Chromosomenreduction, Entwickelung des Embryosackes und Befruchtung bei Paris quadrifolia L. und Trillium grandiflorum Salisb.

Von

A. Ernst, Zürich.

Hierzu Tafel I—VI.

Ueber das Wesen und den Verlauf des Reductionsvorganges der chromatischen Substanz bei der Sporenbildung der Pflanzen (Sporen der Moose und Gefässkryptogamen, Pollenkörner und Embryosackzellen der Phanerogamen) herrschen noch immer differente Ansichten. Einige wenige mit dem Studium dieser Erscheinungen beschäftigte Botaniker (Belajeff, Ishikawa, Juel, Atkinson u. A.) lassen auch bei Pflanzen einen eigentlichen Reductionsvorgang im Sinne Weismann's erfolgen. Die Mehrzahl aber (hierunter Strasburger, Guignard, Mottier, Sargant, Schniewind-Thies) haben sich, zum Theil unter wiederholter Meinungsänderung, nicht für eine wirkliche qualitative Reductionstheilung, sondern für eine bloss numerische Reduction der Chromosomen erklärt, der beim ersten Theilungsschritt eine doppelte Längsspaltung folgt. Es ist also die Aufgabe weiterer Untersuchungen, an neuen Beispielen diese namentlich für die Vererbungstheorie so wichtigen Vorgänge zu studiren, um neues Material für die Kritik der herrschenden Ansichten zu gewinnen.

Von den drei dabei in Frage kommenden Untersuchungsgebieten, der Sporenbildung der Moose und Gefässkryptogamen, der Bildung der Pollenkörner (Mikrosporen) und der Embryosackzellen (Makrosporen) der Phanerogamen, scheint mir namentlich das letztere bis in die neueste Zeit vernachlässigt worden zu sein.[1]) Der Grund hierfür liegt vielleicht in der Schwierigkeit und Mühseligkeit der Untersuchung.

---

1) Da J. Schniewind-Thies in ihrer, ebenfalls dieses Jahr erschienenen Arbeit: „Die Reduction der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kerntheilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen, Jena 1901" eine kurze Uebersicht und Recapitulation der wichtigeren, bis jetzt ausgeführten Untersuchungen gibt, verzichte ich unter Hinweis auf ihre Arbeit auf eine ähnliche Zusammenstellung.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0005-6

Das Studium des Reductionsvorganges bei der Bildung der Sporen und Pollenkörner ist wesentlich leichter, da man in Serienschnitten durch ein einziges günstiges Sporangium oder Staubblatt eine grosse Anzahl von guten Bildern erhalten kann, die manchmal fast lückenlos alle Uebergänge von einer wichtigen Phase in die andere aufweisen.

Da Tulipa Gesn., für welche Pflanze ich in grossen Zügen die Entwickelung des Embryosackes dargestellt habe, wegen der vielen Fruchtknoten mit sterilen Samenanlagen und wegen der zahlreichen Abweichungen von dem typischen Entwickelungsgange für eine eingehendere Untersuchung ungünstig ist, so traf ich unter den Liliaceen, die sich im letzten Jahrzehnt als die geeignetsten Objecte für cytologische Untersuchungen erwiesen haben, eine andere Wahl. Ich entschied mich für Paris quadrifolia und das ihr verwandte, bei uns in Gärten cultivirte amerikanische Trillium grandiflorum, zwei Pflanzen, die vorher noch nie auf diese Vorgänge hin untersucht worden sind, den andern Liliaceen indessen in Bezug auf Kerngrösse und Deutlichkeit der Chromosomen gleichkommen. Im Besonderen dürfte Trillium geeignet sein, der geringen Zahl seiner ausserordentlich schönen Chromosomen wegen, in Zukunft noch Gegenstand mancher Untersuchung zu werden.

Die Blüthe von Paris quadrifolia ist bekanntlich in Abweichung vom gewöhnlichen Liliaceentypus, dem auch ihre nächste Verwandte Trillium folgt, nach der Vierzahl gebaut; nicht selten sind sogar die äussern Kreise, ähnlich dem Laubblattquirl, fünf- oder sechsblätterig. Das Gynoeceum dagegen besteht fast immer aus vier, einen fast cubischen Fruchtknoten, und vier dünne, schwach aus einander neigende Griffel bildenden Fruchtblättern. In ganz jungen Stadien ist das Gynoeceum wie die übrigen Blüthentheile gelblich, wenn der junge Spross aus der Erde hervorbricht hellroth und zur Zeit der Anthese roth- bis dunkelviolett.

Da die 40—50 anatropen Samenanlagen eines Fruchtknotens nicht wie bei den Lilium-, Fritillaria- und Tulipaarten gleichmässig horizontal und in senkrechte Reihen geordnet liegen, sondern in allen Richtungen von den Placenten abstehen, werden dieselben häufig in schräger Richtung geschnitten, so dass man viele unvollständige und daher unbrauchbare Schnitte erhält. Die geringe Grösse der Samenanlagen und der, wenigstens in den Stadien vor der Befruchtung noch relativ kleine Embryosack sind dagegen Vortheile, welche den genannten Nachtheil wieder gut machen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0006-1

Methoden der Untersuchung.

Als Fixirungsmittel sind absoluter Alkohol und die stärkere Flemming'sche Lösung verwendet worden. Da mit dem Sammeln des Untersuchungsmaterials schon vor zwei Jahren begonnen wurde und ich in der ersten Zeit ausschliesslich mit Alkohol fixirte, verwendete ich zur Untersuchung hauptsächlich das Alkoholmaterial, in welchem, wie zahlreiche Vergleiche zeigten, der chromatische Theil der Kerntheilungsfiguren ebenso schön, wie durch die Flemming'sche Lösung, fixirt war. Die kleinen, von der Fruchtwand theilweise befreiten Fruchtknoten wurden ganz in Paraffin eingebettet und zu Serien geschnitten. Bei der Herstellung der Schnittserien ging ich von der Ansicht aus, dass die Schnittdicke sich nach der Grösse der zu beobachtenden Theile, hier also der Embryosackzelle, zu richten habe. Mit den jüngsten Stadien beginnend, stellte ich daher Schnitte von 8—12 μ, aus Fruchtknoten zur Zeit der Befruchtung dagegen von 28—32 μ her. Es schien mir wichtig, immer eine grössere Anzahl von Kernen und Kerntheilungen unverletzt zu erhalten; nur an solchen Kernen kann die Lage, die Stellung der Chromosomen zu einander und insbesondere die Chromosomenzahl genau bestimmt werden. Es mag ja in dicken Schnitten, namentlich der jüngern Stadien, vielfach vorkommen, dass durch die Häufung der Chromatinfäden im vollständigen Kern einzelne Details verdeckt werden, aber es werden immerhin noch eine grosse Zahl von Kernen und Kerntheilungen angeschnitten oder durch das Messer aus ihren Stellungen verschoben, so dass diejenigen Details, die von den meisten andern Forschern in den blossen Kernlamellen ihrer 3—5 μ dünnen Schnitte studirt werden, auch hier beobachtet werden können.

Zur Färbung wurden anfangs eine grosse Zahl der in neuerer Zeit zum Studium der Kerntheilungen empfohlenen[1]) Methoden in Anwendung gebracht. Sie lieferten auch bei Alkoholfixirung brauchbare Präparate, indessen lassen sich die meisten doch besser nach Fixirung in Chrom- und Osmiumsäuregemischen verwenden. Die besten Kernfärbungen an Alkoholmaterial erhielt ich mit Delafield-schem Hämatoxylin und nachheriger kurzer Nachfärbung durch Eosin und Bismarckbraun. Der erstere Farbstoff färbt die chromatische

1) A. Zimmermann, Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Jena 1896. — Lee und Mayer, Grundzüge der mikroskopischen Technik für Zoologen und Anatomen. 1898. — V. Häcker, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0007-7

Substanz blauviolett bis blau, Eosin verleiht dem Plasma und dem Nucleolus eine hellrothe Färbung; eine leichte Tönung der Zellmembranen durch Bismarckbraun erleichtert die Uebersicht über die Zellbildungsvorgänge.

Die Schnitte wurden nicht auf Objectträger, sondern auf grosse Deckgläser aufgeklebt, so dass sie also nach der Färbung und Einbettung in Kanadabalsam zwischen zwei gleich dünnen Deckgläsern zu liegen kamen und daher, was vielfach sehr vortheilhaft ist, von beiden Seiten gleich gut beobachtet werden konnten.

Bei der Anfertigung der Zeichnungen schien es mir, hauptsächlich um ein richtiges Bild von den Wachsthumsvorgängen bieten zu können, von Wichtigkeit, nur zwei Vergrösserungen anzuwenden. Alle Stadien ohne Kerntheilung sind mit Zeiss hom. Imm. 2.0 mm, n. Ap. 1.30 und Zeichenocular n. Leitz, alle Kerntheilungen mit dem gleichen Objective und Compensationsocular 8 hergestellt. Combinationen von Kerntheilungsfiguren aus auf einander folgenden Schnitten habe ich nicht vorgenommen; auch für alle andern Stadien war es, dank der grossen Anzahl der hergestellten Präparate (ich habe etwa 1000 Fruchtknoten geschnitten, d. h. einige Hunderttausend Schnitte hergestellt und untersucht), nicht nothwendig, Combinationen vorzunehmen.

Die Ausbildung der Embryosackmutterzelle.

Wenn gegen Ende October oder im November der unterirdische, nächstjährige Blüthenspross von Paris und von Trillium in einen Ruhezustand tritt, sind im Gynoeceum die Samenanlagen noch sehr klein und wenig differenzirt; von einem langgestreckten, schmalen Funiculus biegt der kegelförmige Nucellus ab. Die Anlagen der Integumente und die Embryosackmutterzelle sind noch nicht vorhanden. Nach den ersten Zelltheilungen der neuen Vegetationsperiode entstehen oft schon Ende Februar oder anfangs März in dem sporogenen Gewebe der Antheren und der Samenanlagen die Pollen- und Embryosackmutterzellen.

Die Embryosackmutterzelle differenzirt sich in der subepidermalen Zellschicht unmittelbar unter dem Scheitel des Nucellus. Die Kerntheilungen, welche an der Spitze des letztern der Differenzirung jener besonderen Zelle vorausgehen, finden, wie die Theilungen in den Pollenurmutterzellen, nach dem Typus der gewöhnlichen Kerntheilungen statt. Die Chromosomenzahl ist bei Paris sehr schwierig, bei Trillium dagegen, wie auch in allen andern vegetativen Zellen, meistens sehr leicht zu bestimmen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0008-3

Da sich die letztere Pflanze, sowohl der kleinen Chromosomenzahl als ihrer schönen Ausbildung wegen, wie selten eine andere zum Studium der vegetativen Kerntheilungen eignet, möchte ich vorerst mit einigen Worten dieselben besprechen. Die charakteristische Chromosomenzahl vegetativer Kerntheilungen ist bei den Liliaceen bekanntlich 24. Die Zoologen nennen diese Zahl die Normalzahl oder die typische Chromosomenzahl der Species. Guignard[1]) hebt richtig hervor, dass diese Zahl, bei den Pflanzen wenigstens, in Wirklichkeit die Maximalzahl darstellt, welche in der betreffenden Art vorkommt. Bezüglich der wechselnden Chromosomenzahl oft nahe verwandter Arten hat zuerst Boveri auf das häufige Auftreten von Zahlen aus der Reihe 2, 4, 8, 16, 32 aufmerksam gemacht. Während ein Mehrfaches von drei bei zoologischen Objecten[2]) bis jetzt in zwei Fällen, bei Pflanzen meines Wissens noch nie beobachtet worden ist, tritt das gemischte Zweier- und Dreiersystem, vor allem die Zahlen 12 und 24 besonders häufig, so z. B. bei den meisten Liliaceen auf. Seltener dagegen, nämlich erst in zwei nun bekannten Beispielen, bei der von Guignard untersuchten Naias major und nun auch bei Trillium grandiflorum tritt uns die Grundzahl dieser gemischten Reihe 2.3 in den Reductionstheilungen entgegen.

In einer spätern Untersuchung der vegetativen Kerntheilungen von Trillium möchte ich noch ein Mal die Frage prüfen, ob sich nicht auch in den vegetativen Kernen vor der Theilung ein einheitlicher Chromatinfaden bildet und wenn dies der Fall ist, ob er bei der Quersegmentirung simultan oder succedan in die einzelnen Chromosomen zerfällt. Für die erstere Ansicht treten in den letzten Jahren die meisten Botaniker ein; succedane Theilungen sind an zoologischen Objecten schon vielfach beobachtet worden. So konnte z. B. für das Keimbläschen eines Copepoden, Canthocamptus, gezeigt werden, dass die Fadenschlinge successiv gemäss der Divisionsreihe 2.3.2.2 segmentirt wird und dass statt der an zweiter Stelle erfolgenden Dreiertheilung unter Umständen auch eine abermalige Zweiertheilung erfolgen kann. In Uebereinstimmung damit sind auch die Beobachtungen von Nemec,[3]) der in zahlreichen Fällen constatirte,

1) L. Guignard, Le développement du Pollen et la réduction chromatique dans le Naias major. Arch. d'anat. microscop. publ. par Balbiani et Ranvier. t. II. 1899 pag. 476.

2) cit. n. V. Häcker, Praxis u. Theorie der Zellen- u. Befruchtungslehre pag. 53.

3) B. Nemec, Ueber die karyokin. Kerntheilung in den Wurzelspitzen von Allium Cepa. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIII, 1899, pag. 819.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0009-1

dass bei den Kerntheilungen in der Wurzelspitze von Allium Cepa grosse freie Chromatinschleifen nachträglich noch in kleinere zerfielen, desgleichen meine Angabe,[1]) dass bei der dritten Kerntheilung im Embryosacke von Tulipa Gesn. in mehreren Fällen in den beiden am Scheitel stattfindenden Theilungen zuerst nur sechs Chromosomen, die sich also noch ein Mal quer zu theilen hatten, vorgefunden wurden. Eine weitere Beobachtung, welche für die succedane Theilung eines einheitlichen Chromatinfadens spricht, betrifft die Zahlenverhältnisse der in den vegetativen Kerntheilungen bei Trillium entstehenden Chromosomen. Während bei vielen andern untersuchten Pflanzen die vegetative Chromosomenzahl ziemlich starken Schwankungen unterworfen ist, habe ich bei Trillium mit geringer Mühe in einer grossen Anzahl von Kerntheilungen die Maximalzahl 12 bestimmt. Diejenige Zahl, die nach 12 am häufigsten vorkommt, ist 8. Es kommen also die Zweierreihe und die gemischte Zweier- und Dreierreihe nicht nur bei nahe verwandten Gattungen, so z. B. innerhalb der Liliaceen vor, von denen Allium[2]) und Galtonia[3]) die vegetative Chromosomenzahl 16, Tulipa, Lilium, Fritillaria, Paris etc. 24, Trillium 12 aufweisen, sondern gelegentlich auch neben einander, wie das Beispiel von Trillium zeigt, in den vegetativen Kerntheilungen einer und derselben Pflanze. Eine ähnliche Beobachtung scheint auch Dixon[4]) gemacht zu haben. Er fand bei Kerntheilungen am Vegetationspunkte von Lilium longiflorum die Chromosomenzahl 16 oder 24, freilich auch die dazwischen liegenden Zahlen 18, 20 und 22; bei den Reductionstheilungen der Pollenmutterzellen und im Embryosacke die gleiche Variation mit 8, 10, 12 Chromosomen.

Dieses Nebeneinandervorkommen der Zweier- und der gemischten Reihe bei den verschiedenen Gattungen der Liliaceen und in den Kerntheilungen der Kerne

---

1) A. Ernst, Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung des Embryosackes und des Embryo von Tulipa Gesn. Flora 1901, pag. 41 und Fig. 14 Taf. IV.

2) Ishikawa, Studies of reproductive elements. III. Die Entwickelung der Pollenkörner v. All. fistulosum. Ref. Bot. Centralbl. 1897B, pag. 211. — D. M. Mottier, Ueber die Chromosomenzahl bei der Entwickelung der Pollenkörner von Allium. Ber. d. d. bot. Ges. XV, 1897, pag. 474.

3) J. Schniewind-Thies, Die Reduction der Chromosomenzahl und die ihr nachfolgenden Kerntheilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. 1901.

4) Dixon, The nuclei of Lilium longiflorum — abnormal nuclei in the endosperm of Fritillaria imperialis. Proceedings of the r. Irish Acad. Vol. III. 1895.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0010-2

vegetativer Zellen derselben Species, sowie die Eigenthümlichkeit, dass Trillium nur die halbe Chromosomenzahl der so nahe verwandten Paris aufweist, was gewiss am einfachsten durch das Ausbleiben einer Zweiertheilung erklärt wird, sind geeignet, die succedane Quersegmentirung eines einheitlichen Chromatinfadens äusserst wahrscheinlich zu machen.

Auf die sehr früh erfolgende Längsspaltung der Chromosomen (Fig. 127—129 Taf. V), die Formen und Längenverhältnisse der Tochterchromosomen (Fig. 131—133 Taf. V), die Art des Auseinanderweichens u. s. w. werde ich an anderm Orte genauer eintreten.

Zu gleicher Zeit, da aus der äussersten Nucellusschicht sich das innere Integument hervor zu wölben beginnt, wächst die unter der Spitze des Nucellus gelegene Embryosackmutterzelle stärker als ihre Nachbarzellen. Sie unterscheidet sich von denselben nur durch dichteres Protoplasma und den Mangel an Vacuolen; ihr Kern stimmt ursprünglich mit demjenigen anderer Nucelluszellen vollständig überein (Fig. 133 Taf. V). Später hingegen nimmt er bedeutend an Grösse zu, rundet sich im Gegensatz zu den meist etwas ellipsoiden Nucelluskernen ab, so dass er bald mehr oder weniger Kugelform erhält. Da er nach dieser Vergrösserung im Vergleich zu anderen Kernen eine schwächere Färbung aufweist, scheint die Vergrösserung durch Zunahme der wenig färbbaren Bestandtheile bedingt zu sein, während allmählich die unveränderte Menge chromatischer Substanz nunmehr in lockerer Vertheilung in Gestalt grösserer und kleinerer Körnchen in dem vergrösserten Kernraum deutlich wahrnehmbar wird.

Die heterotypische Theilung des Kerns der Embryosackmutterzelle.

Wie die neuern Untersuchungen gezeigt haben, stimmen die Vorbereitungen zur Bildung eines neuen Individuums im Thierreiche mit den Vorbereitungen zur Bildung einer neuen Generation im Pflanzenreiche, der Sporenbildung der Kryptogamen und der Pollenkörner (Mikrosporen) und Embryosackzellen (Makrosporen) der Phanerogamen, überein. Während aber bei den Thieren auf diese Vorbereitungen unmittelbar die Befruchtungserscheinungen folgen, schiebt sich zwischen die Reduction der Chromosomenzahl und die Befruchtung bei den Pflanzen eine ganze Generation ein, deren Grösse von den Pteridophyten aufwärts

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0011-8

einer fortwährenden Reduction unterliegt. Dass die bei der Kerntheilung in den Embryosack-, Pollen- und Sporenmutterzellen erfolgende Reduction der Chromosomenzahl bis zur vollständigen Ausbildung der Geschlechtsprodukte, also je nach der Entwickelungshöhe der Pflanze durch die grössere oder kleinere Anzahl der Kerntheilungen der geschlechtlichen Generation anhält, hat zuerst Overton[1]) vermuthet und auch für die Gymnospermen (Ceratozamia mex.), Strasburger[2]) nachher für die Farne (Osmunda regalis) nachgewiesen. Wie also bei den Farnen und Gymnospermen die reducirte Chromosomenzahl nicht nur für die Geschlechtszellen, sondern für die gesammten Zellen der geschlechtlichen Generation (Prothallium der Pteridophyten, Endosperm der Gymnospermen) charakteristisch ist, so finden auch die Kerntheilungen, welche nach der Entstehung der Mikro- und Makrosporen der Phanerogamen bis zur Ausbildung der Geschlechtszellen noch erfolgen, mit reducirter Chromosomenzahl statt.

Während der ersten sichtbaren Vorbereitungen zur Kerntheilung in der Embryosackmutterzelle werden die bis dahin verschieden grossen Chromatinkörner gleichmässiger und ordnen sich allmählich zu einem feinen Faden, der den ganzen Kernraum in Form vieler Windungen wie ein Netzwerk durchzieht (Fig. 2 und Fig. 134). Dieser Faden verdichtet sich, indem die Körnchen chromatischer Substanz sich an der wenig färbbaren Grundsubstanz, dem Lininfaden zu dichten Massen, unregelmässigen Scheibchen oder, wie mir scheint, zu Kugeln zusammenziehen. Das Kernkörperchen liegt gewöhnlich im Centrum des Kerns, während der Chromatinfaden mit seinen Windungen mehr die peripherischen Theile des Kernraumes erfüllt. Schon in diesem frühen Stadium erfolgt die Längsspaltung des ganzen Fadens; derselbe enthält also dann statt der einen Reihe grösserer, zwei Reihen feinerer Chromatinkörner. Nachdem auch die weniger färbbare Substanz des Fadens sich gespalten hat, entfernen sich die Tochterfäden wenigstens stellenweise oft ziemlich weit von einander (Fig. 4 Taf. I).

Der Längssegmentirung folgt nun bei Paris die Quersegmentirung in die reducirte Anzahl von 12 Chromosomen. Bei dem Verkürzungs-

1) E. Overton, On the reduction of the chromosomes in the nuclei of Plants. Ann. of Bot. XI, 1893, pag. 139—143. — Ueber die Reduction der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. Zürich Bd. 38. 1893.

2) E. Strasburger, Ueber periodische Reduction der Chromosomenzahl im Entwickelungsgang der Organismen. Biolog. Centralbl. XIV, 1894, pag. 817 bis 838 und 849—866.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0012-4

processe ziehen sie sich gegen einen Punkt der Kernwand zusammen (Fig. 5 und 6). Aehnliche Kernbilder, in welchen ein Chromatinknäuel im Kernraum einseitig zusammen gezogen erscheint, sind sowohl im Thier- als auch im Pflanzenreiche bei der nach der numerischen Reduction der Chromosomen stattfindenden Kerntheilung schon vielfach beschrieben worden. Moore[1]) bezeichnete diesen Zustand des Kernes als Synapsis, indem er annahm, dass in diesem Knäuel die vermuthliche, zur Chromosomenreduction führende Chromosomenverschmelzung stattfinde. Später wurde diese Bezeichnung von verschiedenen andern Forschern bloss im Sinne von Zusammendrängung verwendet. Die Ansichten über Entstehung und Bedeutung dieses Stadiums sind sehr verschieden. Vielfach wurde die Meinung geltend gemacht, dass die Contraction nicht eine Phase der natürlichen Entwickelung darstelle, sondern nur auf unvollkommener Fixirung eines Zustandes ungewöhnlicher Empfindlichkeit der chromatischen Substanz beruhe.[2]) Dem stehen besonders die Beobachtungen von E. Sargant,[3]) die dieses Synapsisstadium auch am frischen Material beobachtet haben will, sowie andere Beobachtungen von Farmer[4]) an Lebermoosen, Wiegand[5]) bei Convallaria, Potamogeton etc. gegenüber. Der Eintritt dieser Zusammenziehung scheint allerdings bei den verschiedenen Pflanzen nicht genau zur gleichen Zeit zu erfolgen; bei Convallaria ist zur Zeit der Synapsis noch keine Andeutung von Längsspaltung vorhanden, bei Lilium Martagon zeigt der sich contrahirende Chromatinfaden zwei Reihen von Chromatinkörnchen und bei Paris endlich geschieht die Contraction erst nach erfolgter Längsspaltung. Trotzdem bin ich überzeugt, dass wir diese merkwürdige Contraction der chromatischen Substanz auch bei Paris als eine zum normalen Entwickelungsprocess gehörende Phase aufzufassen haben, da nicht

---

1) J. E. Moore, On the essential similarity of the process of chromosome reduction in animals and plants. Ann. of Bot. IX, 1895, pag. 435.

2) z. B.: D. M. Mottier, Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwickelung des Embryosackes und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXI, 1897, pag. 125—158.

3) E. Sargant, The formation of the sexual nuclei in Lilium Martagon. I. Oogenesis. Ann. of Bot. X, 1896; II. Spermatogenesis. Ann. of Bot. XI, 1897.

4) J. B. Farmer, On spore formation and nuclear division in the Hepaticae. Ann. of Bot. IX, 1895, pag. 482.

5) K. M. Wiegand, The development of the microsporangium and microspores in Convallaria and Potamogeton. Bot. Gazette Vol. XXVIII, 1899, pag. 328—359.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0013-0

nur die Präparate alle Stadien der Zusammenziehung darbieten, sondern weil es überhaupt nicht wahrscheinlich ist, dass nur bei dieser einzigen Theilung und sonst weder bei den andern Theilungen mit reducirter Chromosomenzahl noch bei den vegetativen Kerntheilungen im entsprechenden Stadium eine ähnliche Empfindlichkeit dem Fixirungsmittel gegenüber sich äussern sollte.

Das Kernkörperchen oder die in grösserer Zahl vorkommenden kleinen Nucleolen liegen in diesem Stadium ausserhalb des Chromatinknäuels. Sowohl bei Thieren als auch bei zahlreichen Pflanzen wird der Nucleolus vollständig aus dem Kern ausgestossen und ist entweder als Ganzes oder dann sind nach seinem Zerfall die einzelnen Stücke noch längere Zeit im Plasma nachzuweisen. Solche Beobachtungen sind z. B. von Farmer,[1]) Belajeff[2]) und Zimmermann[3]) an Pollenmutterzellen, von Guignard und Zimmermann in Embryosackmutterzellen und von Strasburger auch an vegetativen Zellen gemacht worden. Während demnach der Uebertritt ungelöster Nucleolarsubstanz in das Cytoplasma bei pflanzlichen Zellen sehr verbreitet ist, dürfte nach Häcker bei thierischen Kernen die Lösung der Nucleolen vor dem eigentlichen Beginn der Kerntheilung die regelmässigere Erscheinung sein.

Bei Paris und Trillium sind die Kernkörperchen in diesem Stadium durch Eosin nicht mehr intensiv färbbar; während der weitern Vorbereitungen zur Theilung erfolgt ihre Lösung von innen durch Bildung einer oder mehrerer grosser Vacuolen, so dass sie zu Hohlkugeln werden, deren dünne Wandung zur Zeit der Anordnung der Chromosomen zur Aequatorialplatte in Stücke zerfällt oder vollständig aufgelöst wird.

Bei der fortschreitenden Contraction der längsgespaltenen Chromatinsegmente, wobei einzelne Schleifen oft lange gestreckt bleiben und an entferntern Stellen der Kernoberfläche zu haften scheinen, sind wahrscheinlich die Mitten der Chromosomen gegen das Centrum gerichtet. Durch die starke Verkürzung der langen Segmente und die fast vollständige Verschmelzung der vorher getrennten Längs-

---

1) J. B. Farmer, On nuclear division in the pollenmother-cells of Lilium Martagon. Ann. of. Bot. VII, 1893, pag. 392—396. — Ueber Kerntheilung in Lilium-Antheren. Flora 1895, Heft 1.

2) Wl. Belajeff, Ueber die Karyokinese in den Pollenmutterzellen von Larix und Fritillaria. Ref. im bot. Jahrbuch XX, 1892. Erste Abtheil. 533.

3) A. Zimmermann, Die Morphologie und Physiologie des pflanzl. Zellkerns. Jena 1896, pag. 65.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0014-6

hälften entsteht ein dichter Knäuel, aus welchem die Enden der Chromosomen wie von einer Stachelkugel ausstrahlen (Fig. 7 Taf. I). Nach beendigter Verkürzung weichen die Chromosomen aus einander und zerstreuen sich in einem Raum, der etwa dem frühern Kernraum entspricht, dessen Contour allerdings nicht mehr wahrnehmbar ist. Fig. 8 Taf. I zeigt uns einige Chromosomen von hufeisenförmiger Gestalt, deren Umbiegungsstellen noch nach dem Centrum des Knäuels gerichtet sind. Mit der Entfernung der Chromosomen aus dem Knäuel erfolgt bei den meisten derselben gleichzeitig eine Streckung; eine geringe Zahl freilich behält die U-förmige Gestalt noch längere Zeit bei. Während des Stadiums des lockern Knäuels und der Einordnung der Chromosomen in die Aequatorialplatte beginnen sich ihre Längshälften wieder von einander zu lösen. Diese Lösung erfolgt entweder an einem oder an beiden Enden, auf kürzere oder grössere Strecken hin. Es entstehen dadurch auch hier die merkwürdigen X-, Y- und V-förmigen Chromosomen, auf die zuerst Belajeff[1]) aufmerksam machte und deren Aehnlichkeit mit den Bildern der heterotypischen Kerntheilungen hervorhob, welche Flemming bei den Spermatocyten des Salamanders beschrieben hat.

Bei Trillium werden nach der Einfügung der sechs Chromosomen in die Kernplatte (Fig. 135 Taf. V) die beiden Längshälften jedes Mutterchromosoms oft schon so weit aus einander gezogen, dass häufig ihre vollständige Trennung erfolgt (Fig. 136—142 Taf. V).

An einzelnen Mutterchromosomen von Paris und Trillium sind schon Andeutungen einer senkrecht zu der ersten Theilungsebene erfolgenden zweiten Längstheilung wahrnehmbar (Fig. 14 *c—f* Taf. I und Fig. 142 Taf. V). Im Stadium des Muttersterns stellen sich die Mutterchromosomen in allerdings ziemlich unregelmässiger Anordnung in die äquatoriale Zone, wobei meistens die Spitze des V oder der kurze Schenkel des Y der Achse der Spindelfigur zugekehrt erscheint. Durch die Verkürzung der achromatischen Spindelfasern werden die noch an einander haftenden Tochterchromosomen aus einander gezogen und gegen die Pole hin befördert (Fig. 15 und 16 Taf. I).

Während die Vorbereitungen zur Theilung, die Bildung des lockern Knäuels, der Aequatorialplatte und der Spindelfigur längere

---

1) Wl. Belajeff, Ueber die Karyokinese in den Pollenmutterzellen von Larix und Fritillaria.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0015-1

Zeit in Anspruch nehmen, findet die Trennung der Tochterchromosomen offenbar rasch statt. Von den in den Fig. 15 und 16 dargestellten Stadien, welche zeigen, wie die Tochterchromosomen an den Spindelfasern mit ihrem einen Ende nach den Polen gerichtet werden und den Stadien der Fig. 18—21, wo die Chromosomen ins Diasterstadium gelangen, sind keine Uebergänge vorhanden. Während der kurzen Zeit, welche diese Wanderung der Tochterchromosomen wohl beansprucht, müssen ihre Längshälften, die Enkelchromosomen, sich trennen, so dass die Tochterchromosomen in völlig veränderter Form im Diaster eintreffen.

Die Längshälften (Tochterchromosomen) der V-, X- und Y-förmigen Mutterchromosomen des Monasters sind in ihrer grossen Mehrzahl kurze, stäbchen- oder wurstförmige, nur wenig gebogene Gebilde. Die durch die zweite Längsspaltung entstandenen Schenkel (Enkelchromosomen) der Tochterchromosomen zeigen im Diaster nur die halbe Breite der Mutterchromosomen. Sie liegen entweder deutlich differenzirt vollständig neben einander oder bilden bei verschieden starker Trennung V-, U- und O-förmige Figuren. Während des Ueberganges der Tochteraster in die Tochterknäuel legen sich die Längshälften wieder enger aneinander. Die einzelnen Chromosomen stellen sich bei der Bildung der Tochterkerne so, dass sie das eine Ende dem Centrum, das andere der Peripherie der Kernanlage zukehren und das in Fig. 22 Taf. I dargestellte Präparat lässt es sehr wahrscheinlich erscheinen, dass sie an den Enden mit einander verschmelzen. Die scharfen Umrisse, welche den Chromosomen dieser Theilung vom Stadium des dichten Knäuels bis zum Diaster der längsgespaltenen Tochterchromosomen eigen sind, verschwinden nun und in dem verschwommen contourirten Kernfaden sind nur noch zwei Reihen stärker färbbarer Körnchen als die letzten Merkmale der wieder verschmolzenen Längs- (Enkel-) segmente sichtbar. Während der Kernfaden sich mehr und mehr streckt und sich in zahlreiche Windungen legt, wird er immer undeutlicher; Kernsaft, Kernmembran und Kernkörperchen, die Merkmale des ruhenden Kernes, treten auf.

Die frühzeitige erste Längsspaltung, die lange Dauer der Phase des lockern Knäuels, die Vertheilung der Chromosomen während derselben, sowie deren besondere Formen, der rasche Uebergang vom Monaster in das Diasterstadium, also alle die Merkmale der heterotypischen Kerntheilung treten uns, freilich mit individuellen Abweichungen, bei dieser Theilung des Kerns der Embryosackmutterzelle entgegen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0016-7

Die Theilung der Embryosackmutterzelle und die Vorbereitungen zur zweiten (homöotypischen) Kerntheilung.

Gleichzeitig mit den Veränderungen, welche aus den zusammentretenden Tochterchromosomen die Tochterkerne schaffen, zieht sich an den Spindelfasern eine im Hämatoxylin-Eosingemisch röthlich färbende Substanz gegen den Aequator hin und veranlasst hier die Entstehung neuer Fasern von ganz ungleicher Länge, die gegen die Kerne hin frei auslaufen, an ihrem äquatorialen Ende dagegen durch Einlagerung kleiner Körnchen verdickt sind. In dieser bald die ganze Zellbreite einnehmenden Tonnenfigur entsteht die leicht gekrümmte äquatoriale Zellplatte (Fig. 22 und 26), die erste Anlage einer später mächtig entwickelten Querwand. Diese erscheint gallertig aufgequollen und ist auch noch im fixirten Zustande stark lichtbrechend. Aehnliche, in dicken Massen auftretende Membranen sind nach Berthold[1]) die bei der Vierertheilung vieler Pollenmutterzellen häufig wahrnehmbaren Leisten. Aehnlich, wie diese sammt der ganzen Membran der Pollenmutterzelle bald wieder in Lösung übergeführt werden, verschwindet auch die Querwand bei der weiteren Entwickelung der einen der beiden Tochterzellen, indem sie die andere mit der trennenden Membran verdrängt und resorbirt. Die Entwickelung und das weitere Schicksal der beiden Tochterzellen bietet ein schönes Beispiel für die allmähliche Reduction der Zellenzahl bei der Theilung der Embryosackmutterzelle. J. Schniewind-Thies[2]) hat in einer Serie von vier Pflanzen (Galtonia candicans, Convallaria majalis, Scilla sibirica und Tulipa Gesn.) ebenfalls die Reduction der Chromosomenzahl bei der Ausbildung des Embryosackes verfolgt und dabei gefunden, dass unzweifelhaft in der bei Galtonia und Convallaria erfolgenden Theilung der Embryosackmutterzelle in vier, den vier Pollenzellen einer Tetrade entsprechenden Zellen das ursprüngliche Verhältniss zu sehen ist und „dass diejenigen Fälle, in welchen die Archesporzelle sich nur einmal theilt (Scilla), bereits eine weitergehende Reduction vorstellen, die noch einen Schritt weiter in jenen Fällen zurücklegt, in welchen die Archesporzelle direct zur Embryosackmutterzelle wird“ (Lilium, Tulipa). Paris steht nun offenbar in Bezug auf diesen Reductionsvorgang direct zwischen den zwei durch Galtonia und Scilla repräsentirten Stufen. Die beiden Tochterzellen sind zuerst von genau gleicher Grösse und wachsen gleich

1) Berthold G., Studien über Protoplasmamechanik, 1886, pag. 187.
2) J. Schniewind-Thies op. cit.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0017-3

rasch. Erst später überflügelt die eine der beiden ihre Schwesterzelle, was sich in der Regel zuerst dadurch anzeigt, dass die Querwand in die andere Zelle vorgewölbt wird. Die so begünstigte Zelle ist in der grossen Mehrzahl der Samenknospen die untere, indessen sind auch eine Anzahl Fälle zu verzeichnen, wo die obere Zelle die untere vollständig verdrängte und zum normalen Embryosack wurde. Fast immer theilt sich aber vorerst der Kern der später verschwindenden Zelle mit demjenigen der anderen gleichzeitig (Fig. 42 Taf. II). Die kräftigere Entwickelung der unteren Zelle bewirkt dann aber, dass nur etwa in der Hälfte dieser Stadien die beiden Kerne der oberen Zelle sich noch vollständig ausbilden; in den anderen wird schon während des Verlaufs der Theilung (Fig. 49 und 58) oder dann unmittelbar nach derselben (Fig. 47, 56 und 57), also noch bevor das Ruhestadium der zweikernigen Embryosackzelle und die Bildung der centralen Vacuole erfolgt, ihre Verdrängung vollständig. In wenigen Fällen nur folgt dieser zweiten Kerntheilung entweder in der unteren oder der oberen Zelle eine erneute Zelltheilung (Fig. 54 und 55).

Die Querwand wird nun immer stärker in die zur Resorption bestimmte Zelle vorgewölbt; auch die seitlichen und oberen Nucelluszellen suchen sich auf ihre Kosten auszudehnen. Sie zeigt alle Zeichen der Degeneration; ihr Plasma hat sich von der Membran zurückgezogen und speichert wie die oft zusammengeballten Kerne (Fig. 48 und 59 Taf. II) bei der Färbung reichlich Eosin auf.

Bei Trillium ist der Reductionsvorgang in den Theilungen der Embryosackmutterzelle etwas weiter vorgeschritten als bei Paris und zeigt ungefähr das für Scilla angegebene Verhalten. In vielen Fällen scheint die obere zur Resorption bestimmte Zelle schon von Anfang an kleiner angelegt zu werden (Fig. 143 Taf. II); die Theilung ihres Kerns erfolgt nur in einer kleineren Anzahl von Samenknospen (Fig. 145); Stadien aber, wie das in Fig. 150 dargestellte, sind schon als nur noch selten auftretende Rückschläge aufzufassen.

Eine solche der Bildung der Richtungskörperchen bei den Reifungserscheinungen der thierischen Eier vollständig homologe Verkürzung in der Ontogenese, wie sie uns in diesen Beispielen an der Embryosackmutterzelle entgegentritt, ist, wie auch die neueste Untersuchung von Strasburger[1]) wieder constatirt, bei der Entwickelung der Pollenkörner (Mikrosporen) noch nie beobachtet worden (in Analogie mit der Spermatozoenbildung).

1) Strasburger E., Einige Bemerkungen zu der Pollenbildung bei Asclepias. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XIX, 1901, pag. 450—461.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0018-9

Dieses übereinstimmende Verhalten bei Thieren und Pflanzen zeigt also, dass im ganzen organischen Reiche in der Zahl der weiblichen Geschlechtszellen im Verhältniss zu den männlichen mit der fortschreitenden Entwickelung sich eine Reduction immer mehr geltend macht.

Die homöotypische Kerntheilung in den beiden Tochterzellen.

Die zweite Kerntheilung in der Entwickelung des weiblichen Apparates folgt auch bei Paris und Trillium der ersten schon nach ganz kurzer Zeit nach. Indessen werden in den verschiedenen Samenknospen desselben Fruchtknotens nicht, wie z. B. in den Antheren von Lilium Martagon beide Theilungen neben einander getroffen. Verwechslungen, die bei den häufig nicht median geschnittenen Samenknospen zu befürchten wären, können also bei sorgfältiger Untersuchung nicht wohl begangen werden. Ich habe mich überdies bemüht, meine Bilder immer nur aus Samenknospen zu wählen, in welchen die beiden Tochterzellen zu sehen waren. Einige schöne Kerntheilungen, bei denen nicht zu entscheiden war, ob sie der oberen oder unteren Zelle oder eventuell der Embryosackmutterzelle angehörten, die daher nur nach der Form der Chromosomen dem zweiten Theilungsschritt zugesprochen werden mussten, sind in der Darstellung unberücksichtigt geblieben.

Zunächst treten in dem Kernfaden wieder zwei Reihen von Chromatinkügelchen auf, die durch eine hellere Zone von einander getrennt sind (Fig. 29 Taf. I). In einem etwas späteren Stadium hat der Kernfaden eine schärfere Begrenzung erlangt und die Chromatinkörperchen liegen nunmehr in zwei schon etwas weiter von einander entfernten Reihen. Das Kernkörperchen ist in diesen Stadien gewöhnlich deutlich wahrnehmbar (Fig. 30). Der Wiederausbildung der beiden Längshälften des Chromatinfadens folgt unmittelbar die Quersegmentirung. Diese einleitenden Vorgänge beim zweiten Theilungsschritt bei Paris unterscheiden sich wesentlich, wie wir z. B. aus der Beschreibung Guignard's[1]) bei Naias major ersehen können, von dem bei anderen Pflanzen fast allgemein geschilderten Verhalten: „Pendant la réconstitution de ces derniers (der zwei Tochterkerne der Pollenmutterzelle) les chromosomes se soudent par leurs extrémités libres pour reformer un filament nucléaire. A la seconde division, le filament oriente ses replis de façon que leurs points de courbure se

1) Guignard L., Le développ. du pollen . . . pag. 482.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0019-7

trouvent placés, les uns au voisinage des pôles, les autres à l'équateur du fuseau. La rupture s'effectue ensuite aux points de courbure voisins des pôles, tandis qu'elle n'a pas lieu à l'équateur; il en résulte des chromosomes à deux branches, dirigées parallèlement à l'axe du fuseau. Ces branches se rapprochent bientôt l'une de l'autre et présentent l'aspect d'un U, ce qui donne à penser que les chromosomes ne sont autres choses que ceux qui s'étaient rendus aux pôles pendant la première division. On n'observe pas, en effet, de dédoublement longitudinal pendant les prophases de la seconde division; ce dédoublement serait représenté par la seconde scission longitudinale des chromosomes à la première division."

Die Identität der in den Prophasen der zweiten Theilung entstehenden Chromosomen mit denjenigen der Anaphasen der ersten Theilung, wie es Guignard in den Pollenmutterzellen von Naias darstellt, Strasburger[1]) und Grégoire[2]) bei Lilium, der erstere ferner bei Iris, Tradescantia, Podophyllum nachzuweisen unternahm, kann bei Paris, wie meine Beschreibung zeigt, höchstens vermuthet werden.

Die Längshälften der Chromosomen liegen häufig in Form zweier Stäbchen neben einander (Fig. 32 Taf. I), in andern Fällen bleiben sie nur mit dem einen Ende vereinigt, während sich die freien Schenkel umschlingen oder getrennt verlaufen. So entstehen auf's Neue Ringe, Schleifen, Hufeisen und seltener auch kreuzartige Gruppirungen (Fig. 33—35 Taf. I u. II) von Chromosomenhälften, also wirklich Figuren, die auch bei Paris auffallend mit denjenigen der Anaphasen der ersten Teilung übereinstimmen. Wenn sich diese Chromosomen in die Aequatorialebene einzustellen beginnen, sind ihre Umrisse wieder ganz scharf geworden; häufig sind nun auch die Längshälften an dem einen Ende derart mit einander verschmolzen, dass man ohne Kenntniss der früheren Formen auf die Existenz einheitlicher U-, O- und S-förmiger Chromosomen schliessen könnte. Bei einzelnen (Fig. 37) bleibt indessen die Zusammensetzung aus zwei vorher ganz getrennten Längshälften immer noch zu erkennen. Die Anordnung der Chromosomen in die Spindelfigur entspricht, wie bei der ersten Theilung, wieder nicht einem allgemeinen Schema (Fig. 40—42). Die meisten Chromosomenpaare stellen sich in die

1) Strasburger E., Ueber Reductionstheilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Jena 1900.

2) Gregoire V., Les cinèses polliniques chez les Liliacées. La cellule. T. XVI, 1899, pag. 35.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0020-8

Peripherie, nur wenige in die centralen Partien ein. Sind die Längshälften noch stark getrennt, so ist häufig die eine nach dem einen, die andere nach dem andern Pole gerichtet, während die Vereinigungsstelle in der Aequatorialebene liegt; in andern Fällen aber liegen die Chromosomen mit fast vollkommen vereinigten Tochterchromosomen ganz in der Aequatorialebene. Die Spindelfasern setzen dann sehr häufig in der Mitte der Chromosomen an, während sie bei der ersten Theilung immer, bei der zweiten auch in allen andern Fällen an einem Ende des Chromosoms ansetzen.

Die Achse der Spindelfigur nimmt meistens eine Mittelstellung zwischen der Längsachse und der Diagonale der Embryosackzelle ein. Wenn in beiden Tochterzellen die Theilung des Kerns erfolgt, stehen die Aequatorialebenen der beiden Theilungsfiguren (Fig. 42 Taf. II) senkrecht zu einander.

In einer grossen Zahl der Kerntheilungen nehmen nicht alle Chromosomen an der Bildung der neuen Kerne theil. Einzelne ganze Chromosomen, oder auch getrennte Tochterchromosomen, bleiben entweder in der Aequatorialebene oder auf dem Wege nach den Polen der Spindelfigur zurück (Fig. 44 Taf. II). Sie runden sich gewöhnlich ab und werden nachher innerhalb des Plasmas der ganzen Zelle mit einer kleinen Plasmamenge umgeben, die oft durch eine deutliche Linie vom übrigen Plasma getrennt erscheint (Fig. 51 Taf. II). Aehnliche Unregelmässigkeiten treten übrigens auch schon bei der Theilung des Kerns der Embryosackmutterzelle gelegentlich auf (Fig. 24 Taf. I). In vielen Samenknospen sind solche unregelmässig verlaufende Kerntheilungen in der Mehrzahl der Nucelluszellen erfolgt (Fig. 52 Taf. II), so dass in denselben ausser dem eigentlichen grossen Kern in den Protoplasmasträngen ebenso stark gefärbte, immer auch vollkommen kugelige Kernchen vorhanden sind. Diese Anomalie zeigt also eine gewisse Uebereinstimmung mit der von Juel[1]) während der Pollenbildung von Hemerocallis fulva beobachteten Bildung von kleinen, theilungsfähigen Kernen in den Pollenmutterzellen. Theilungen dieser kleinen Kerne, die bei Hemerocallis so häufig erfolgen sollen, wurden weder in der Embryosackmutterzelle noch in den Nucelluszellen beobachtet.

Die aus einander weichenden Tochterchromosomen (Fig. 43—47 Taf. II) sind gewöhnlich stäbchenförmig, wenige weisen noch schwache

1) O. H. Juel, Die Kerntheilungen in den Pollenmutterzellen von Hemerocallis fulva und die dabei auftretenden Unregelmässigkeiten. Jahrb. f. wiss. Bot. XXX. 1897. Taf. VI—VIII, pag. 205—226.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0021-4

Krümmungen auf. Das Diasterstadium dieser Theilung (Fig. 45) unterscheidet sich mit der einfachen Form seiner Chromosomen wesentlich von dem gleichen Stadium der vorausgegangenen heterotypischen Kerntheilung. Die Chromosomen treten zum dichten Knäuel zusammen, aus dem innerhalb der entstehenden Kernmembran bald ein feiner Fadenknäuel (Fig. 49 u. 50 Taf. II) hervorgeht.

Die Eigenthümlichkeiten der geschilderten beiden ersten Kerntheilungen der Embryosackmutterzelle werden wohl in erster Linie durch das Eintreten der numerischen Reduction der Chromosomen bedingt, dann aber auch durch die in Uebereinstimmung mit der Pollenbildung phylogenetisch unzweifelhaft vorgekommene Tetradenbildung.[1]) In Anpassung an eine rasche und gleichmässige Tetradenbildung ist das Ruhestadium der Kerne nach der ersten Theilung möglichst abgekürzt und die für die zweite Theilung erforderliche Längsspaltung, sowohl bei Embryosack- als Pollenmutterzellen, in den ersten Theilungsschritt hinein verlegt worden. Da nun aber bei der immer fortschreitenden Reduction der Embryosackzellen-(Makrosporen) tetrade die in Anpassung an die Tetradenbildung erworbenen Abweichungen von den gewöhnlichen Kerntheilungen unnütz geworden sind, ist es leicht erklärlich, dass die zweite Theilung, der ja keine Zellbildung mehr folgt, bei Paris vortheilhafter sich erst nach einem kurzen Ruhestadium der beiden Kerne vollzieht. Der Eintritt in dieses Ruhestadium hat die Verschmelzung der Längshälften der Chromosomen, der letztern zu einem einheitlichen Chromatinfaden, sowie die grösste Abweichung, welche die von mir geschilderte Kerntheilung im Vergleich zu den bisherigen Angaben aufweist, die neue Längsspaltung des Chromatinfadens zur Folge. Die Einleitung der homöotypischen Kerntheilung durch eine erneute Längsspaltung eines einheitlichen Chromatinfadens ist meines Erachtens ein Versuch, diese Theilung, deren besondere Abweichungen für die Entwickelung werthlos geworden sind, den übrigen Kerntheilungen, die nach ihr mit reducirter Chromosomenzahl stattfinden, wieder gleich zu gestalten.

Die in den vorstehenden Abschnitten gegebene Schilderung der hetero- und homöotypischen Kerntheilung bezieht sich nur auf Paris quadrifolia. Ich habe die entsprechenden Vorgänge bei Trillium

---

1) O. H. Juel, Beiträge zur Kenntniss der Tetradenbildung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXV 1900, pag. 626—659.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0022-0

hier nicht beschrieben, weil ich nachträglich während des Litteraturstudiums fand, dass vor zwei Jahren die Theilungsvorgänge in den Pollenmutterzellen dieser Pflanze von Atkinson[1]) untersucht worden sind. Da seine Annahme einer eigentlichen Reductionstheilung beim zweiten Theilungsschritte vom Ergebniss meiner bisherigen Untersuchung der Embryosackmutterzellen abweicht, beschloss ich, mit der endgültigen Darstellung dieses Theils meiner Arbeit noch zuzuwarten und in einer besondern Arbeit die Chromosomenreduction in den Pollen- und Embryosackmutterzellen von Trillium vergleichend darzustellen.

Die Vacuolenbildung im Wachsthum des zweikernigen Embryosackes.

Auf die homöotypische Kerntheilung folgt, wie schon erwähnt worden ist, weder bei Paris noch bei Trillium eine Zelltheilung. Die periodisch erfolgende, numerische Reduction der Chromosomen hat bekanntlich den Zweck, zu verhindern, dass die Chromosomenzahl bei jedem Befruchtungsact sich verdopple. Nach der hetero- und homöotypischen Theilung sind aber vor Bildung der Geschlechtszellen bei den Angiospermen in den Pollenzellen noch zwei, in den Embryosackzellen noch 1—3 weitere Kerntheilungen nothwendig. Bis zum Eintritt der ersten dieser Theilungen verstreicht bei Paris und Trillium ein längerer Zeitraum. Während desselben erfolgt das Hauptwachsthum der Embryosackzelle, sowie auch durch reichlichere Ernährung eine Vermehrung der chromatischen Substanz und damit auch ein Wachsthum der beiden Kerne.

In dem gesammten Plasma der wachsenden, zweikernigen Embryosackzelle differenziren sich zunächst, von den Kernen nach allen Richtungen ausstrahlend, eine grosse Zahl etwas stärker färbbarer Fäden (Fig. 53 Taf. II), die sich durch Verschmelzung zu verdichten scheinen, während in den entstehenden Zwischenräumen sich langgestreckte, schmale Safträume bilden (Fig. 145 Taf. V). Von diesen verschwinden in der Folge die meisten wieder. Nur einige wenige, zwischen den beiden Kernen gelegene (Fig. 59 u. 146) vergrössern sich stark und vereinigen sich schliesslich zur grossen centralen Vacuole des Embryosackes. Diese drängt das gesammte Plasma in zwei grössere Portionen am obern und untern Ende der Zelle und zu einem verbindenden, dünnen seitlichen Wandbeleg zusammen (Fig. 60—61 Taf. II; Fig. 147—150 Taf. V).

1) G. F. Atkinson, Studies on reduction in plants. Bot. Gazette. July 1899 pag. 1—26.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0023-5

In meiner Arbeit über die Embryologie von Tulipa Gesn. habe ich angeführt, wie bei dieser Pflanze sehr häufig an Stelle einer centralen, durch Verschmelzung kleiner Vacuolen an jeder andern Stelle eine grosse Vacuole sich bilden kann, welche die beiden Kerne zusammen entweder an das eine oder das andere Ende des Embryosackes drängt und so zu Entwickelungsstörungen Anlass gibt. Sowohl bei Paris als auch bei Trillium können ähnliche Abweichungen eintreten; in den in Fig. 68 und 149 dargestellten Embryosäcken ist eine seitliche, in der in Fig. 160 Taf. VI zur Darstellung gebrachten Embryosackanlage eine grundständige Vacuole gebildet worden, so dass die spätern Kerntheilungen in einer einheitlichen Plasmaansammlung stattfinden. Das Wachsthum der Embryosackzelle und das Ruhestadium der beiden Kerne dauert bei Paris und Trillium etwa vierzehn Tage.

Während der Vergrösserung der Embryosackzelle scheint manchmal in einzelnen Fruchtknoten von Trillium fast durchweg eine Fragmentation der beiden Kerne zu erfolgen. Die so entstehenden Kernpaare sind meistens zusammen nur so gross wie der einzelne Kern, dem sie ihren Ursprung verdanken; sie haben unregelmässige Gestalt und liegen immer hart an einander, scheinen sogar oft noch mit einander in Verbindung zu stehen. Es liegen hier also ähnliche Verhältnisse vor, wie sie Farmer[1]) bei Lilium Martagon beobachtet hat. Da die zweite Kerntheilung im Embryosack, die überdies zur Bildung von vier bedeutend grösseren Kernen führt, als sie uns in diesen Fragmentationen vorliegen, erst später stattfindet und in Fruchtknoten mit diesen Theilungsstadien keine Embryosackanlagen mit den vier kleinen Kernen mehr vorkommen, nehme ich an, dass sich die Kernpaare vor der erfolgenden Theilung wieder zu je einem Kern vereinigt haben. In der Umgebung der beiden Kerne, besonders zur Zeit ihrer Theilung, treten häufig kleine Stärkekörner auf, wie es auch für viele Pollenmutterzellen bereits beschrieben worden ist.[2])

Die zweite Kerntheilung in der Embryosackzelle.

Mit dem Wachsthum der Embryosackzelle und ihrer centralen Vacuole geht zuerst nur eine geringe Vergrösserung der beiden ruhenden Kerne einher. Erst wenn sich diese zur folgenden Theilung

1) Farmer J. B., Direct nuclear division in the embryosac of Lilium Martagon. Ann. of Bot. X, 1896, pag. 107—108.

2) Berthold G., Studien über Protoplasmamechanik, 1886 pag. 187.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0024-1

vorbereiten, nimmt ihr Volumen wesentlich zu. Aus dem dichten Chromatinnetzwerk differenzirt sich wieder ein deutliches Chromatinband, das in zahlreichen engen Windungen im Kerninnern verläuft (Fig. 65 Taf. III). Durch Quersegmentirung zerfällt es in die einzelnen Chromosomen und zwar, was ich besonders hervorheben möchte, sowohl im obern, als auch im untern Kern in die reducirte Anzahl. Der Chromosomenknäuel besteht also auch im untern Kern (Fig. 66 Taf. III; 151 Taf. V) bei Paris aus 12, bei Trillium aus sechs sehr deutlich wahrnehmbaren Chromosomen von I-, S- oder U-förmiger Gestalt. Die Längssegmentirung in die Tochterchromosomen ist meistens schon während der Einordnung in die Aequatorialplatte wahrzunehmen. In dem in Fig. 67 dargestellten Stadium sind die Tochterchromosomen nur noch an dem Ende mit einander verschmolzen, welches dem Centrum der Kernspindel zugerichtet ist, während die freien Schenkel weit aus einander gespreizt sind. Die aus einander weichenden Tochterchromosomen unterscheiden sich von denjenigen der beiden vorausgangenen Theilungen durch die fast ausnahmslos stäbchenförmige Gestalt und von der homöotypischen im Besondern noch durch die geringere Dicke und bedeutendere Länge.

Die Figuren 62—64 Taf. II, welche die beiden Kerntheilungen aus demselben Embryosack im Diasterstadium darstellen, lassen ersehen, dass allen vier Kernen des Embryosackes, also auch demjenigen (Fig. 64), aus welchem später der untere Polkern und einer der Antipodenkerne entstehen werden, genau die reducirte Chromosomenzahl zugetheilt wird.

Die dritte Kerntheilung in der Embryosackzelle.

Nach der zweiten Kerntheilung treten die vier Kerne allerdings nur für kurze Zeit in den Ruhestand. Sie sind vollkommen gleich ausgebildet und die beiden Gruppen am oberen und unteren Ende des Embryosackes stimmen so genau überein, dass ihre Bilder wohl mit einander vertauscht werden könnten. Die centrale Vacuole ist bei Paris und Trillium auf diesem Stadium schon von bedeutender Grösse, während sie nach der von Guignard und Sargant abweichenden Darstellung von Mottier bei Lilium Martagon noch nicht entstanden sein soll.[1]) Der Embryosack nimmt fortwährend noch an Grösse zu und verdrängt in diesem Stadium hauptsäch-

1) Mottier D. M., Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwickelung des Embryosackes. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXI pag. 136.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0025-7

lich die gegen die Mikropyle hin liegenden Schichten des Nucellus. Bei Paris war die Embryosackmutterzelle von einem 5—7, bei Trillium dagegen häufig von einem 8—12 Zellschichten mächtigen Mantel überwölbt. Die Auflösung dieser Zellschichten geht nun in der Folge so rasch vor sich, dass nach der Differenzirung der Zellen im Embryosacke bei beiden Pflanzen nur noch 3—4 Zellschichten über dem Scheitel des Embryosackes vorhanden sind.

Die Kerntheilungen des dritten Theilungsschrittes sind sehr leicht und schön zu verfolgen. Sie finden unmittelbar vor dem Oeffnen der Blüthen statt. Die vier Kerne wachsen vor der Theilung noch bedeutend; die chromatische Substanz ordnet sich zu einem stark gewundenen Faden an (Fig. 71—73 Taf. III), der sich nach und nach zur Breite gewöhnlicher Chromosomen verdichtet. Nach der Quertheilung sind die Segmente noch von bedeutender Länge und durchziehen, gerade gestreckt oder in engen Schleifen, das Kerninnere (Fig. 74—76 Taf. III und Fig. 153 Taf. V). Bis zu ihrer Anordnung in die Kernplatte erfolgt noch eine bedeutende Verkürzung. Die grosse Zahl von Embryosäcken, die mit Stadien des letzten Theilungsschrittes gefunden werden, rechtfertigt die Vermuthung, dass diese Theilung, ähnlich wie die heterotypische, langsamer als die anderen stattfindet; im Besondern dürfte das Stadium der getrennten, zum Knäuel vereinigten Chromosomen längere Zeit andauern (Fig. 77—78 Taf. III, Fig. 154—158 Taf. V). Bei der Einordnung in die Kernspindel stellen sich die Chromosomen mit einem kurzen, kaum als Schenkel zu bezeichnenden Stücke in die Aequatorialebene ein, während das viel längere, schwach gebogene Hauptstück gegen einen der Pole der Spindelfigur gerichtet wird. An dem äquatorialen Ende bleiben beim Auseinanderweichen die Tochterchromosomen noch längere Zeit in Verbindung (Fig. 80—84).

Es ist von einiger Bedeutung, dass auch bei diesem dritten Theilungsschritte sowohl bei Paris als auch bei Trillium alle vier Kerne im Mutterknäuel und die Anlage der acht Kerne in den Diastern die gleiche reducirte Chromosomenzahl aufweisen. Bekanntlich finden bei anderen Liliaceen, so namentlich bei den am häufigsten untersuchten Lilium-, Fritillaria- und Tulipa-Arten, bei der Theilung der beiden unteren Embryosackkerne zahlreiche Unregelmässigkeiten statt. Schon in der Form und Grösse weisen die beiden unteren Kerne des Embryosackes, nicht nur im Vergleich zu den beiden oberen Kernen, sondern auch unter einander, grosse Verschiedenheiten auf. Diese Abweichungen sind zuerst bei der so

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0026-3

eingehend studirten Lilium Martagon durch Guignard[1]), Overton[2]), E. Sargant[3]) u. A. beobachtet worden.

Die Ungleichheit in der Entwickelung der oberen und unteren Kerntetrade beginnt nach Guignard schon nach derjenigen Theilung, welche das obere und das untere Ende der Embryosackanlage mit je einem Kerne versieht. „Quand les deux noyaux s'éloignent du centre du sac embryonnaire en se dirigeant vers ses deux extrémités, l'inférieur commence à l'emporter par son volume et sa masse chromatique sur le supérieur. Puis, tous deux se divisent ordinairement dans deux plans différents, plus rarement dans un même plan. Alors on constate, non seulement dans le Lilium Martagon mais aussi dans toutes les autres espèces de Lis que le nombre des segments chromatiques n'est pas le même dans ces deux noyaux en division. On en compte toujours 12 dans celui du haut, tandis que celui du bas en offre souvent 16, 20 ou même 24. Ce qu'il importe de remarquer, c'est que le nombre 12 ne change pas dans le noyau supérieur, ni dans ses dérivés." Der Grössenunterschied der beiden Kerne, der Chromatinreichthum des unteren, ist auch späterhin wiederum durch Mottier[4]) bestätigt worden, der in den Theilungsfiguren des unteren Kernes bis 30, im Mittel aber 20—24 Chromosomen constatirte. Die Ungleichheit der beiden Gruppen verschärft sich noch vor der letzten Theilung, indem die beiden unteren Kerne wohl doppelt so gross als die oberen werden und z. B. bei Tulipa Gesn. ganz absonderliche Gestalt annehmen. Bei der Theilung weist bei Tulipa vor allem der obere der beide Kerne eine grössere, nicht genau bestimmbare, bei Lilium Martagon dagegen nach Guignard zwischen 20 und 24 liegende Chromosomenzahl auf. Diese Chromosomen sind ebenso dick und lang als diejenigen der oberen Tetradengruppe, woraus sich ergibt, dass die Volumvermehrung der beiden Kerne vor der Theilung ebenfalls durch Zunahme der chromatischen Substanz bedingt war.

Während im Allgemeinen seit dem Vorgange von Hofmeister den Antipoden die morphologische Werthigkeit vegetativer Zellen

1) Guignard L., Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire. Ann. d. sc. nat. Bot. 6e série pag. 334. — Nouvelles études sur la fécondation. Ann. d. sc. nat. Bot. 7e série T. XIV, 1891, pag. 187.

2) Overton E., Beitrag zur Kenntniss der Entwickelung und Vereinigung der Geschlechtsprodukte bei Lilium Martagon. Zürich 1891.

3) Sargant E., The formation of the sexual nuclei in Lilium Martagon. I. Oogenesis. Ann. of Bot. X. 1896.

4) Mottier D. M., Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwickelung des Embryosackes etc. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXI, 1898, pag. 135.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0027-9

eines weiblichen Prothalliums zuerkannt wird, sind gerade in neuerer Zeit aus der Ungleichheit der Chromosomenzahl der Antipodenkerne und des unteren Polkernes mit den vier Kernen am oberen Ende des Embryosackes, so z. B. von Häcker[1]), abweichende Schlüsse gezogen worden.

Es liegt aber meines Erachtens gewiss nahe, diese ungewöhnliche Entwickelung der beiden unteren Kerne und die abweichende Chromosomenzahl ihrer Theilungsfiguren nicht als typische Entwickelung, sondern als eine secundär erfolgte Abweichung, besonders in Bezug auf den unteren Polkern in Anpassung an eine neue, übernommene Function zu betrachten. Diese Auffassung wurde auch bereits durch Overton[2]) ausgesprochen, der als erster die volle Bedeutung der Chromosomenreduction im Generationswechsel der Pflanzen erkannte. Auch nach ihm sind die Antipoden Gebilde transcendentaler Natur, die öfters degeneriren, so dass auch Unregelmässigkeiten in den zu ihrer Entstehung führenden Theilungen (Vermehrung der Chromosomenzahl, Uebergänge indirecter in directe Theilung) nichts Ungewöhnliches sind. Er vermuthet, dass im Gegensatze zu den genannten Liliaceengattungen bei anderen Pflanzen die Antipodenkerne und der untere Polkern ebenfalls die reducirte Chromosomenzahl aufweisen möchten. Zwei solche Pflanzen liegen, wie die hier gegebene Beschreibung zeigt, in Paris quadrifolia und Trillium grandiflorum wirklich vor, und es dürfte damit nun wohl gezeigt sein, dass auch bei den Angiospermen ursprünglich allen Kernen im Embryosack (also der reducirten geschlechtlichen Generation) die gleiche reducirte Chromosomenzahl zukommt.

Die Kern- und Zelldifferenzirungen im achtkernigen Embryosack.

Die Achsen der Theilungsfiguren am oberen und unteren Ende des Embryosackes können die verschiedensten Lagen zu einander erhalten. Nur in vereinzelten Fällen stehen die beiden Achsen, wie ich bei Tulipa Gesn. immer beobachten konnte, senkrecht zu einander (Fig. 83 und 87 Taf. III, Fig. 161 Taf. VI); gewöhnlich bilden sie beliebige Winkel oder sind parallel, so dass die vier entstehenden

---

1) Häcker V., Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena 1899, pag. 144.

2) Overton E., Ueber die Reduction der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. Zürich Bd. 38. 1893. — On the reduction of the chromosomes in the nuclei of Plants. Ann. of Bot. XI, 1897, pag. 139 bis 143.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0028-4

Kerne ungefähr in eine Ebene zu liegen kommen. Alle acht Kerne entwickeln sich vor der Zellenbildung im Embryosacke völlig gleichmässig; sehr früh entstehen in ihnen grosse Kernkörperchen. Es ist deshalb und auch der verschiedenen Stellung der Kerne wegen nicht möglich, die Bestimmung des einzelnen derselben sicher zu erkennen. In einem etwas späteren Stadium wird von der gemeinschaftlichen Protoplasmamasse durch eine feine Linie eine untere kleinere mit einem Kern, dem oberen Polkern, abgetrennt; aus der grösseren, drei Kerne enthaltenden Protoplasmacalotte entstehen die beiden Synergiden und die Eizelle, und zwar so, dass die Synergiden Schwesterkerne erhalten, während Eikern und oberer Polkern das zweite Schwesterpaar bilden. Nach der Anlage der drei Zellen erfolgen während ihrer besonderen Ausbildung auch an den Kernen geringfügige Modifikationen.

Die Ausbildung des Eiapparates gestaltet sich, wenigstens bei Paris und Trillium, nicht so regelmässig, wie man aus vielen anderen Untersuchungen schliessen könnte. Nach meinen zahreichen Präparaten sind dabei die mannigfaltigsten Variationen möglich. Die beiden Synergiden allerdings sind, wie es gewöhnlich geschildert wird, unmittelbar unter dem Scheitel des Embryosackes inserirt. Ihre Gestalt ist aber sehr variabel. Bald sind sie mit breiter Basis inserirt (Fig. 100 Taf. IV, 169 u. 170 Taf. VI), bald hängt die eine, bald beide von einer schmalen Ansatzstelle aus in den Embryosack hinunter (Fig. 101 u. 171). Meistens sind die beiden Zellen vollständig mit dichtem Protoplasma erfüllt und der Kern liegt ähnlich wie bei der Eizelle in dem am stärksten färbbaren Plasma des Scheitels der Zelle. Gegen die Basis hin weist besonders bei Trillium das Plasma häufig eine Structur auf (Fig. 101 und 170), die dem „Fadenapparat" der Synergiden in den Beschreibungen Strasburger's[1]) entsprechen dürfte.

Die Eizelle ist mit den Synergiden dicht unter dem Scheitel, etwas tiefer als dieselben, oft aber auch ganz seitlich an der Wand des Embryosackes befestigt (Fig. 169 Taf. VI; Fig. 102 Taf. IV). Sie ist gewöhnlich plasmaärmer als die Synergiden, das Plasma aber ebenfalls in der ganzen Zelle vertheilt. Etwa in der Hälfte der Eizellen ist die typische grosse Vacuole vorhanden; an ihrer Stelle treten aber oft mehrere kleinere Vacuolen auf. Die Kerne der Synergiden und der Eizelle zeigen sowohl bei Paris als auch bei Trillium vor der Befruchtung nur

1) Strasburger E., Ueber Befruchtung und Zelltheilung. 1878.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0029-3

geringe Verschiedenheiten; indessen lassen sie sich daran unterscheiden, dass die Synergidenkerne schwach gestreckt, der Eikern dagegen wie die beiden Polkerne mehr rundlich erscheint.

Grössere Schwankungen treten in der Ausbildung der Antipodenzellgruppe auf. Sehr häufig finden die beiden Kerntheilungen an diesem Ende des Embryosackes unmittelbar an dem die Vacuole begrenzenden concaven Rande der Plasmamasse statt, wobei dann die Achse der Spindelfigur nicht eine gerade, sondern eine gebrochene oder gebogene Linie bildet. Die vier entstehenden Kerne sind zunächst ebenfalls scheinbar regellos angeordnet, so dass wiederum häufig nicht erkannt werden kann, welche von ihnen den späteren Antipoden zugehören und welcher sich zum untern Polkern differenziren wird. Zuerst ziehen sich die vier Kerne vom Orte ihrer Bildung weg, mehr gegen den Grund des Embryosackes hin, wobei sich unter allmählicher Vergrösserung der eine derselben etwas von den andern sondert (Fig. 92—93 Taf. III). Die drei am Grunde verbleibenden sind die Antipodenkerne. Die Antipodenzellen sind bei Paris und Trillium in einem starken Degenerationsprozesse begriffen. Nur in ganz seltenen Fällen erhalten sie ungefähr die Form der Zellen des Eiapparates (Fig. 96 Taf. III, Fig. 181 Taf. VI). Meistens bilden sie eine kleine Gruppe von drei dicht zusammenschliessenden Zellen (Fig. 94 Taf. III) und häufig erfolgt gar keine Zellbildung, so dass die drei Kerne, die nicht weiterwachsen und auch kein Kernkörperchen aufweisen, in einer einheitlichen, vacuoligen Protoplasmamasse liegen (Fig. 93 und 95). Paris und Trillium bieten also neuerdings Beweise dafür, dass wir in den Antipoden bei der grossen Mehrzahl der Pflanzen einfache, in Reduction begriffene Zellen eines weiblichen Prothalliums zu sehen haben, denen ursprünglich keinerlei nutritorische Function zukommt, die aber eine solche in einzelnen Fällen secundär erworben haben.

Während sich Eiapparat und Antipoden ausbilden, findet auch ein Wachsthum der Polkerne statt, wonach sie bei Trillium meistens die Synergidenkerne und den Eikern an Grösse etwas übertreffen. Der untere Polkern, in vereinzelten Fällen auch sein ebenfalls vergrösserter Schwesterkern (Fig. 174 Taf. VI) wandert im seitlichen Wandbelege in einem ihm zugetheilten Protoplasmastrange an das obere Ende des Embryosackes hinauf. Bei Paris rückt ihm der obere Kern etwas entgegen, bei Trillium dagegen verbleibt derselbe in seiner ursprünglichen Stellung in der Nähe der Eizelle, so dass also die Berührung der beiden Kerne bei Paris etwa im obern

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0030-4

Drittel des Embryosackes, bei Trillium unmittelbar unter, über oder neben der Eizelle stattfindet.

Die sich nähernden Polkerne sind von kugeliger oder schwach birnförmiger Gestalt und gleicher Grösse. Beide enthalten bei Paris, wie die Synergidenkerne und der Eikern, beständig nur ein grosses Kernkörperchen, dessen Durchmesser freilich meistens $^1/_4$—$^1/_3$ des ganzen Kerndurchmessers erreicht. Die ungewöhnlich starke Ausbildung der Nucleolen dieser Kerne, deren Vereinigungsprodukt eine intensive Theilungsfähigkeit zu entwickeln hat, spricht in hohem Maasse für ihren Charakter als nucleärer Stoffwechselprodukte.

In einigen hundert Beispielen, in welchen in meinen Präparaten sich die Polkerne berühren, tritt der untere Polkern von unten an den oberen heran; sehr selten findet die Annäherung so statt, dass die beiden Kerne neben einander zu liegen kommen. (Fig. 97 Taf. III). Die Stellung der Kernkörperchen ist in diesem Stadium immer excentrisch und die Ueberschiebung des untern Polkernes auf den obern findet so statt, dass die Kernkörperchen der beiden Kerne gleichgerichtet sind. (Fig. 98.) Die chromatische Substanz findet sich unter der Kernmembran in Form feiner Körner, die sich in grösster Menge in der Umgebung des Nucleolus angesammelt haben, so dass um denselben eine fast einheitlich stark färbbare Zone erscheint (Fig. 98 und 99, Taf. III).

Anzeichen einer beginnenden Verschmelzung der beiden Kerne vor dem Eintreffen des Pollenschlauches im Embryosacke sind nicht zu beobachten. Bei vielen der bisher untersuchten Pflanzen hingegen ist eine mehr oder weniger vollständige Vereinigung der Polkerne vor der Befruchtung Regel.[1]) Ein ähnliches Verhalten, wie ich es eben für Paris und Trillium geschildert habe, ist in letzter Zeit von Guignard[2]) auch bei Endymion nutans constatirt worden. Auch hier heften sich die beiden Kerne aneinander, lange bevor der Pollenschlauch in das Ovulum eintritt, sie platten sich an der Vereinigungsstelle ab, verschmelzen aber nicht miteinander. „Leurs contours restent distincts et leurs éléments figurés, charpente chromatique et nucléoles conservent les caractères qu'ils présentaient avant leur accolement."

1) Strasburger E., Ueber Befruchtung und Zelltheilung. — Guignard L., Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. Ann. d. sc. 1882.

2) Guignard L., Les découvertes récentes sur la fécondation chez les végétaux angiospermes. (Vol. jub. du cinquantenaire de la soc. de Biologie. 1899.)

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0031-0

Als Abweichung vom normalen Entwickelungsgange des Embryosackes habe ich in etwa 10 Fällen gefunden, dass die Zellbildung im achtkernigen Embryosacke unterbleibt und die Kerne regellos in einer mehr oder weniger zusammenhängenden Plasmamasse vertheilt sind. Ich habe zwei dieser Anomalien in meinen Figuren dargestellt. Im einen Falle (Fig. 166—168 Taf. VI) durchziehen dicke Plasmastränge einen vacuolenreichen, grossen Embryosack; sieben seiner Kerne sind im oberen Theile der Zelle gruppirt, ein einziger hat sich in den unteren Theil verirrt. Um denselben hat sich eine Antipodenzelle gebildet, welche sich noch einmal getheilt hat (Fig. 168 Taf. 6). Im anderen, nicht weniger merkwürdigen Beispiele sind 10 verschieden grosse Kerne im Embryosacke enthalten, deren übergrosse Zahl wahrscheinlich durch Fragmentation zweier derselben entstanden ist (Fig. 165 Taf. VI). Diese Kerne haben eine eigenthümliche vacuolige Structur, die sich vielleicht aus reichlicher Bildung von Kernsaft innerhalb einer unverändert bleibenden geringeren Menge von chromatischer Substanz erklären lässt.

Die Befruchtungserscheinungen.

Die Pollenkörner von Paris und Trillium, das Austreiben der Pollenschläuche und ihr Wachsthum bis in's Innere des Fruchtknotens zeigen keine bemerkenswerthen Abweichungen von denselben Erscheinungen bei andern, bereits untersuchten Liliaceen. In Culturen im hängenden Tropfen findet die Theilung des generativen Kerns gewöhnlich nach 20—24 Stunden statt. Die zwei Tochterkerne, die Spermakerne, sind in Anpassung an den geringen Durchmesser des Pollenschlauches 10—12mal so lang als breit.

Die Mikropyle der Samenknospen ist sehr eng, so dass wohl immer nur ein Pollenschlauch in dieselbe einzudringen vermag. Er durchbricht die 3—4 Nucelluszellschichten, die den Scheitel des Embryosackes überdecken, und dringt mit seiner Spitze in denselben hinein. Es erfolgt hierauf eine Stauung seines Inhaltes, die wahrscheinlich auch das Platzen seiner vordersten Membranpartie zur Folge hat. Ein Theil des im Pollenschlauch enthaltenen Plasma wird infolge dessen sammt den beiden Kernen entweder am Grunde der Eizelle oder in eine der beiden Synergiden entleert. Durch die Stauung des Pollenschlauchinhaltes veranlasst, hat bereits eine Condensirung der chromatischen Substanz der beiden Spermakerne begonnen (Fig. 104 Taf. IV; Fig. 175 Taf. VI), wobei sie zugleich kürzer und gedrungener, häufig auch gekrümmt werden (Fig. 104).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0032-5

Guignard schrieb nach seiner letzten Untersuchung des Befruchtungsvorganges bei Lilium Martagon[1]) den beiden spiralig gekrümmten Spermakernen eine Eigenbewegung zu und benannte sie aus diesem Grunde als „anthérozoïdes". Nach seinen weitern Studien an Endymion[2]) und an den Tulpen,[3]) bei welchen er die Spermakerne in Form gewöhnlicher Kerne fand, gab er seine Ansicht wieder auf, während Nawaschin[4]) auch auf Grund seiner späteren Befunde bei Helianthus und Rudbeckia, deren generative Kerne wiederum korkzieherartige Gestalt haben, ihnen immer noch die Fähigkeit unabhängiger Bewegungen zuerkennt.

Guignard stellte bei Lilium Martagon fest, dass zuerst der eine der beiden Spermakerne, gewöhnlich der grössere, den beiden Polkernen zuwandert und erst der zweite die Befruchtung des Eikerns vollzieht. Bei Paris und Trillium scheinen mir die beiden Spermakerne völlig gleichartig zu sein und entweder gleichzeitig oder abwechselnd sich dem Kerne, mit welchem jeder sich zu vereinigen strebt, zu nähern (Fig. 105 Taf. IV; Fig. 175 Taf. VI). In einem einzigen Falle gelang es mir bei Paris, einen birnförmigen Spermakern ausserhalb des Eiapparates in dem breiten Plasmaband zu finden, welches von der Eizelle oder einer Synergide aus zu den aneinanderliegenden Polkernen führt (Fig. 114 Taf. IV). Diejenige Synergide, in welche der Pollenschlauch eindringt oder durch welche der eine Spermakern seinen Weg nimmt, collabirt und wird rasch resorbirt (Fig. 106 u. 108), während die andere häufig noch in viel ältern Stadien vollständig erhalten erscheint (Fig. 110 Taf. IV). Als eine allerdings sehr seltene Ausnahme habe ich bei Trillium in einem Embryosacke auch Synergidenbefruchtung[5]) gefunden. Die eine der beiden Synergiden zeigt hier eine der Eizelle ähnliche Ausbildung

1) Guignard L., Sur les anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. C. r. Acad. d. sc. Paris, 4 avr. 1899.

2) Guignard L., Les découvertes récentes . . . 1899.

3) Guignard L., L'appareil sexuel et la double fécondation dans les tulipes. Ann. d. sc. nat. 1900.

4) Nawaschin S., Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei Lilium Martagon und Fritillaria tenella. Bulletin de l'acad. imp. d. sc. d. St. Petersb. 1898, pag. 377. — Ueber die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dicotyledonen. Ber. d. d. bot. Ges. 1900 pag. 224—230.

5) Ueber weitere Beispiele von Synergidenbefruchtung siehe: A. Dodel, Beiträge zur Kenntniss der Befruchtungserscheinungen bei Iris sibirica. Zürich 1891. — L. Guignard, Recherches sur l'embryogénie des Légumineuses 1882, pag. 55. — E. Overton, Beitrag z. Kenntniss der Entwickelung und Vereinigung der Geschlechtsprodukte b. Lil. Martagon. Zürich 1891.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0033-1

und ihr Kern ist wie derjenige der Eizelle in Vereinigung mit einem Spermakern begriffen. Ob diese anormale Befruchtung das Ausbleiben der Polkernbefruchtung verursachte, oder durch das Eindringen eines weiteren Pollenschlauches in die Mikropyle ermöglicht wurde, ist aus dem Präparate nicht zu ersehen.

Die Vereinigung eines Spermakernes mit den Polkernen veranlasst die sofortige Weiterentwickelung des Copulationsproduktes. Der ersten Theilung geht aber eine Wanderung desselben an das Antipodialende des Embryosackes und die Bildung einer dichten Plasmaansammlung noch voran (Fig. 181 Taf. VI). Bei vielen Orchideen[1]) und einigen Compositen[2]) erfolgt, wie schon erwähnt wurde, eine vollständige Verschmelzung der Polkerne bereits vor dem Eintreffen des Pollenschlauches in der Samenknospe. Bei Paris und Trillium dagegen kann weder von einer Verschmelzung der Polkerne unter einander, noch von einer solchen mit dem Spermakerne gesprochen werden. In sehr vielen Fällen beginnt sich schon vor dem Eintreffen eines Spermakernes in jedem der beiden an einander haftenden Kerne ein deutlicher Kernfaden auszubilden (Fig. 114, 119 und 118) und es scheint mir daher sehr wohl möglich, dass Kerne, deren Vorbereitungen zur Theilung schon so weit gediehen, wie z. B. in dem in Fig. 114 dargestellten Stadium, auch ohne Einwirkung eines Spermakernes zur vollständigen Theilung befähigt sind.

Auch in dem, den Polkernen zugewanderten Spermakern bildet sich, nachdem er zunächst sein Volumen vergrössert und oft ein Kernkörperchen gebildet hat (Fig. 115 Taf. IV; Fig. 176—178 Taf. VIII), ein selbständiger Chromatinfaden aus (Fig. 117 Taf. IV).

Es ist mir noch nicht gelungen, die Zahl der bei der ersten Theilung aus den drei Fadenknäueln sich in eine gemeinsame Kernplatte einordnenden Chromosomen zu ermitteln. Bei Lilium Martagon, dem einzigen in dieser Beziehung bis jetzt näher bekannten Beispiele, beträgt die Anzahl dieser Chromosomen 36—48 (von denen 12 vom Spermakern, 12 vom obern und 12—24 vom untern Polkern herstammen). Da bei Paris und Trillium alle drei in Vereinigung getretenen Kerne bei ihrer Entstehung die reducirte Chromosomenzahl erhielten, müssten sich demzufolge bei Paris 36, bei Trillium 18 Chromosomen in dieser ersten Kernspindel vereinigen. Obgleich diese, wie auch die beiden

1) Strasburger E., Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung" bei den Angiospermen. Bot. Zeitg. Bd. 58, 1900, pag. 293—316.

2) Land W., Double fertilization in Compositae. Bot. Gaz. 1900, 30 pag. 252—260.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0034-7

folgenden Endospermkerntheilungen sehr rasch verlaufen und daher fast in allen Schnitten ruhende Kerne oder dichte Knäuel getroffen werden (Fig. 120 Taf. IV; Fig. 182—184 Taf. VI), hoffe ich doch, durch eine weitere Untersuchung wenigstens bei Trillium die Chromosomenzahl dieser ersten Theilung bestimmen zu können.

Ueber die Bedeutung und den Zweck der „Doppelbefruchtung" sind seit ihrer Entdeckung in den beiden letzten Jahren viele Ansichten geäussert worden. Während der eine ihrer Entdecker, Nawaschin, in der Vereinigung eines Spermakernes mit den Polkernen eine wahre Befruchtung erblickt und deshalb das Endosperm als Embryo mit ernährungsphysiologischer Function auffasst, spricht Guignard dieser Kernvereinigung den Hauptzweck der Befruchtung, die Uebertragung vererbbarer Eigenschaften, ab und sieht ihren Nutzen hauptsächlich in der gewissermassen durch Energieassociation bewirkten raschern Theilungsfolge der Endospermkerne. Dangeard, in seinem interessanten „Essai sur la reproduction sexuelle", bezeichnet den Vorgang als „adelphophagie compliquée de fécondation ordinaire", in welcher in erster Linie der Vereinigung der Polkerne (mésodes) der Zweck der Energieassociation zukommt.

Durch die Vereinigung der drei Kerne wird also, darin stimmen alle Forscher überein, zum mindesten die Entwickelung des Endosperms gefördert, eines Prothalliumgewebes, dessen Entwickelung vor der Befruchtung im Vergleich zu den Gymnospermen und den Gefässkryptogamen äusserst eingeschränkt worden ist. Dabei werden durch den Spermakern, wie die bei Zea Mays angestellten Hybridationsversuche zeigen,[1]) dem Copulationsprodukt auch Vererbungsmerkmale übertragen. Indessen hat Webber[2]) nachgewiesen, dass das Endosperm bei diesen Kreuzungen nicht immer Hybridencharakter annimmt, was er darauf zurückführt, dass in allen Fällen, wo die Befruchtung der Polkerne ausbleibe, dieselben sich auch ohne Vereinigung mit einem Spermakerne zu theilen beginnen.

Während der Bildungsprocess eines Additionsproduktes der beiden Polkerne und einem Spermakern, des sog. secundären Embryosackkerns oder, wie er wohl bezeichnender genannt wird, des primären Endospermkerns eine Anpassung an möglichst rasche

1) De Vries, Sur la fécondation hybride de l'albumen. C. r. de l'acad. d. sc. P. 1899 Nr. 23. — Correns, Untersuchungen über die Xenien bei Zea Mays. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XVII, 1899, Heft 10.

2) Webber H. J., Xenia, or the immediate effect of Pollen in Maize. Bull. U. S. Dep. of Agricult. XXII 1900, Sep.-Abdr. pag. 1—40.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0035-3

Theilungsfähigkeit darstellt, findet die Vereinigung von Ei- und Spermakern, die eigentliche Befruchtung, langsamer und vollständiger statt. Der dem Eikern anliegende Spermakern ist anfänglich, namentlich bei Trillium (Fig. 176 u. 175 Taf. VI), mehrmals kleiner als der erstere; er wächst aber sehr rasch zur vollständigen Grösse des Eikerns heran (Fig. 179 Taf. VI; Fig. 106 Taf. IV). In seinem Innern wird ein Kernkörperchen sichtbar. Die beiden Kerne platten sich an der Berührungsfläche gegenseitig ab, worauf eine allmähliche Lösung der trennenden Kernmembran und eine Vereinigung der chromatischen Substanzen erfolgt (Fig. 108 Taf. IV). Die Verschmelzung geht so vollkommen vor sich, dass nur noch kleine Unebenheiten der ganzen Oberfläche an die Vereinigung zweier Kerne erinnern. Freilich ist es dennoch sowohl bei Paris als auch bei Trillium leicht, die befruchteten von den unbefruchteten Eikernen zu unterscheiden. Die erstern, die sog. Keimkerne, sind bei beiden Pflanzen stärker färbbar und meistens auch von der doppelten Grösse des Eikerns (Fig. 108 u. 110 Taf. IV). Ein ganz sicheres Erkennungszeichen sind, wenigstens bei Paris, die zwei vom Ei- und Spermakern herstammenden Nucleolen der Keimkerne, deren Vereinigung gar nie zu erfolgen scheint. Bei Trillium ist dieses Merkmal nicht zuverlässig, da auch im unbefruchteten Eikern, ähnlich wie in den Pol- und Synergidenkernen, häufig zwei Kernkörperchen vorkommen (Fig. 170 u. 178 Taf. VI). Dass im Keimkern eine wirkliche Vermischung der chromatischen Substanz der beiden Kerne stattfindet, zeigt Fig. 111 Taf. IV, wo im Keimkern nach der Quersegmentirung des Chromatinfadens zahlreiche Chromosomen im ganzen Kernraume, ohne Anordnung in zwei getrennte Gruppen, sichtbar sind.

Durch die Befruchtung erhält die aus der befruchteten Eizelle hervorgehende ungeschlechtliche Generation wieder die volle Chromosomenzahl. So konnten in der Spindelfigur der ersten Theilung (Fig. 112 Taf. IV) deutlich 18 Mutterchromosomen, im Diasterstadium (Fig. 113) 21 Tochterchromosomen unterschieden und gezeichnet werden.

Bei den meisten Thieren existirt wohl ein directer physiologischer Zusammenhang zwischen Befruchtung und Eitheilung, indem durch das Spermatozoon ein Centralkörper in das Ei eingeführt wird, von welchem die Centralkörper der Furchungsspindeln abstammen. Aehnlich wie auch bei Metazoen dieser Zusammenhang nicht unbedingt nothwendig ist,[1]) fehlen die Centrosomen, wie den andern Kernen auch

1) Siehe Häcker V., Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena 1899, pag. 189.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0036-8

den Geschlechtskernen der höhern Pflanzen. Es ist daher in den neuern Untersuchungen schon wiederholt darauf aufmerksam gemacht worden, [1]) dass eine grössere oder kleinere Menge von Plasma, darunter jedenfalls auch das Plasma der aufgelösten generativen Zelle selbst, in die Eizelle, vielleicht auch zu den Polkernen gelangt und die sonst durch Centrosomen bewirkte Förderung der auf die Befruchtung folgenden Theilung bewirkt. Ich habe bei Paris und Trillium die Richtigkeit dieser Wahrnehmung ebenfalls constatiren können.

Die beiden Vorgänge bei der geschlechtlichen Fortpflanzung, die Uebertragung väterlicher und mütterlicher Eigenschaften auf den Keim und die Anregung desselben zur Weiterentwicklung gehen nicht ausnahmslos bei jeder Embryo- und Endospermbildung neben einander her. Bei den in letzter Zeit bekannt gewordenen neuen Beispielen von Parthenogenesis, d. h. ohne Befruchtung erfolgender Embryobildung (Antennaria alpina, Alchemillaarten, Balanophora), erfolgt sowohl die Embryo- als auch die Endospermentwickelung ohne den bei andern Pflanzen durch die Vereinigung mit den Spermakernen gegebenen Anstoss. Die Anregung zur Weiterentwickelung kann also offenbar auch noch durch andere Factoren als durch die Vereinigung der weiblichen Kerne mit dem männlichen erfolgen. [2])

Die Theilung des Keimkerns erfolgt ungefähr nach dem vierten oder fünften Theilungsschritte der Endospermbildung. Die weitere Entwickelung des jungen Embryo (Fig. 121—123 Taf. IV) ist zunächst äusserst langsam. Er verharrt im zweizelligen Zustand, bis ca. 300 Endospermkerne entstanden sind. Eine folgende Theilung (Fig. 123) erfolgt gewöhnlich erst, wenn sich die erste Endospermzellschicht zu bilden beginnt.

Zum Schlusse mag noch bemerkt werden, dass bei Paris und Trillium im Endosperm nicht wie bei vielen andern Liliaceen Reservecellulose gebildet wird, sondern die Membranen ganz dünn bleiben und im Innern der plasmareichen Zellen (Fig. 124 Taf. IV) sehr viele, theilweise recht grosse Stärkekörner auftreten.

Zusammenfassung.

1. Die Maximalzahl der Chromosomen in den Theilungsfiguren vegetativer Kerne (Nucellus, Integumente, Funiculus etc.) beträgt bei

1) Guignard L., L'appareil sexuel et la double fécondation dans les tulipes. Ann. d. sc. nat. VIII s. Bot. T. XI 1900. — Strasburger E., Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung" bei den Angiospermen. Bot. Zeitg. 58, 1900, pag. 293—316.

2) Goebel K., Organographie der Pflanzen. II. Theil 2. Heft pag. 793 u. 794.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0037-4

Paris 24, bei Trillium 12. Diese Maximalzahl kann bei Trillium in vielen Kerntheilungen wahrgenommen werden. Die Thatsachen, dass

a) in den vegetativen Kerntheilungen von Trillium nach der Maximalzahl die Achtzahl der Chromosomen am häufigsten ist,
b) innerhalb der Gattung der Liliaceen die Zweier- und die gemischte Boveri'sche Reihe neben einander vorkommen,
c) Trillium nur die halbe Chromosomenzahl der nahe verwandten Paris aufweist,

lassen sich am einfachsten durch Annahme einer succedanen Theilung des Chromatinfadens erklären, bei welcher theils eine Zweitheilung unterbleibt, theils der Factor 3 der gemischten Reihe bei einzelnen Gattungen, ja auch bei den vegetativen Theilungen derselben Gattung, wieder durch den Factor 2 ersetzt worden ist.

2. Die Embryosackmutterzelle entsteht bei Paris und Trillium am Scheitel des jungen Nucellus in der subepidermalen Zellschicht und wird durch rasche Theilungen der äussersten Zellschicht in die Mitte des Nucellus oder sogar auf seinen Grund hinab gelagert.

3. Nachdem sich die chromatische Substanz ihres Kerns zu einem einheitlichen Chromatinfaden angeordnet hat, erfolgt sehr frühzeitig dessen Längsspaltung. Bei der Quersegmentation findet die numerische Reduction der Chromosomen statt, so dass bei Paris 12, bei Trillium 6 (die bis jetzt kleinste, nur noch bei Naias constatirte Chromosomenzahl der Phanerogamen) längsgespaltene Fadenstücke entstehen, deren Contraction zu den typischen Chromosomen in einem dichten Knäuel an einem Punkte der Kernoberfläche unter Bildung des sog. Synapsisstadiums erfolgt. Der Nucleolus wird nicht aus dem Kernraum ausgestossen, sondern innerhalb desselben resorbirt.

4. Während der heterotypischen Theilung ist bei Paris schon in der Aequatorialplatte eine zweite Längsspaltung der Mutterchromosomen zu bemerken; die so entstehenden Längshälften der Tochterchromosomen trennen sich indessen erst vor der Ausbildung des Diasterstadiums mehr oder weniger von einander.

5. Während in den Tochterkernen die Enkelchromosomen sich wieder aneinander legen und die Tochterchromosomen an den Enden zu einem zusammenhängenden Chromatinbande verschmelzen, wird die Embryosackmutterzelle in zwei Tochterzellen getheilt.

6. Zu Beginn der Prophasen der zweiten Theilung erfolgt eine neue Längsspaltung des Chromatinfadens; ob die durch diese Längs- und die nachfolgende Quersegmentation entstehenden längsgespaltenen Chromosomen mit den Tochter- und Enkelchromosomen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0038-0

der Anaphasen der ersten Theilung übereinstimmen, ist also bei Paris nicht mehr zu entscheiden. — Die in Anpassung an die Tetradenbildung erworbenen Abweichungen dieser zweiten Theilung sind unnütz geworden und der Eintritt einer neuen Längsspaltung nach einem vorausgegangenen kurzen Ruhestadium kennzeichnet das Bestreben, diese Theilung den folgenden Theilungen mit reducirter Chromosomenzahl gleich zu gestalten.

7. Der homöotypischen Kerntheilung, in welcher die Chromosomenhälften in Form einfacher, gerader Stäbchen aus einander weichen, folgt nur noch in wenigen, als Rückschläge aufzufassenden Fällen entweder in der einen oder der anderen der beiden Tochterzellen eine neue Zelltheilung.

8. Gewöhnlich entwickelt sich die untere der beiden zweikernigen Tochterzellen zum Embryosack, während die obere, in welcher bei Trillium die homöotypische Kerntheilung gewöhnlich nicht mehr erfolgt ist, von ihrer Schwesterzelle und den benachbarten Nucelluszellen verdrängt wird.

9. Bei normaler Weiterentwickelung der Embryosackzelle werden die beiden Kerne durch Bildung einer grossen centralen Vacuole mit dem grösseren Theil des Plasmas an die Enden der wachsenden Zellen gedrängt; während dieses Ruhestadiums der Kerne erfolgt eine Vermehrung ihrer chromatischen Substanz; ein Grössenunterschied der beiden Kerne ist selbst vor ihrer Theilung nicht vorhanden.

10. In den beiden folgenden Theilungsschritten finden im ersten die zwei, im zweiten die vier Kerntheilungen, im Gegensatze zu dem von Guignard u. A. beschriebenen Vorgange bei Lilium-Fritillaria- und Tulipa-Arten, vollständig gleichzeitig und gleichartig statt, so dass also auch die Antipodenkerne und der untere Polkern bei Paris die Chromosomenzal 12, bei Trillium 6 aufweisen.

11. Die Anordnung und Differenzirung der Zellen des Eiapparates ist eine sehr mannigfaltige und in hohem Grade von der Form des Embryosackes und den ursprünglichen Lagerungsverhältnissen der vier Kerne der oberen Tetrade bedingt. Die Antipoden unterliegen einer offenbar weiter fortschreitenden Degeneration, indem in vielen Fällen die Ausbildung von besonderen Zellen unterbleibt. Irgend welche Rolle in der Ernährung der übrigen Theile des Embryosackinhalts kann ihnen also nicht zukommen.

12. Von den beiden Polkernen wandert ausnahmslos der untere an das Ovarialende des Embryosackes hinauf, wo er bei Paris in

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0039-8

einiger Entfernung, bei Trillium unmittelbar über oder neben der Eizelle mit dem oberen Polkern zusammentrifft. Eine eigentliche Verschmelzung der Polkerne findet weder vor noch nach dem Eintreffen des Spermakerns statt. Häufig beginnt in jedem derselben die Bildung eines deutlichen Chromatinfadens schon vor der Vereinigung mit einem Spermakerne, so dass eine Weiterentwickelung auch ohne Vereinigung mit einem solchen wahrscheinlich sein dürfte. Die erste Theilung des Vereinigungsproduktes, des primären Endospermkernes, findet erst statt, nachdem die aus den zwei oder drei Kernen bestehende Kerngruppe an das Antipodialende gewandert ist.

13. Im Gegensatze zu der „Pseudobefruchtung" des Endosperms findet eine vollkommene Verschmelzung von Ei- und Spermakern statt, so dass das Copulationsprodukt, der Keimkern, nur noch an seiner Grösse, der stärkeren Färbbarkeit und bei Paris an der Anwesenheit der zwei nicht verschmelzenden Kernkörperchen erkannt werden kann.

14. Beim Befruchtungsakt gelangt ausser dem Spermakern auch Protoplasma des Pollenschlauches und wohl auch der aufgelösten generativen Zellen sowohl zum Eikern als auch zu den Polkernen. Dasselbe bedingt vielleicht in ähnlichem Sinne die Theilungsfähigkeit der befruchteten Kerne wie das im Spermatozoon ins thierische Ei gelangte Centralkörperchen.

15. Die Theilung des Keimkerns findet statt, wenn 16—32 Endospermkerne im Innern des Embryosackes vertheilt sind; die Chromosomenzahl ist durch Vereinigung zweier Kerne mit reducirter Zahl wieder zu derjenigen der ungeschlechtlichen Generation geworden.

Litteraturverzeichniss.

Atkinson G. F., Studies on reduction in Plants. Bot. Gazette. July 1899 Nr. 1 pag. 1—26.

Belajeff Wl., Ueber die Karyokinese in den Pollenmutterzellen von Larix und Fritillaria. Ref. Bot. Jahrb. XX, 1892. I. Abt. 533.

— — Ueber die Aehnlichkeit einiger Erscheinungen in der Spermatogenese bei Thieren und Pflanzen. Ber. d. d. bot. Ges. XV, 1897, pag. 342—345.

— — Einige Streitfragen in den Untersuchungen über die Karyokinese. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XV, 1897, pag. 345—349.

— — Ueber die Reductionstheilung des Pflanzenkerns. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XVI, 1898, pag. 27—34.

Berthold G., Studien über Protoplasmamechanik. 1886.

Dangeard P. A, Théorie de la sexualité. Le Botaniste 6me série, pag. 263.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0040-9

Dangeard, P. A., Programme d'un essai sur la reproduction sexuelle.
Dixon H., The nuclei of Lilium longiflorum. Abnormal nuclei in the endosperm of Fritillaria imp. Proceedings of r. Irish Acad. Vol. III, 1895.
Dodel A., Beiträge zur Kenntniss der Befruchtungserscheinungen bei Iris sibirica. Zürich 1891.
Farmer J. B., On nuclear division in the pollen-mothercells of Lilium Martagon. Ann. of. Bot. VII, 1893, pag. 392—396.
— — Ueber Kerntheilungen in Lilium-Antheren. Flora 1895 Heft 1.
— — On spore formation and nuclear division in the Hepaticae. Ann. of Bot. IX, 1895, pag. 482.
— — Direct nuclear division in the embryo-sac of Lilium Martagon. Ann. of Bot. X, 1896, pag. 107—108.
Fischer A., Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.
Flemming W., Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung. Leipzig 1882.
Goebel K., Organographie der Pflanzen. II. Theil.
Grégoire V., Les cinèses polliniques chez les Liliacées. La cellule, T. XVI, 1899, pag. 35.
Guignard L., Recherches sur l'embryogénie des Légumineuses. 1882.
— — Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. Ann. d. sc. nat. Bot. 1882.
— — Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire. Ann. d. sc. nat. Bot. VIme série.
— — Nouvelles études sur la fécondation. Ann. d. sc. nat. 7me série Bot. T. XIV 1891, pag. 163—296.
— — Sur la constitution des noyaux sexuels chez les végétaux. C. R. Paris. CXII, 1891, pag. 1074—1076.
— — Les centres cinétiques chez les végétaux. Ann. sc. nat. Bot. 8me série T. V, 1898.
— — Sur les anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. C. r. Acad. d. sc. Paris. 4 avr. 1899.
— — Les découvertes récentes sur la fécondation chez les végétaux angiospermes (Vol. jub. du cinquantenaire de la soc. de Biologie 1899, pag. 189—198.)
— — Le développement du Pollen et la réduction chromatique dans le Naias maior. Arch. d'anatomie microscop. publ. p. Balbiani et Ranvier t. II, 1899, pag. 455—509.
— — L'appareil sexuel et la double fécondation dans les tulipes. Ann. d. sc. nat. 8me série Bot. T. XI, Nr. 5 und 6, 15. Mai 1900.
Häcker V., The reduction of the chromosomes in the sexual cells as described by Botanists. A reply to Prof. Strasburger. Ann. of Bot. IX, 1895, pag. 95—101.
— — Ueber weitere Uebereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Thiere und Pflanzen. Biol. Centralblatt Bd. 17, 1897, pag. 738.
— — Ueber vorbereitende Theilungsvorgänge bei Thieren und Pflanzen. Verh. d. zoolog. Ges. 1898.
— — Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899.
Hertwig O., Die Zelle und die Gewebe. Jena 1893.
Ishikawa, Studies of reproductive elements. III. Die Entwickelung der Pollenkörner von Allium fistulosum. Ref. Bot. Centralbl. 1897 B. pag. 211—212.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0041-5

Juel H. O., Die Kerntheilungen in den Pollenmutterzellen von Hemerocallis fulva und die bei denselben auftretenden Unregelmässigkeiten. Jahrb. f. wiss. Bot. XXX, 1897, pag. 205—226.

— — Beiträge zur Kenntniss der Tetradenbildung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXV, 1900, pag. 626—659.

Körnicke M., Untersuchungen über die Sexualorgane von Triticum. Verhandlg. d. naturh. Vereins d. Rheinl. LIII, 1896, pag. 149—185.

— — Studien über Embryosackmutterzellen. Sitzungsber. der niederrh. Ges. f. Nat.- und Heilkunde. Bonn 1901.

Land W., Double fertilization in Compositae. Bot. Gazette 1900, 30, pag. 252—260.

Möbius, Die neuesten Untersuchungen über den Befruchtungsprocess bei Blüthenpflanzen. Biol. Centralbl. Bd. XIX, 1899, pag. 473—484.

Moore J. E., On the essential similarity of the Process of chromosome reduction in animals and plants. Ann. of Bot. IX, 1895, pag. 435.

Mottier D. M., Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotyledonen und Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXX, 1897, pag. 169—204.

— — Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwickelung des Embryosackes und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXI, 1897, pag. 125—158.

— — Ueber die Chromosomenzahl bei der Entwickelung der Pollenkörner v. Allium. Ber. d. d. bot. Ges. XV, 1897, pag. 474—475.

Nawaschin S., Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei Lilium Martagon und Fritillaria tenella. Bull. de l'acad. imp. d. sc. d. St. Petersb. 1898, pag. 377.

— — Ueber die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dicotyledonen. Ber. d. d. bot. Ges. 1900, pag. 224—230.

Nemec B., Ueber die karyokin. Kerntheilung in den Wurzelspitzen von Allium Cepa. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIII, pag. 313—336.

Overton E., Beitrag zur Kenntniss der Entwickelung und Vereinigung der Geschlechtsprodukte bei Lilium Martagon. Zürich 1891.

— — Ueber die Reduction der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. Zürich. Bd. 38, 1893.

— — On the reduction of the chromosomes in the nuclei of Plants. Ann. of Bot. XI, 1897, pag. 139—143.

Sargant E., The formation of the sexual nuclei in Lilium Martagon. I. Oögenesis. Ann. of Bot. X, 1896, pag. 445—477. II. Spermatogenesis. Ann. of Bot. XI. 1897, pag. 187—224.

— — Direct nuclear division in the Embryo-sac of Lilium Martagon. Ann. of Bot. X, 1896.

— — Recent work on the results of Fertilization in Angiospermes. Ann. of Bot. Vol. XIV, 1900.

Schniewind-Thies J., Die Reduction der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kerntheilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. Jena 1901, 34 S., 5 Taf.

Strasburger E., Ueber Befruchtung und Zelltheilung.

— — Ueber Theilung des Zellkerns und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. Bonn 1882.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0042-1

Strasburger, E., Die Controversen der indirecten Kerntheilung. Bonn 1884.
— — Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche. Jena 1888.
— — Ueber periodische Reduction der Chromosomenzahl im Entwickelungsgang der Organismen. Biol. Centralbl. XIV, 1894, pag. 817—838 u. 849—866.
— — Karyokinetische Probleme. Jahrb. f. wiss. Bot. XXVIII, 1895, pag. 151.
— — Ueber Cytoplasmastructuren, Kern- und Zelltheilung. Jahrb. f. wiss. Bot. XXX, pag. 375—405.
— — Ueber Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot. XXX, 1897, pag. 406—422.
— — Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung" bei den Angiospermen. Bot. Zeitg. Bd. 58, 1900, pag. 293—316.
— — Ueber Reductionstheilung, Spindelbildung, Centrosomen und Zilienbildner im Pflanzenreich. 1900.
— — Einige Bemerkungen zu der Pollenbildung bei Asclepias. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XIX, 1901, pag. 450—461.
Strasburger, E., und Mottier, D. M., Ueber den zweiten Theilungsschritt in Pollenmutterzellen. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XV, 1897, pag. 327—332.
Thomas E., Double fertilization in a Dicotyledon (Caltha palustris). Ann. of Bot. 1900, Bd. XIV, pag. 527—535.
Van Thieghem, Sur le prothalle femelle des Stigmatées. Journ. de Bot. avr. 1900, pag. 100—104.
Webber H. J., Xenia, or the immediate effect of Pollen in Maize. Bull. U. S. Dep. of Agricult. XXII, 1900. Sep.-Abdr. pag. 1—40, 4 Taf.
Wiegand K. M., The development of the microsporangium and microspores in Convallaria and Potamogeton. Bot. Gazette. Vol. XXVIII, Nov. 1899 Nr. 5, pag. 328—359.
Zacharias, Ueber das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen. Flora, Ergänzungsband 1895, pag. 217—266.
Zimmermann A., Die Morphologie und Physiologie des pflanzl. Zellkerns. Jena 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Fixirung mit absol. Alkohol; Färbung mit Hämatoxylin-Eosin-Bismarckbraun.

Vergrösserung: Alle Kerntheilungsstadien sind mit Zeiss hom. Imm. 2.0 mm, n. Ap. 1.30, Tub. 160 mm, Comp. ocular 8 und dem Zeichnungsapp. n. Abbé gezeichnet worden (Vergröss. = 1500). Alle andern Figuren bei derselben Tubusstellung, dem gleichen Objectiv und Zeichnungsocular n. Leitz. (Vergrösserung = 750.)

Tafel I: Paris quadrifolia.

Fig. 1. Kern der Embryosackmutterzelle mit einem grösseren und einem kleinern Nucleolus. Chromatinsubstanz in Gestalt gröberer und feinerer Körner. 1500:1.

„ 2. Embryosackmutterzelle. Kern mit feinem, noch nicht gespaltenem Chromatinfaden. 750:1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0043-7

Fig. 3. Kern der Embryosackmutterzelle. Kernfaden deutlich die Zusammensetzung aus färbbaren und farblosen Bestandtheilen zeigend. 1500:1.

„ 4. Chromatinfaden im Kern der Embryosackmutterzelle nach erfolgter Längsspaltung. 1500:1.

„ 5—6. Nach erfolgter Längs- und Quersegmentation ziehen sich die Chromatinfadenstücke gegen einen Punkt der Kernoberfläche hin zusammen (Synapsisstadium). 1500:1.

„ 7—8. Ausbildung der Mutterchromosomen in dem durch Contraction entstandenen dichten Fadenknäuel. 1500:1.

„ 9—12. Die Mutterchromosomen theilen sich im Stadium des lockern Knäuels in die Tochterchromosomen; an einzelnen derselben sind schon Spuren der zweiten Längsspaltung wahrzunehmen.

„ 13. Kern der Embryosackmutterzelle aus einem Samenanlagen-Querschnitt. Chromosomen unregelmässig ausgebildet; Trennung der Tochterchromosomen theilweise vollständig erfolgt.

„ 14*a*—*f*. Verschiedene Stadien der Trennung der Tochterchromosomen vor der Einordnung in die Kernspindel. Andeutungen der zweiten Längsspaltung. 1500:1.

„ 15—16. Auseinanderweichen der Tochterchromosomen in der Spindelfigur. 1500:1.

„ 17. Embryosackmutterzelle mit Kern im lockern Knäuel. Einziges Stadium, in welchem die Bildung einer Art Tapetenzelle erfolgt zu sein scheint. 750:1.

„ 18—21. Spaltung der Tochterchromosomen in die Enkelchromosomen vor dem Eintritt ins Diasterstadium. 1500:1.

„ 22. Die Enkelchromosomenpaare legen sich wieder an einander und die Tochterchromosomen vereinigen sich zu einem einheitlichen Chromatinfaden. Bildung der Zellplatte.

„ 23. Tochterkern mit Kernkörperchen und einzelnen Stücken des Chromatinfadens. In diesem sind noch zwei Reihen von stärker färbbaren Körnern wahrnehmbar. 1500:1.

„ 24. Während der heterotypischen Kerntheilung sind einige Tochterchromosomen nicht zur Vereinigung mit den andern zu den Tochterkernen gelangt und liegen in einer kleinen, abgegrenzten Plasmamasse. 750:1.

„ 25. Die zweite, homöotypische Kerntheilung ist erst in der obern der beiden Tochterzellen erfolgt. 750:1.

„ 26—28. Bildung von Zellplatte und Querwand zwischen den beiden Tochterkernen. 750:1.

„ 29—30. Kernfaden des Tochterkerns nach der neuen Längsspaltung der Chromatinbestandtheile desselben. Zwischen den beiden Reihen von Chromatinkugeln und -Scheiben ist eine hellere, noch ungetheilte Zone wahrnehmbar. 1500:1.

„ 31. Einzelne Fadenstücke nach der Quersegmentation; die Längshälften sind meistens nur noch an dem einen Ende mit einander verbunden. 1500:1.

Tafel II: Paris quadrifolia.

Fig. 33—35. Verkürzung der Tochterchromosomen; ihre Längshälften sind meistens an einem Ende vollständig verschmolzen. 1500:1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0044-3

Fig. 36—39. Tochterchromosomen der beiden Kerne im lockern Knäuel. Einzelne Chromosomen sind scheinbar **U** oder ringförmig, da die einen Enden ihrer Längshälften vollständig mit einander verschmolzen sind. 1500 : 1.

„ 40—41. Trennung der mehr oder weniger stäbchenförmigen Enkelchromosomen in der Kernspindel. 1500 : 1.

„ 42. Kernspindeln in den beiden Tochterzellen; die Aequatorialebenen stehen senkrecht zu einander. 1500 : 1.

„ 43. Die Enkelchromosomen rücken an den Spindelfasern durch Contraction derselben gegen die beiden Pole auseinander. 1500 : 1.

„ 44. Einzelne Chromosomen (zwei Enkelchromosomenpaare und zwei einzelne Enkelchromosomen) bleiben in der Aequatorialebene zurück. 1500 : 1.

„ 45. Enkelchromosomen im Diasterstadium; der eine Tochterstern vom Pol aus gesehen.

„ 46. Vereinigung der Enkelchromosomen in der Embryosackzelle (der untern Tochterzelle) zu den Tochterknäueln. Anlage einer Zellplatte, ohne dass indessen eine Zelltheilung nachfolgt. 1500 : 1.

„ 47. Zellplatte in der Embryosackzelle; in der obern Tochterzelle erfolgt nicht mehr eine normale Ausbildung der beiden Kerne. 750 : 1.

„ 48—50. Ausbildung der beiden Kerne der Embryosackzelle, Bildung der Kernkörperchen und des feinen Chromatinfadens. Wachsthum der Embryosackzelle und Beginn der Verdrängung der obern Tochterzelle. In einer derselben (Fig. 49) ist die Kerntheilung nur bis zur Bildung der Kernplatte erfolgt. 750 : 1.

„ 51. In der Embryosackzelle sind ausser den beiden grossen Kernen noch drei kleine entstanden, indem einzelne Enkelchromosomen nicht in die Bildung der neuen Kerne einbezogen wurden. 750 : 1.

„ 52. Zwei Nucelluszellen, in welchen infolge abnormaler Kerntheilungen ausser dem grossen Kern auch noch drei kleinere Kugeln chromatischer Substanz in den Protoplasmafäden liegen.

„ 53. Das Protoplasma der Embryosackzelle erhält eine fädige Struktur; zwischen den verdichteten Protoplasmafäden, die von den Kernen auszustrahlen scheinen, bilden sich lange, schmale Vacuolen. 750 : 1.

„ 54—55. Auf die homöotypische Kerntheilung ist in einem Falle in der untern, im andern in der obern Tochterzelle noch eine Zelltheilung erfolgt. 750 : 1.

„ 56—58. Entwickelung der obern Tochterzelle ist während der Kerntheilung gehemmt worden. 750 : 1.

„ 59. Bildung einiger grösserer Vacuolen im Plasma zwischen den beiden Kernen der Embryosackzelle. 750 : 1.

„ 60—61. Wachsthum der Embryosackanlage; Bildung der grossen centralen Vacuole; Reduction der obern Tochterzelle. 750 : 1.

„ 62—64. Die zwei Kerntheilungen des dritten Theilungsschrittes (des zweiten in der Embryosackzelle). Die beiden Kerne der Embryosackzelle zeigen vor der Theilung keine Grössendifferenz, infolge dessen bei der Theilung auch die gleiche, reducirte Chromosomenzahl. Fig. 62 750 : 1; Fig. 63 und 64; 1500 : 1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0045-8

Tafel III: Paris quadrifolia.

Fig. 65. Kern am untern Ende des zweikernigen Embryosackes, Kernfaden in vielen engen Windungen unter der Kernmembran gelagert. Centraler grosser Nucleolus mit zahlreichen Vacuolen. 1500:1.

„ 66. Die 12 Chromosomen des unteren Kernes im zweikernigen Embryosacke. 1500:1.

„ 67. Die bereits gespaltenen und mit den freien Enden spreizenden Chromosomen stellen sich in der untern Kerntheilung der zweikernigen Embryosackanlage in die Spindelfigur ein. 1500:1.

„ 68. Die beiden Kerntheilungen finden in einer seitlichen Protoplasmaansammlung statt. 750:1.

„ 69—70. Je zwei Kerne am obern und untern Ende des Embryosackes. 750:1.

„ 71—72. Differenzirung des Kernfadens in den vier gleichmässig gewachsenen Kernen des Embryosackes. 750:1.

„ 73. Bildung des Chromatinfadens in denjenigen der vier Kerne, aus dessen Theilung Eikern und oberer Polkern hervorgehen. 1500:1.

„ 74. Kern aus dem vierkernigen Embryosack, der Eikern und obern Polkern zu bilden hat. Einzelne starkgebogene Chromosomen vor Auflösung der Kernmembran. 1500:1.

„ 75. Stücke eines noch einheitlichen Chromatinfadens aus demselben Kern (angeschnitten). 1500:1.

„ 76. Die Chromosomenknäuel am obern Ende des Embryosackes nach Auflösung der Kernmembranen. 1500:1.

„ 77. Chromosomenknäuel, aus welchem zwei Antipodenkerne entstehen. 1500:1.

„ 77*a*. Einstellung der Chromosomen in die Kernspindel; Kern, der Eikern und obern Polkern zu bilden hat. 1500:1.

„ 78. Schwesterkern des in Fig. 77*a* dargestellten Kernes vom obern Ende des Embryosackes. 1500:1.

„ 79. Spindelfigur, aus welcher durch Auseinanderweichen der Tochterchromosomen Eikern und oberer Polkern hervorgehen.

„ 80. Trennung der Tochterchromosomen in sechs (von den 12) Chromosomen der Kerntheilung, welche zwei Antipodenkerne liefert. 1500:1.

„ 81. Auseinanderweichen der Tochterchromosomen in derjenigen Kerntheilungsfigur, aus welcher unterer Polkern und ein Antipodenkern hervorgehen. 1500:1.

„ 82. Tochteraster mit 12 Chromosomen aus einer der beiden Kerntheilungen am untern Ende des Embryosackes. 1500:1.

„ 83. Die beiden Kerntheilungen am obern Ende der Embryosackzelle im Diasterstadium. Die Axen der beiden Kerntheilungsfiguren stehen senkrecht zu einander. Jeder der vier Kerne erhält 12 Chromosomen. 1500:1.

„ 84. Eine der beiden Kerntheilungen am untern Ende des in Fig. 83 zur Darstellung gebrachten Embryosackes. 1500:1.

„ 85. Eikern aus einer Gruppe von vier unmittelbar aus der Theilung hervorgegangenen Kernen am Scheitel des Embryosackes. 1500:1.

„ 86. Eikern oder oberer Polkern nach Bildung der Kernmembran und eines grossen Kernkörperchens. Chromatinfaden dünn ausgezogen; Auftreten der Lininsubstanz zwischen den einzelnen Chromatinkörnchen. 1500:1.

„ 87—89. Die vier Kerne am obern Ende des Embryosackes infolge der ver-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0046-4

schiedenen Achsenstellungen der beiden Kerntheilungsfiguren verschieden gelagert. 750:1.

Fig. 90. Abtrennung des einen Kerns (Polkern) von den drei übrigen durch eine feine Linie im Protoplasma. 750:1.

„ 91—92. Lagen und Grössenverhältnisse der vier Kerne am Antipodialende des Embryosackes. 750:1.

„ 93. Differenzirung des untern Polkernes. 750:1.

„ 94. Antipoden als niedere Zellgruppe am untern Ende des Embryosackes.

„ 95. Die drei Antipodenkerne bleiben bei ausbleibender Zelldifferenzirung in einer gemeinschaftlichen vacuoligen Plasmamasse. 750:1.

„ 96. Antipodenzellen in Form der Zellen des Eiapparates.

„ 97. Die beiden Polkerne neben einander liegend.

„ 98—99. Der untere Polkern hat den obern erreicht und schiebt sich auf denselben hinauf.

Tafel IV: Paris quadrifolia.

Fig. 100. Eiapparat aus drei, vollständig mit Plasma erfüllten Zellen bestehend; Synergidenkerne grösser als der Eikern. 750:1.

„ 101. Synergiden, die eine mit schmaler, die andere mit breiter Basis inserirt. Am Scheitel kleine Vacuole, Plasma gegen die Insertionsstelle hin mit streifiger Struktur. 750:1.

„ 102. Eizelle seitlich inserirt mit grosser, grundständiger Vacuole. Polkerne an einander liegend, in einem breiten Plasmastrange, der an den Synergiden ansetzt. 750:1.

„ 103. Von den beiden Synergiden ist die eine schwach entwickelt, die andere hat Grösse und Form der Eizelle angenommen. 750:1.

„ 104. Der Pollenschlauch ist durch die Nucelluszellschichten in den Embryosack vorgedrungen und ist gestaut worden. Die beiden generativen Kerne haben sich verkürzt und gekrümmt. 750:1.

„ 105. Oberes Ende des Embryosackes mit typisch ausgebildetem Eiapparat und vereinigten Polkernen. Ein Pollenschlauch hat die vier Nucellusschichten über dem Scheitel des Embryosackes durchbrochen und einen Theil seines Plasmas und die beiden generativen Kerne in den Embryosack entleert. Der eine der beiden generativen Kerne wandert in der Eizelle zum Eikern, der andere durch die eine Synergide zu den Polkernen. 750:1.

„ 106. Vereinigung eines Spermakernes mit dem Eikern. Im Spermakern, der dem Eikern an Grösse nur noch wenig nachsteht, hat sich ebenfalls ein Nucleolus gebildet. 750:1.

„ 107. Vereinigungsstadium von Ei- und Spermakern. 750:1.

„ 108. Durch Verschmelzung von Ei- und Spermakern ist ein grosser „Keimkern“ mit zwei Kernkörperchen entstanden. 750:1.

„ 109—110. Eizellen mit grossem Keimkern. Nach der Befruchtung nimmt der plasmatische Inhalt der Eizelle an färbbarer Substanz zu; in den Keimkernen sind die beiden unvereinigten, häufig sogar noch neu hinzugekommene Nucleolen vorhanden. Die chromatische Substanz scheint die Form kleiner, dicht neben einander liegender Körnchen angenommen zu haben. 750:1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0047-0

Fig. 111. Knäuelstadium des Keimkerns; die einzelnen Chromosomen sind regellos im ganzen Kernraum angeordnet; eine Scheidung der aus Ei- und Spermakern hervorgegangenen kann nicht beobachtet werden. 1500:1.

„ 112. Chromosomen des Keimkerns in Kernspindel; es sind 18 Chromosomen genau wahrnehmbar. 1500:1.

„ 113. Diasterstadium der ersten Kerntheilung im jungen Embryo. 21 Tochterchromosomen vom einen Pol aus gesehen. 1500:1.

„ 114. Polkerne und Spermakern. Eine Verschmelzung der Polkerne erfolgt nicht, in jedem derselben differenzirt sich, hier noch vor dem Eintreffen des birnförmigen Spermakernes, ein selbständiger Chromatinfaden. 750:1.

„ 115—117. Verschiedene Verschmelzungsstadien der Polkerne und des Spermakernes aus den Antipodialpartien der Embryosäcke. 750:1.

„ 118—119. Entwickelungsstadien des „primären Endospermkernes" bei ausbleibender Befruchtung. (Eine Befruchtung des Eikernes oder Eindringen des Pollenschlauches in die Mikropyle der Samenknospe konnte beobachtet werden.) 750:1.

„ 120. Einer der beiden ersten Endospermkerne mit drei Nucleolen und zahlreichen, stark gebogenen, aber auffallend dünnen Chromatinfadenstücken. 750:1.

„ 121—123. Junge Embryonen nach der ersten Kerntheilung, der ersten Zelltheilung und der zweiten Kerntheilung. 750:1.

„ 124. Endospermzelle mit grossem centralem Kern, reichlichem Protoplasma und zahlreichen Stärkekörnern. 750:1.

Tafel V: Trillium grandiflorum.

Fig. 125—133. Kerntheilungen in Zellen des Nucellus, der Integumente und des Funiculus junger Samenknospen. Fig. 125—126. Knäuelstadien aus acht sehr gut bestimmbaren, mannigfaltig gebogenen, noch ungespaltenen Chromosomen. Fig. 127. Längsspaltung von acht Chromosomen in der Aequatorialplatte. Fig. 128—129. Mutterchromosomen der Aequatorialplatte mit verschiedener Stellung der Tochterchromosomen. Fig. 130. Spindelfigur in **S**-Form in Anpassung an die Vacuolenstellung der Zelle. Fig. 131. Trennung der Tochterchromosomen. Fig. 132. Diasterstadium von der Seite. Fig. 132*a* von dem einen Pole aus gesehen. 1500:1.

„ 133. Scheitelpartie einer jungen Samenanlage; Embryosackmutterzelle in der subepidermalen Zellschicht. Ihr Kern unterscheidet sich von denjenigen der Nucelluszellen noch nicht wesentlich. 750:1.

„ 134. Ausbildung eines Chromatinfadens im Kern der Embryosackmutterzelle. 1500:1.

„ 135. Die sechs längsgespaltenen Chromosomen im Kern der Embryosackmutterzelle während der Einordnung in die Aequatorialplatte. 1500:1.

„ 136—141. Die sechs längsgespaltenen Chromosomen eines Kerns im Stadium der Aequatorialplatte. 1500:1.

„ 142. Vollständige Trennung der Tochterchromosomen; Andeutung der zweiten Längsspaltung. 1500:1.

„ 143. Vorbereitungen zur homöotypischen Theilung in der untern der beiden Tochterzellen. 750:1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0048-6

Fig. 144. Kerntonne nach der homöotypischen Theilung in der Embryosackzelle; in der obern Tochterzelle ist keine Theilung mehr erfolgt. 750:1.

„ 145. Vacuolenbildung im zweikernigen Embryosack; die obere Tochterzelle mit ihren beiden Kernen ist bereits in Degeneration begriffen. 750:1.

„ 146. Vergrösserung der zwischen den beiden Kernen gelegenen Vacuolen. 750:1.

„ 147. Embryosack mit centraler Vacuole und Protoplasmaanhäufungen am obern und untern Ende. 750:1.

„ 148. Kerne der zweikernigen, stark gewachsenen Embryosackanlage im Knäuelstadium. 750:1.

„ 149. Unregelmässige Vacuolenbildung im zweikernigen Embryosack. 750:1.

„ 150. Ungewöhnlich lang gleichmässig erfolgte Entwickelung der beiden Tochterzellen. 750:1.

„ 151. Knäuelstadium der sechs Chromosomen des untern Kernes im zweikernigen Embryosack. 1500:1.

„ 152. Zwei Kerne am Ovarialende im Ruhestadium. 750:1.

„ 153. Die beiden Kerne am Ovarialende im Knäuelstadium. 750:1.

„ 154. Die zwei Kerne am Antipodialende im Stadium des lockern Knäuels nach Auflösung der Kernmembran. Jeder Knäuel zeigt sechs Chromosomen. 750:1.

„ 155. Die zwei andern Kerne desselben Embryosackes (Fig. 154) in demselben Stadium. 750:1.

„ 156—158. Knäuel von je sechs Chromosomen, aus welchen: aus Fig. 156 die beiden Synergidenkerne, aus Fig. 157 der untere Polkern und ein Antipodenkern, aus Fig. 158 Eikern und oberer Polkern hervorgehen. In Fig. 157 ist bereits die Längsspaltung deutlich wahrzunehmen. 1500:1.

Tafel VI: Trillium grandiflorum.

Fig. 159. Kern, durch dessen Theilung Eikern und oberer Polkern entstehen. Differenzirung eines einheitlichen Chromatinfadens oder dann von Stücken, die aus mehr als einem einzigen Chromosom bestehen. Kernkörperchen gross, schwach färbbar und mit einigen grossen Vacuolen. 1500:1.

„ 160. Alle vier Kerne des Embryosackes vor der letzten Theilung infolge unregelmässiger Vacuolenbildung am Scheitel des Embryosackes. 750:1.

„ 161—162. Die vier Kerne am obern Ende des Embryosackes in verschiedener Anordnung. 750:1.

„ 164. Die drei Kerne der Antipoden ohne Kernkörperchen am Grunde des Embryosackes. Eine Differenzirung von Antipodenzellen ist nicht erfolgt. Der untere Polkern beginnt seine Wanderung an das Ovarialende. 750:1.

„ 165. Die Kerne des achtkernigen Embryosackes sind regellos in den Plasmasträngen zwischen den zahlreichen Vacuolen zerstreut. Durch Fragmentation zweier derselben sind zwei überzählige entstanden. Die Kerne selbst enthalten grosse Vacuolen, was wohl einer starken Vermehrung des Kernsaftes zuzuschreiben ist. 750:1.

„ 166—168. Von den acht Kernen befinden sich sieben im obern, einer im untern Theile des Embryosackes. Um den untern Kern hat sich eine Antipodenzelle gebildet, die sich nachträglich noch einmal getheilt hat. Fig. 166 200:1; Fig. 167 u. 168 750:1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0049-4

Fig. 169. Eiapparat und Polkerne. Die beiden Synergiden sind mit breiter Basis am Scheitel des Embryosackes inserirt; ihr Plasma ist vacuolenfrei. Die Vereinigung der beiden Polkerne findet in unmittelbarer Nähe der Eizelle statt. Sie sind etwas grösser als der Eikern. 750:1.

„ 170. Eizelle mit sehr grosser Vacuole, Eikern viel kleiner als die Synergidenkerne und mit zwei Nucleolen. Die eine der beiden Synergiden zeigt Fadenstruktur des Plasmas gegen die Insertionsstelle hin. 750:1.

„ 171. Synergiden mit „Fadenapparat" im plasmaärmern basalen Theile der Zellen. 750:1.

„ 172. Der untere Polkern in einem gemeinschaftlichen Protoplasmastrange mit dem obern. (Unter vielen Präparaten sind nur wenige solche Stadien zu treffen; die Wanderung scheint demnach rasch zu erfolgen). 750:1.

„ 173. Polkerne neben einander gelagert. 750:1.

„ 174. Drei Polkerne; es sind nur zwei Antipodenkerne am Grunde verblieben; der Schwesterkern des untern Polkerns ist wie dieser selbst stark gewachsen und hat mit ihm die Wanderung an das Ovarialende ausgeführt. 750:1.

„ 175. Pollenschlauchende im Eiapparat. Von den beiden auffallend kleinen Spermakernen hat sich bereits der eine dem viel grössern Eikern angelegt. 750:1.

„ 176. Verschmelzungsstadium von Ei- und Spermakern.

„ 177—178. Polkerne und Spermakern. 750:1.

„ 179. Befruchtung von Eizelle und einer ähnlich ausgebildeten Synergide. 750:1.

„ 180. Abplattung der vereinigten Ei- und Spermakerne; collabirte Synergidenzellen. 750:1.

„ 181. Das Copulationsprodukt der beiden Polkerne mit einem Spermakerne ist an das Antipodialende des Embryosackes hinabgewandert, wo sich um dasselbe eine grössere Protoplasmamenge angesammelt hat. Die drei Antipoden dieses Embryosackes sind sehr schön, ungefähr in der Form der Zellen des Eiapparates ausgebildet. 750:1.

„ 182. Vereinigungsprodukt von Polkernen und Spermakern. 750:1.

„ 183. Endospermkern nach der ersten Theilung. 750:1.

„ 184. Einige Chromosomen im Kernraume eines der beiden ersten Endospermkerne; grosser vacuoliger Nucleolus. 1500:1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0050-5

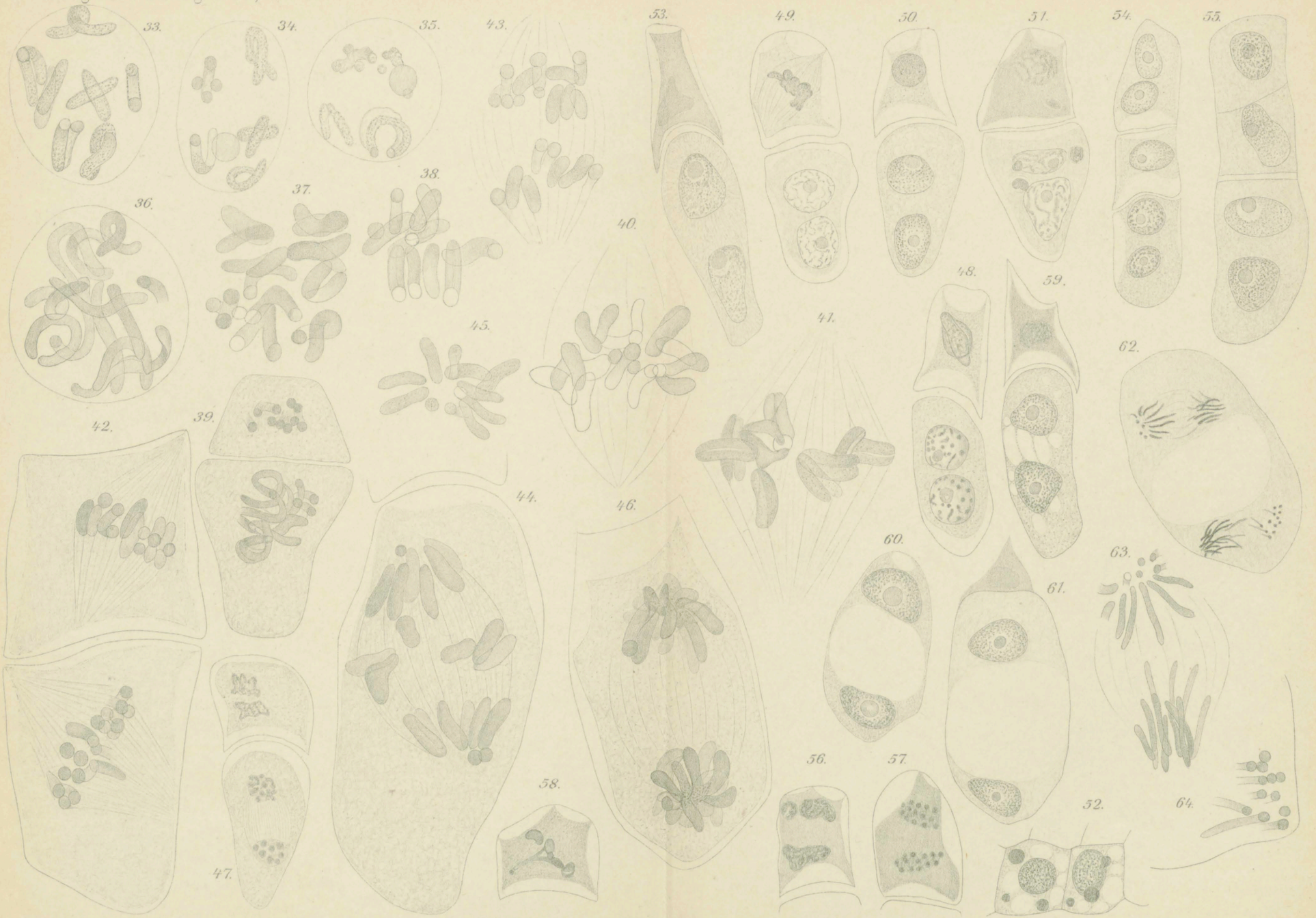


A. Ernst del.

L. J. Thomas, Lith. Inst., Berlin S. 53

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0389-3



A. Ernst del.

L. J. Thomas, Lith. Inst., Berlin S. 53

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0390-8

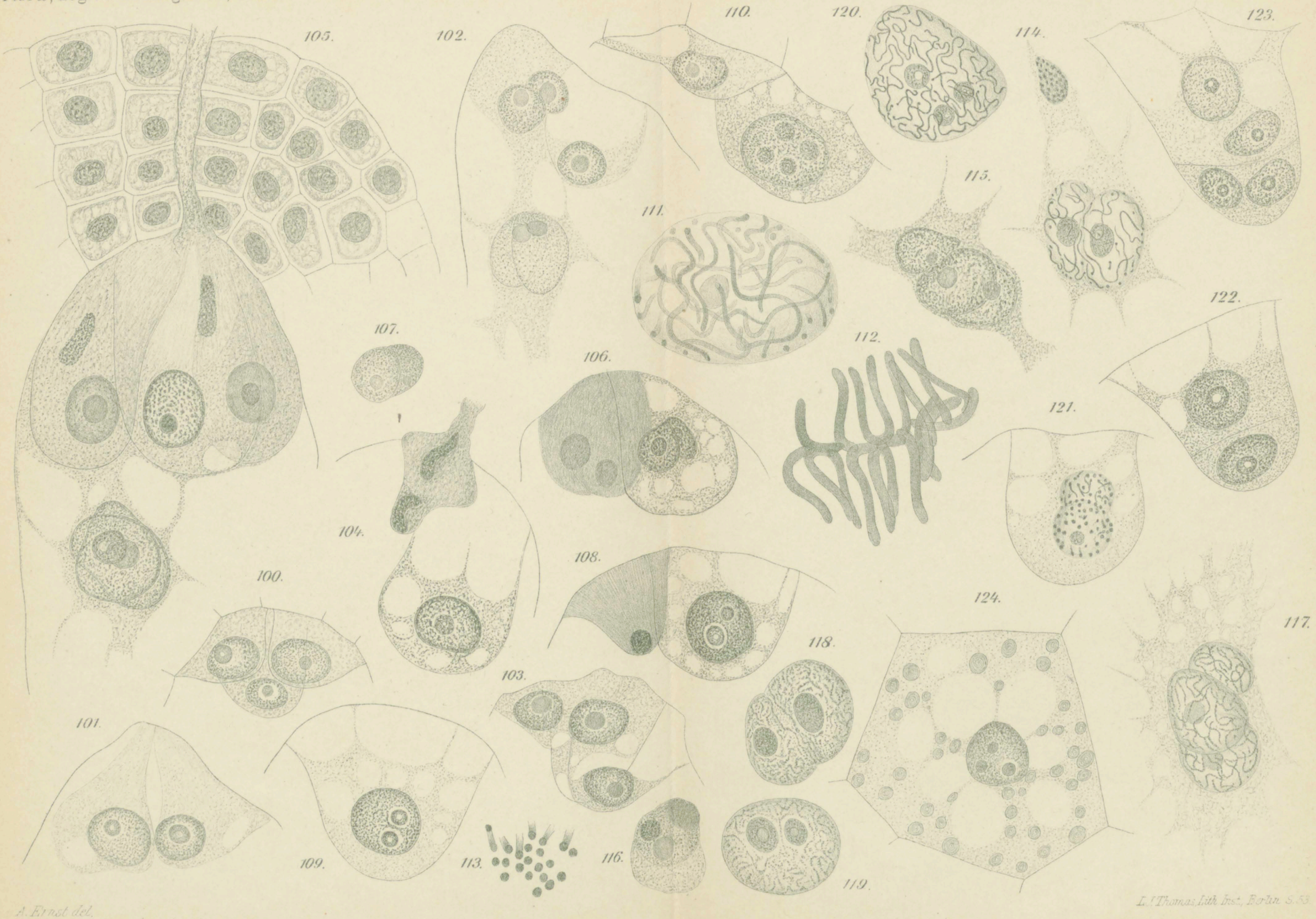


A. Ernst del.

L. J. Thomas, Lith. Inst., Berlin S. 53

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0391-4

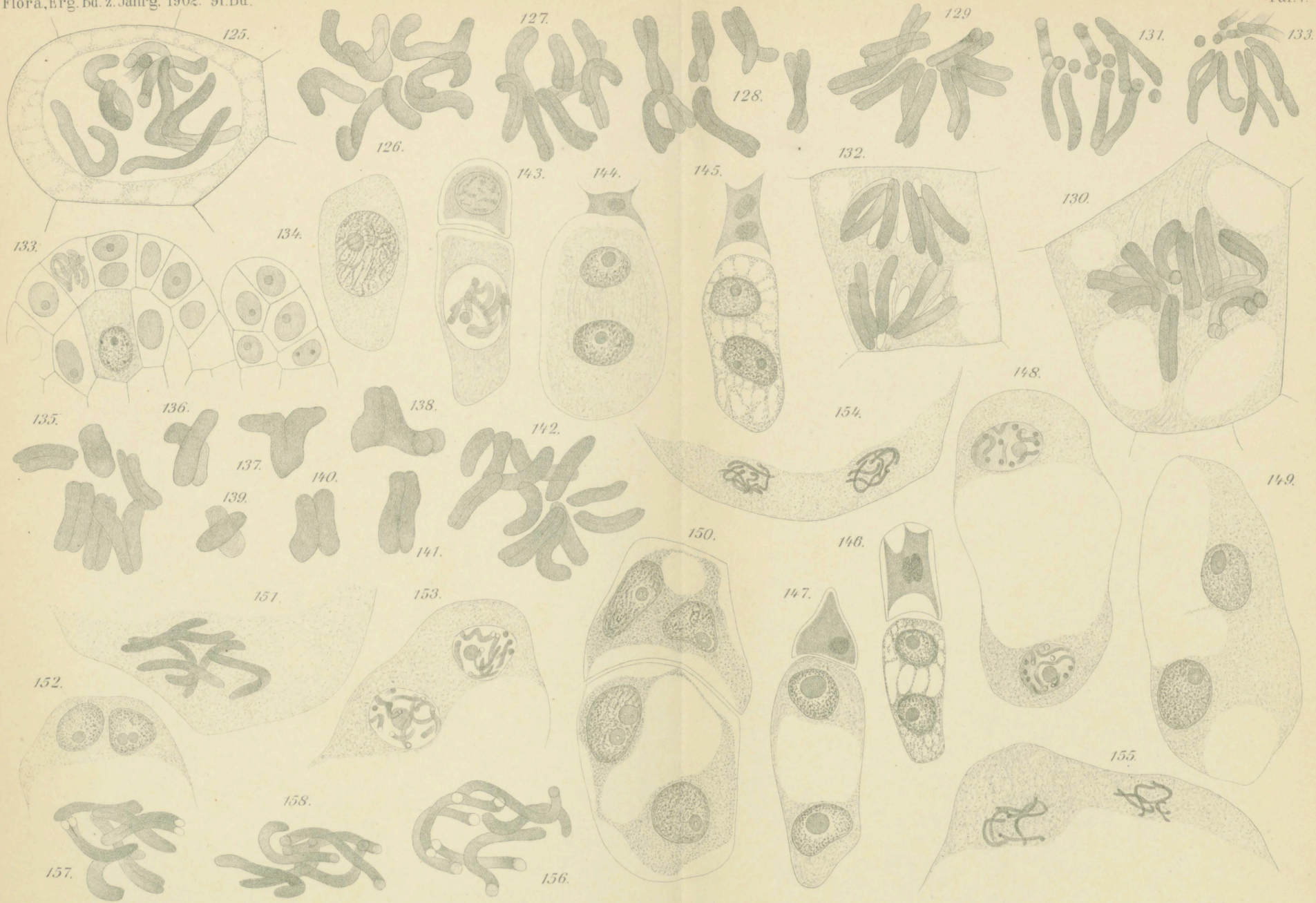


A. Ernst del.

L. Thomas, Lith. Inst., Berlin S. 53.

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0392-9

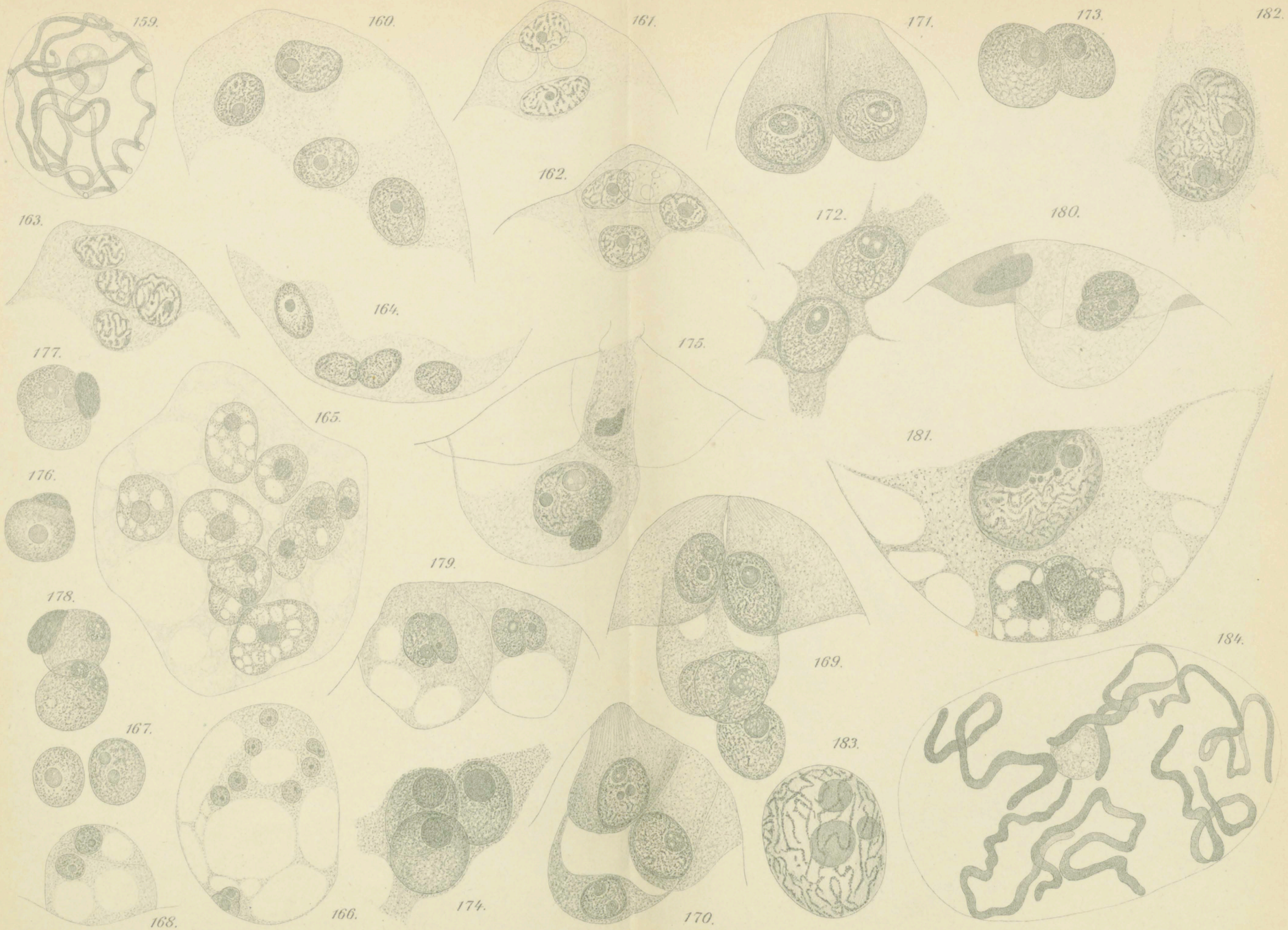


A. Ernst. del.

L. J. Thomas, Lith. Inst, Berlin S. 53.

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0393-5



A. Ernst del.

L. v. Thomas, Lith. Inst. Berlin S. 53.

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0394-1