kein einziges zentrosomähnliches Gebilde an den Polen antreffen. Auch an der fertigen zweipoligen Spindel war nichts davon zu finden. Die Spindelpole endigten immer in der Hautschicht[2]). Sie waren öfters in mehrere Spitzen gespalten, die sich hier und da kreuzen

---

1) In den Mitteilungen für den Verein Schleswig-Holstein. Ärzte, Jahrg. X, No. 1, 1901, ferner in den Verhandlungen der anatom. Gesellsch., 15. Versamml. in Bonn 1901 und im Archiv für mikroskop. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. LXI, 1902.

2) Das gleiche läßt sich auch aus einem Teil der Figuren ersehen, die Mottier l. c. 1897 besonders auf Tafel IV gibt; ferner, um nur Lilium zu berücksichtigen aus Ch. E. Allen, Nuclear Division in the Pollen-Mothercells of Lilium canadense, Ann. of Bot., Vol. XIX 1905, Taf. VIII, Fig. 56. — Über die verschiedenen Modi der Fixierung des Spindelkörpers im Zellplasma der verschiedensten Pflanzen macht E. Strasburger in seinem Buch über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Zentrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich, Jena 1900, pag. 144 ff. eingehende Mitteilungen. Vergl. diese und die zugehörigen Figuren.

konnten (Fig. 12, 13, 14); oft bogen sich die Spindelenden und liefen der Hautschicht entlang, ohne jedoch nach einem Zentrosom hin gerichtet zu sein. Eine Endigung der Spindelpole, zumal in solcher Entfernung von der Hautschicht, wie sie Guignard für Lilium Martagon, Yamanouchi für Lilium longiflorum abbildete, war niemals zu beobachten, Zentrosomen infolgedessen auch an diesen Stellen nicht nachzuweisen. In den Anaphasen der ersten Teilung konnten wohl hier und da einige der gewöhnlich in diesem Stadium auftretenden, extranuklearen Nukleolen in der Nähe der Pole liegen, doch waren sie immer sofort als solche zu erkennen. An den Kernteilungsfiguren der zweiten Teilung lagen die Kerne der Regel nach so dicht der Hautschicht angeschmiegt, daß ein Zentrosom höchstens in einer Vertiefung der Kernoberfläche hätte Platz finden können". Bei der diesen letzten Punkt ebenfalls eingehend berücksichtigenden erneuten Untersuchung ließen sich aber aus dem Studium der aufeinanderfolgenden Schnitte durch die Kerne keine Anhaltspunkte dafür gewinnen. Wohl zeigten die Kerne hier und da an ihrer der Hautschicht genäherten Seite entsprechend der Lagerung der bei ihrer Bildung zusammengetretenen Tochterchromosomen an den Polen eine Vertiefung, so daß der Kernausschnitt nierenförmig erschien; ein Körperchen war jedoch in der Vertiefung nicht zu bemerken.

Alles dies, besonders aber die Feststellung des Umstandes, daß die Spindelpole die Hautschicht erreichen und in ihr fixiert sind, läßt die Annahme eines Vorhandenseins von Zentrosomen, zum mindesten an den Stellen, wo Yamanouchi sie zeichnete, als nicht zutreffend erscheinen. Vielleicht ist auch das Nichterscheinen der ausführlichen Arbeit, die Yamanouchi vor 5 Jahren in Aussicht stellte, darauf zurückzuführen, daß dem Verfasser unterdes selbst Zweifel an der Zentrosomennatur der Körperchen gekommen sind, „welche unzweifelhaft den Zentrosomen von Guignard entsprechen"[1]).

Ich würde mich auf die gemachten Angaben und Abbildungen beschränken können, weil in ihnen jene Elemente in ausgedehnter Weise behandelt worden sind, Embryosäcke und Pollenmutterzellen von Lilium, die Bernard und Yamanouchi als Untersuchungsobjekte verwerteten. Doch glaube ich der Sache zu dienen, wenn ich meine weiteren früher und auch neuerdings wieder an Lilien[2]) gemachten Beobachtungen anschließe, zumal mir dadurch Gelegenheit gegeben wird, meine Angaben,

---

1) Yamanouchi, l. c. pag. 302.

2) Über die Revision der Verhältnisse bei anderen Pflanzen, für die früher ebenfalls Zentrosomen angegeben worden waren, vergleiche man die entsprechenden Stellen in meinem Bericht von 1903, pag. (90) ff.

die früher ohne Figuren erscheinen mußten, mit erläuternden Abbildungen zu versehen.

Als ich mich vor ca. 6 Jahren mit der Zentrosomenfrage beschäftigte, glaubte ich es nicht unterlassen zu dürfen, die generative Zelle im Pollenkorn, die aufeinanderfolgenden Stadien ihrer Teilung und deren Produkte auf die fraglichen Gebilde hin zu prüfen. Es leitete mich bei der Aufnahme dieser Untersuchung zunächst die Erinnerung an die Tatsache, daß es auf tierischem Gebiet die den generativen Zellen entsprechenden Spermatozoiden sind, die im Befruchtungsakt das bei der Teilung des Keimkerns in Funktion tretende Zentrosom in das zentrosomlose Ei einführen. Zudem winkte die Möglichkeit der Aussicht, Anknüpfungspunkte für die richtige Deutung jener als Blepharoplasten bezeichneten Gebilde zu gewinnen, die sich bei den entsprechenden Elementen der Pteridophyten und einiger Gymnospermen vorfanden und denen von verschiedenen Seiten Zentrosomennatur zugesprochen worden war.

Ich fand „die linsen- resp. halbmondförmige, generative Zelle im Pollenkorn von Lilium Martagon und Lilium speciosum, welche auf diesen Punkt hin untersucht wurde“, „anfangs dicht mit Plasma erfüllt, das sich, wie das auch schon Mottier[1]) angab, bei gut gelungenen, mit Safranin-Gentianaviolett-Orange gefärbten Schnitten“ im Gegensatz zu dem übrigen hellbräunlich erscheinenden Plasma des Pollenkorns „rein violettblau tingiert und so seine kinoplasmatische Natur anzeigt. Schon vor, besonders deutlich aber bei der Keimung des Pollenkorns“, womit eine Größenzunahme der generativen Zellen und eine Auflockerung ihres Plasmas verknüpft ist, „treten in ihrem Innern regelmäßig rundliche, meist aber in die Länge gezogene, stäbchenförmige, in der Färbung sich wie Nukleolen verhaltende Körperchen auf und zwar oft in großer Menge (Taf. V, Fig. 16). Auch Mottier fielen diese auf. Er teilt darüber folgendes mit[2]): „„Im Zytoplasma der generativen Zellen können oft ein oder mehrere Körper beobachtet werden, die sich ganz wie extranukleare Nukleolen färben, was sie in der Tat auch sind. Zwei derselben können nebeneinander in der Nähe des Kerns oder getrennt an entgegengesetzten Seiten derselben liegen; schließlich können sie beliebig in der halbmondförmigen Plasmamasse verteilt sein. Wenn diese extranuklearen Nukleolen nahe am Kern liegen, könnte es einem unerfahrenen Beobachter den Anschein erwecken, als wären

1) D. M. Mottier, Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot., Bd. XXXI, pag. 146.

2) Ebenda pag. 146.

Zentrosomen vorhanden"". „Außer diesen Nukleolen waren am generativen Kern sowohl vor, wie nach der Keimung keine Körperchen zu entdecken, die als Zentrosomen hätten gedeutet werden können. Auch die verschiedensten Modifikationen der Heidenhainschen Eisenhämatoxylin-Methode, die ich anwandte, konnten keine derartigen Gebilde sichtbar machen." —

Verfolgen wir weiter das Verhalten der im Plasma des den Griffelkanal herabwachsenden Pollenschlauchs eingebetteten generativen Zelle. Sie nimmt zunächst weiter an Größe zu, wobei ihre Kontur undeutlich wird. Ihr Kern tritt, sich stark in die Länge streckend, in die Prophasen ein[1]), ohne daß an ihm irgend ein Zentrosom sich bemerkbar macht. Bei dem nun folgenden Spindelstadium (Taf. V, Fig. 17) verlaufen die sehr zart ausgebildeten Spindelfasern im Plasma, ohne ebenfalls polwärts auf ein Zentrosom zu treffen. Vielleicht heften sie sich auch hier an die Hautschicht der Zelle, was aber mit Gewißheit nicht zu konstatieren war, da zu dieser Zeit nur noch andeutungsweise etwas von Umrissen der generativen Zelle zu beobachten ist (vergl. Taf. V, Fig. 17 bei g. Z.). Weil, wenn überhaupt, so nur eine zarte Zellplatte im Äquator der Figur weiterhin angelegt wird (Taf. V, Fig. 18, bes. 19), die zudem bald schwindet, so kommen die aus der Teilung hervorgehenden beiden Tochterkerne nicht in je einer zu einer generativen Zelle abgegrenzten eigenen Plasmamasse zu liegen (Taf. V, Fig. 20). Ich habe in zahlreichen Fällen die generativen Tochterkerne im Pollenschlauch beobachten, doch nur einmal eine auf Zellteilung zurückzuführende Unterbrechung der zwischen beiden liegenden Plasmamenge beobachten können. Dieser Fall ließe, falls kein Kunstprodukt vorliegt, die Annahme zu, daß vielleicht doch zunächst, wenn nicht überall, so doch hier und da, die Zellplattenbildung durchgeführt wird und eine Trennung des Plasmas stattfindet, daß jedoch später sich die Grenzen verwischen, wobei sich in der Regel das zwischen beiden Kernen liegende Zytoplasma vollkommen gleichmäßig verteilt findet. Es finden sich auch späterhin die zur Pollenschlauchspitze vorgedrungenen, schon die gewundene Wurmform zeigenden generativen Kerne in einer gemeinsamen Plasmamasse vor (Taf. V, Fig. 21), in der sich keine Differenzierung zwischen dem der ur-

1) Der generative Kern ging also, wie das auch seit Guignards Untersuchungen für Lilium Martagon bekannt ist, erst im Pollenschlauch seine Teilung ein. Fälle, wie die von Ch. J. Chamberlain, zuletzt in Coulter und Chamberlain, Morphology of Angiosperms, pag. 134, für Lilium auratum und L. tigrinum angegebenen, wo schon im Pollenkorn der generative Kern seine Teilung durchführt, wobei übrigens die generative Zelle ungeteilt bleibt, sind mir bei den von mir untersuchten Lilien nicht entgegengetreten.

sprünglichen generativen und der vegetativen Zelle angehörenden Zytoplasma, ebenfalls keine zentrosom- bezw. blepharoplastenähnlichen Bildungen erkennen lassen.

Die hier vorliegenden, das Verhalten der generativen Zelle im Pollenschlauch betreffenden Untersuchungsergebnisse weichen neben der Feststellung des Fehlens der Zentrosomen in gewissem Maße von denen Guignards, dem wir die bekannte eingehende Schilderung der im Pollenschlauche von Lilium sich abspielenden Vorgänge verdanken [1]), ab. Scharf umrissene generative Zellen, wie sie Guignard im Jahre 1891 beim Pollenschlauch von Lilium Martagon und Fritillaria abbildete (cf. Taf. XI, Fig. 35, 36), sind mir nicht entgegengetreten. Es ließ sich nicht an den generativen Kernen, die übrigens schon kurz nach der Teilung eine beträchtliche Länge erreichen, die zarte Hülle von Plasma beobachten, welche auch nach den neueren Angaben von Guignard noch nach Eintritt des Pollenschlauchs in den Embryosack bei Lilium die generativen Kerne hier und da umgeben, die aber etwas später nicht mehr zu erkennen sein soll [3]). Vielmehr liegt bei Lilium wohl ein ähnlicher Fall vor, wie ihn Guignard für Tulipa angegeben hat [4]), wobei

1) Ähnlich verhält sich den älteren Angaben zufolge, die Strasburger in seinen Neuen Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen im Jahre 1884 (S. 16) machte, u. a. Convallaria, Polygonatum. Da ist der in den Pollenschlauch eingewanderte generative Kern, wenn er in Teilung eintritt, nicht mehr in einer besonderen Zelle eingeschlossen, sondern liegt frei im Schlauchplasma.

2) L. Guignard, 1891 l. c. pag. 176 ff.

3) L. Guignard, Sur les anthérozoides et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. Revue générale de Botanique 1899, T. XI, pag. 131, und Les découvertes récentes sur la fécondation chez les végétaux angiospermes. Cinquantenaire de la société de Biologie. Paris 1899, p. 191. Auch Miß Sargant gibt eine eigene zytoplasmatische Hülle für jeden der beiden generativen Kerne im Pollenschlauch an; doch erscheint mir diese Angabe nach einem Blick auf die wenig klare und anscheinend einen in Desorganisation befindlichen Pollenschlauch darstellende Abbildung (Fig. 34) nicht genügend fundiert, zumal wenn wir noch Fig. 33 berücksichtigen, wo um den in Teilung begriffenen primären generativen Kern eine bestimmte, ihm zukommende Plasmamenge nicht abgegrenzt ist. E. Sargant, The formation of the sexual nuclei in Lilium Martagon: II. Spermatogenesis. Ann. of Botany 1897, Vol. XI, pag. 213, Taf. XI.

4) L. Guignard, L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes. Ann. des sc. nat., Botanique, 8. Sér., T. XI, pag. 375, wo die im Pollenschlauch von Tulipa vor Eintritt in den Embryosack vorliegenden Verhältnisse folgendermaßen geschildert sind: „Le protoplasme qui les“ deux noyaux mâles „entourait s'était lui même coloré d'une façon assez marquée par l'hématoxyline, et, bien qu'il ne fût pas nettement distinct du reste du contenu du tube pollinique, il représentait sans doute le protoplasme propre des cellules mâles. Quand le sommet du tube vient de laisser sortir son contenu, les noyaux mâles sont entourés d'une substance dense et

mir allerdings nur hier und da in solchen mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten das in der näheren Umgebung der generativen Kerne befindliche Plasma durch stärker den Farbstoff speichernde Teilchen dunkler gefärbt erschien, ohne daß es sich jedoch scharf gegen das übrige Schlauchplasma abgesetzt zeigte, ein Fall, mit dem im Hauptpunkte, nämlich dem Fehlen einer distinkten generativen Plasmahülle, die Befunde von A. Ernst[1]) am Pollenschlauch von Tulipa Gesneriana zu korrespondieren scheinen. Noch mehr würden in dieser Beziehung die von mir im Pollenschlauch von Lilium vorgefundenen Verhältnisse mit den ebenfalls von Guignard bei den Ranunculazeen konstatierten[2]) übereinstimmen. Da ließ sich in dem zur Mikropyle vorgedrungenen Pollenschlauch nichts von generativem Zellplasma erkennen. Die neueren Angaben desselben Forschers über Najas[3]) lassen sich dem anschließen. Es war in den Pollenschläuchen eine den generativen Kernen zukommende eigene Plasmahülle nicht zu beobachten. In den reifen Pollenkörnern, in welchen bei Najas der generative Kern schon seine Teilung durchgemacht hat, soll allerdings noch eine äußerst dünne, hyaline, durch eine sehr zarte Membran abgegrenzte Plasmaschicht zu erkennen gewesen sein. Nach den Angaben Schaffners scheint jedoch sowohl bei Alisma Plantago[4]), wie bei Sagittaria variabilis[5]), wo ebenfalls schon im ungekeimten Pollenkorn der generative Kern geteilt vorliegt, den Teilungsprodukten auch die zarteste, ihnen selbst zukommende plasmatische Zellhülle zu fehlen. Dasselbe gilt, den Abbildungen von Merell[6]) nach zu urteilen, auch von Silphium. Wenigstens sind die beiden im

---

finement granuleuse, formant un amas diffus ou une traînée plus ou moins limitée. (Fig. 14, 15, 16, 17, 18.) Cette substance doit être formée, en partie, par le protoplasme propre aux noyaux mâles, mais la coloration par l'hématoxyline ne permettait pas de le differencier . . . Arrivés dans le sac embryonnaire, les éléments mâles, ou anthérozoïdes, se présentent sous la forme de noyaux allongés."

1) A. Ernst, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von Tulipa Gesneriana L. Flora 1901, Bd. LXXXVIII, pag. 49.

2) L. Guignard, La double fécondation chez les Renonculacées. Journal de Botan. 1901, T. XV, pag. 400.

3) L. Guignard, La double fécondation dans le Najas major, Journ. de Bot. 1901, T. XV, pag. 208, 209.

4) J. H. Schaffner, The embryosac of Alisma Plantago. Bot. Gazette 1896, Vol. XXI, pag. 126.

5) Derselbe, The Life History of Sagittaria variabilis. Bot. Gazette 1897, Vol. XXIII, pag. 254.

6) W. D. Merrell, A Contribution to the Life History of Silphium. Bot. Gazette 1900, Vol. XXIX, pag. 113 und Fig. 60 und 63, Taf. VII.

reifen Pollenkorn sich vorfindenden generativen Kerne frei von einer eigenen Plasmahülle dargestellt. Trotzdem spricht Merell im Text von „sexual cells“. Bei den Malvazeen weist nach Guignard[1]) schon der aus der Teilung des primären Pollenkerns hervorgehende generative Kern kein abgegrenztes, ihm eigen zugehörendes Zellplasma im Pollenkorn mehr auf. Er liegt im vegetativen Plasma des Pollenkorns eingebettet. Im Endeffekt gleich verhält sich nach Shoemaker[2]) Hamamelis virginiana, wo im Pollenkorn zunächst die generative Zelle von der vegetativen abgetrennt wird, dann jedoch die Abgrenzung verschwindet, so daß vegetativer und generativer Kern in einer gemeinsamen Zytoplasmamasse zu liegen scheinen.

Wenn wir diese Angaben und noch die weiteren von Guignard gemachten[3]) berücksichtigen, denen zufolge nach der Teilung des Kerns der generativen Zelle mehr oder weniger bald ein den Tochterkernen zukommendes distinktes Plasma nicht mehr erkennbar ist, so erscheint die Annahme berechtigt, daß, wenn nicht bei allen, so doch zum mindesten bei einer großen Zahl von Angiospermen im Pollenschlauch eine bestimmte Abgrenzung generativen Zellplasmas um beide Kerne, somit die Bildung wirklicher generativer Zellen unterbleibt. Dieses Verhalten stimmt in der Hauptsache überein mit dem von Strasburger[4]) schon im Jahre 1884 für die Angiospermen angegebenen. Strasburger faßte damals seine Beobachtungen in folgenden Worten zusammen: „. . . wir finden . . ., daß die Abgrenzung der Zelle um den generativen Zellkern früher oder später gänzlich schwindet. Seine Teilung führt der generative Zellkern meist schon als freier, von dem Zytoplasma der vegetativen Zelle unmittelbar umgebener Zellkern aus“. Die männlichen Elemente, die sich vor

---

1) L. Guignard, La double fécondation chez les Malvacées. Journal de Bot. 1904, T. XVIII, pag. 297 und 298.

2) D. N. Shoemaker, On the development of Hamamelis virginiana. Bot. Gazette 1905, Vol. XXXIX, pag. 253.

3) cf. L. Guignard, La double fécondation dans le Maïs, Journal de Bot. 1901, T. XV, pag. 42, wo Guignard von zwei generativen Kernen im Pollenschlauch spricht. — Ferner Derselbe, La double fécondation chez les Solanées. Journ. de Bot. 1902, T. XVI, pag. 152, 154, 162, 165. — Derselbe, La double fécondation chez les Crucifères. Ebenda, pag. 364 und Fig. 16. Auch A. Ernst spricht bei seinen Angaben über die Befruchtung von Paris und Trillium nur von generativen Kernen, die er auch ohne eigene Plasmahülle im Pollenschlauchende abbildet. Flora, Erg.-Bd. 1902, pag. 32 ff. und Fig. 104, 105 u. 175.

4) E. Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena 1884, pag. 81.

Eintritt in den Embryosack im Pollenschlauch morphologisch erkennen lassen, stellen somit die generativen Kerne dar. Es soll damit die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, daß eine gewisse, doch morphologisch nicht abgegrenzte Masse generativen Plasmas die Kerne begleitet; ja, die Hautschicht, welche die Kernwandung darstellt[1]), wird sicher vom Plasma der generativen Zelle herstammen. Auch ist anzunehmen, daß die sog. achromatischen Bestandteile der Spindelfigur, welche der nach Angabe Guignards schon nicht von einer distinkten, ihm eigenen Plasmamenge umgebene, erste generative Kern der Malvazeen[2]) bei seiner Teilung ausbildet, wenn sie neben dem Kernwand- und Nukleolenmaterial noch Plasma zu ihrem Aufbau bedurfte, von einem dem generativen Kern zugehörenden, ihn umgebenden, wenn auch nicht morphologisch als solches nachweisbaren Plasma bei ihrer Bildung schöpfte.

Im allgemeinen liegt wohl der Fall vor, daß das gesamte Zytoplasma der primären generativen Zelle, auf dessen vorwiegend kinoplasmatische Natur schon hingewiesen wurde, bei der Spindelbildung der die beiden generativen Kerne liefernden Teilung in Anspruch genommen wird und weiterhin nach Schluß der Teilung auf irgend eine Weise in das Plasma des Pollenschlauchs übergeht. Vielleicht liegt in dieser Tatsache des Verschwindens eines den generativen Kernen speziell zugehörenden Plasmas, deren Nachweis übrigens als besondere Stütze für die Anschauung von der Bedeutung des Kerns als alleinigen Träger der Vererbung gelten dürfte, der Grund, weshalb Versuche, die beiden generativen Kerne im Pollenschlauch zu weiteren Teilungen zu veranlassen, in der Regel fehlschlagen. Wenn andererseits in den Pollenschläuchen einiger angiospermer Pflanzen die generativen Kerne weitere Teilungen eingehen[3]), so liegen da wohl Fälle vor, wo, wie bei einigen Gymnospermen[4]), die generativen Kerne noch von bestimmten, ihnen eigenen Plasmahüllen umgeben sind, wofür sich auch tatsächlich in den Angaben von Elfving[5]) über die Pollenkörner von Andropogon Belegmaterial findet. —

1) Falls sie vorhanden ist, was von E. Sargant, Ann. of Bot. 1897, Vol. XI, pag. 213, für Lilium Martagon wenigstens in Abrede gestellt wird, worüber jedoch noch aufklärende Untersuchungen nötig sein werden.

2) L. Guignard, l. c.

3) Elfving, Studien über die Pollenkörner der Angiospermen, Jen. Zeitschr. für Naturw., Bd. XIII, pag. 15. E. Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang etc., Jena 1884, pag. 17.

4) Zuletzt H. O. Juel, Über den Pollenschlauch von Cupressus. Flora 1904, Bd. XCIII, pag. 56, und G. Lopriore, Über die Vielkernigkeit der Pollenkörner und Pollenschläuche von Araucaria Bidwillii Hook. Ber. der deutschen botan. Ges. 1905, Bd. XXIII, pag. 335.

5) l. c. Jen. Zeitschr., pag. 15, und Tafel II, Fig. 58, 59.

Wie schon zuvor bemerkt, war von einem Zentrosom bezw. zentrosomähnlichen Körper und Kinoplasmastrahlung bei allen Teilungsstadien des primären generativen Kerns nichts zu beobachten. Selbst die an der Spitze des der Mikropyle sich nähernden Pollenschlauchs liegenden beiden definitiven generativen Kerne waren nicht mit derartigen Gebilden geschmückt; sie fehlten somit in einem Stadium, wo bei der tierischen Befruchtung das Zentrosom vorhanden und von so großer Bedeutung im Hinblick auf die Weiterentwicklung des zentrosomlosen Eies ist. Innerhalb des Embryosacks ließ sich dasselbe konstatieren. Beide generativen Kerne führten kein Zentrosom mit sich (Tafel V, Fig. 22).

Nach alledem erscheint mir das skeptische Verhalten, welches mit mir die meisten mit zytologischen Forschungen sich befassenden Fachgenossen den Zentrosomangaben für die Angiospermen gegenüber beobachten, wohl berechtigt. Würden die von Bernard geschilderten Gebilde wirklich zentrosomatischen Charakter tragen, so könnten sie wegen ihres so variabeln, von dem bisher als den typischen Zentrosomen zukommenden, sowohl in Ausbildung, wie im Auftreten überhaupt. abweichenden Verhaltens höchstens als Relikt aufgefaßt werden, und eine auf der Feststellung ihres Vorkommens bei Lilium candidum fußende Ausdehnung der Annahme der Existenz von Zentrosomen auf weitere Angiospermen, wie sie Bernard anscheinend wünscht, wäre nicht angängig. Doch vermute ich, wie aus den entsprechenden Ausführungen hervorgeht, daß wir, wenn nicht extranukleare Nukleolen, was Bernard zurückweist, eine Täuschung veranlaßt hatten, einerseits geformte Stoffwechselprodukte bezw. auch morphologisch differenzierte Reservestoffmaterialien in ihnen zu suchen haben, die ja auch von anderen Forschern in verschiedener Ausbildung für Embryosäcke bezw. Embryosackmutterzellen angegeben worden sind[1]); andererseits liegt die Möglichkeit nahe, daß es sich wenigstens bei den in den Metaphasenstadien der Teilung dargestellten Körnchen um Querschnitte durch umgebogene Spindelendigungen handelt. Daß eine Täuschung bei so

---

1) Vergl. u. a. die Mottierschen Angaben über „Trophoplasmakörper“ im Embryosack von Lilium Martagon und diejenigen über ähnliche Körper in den Embryosackmutterzellen von verschiedenen Koniferen, von Stangeria, von Casuarina etc. Literaturzusammenstellung darüber in E. Strasburger, Anlage des Embryosacks und Prothalliumbildung bei der Eibe nebst anschließenden Erörterungen Festschrift für Haeckel 1904, pag. 13 ff. Vergl. zudem B. Němec, Über zentrosomähnliche Gebilde in vegetativen Zellen der Gefäßpflanzen, Ber. der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XIX, pag. 301 ff.

kleinen, zum Teil an der Grenze der Sichtbarkeit liegenden Bildungen leicht möglich ist, liegt auf der Hand, und mit Freude ist es zu begrüßen, wenn Guignard, dem wir für die Bereicherung unseres gerade die Zellforschung betreffenden Wissens zu so großem Dank verpflichtet sind, in der ersten seiner neueren, die Befruchtungsvorgänge bei den Angiospermen schildernden Arbeiten rückhaltlos zugab, früher, als man noch nichts von der Endospermbefruchtung ahnte, durch den entsprechend gelagerten, vielleicht auch nicht gut fixierten zweiten generativen Kern im Embryosack von Lilium getäuscht worden zu sein, der ihm damals als ein Verschmelzungsstadium von Zentrosomen erschien und ihn an die Existenz von Zentrosomen dort glauben machte [1]).

Ich nehme nochmals, wie schon früher [2]), Gelegenheit, darauf hinzuweisen, daß ich mit allen irgendwie in Frage kommenden Mitteln mich bemühte, die Gebilde sichtbar zu machen, ausgehend von der Erwägung, die Guignard seinerzeit mit bestimmte, seine Annahme, es müßten Zentrosomen auch den höheren Pflanzen zukommen, besonders zu verteidigen [3]), die Erwägung, daß allein im organischen Reich den höheren Pflanzen diese Gebilde abgehen würden, die bei den niederen und höheren Tieren, bei den niederen Pflanzen sich vorfänden. Ich weise andererseits ebenfalls darauf hin, daß die strengste Selbstkritik dazu gehörte, sich nicht durch zentrosomähnliche Gebilde, die wohl hier und da Stellen im Zellkörper einnahmen, an welchen Zentrosomen vermutet werden konnten, verleiten zu lassen und einen voreiligen Schluß zu ziehen. Auch sei die Tatsache hier nochmals betont, daß es einer Anzahl Forscher, wie Farmer, Strasburger, Němec, Mottier, ohne Schwierigkeit gelang, bei niederen Pflanzen Zentrosomen sichtbar zu machen, während alle ihre Versuche, dasselbe bei höheren Pflanzen zu erreichen, fehlschlugen.

Es genügt im übrigen wohl ein Blick in die zahlreichen neueren Publikationen, welche sich mit Kernteilungs- und Befruchtungsfragen [4])

---

1) Revue gén. de Bot. 1899, Vol. XI, pag. 133.

2) Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1903, Bd. XXI, pag. (87) u. (85).

3) L. Guignard, Les centrosomes chez les végétaux. Comptes rendus de l'Acad., Paris, 27. Dec. 1897.

4) Ich weise hier einesteils nur auf die neueren, die Liliaceen betreffenden Kernteilungsarbeiten hin, wie V. Grégoire, Les cinéses polliniques chez les Liliacées, „La Cellule", Tome XVI, 1. fasc. 1899, pag. 235 ff., der diesem Gegenstand einen Abschnitt seiner Arbeit widmet (pag. 282 ff.) und für das Nichtvorhandensein von Zentrosomen bei den Liliaceen eintritt; J. Schniewind-Thies, Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen, Jena 1901; J. Br. Farmer, On the maiotic Phase (Reduction Divisions) in animals and plants, „The Quarterly Journal of Microscopical Science",

bei höheren Pflanzen beschäftigen, in denen zunächst die Existenz von Zentrosomen in Abrede gestellt, später überhaupt gar nicht mehr auf die Frage nach der Existenz dieser Körper dort eingegangen wurde, um zu erkennen, daß der Glaube an das Vorhandensein von Zentrosomen bei den Angiospermen der Vergangenheit angehört. — Der Endpunkt für die Zentrosomenausbildung ist, wie man wohl heute mit berechtigter Sicherheit annehmen kann, bei den Lebermoosen zu suchen. Bei diesen werden schon zum Teil wohl differenzierte Zentrosomen vergebens gesucht[1]). Bei einigen zeigen sich nur die Körperchen (Zentrosomen im engeren Sinne), bei anderen nur Sphären ohne die Körperchen — dazu noch beides in schwankender Ausbildung — bei anderen wieder überhaupt keine bestimmt abgegrenzten Gebilde. Es tritt ein allmähliches Schwinden der Zentrosomen innerhalb der Lebermoose ein.

Vol. XLVIII, Pt. IV, Febr. 1905, pag. 489 ff.; andernteils auf die Guignardschen Arbeiten über doppelte Befruchtung bei den verschiedensten Angiospermen, angegeben auf pag. 515, 516, 517 dieses Aufsatzes.

1) Vergl. hierzu neben den früheren Arbeiten von Br. Moore Davis und Ch. J. Chamberlain über Pellia, von van Hook und Jkeno über Marchantia, die ich in meinem Zellbericht vom Jahre 1903 (Ber. der deutsch. bot. Ges.) pag. (95), zitierte, V. Grégoire und J. Berghs, La figure achromatique dans le Pellia epiphylla; „La Cellule“ 1904, Tome XXI, 1. fasc., pag. 193 ff. J. F. Garber, The Life-History of Ricciocarpus natans, Bot. Gaz. 1904, Vol. XXXVII, pag. 171. J. Br. Farmer und J. E. S. Moore, On the maiotic Phase (Reduction divisions) in Animals and Plants; „The Quarterly Journal of Microsc. Science“ 1905, Vol. XLVIII, Pt. IV, III Aneura pinguis, pag. 525. E. Bolleter, Fegatella conica (L.) Corda, Beih. z. bot. Centralbl. 1905, Bd. XVIII, 1, pag. 348 ff. A. C. Moore, Sporogenesis in Pallavicinia; Bot. Gaz. 1905, Vol. XL, pag. 86, 87. K. Miyake, On the Centrosome of Hepaticae, prelim. note; Bot. Magaz. Tokyo 1905, Vol. XIX, No. 224, pag. 98 ff. S. Ikeno, Are the Centrosomes in the antheridial Cells of Marchantia polymorpha imaginary? Ebenda, pag. 111 ff. H. B. Humphrey, The development of Fossombronia longiseta, Aust., Ann. of Botany 1906, Vol. XX, pag. 94 ff. J. B. Farmer, Sporogenesis in Pallavicinia; Bot. Gaz. 1906, Vol. XLI, pag. 67—69, ferner A. C. Moore, Reply, ebenda, pag. 69 u. 70, und schließlich die eben erschienene Arbeit von Ch. E. Lewis, The embryology and development of Riccia lutescens and Riccia crystallina, Botan. Gaz. 1906, Vol. XLI, pag. 109 ff.

Figurenerklärung.

Tafel V.

Die sämtlichen Bilder wurden nach Mikrotomschnitten mit Hilfe der Abbeschen Camera lucida gezeichnet unter Anwendung der Leitzschen Objektive 4, 7 und $^1/_{16}$ Ölimmersion bei Okular 3.

Fig. 1—9. Lilium candidum. Vergr. ca. 550 mal.

Fig. 1. Anlage einer schräg zur Längsachse der Embryosackmutterzelle verlaufenden ersten Spindel.

Fig. 2. Schräg verlaufende erste Spindel in der Embryosackmutterzelle, die Fixierung des einen Polendes an der Hautschicht der Zelle zeigend. Ein Teil der Spindel durch das Messer abgeschnitten.

Fig. 3. Quer zur Längsachse der Zelle gestellte erste Spindel.

Fig. 4. Teil einer ersten Spindel, deren Polenden nach der dem Beschauer entgegengesetzten Seite umbogen.

Fig. 5. Anaphasenstadium der ersten Teilung mit schön ausgebildeter Strahlung um den Tochterkernanlagen. Die Fasern der Strahlung erreichen zum Teil die seitlichen Hautschichten.

Fig. 6—9. Zentrosomenähnliche Körper (anscheinend fettartige Einschlüsse) an den Polkernen im Embryosack. In Fig. 7 die weitere Verbreitung dieser Körper im Plasma des Embryosacks zeigend. Fig. 8 und 9 nach Präparaten, die mit Wasserstoffsuperoxyd behandelt worden waren, entworfen.

Fig. 10—15. Teilungsstadien aus den Pollenmutterzellen von Lilium longiflorum. Vergr. ca. 550 mal. Nur Fig. 14 1100 mal.

Fig. 16. Keimendes Pollenkorn von Lilium Martagon. Vergr. ca. 550 mal. *g.Z.* = generative Zelle; *v.K.* = vegetativer Kern.

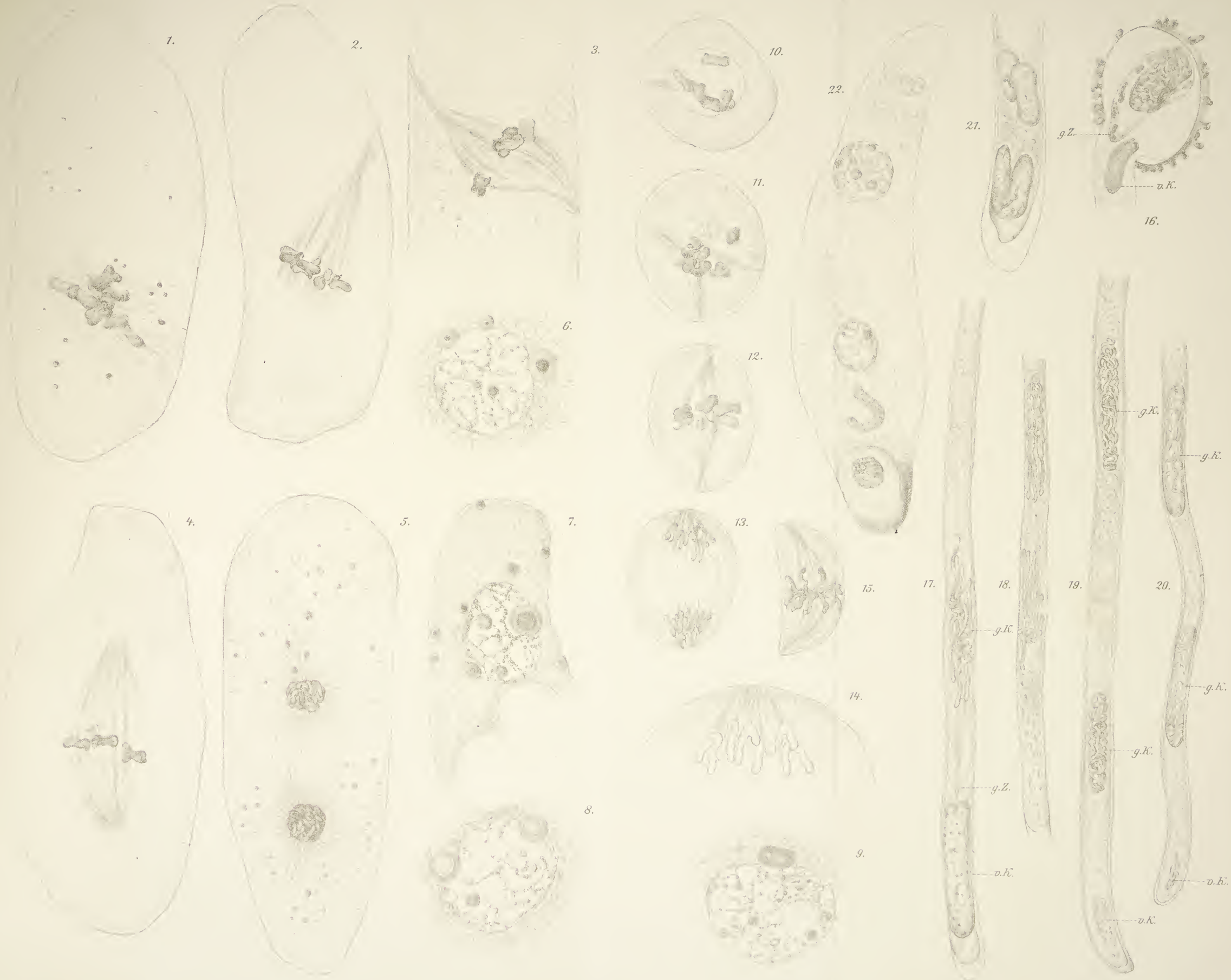
Fig. 17—20. Pollenschläuche von Lilium Martagon mit Teilungsstadien des generativen Kerns. Vergr. ca. 550 mal. *g.Z.* = generative Zelle, *g.K.* = generativer Kern, *v.K.* = vegetativer Kern. Fig. 20 kombiniert.

Fig. 21. Pollenschlauchspitze von Lilium Martagon mit beiden generativen Kernen. Vergr. ca. 550 mal.

Fig. 22. Embryosack von Lilium speciosum zur Zeit der Befruchtung. Vergr. ca. 120 mal.

M. K[illegible]acke del.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin



M. Moewicke del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

E. Litas, Lith. Inst. Berlin.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: 96

Autor(en)/Author(s): Koernicke Max

Artikel/Article: ' Zentrosomen bei Angiospermen? Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der generativen Elemente im Pollenschlauch 501-522