Ueber Kerntheilung in Lilium-Antheren besonders in Bezug auf die Centrosomen-Frage.

Von

J. Bretland Farmer.

(Hierzu Tafel II u. III.)

Die vorliegende Mittheilung ist das Ergebniss einer ausgedehnten Untersuchung über die Einzelheiten der Karyokinese bei Lilium-Arten. Die Veranlassung dazu gab mir der Wunsch, mich über Existenz und Eigenschaften pflanzlicher Centrosomen zu orientiren. Ich wählte Lilium, weil Lilium Martagon die Art war, bei der diese Körper am Eingehendsten beschrieben wurden.[1]) 1893 erwähnte ich in einer kurzen Mittheilung[2]), was ich bei L. Martagon gesehen hatte, und beschrieb die Fragmentationen des Nucleolus und seine darauf folgende Vertheilung im Zellprotoplasma während des Vorgangs der Karyokinese. Diese Angabe wurde sehr bald nachher von Zimmermann[3]) bestätigt, welcher in einer schönen Reihe von Untersuchungen über das Verhalten des Nucleolus während der Kerntheilung zeigte, dass diese Auswanderung in das Cytoplasma bei einer sehr grossen Reihe von Pflanzen vorkommt. Dagegen konnte ich keine Inhaltskörper der Zelle als Centrosomen identificiren. Seitdem habe ich die Untersuchung der Frage wieder aufgenommen und ausserdem benützt · L. candidum, L. speciosum und L. tigrinum. In den wesentlichen Punkten stimmen alle diese Arten überein, zeigen aber, wie zu erwarten war, unter sich kleine Differenzen.

Methoden: Die Antheren wurden rasch aus den Knospen herausgeschnitten und in verschiedene fixirende Lösungen gebracht. Ich erhielt ausgezeichnete Resultate, nicht nur mit absolutem Alkohol,

1) Guignard, Nouvelles études sur la fécondation. Ann. des scienc. nat. bot. T. XIV 1891.

2) Farmer, On nuclear division in the pollen mother-cells of Lilium Martagon. Annals of botany Vol. VII.

3) Zimmermann, Beitr. z. Morph. u. Physiol. d. Pflanzenzellen.

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05160-0060-5

sondern auch mit Alkohol und Essigsäure, mit Alkohol und Ameisensäure und mit der Hermann'schen Lösung. Die letztgenannte ist besonders geeignet für das Studium der Chromosomen, die achromatische Spindel dagegen ist etwas angeschwollen, und obwohl sie ganz besonders deutlich hervortritt, müssen Untersuchungen über sie durch die Vergleichung mit der Wirkung anderer Reagentien berichtigt werden. —

Zu den Angaben über den ruhenden Zellkern habe ich nichts Neues hinzuzufügen. Während der ersten Theilungsstadien ist das Kerngerüste (Linin) deutlich als zusammenhängender Faden erkennbar, namentlich an in Hermann'scher Lösung fixirtem Material. Ich konnte in unbeschädigten Zellen nie eine Endigung oder Unterbrechung an dem Faden nachweisen. Die scheinbaren Unterbrechungen sind, wie Strasburger und Andere schon gezeigt haben, durch die scharfen Krümmungen veranlasst, die man so oft beobachten kann. Mit dem Fortschreiten der Mitose wird der Faden kürzer, dicker und chromatischer, und zugleich treten im Nucleolus Vacuolen auf. Die Verdickung des Fadens ist keine gleichmässige, ebenso ist die Chromatinablagerung nicht die gleiche in der ganzen Länge desselben. An den Stellen, wo keine wahrnehmbare Verdickung vorhanden ist, zerbricht der Faden und so entstehen die 12 Chromosomen. Man kann sie oft noch durch Lininfäden zusammenhängen sehen, ganz wie dies Guignard [1]) in seiner Abhandlung schon angegeben hat. Eine ausgezeichnete Methode, das Vorhandensein dieser Verbindungsfäden nachzuweisen, ist die Färbung mit Heidenhain'schem Eisen-Hämatoxylin, darauf mit Orange G, oder mit Fuchsin. Das letztgenannte Reagens wird am besten zu starker Färbung (nach dem Eisen-Hämatoxylin) angewendet, und die Ueberfärbung mit Alkohol, dem etwas Orange G zugesetzt ist, entfernt. Aber ausser diesen, dem Kern entstammenden Lininfäden, welche die Chromosomen ziemlich unregelmässig mit einander verbinden, ist noch eine andere, gleichfalls den Chromosomen anhaftende Substanz vorhanden, die sie vielfach mit der Kernwand verbindet. Diese Substanz, die gleichfalls Fäden oder Streifen bildet, entstammt, meiner Ansicht nach, dem Cytoplasma, welches durch die Kernwandung in die Kernhöhlung eingedrungen ist. Allerdings gelang es mir nicht, durch Reagentien die Nuclearfäden von den Cytoplasmafäden scharf zu sondern, die beide den Chromosomen angeheftet sind, aber die Lagenverhältnisse der beiden Substanzen erscheinen ausschlaggebend. Die von mir als cytoplasmatisch betrachteten Fäden haften mit einem Ende der Kernwandung an, und in den

1) Guignard, l. c. Pl. 10, Fig. 10 u. 12.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05160-0061-1

Fällen, in denen es gelang, die Kernwandung schwach von dem übrigen Protoplasma abzuheben (durch Contraction), zeigten sie sich durch feine, den vakuolisirten Raum überbrückende Fäden mit dem Cytoplasma in Verbindung. Es ist, wie ich glaube, hauptsächlich — wenn nicht ausschliesslich — der contractilen Wirkung dieser Cytoplasmafäden, die sich ihren Weg in den Zellkern hineingebahnt haben, die wandständige Lage der Chromosomen in diesen frühen Stadien zuzuschreiben. Die Chromosomen gruppiren sich an der Wand des Kernes, die Lininfäden, welche sie ursprünglich verbinden, werden abgetrennt und sind nicht länger unterscheidbar; das gezackte Aussehen der Chromosomenränder tritt auf diesem Stadium sehr gut hervor (Taf. II, Fig. 8). Die Form der Chromosomen ist sehr unregelmässig, zuweilen erscheinen sie als Bänder, oft als Ringe mit einer oder zwei Protuberanzen, letzteres tritt namentlich in etwas späteren Stadien auf. Ich habe viele Zeit geopfert, mit dem Versuch zu einer festen Entscheidung darüber zu kommen, ob die ringähnliche Form wirklich primitiv vorhanden oder einer inneren Spaltung zuzuschreiben ist, die das Chromosom noch nicht vollständig getheilt hat. Ich neige stark zu letzterer Annahme und betrachte desshalb die Ringform, wo sie vorkommt, als ein frühes Anzeichen der Längstheilung des Chromosoms. Wenn die Chromosomen indess in der Aequatorialplatte liegen, wo sie sich, nachdem sie die Zellkernwand verlassen haben, ansammeln, zeigen sie Längsfurchung und oft theilweise Theilung. Das allgemeine Aussehen eines Chromosoms auf diesem Stadium ist das zweier ausgestreckter, einander dicht berührender Finger. Unterdess sind mit dem Nucleolus Veränderungen vor sich gegangen. Dieselben lassen sich leicht verfolgen bei Lilium Martagon, wo dieser Körper von erstaunlicher Grösse ist. Oft verharrt er als vakuolisirtes Gebilde bis zu seiner schliesslichen Zertheilung. In diesem Zustand zeigt er oft eigenthümliche Gestaltung und wird eiförmig mit ein oder mehreren Protuberanzen. Früher oder später wird er indess zertheilt und nach dem Verschwinden der Kernwand in das Cytoplasma ausgestossen. Unmittelbar vor der Ansammlung der Chromosomen im Aequator des Kerns werden Veränderungen im Bau des Cytoplasmas sichtbar, die mit der Bildung der achromatischen Spindel endigen.

Dieser Körper wird mit äusserster Schnelligkeit gebildet, aber er entsteht selten an zwei gegenüberliegenden Punkten des Kerns, oder in Verbindung mit zwei bestimmten Körpern, die als Centrosphären betrachtet werden könnten, vielmehr entsteht er an verschiedenen Punkten im Protoplasma und erst später gelangen diese Anlagen in

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05160-0062-7

annäherud convergirende Richtung zu den schliesslichen Polen der Spindel. Und doch ist gerade dieses Stadium dasjenige, in dem wir erwarten könnten, die Centrosomen am deutlichsten ausgebildet zu finden. Ich hatte keine Schwierigkeit mit denselben in den keimenden Sporen von Pellia[1]) (Vgl. Taf. II Fig. 19) und bei der Spindelbildung von Aneura-Sporenmutterzellen[2]), ebenso sah ich sie deutlich in den Zellen von Sphacelaria scoparia, die von Strasburger[3]) schön abgebildet und beschrieben wurden. Wenn sie daher auf diesem Stadium vorhanden sind, müssen sie eine sehr obskure Existenz führen, wenigstens konnte ich mich von derselben durchaus nicht überzeugen. Ich wandte die von Guignard, Heidenhain, Reinke und Anderen empfohlenen Färbe- und Einschlussmethoden an, aber ohne Erfolg. Einige der Methoden allerdings, z. B. Heidenhain'schen Eisen-Hämatoxylin, sodann Fuchsin oder Safranin und Gentiana-Violett mit oder ohne Differenzation in Orange G gaben so schöne Präparate, dass es unmöglich erscheint, dass sie übersehen worden wären, wenn sie überhaupt vorhanden sind. Und ein Irrthum erschien um so unerklärlicher, als dieselben Methoden in den erwähnten Fällen so gute Resultate ergaben. Neuerdings hat Belajeff[4]) die erste Entstehung der Spindel in den Pollenmutterzellen von Larix und Lilium beschrieben und wenn ich seine Mittheilung recht verstehe, stimmen unsere Beobachtungen der Hauptsache nach überein.

Die Dauer dieser Phase ist äusserst kurz, wenn man auf dem Längsschnitt einer Anthere den sehr kleinen Raum, in dem die Zellen in diesem Zustand bleiben, in Betracht zieht, und selbst in diesem kleinen Raum findet man nur wenige Zellen gerade in dem richtigen Stadium. Ich habe viele hundert Schnitte durchmustert, ehe ich zur Ueberzeugung kam, dass es sich um einen wirklichen, wenn auch rasch vorübergehenden Vorgang der Entstehung der Spindel handelt.

Unmittelbar darnach wird, wie schon erwähnt, die Spindel in der bekannten Weise orientirt, in der Richtung der beiden entgegengesetzten Pole. Wenn man aber die Enden der achromatischen Spindel sorgfältig mustert, zeigen sie eine Anzahl Fäden, die zu verschiedenen Punkten hin convergiren, und an den Punkten, wo sie zusammentreffen, liegen Körnchen verschiedener Grösse. Nur in gut

1) Farmer and Reeves, On the occurence of centrospheres in Pellia epiphylla, Annals of botany Vol. VII.

2) Farmer, On Pallavicinia decipiens, Annals of botany Vol. VII.

3) Strasburger, Histologische Beiträge Heft IV.

4) Belajeff, Zur Kenntniss d. Karyokinese b. d. Pflanzen. Flora 1894, Ergbd.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05160-0063-3

conservirtem, geeignet gefärbten Material können diese Thatsachen klar gesehen werden. Ich habe ein und dasselbe Präparat in verschiedenen Einschlussmitteln untersucht. Die Schnitte wurden auf dem Objectträger fixirt, indem die Paraffinbänder schwimmen und dann antrocknen gelassen wurden; kein anderes Fixirungsmittel wurde benützt, und desshalb konnte die Farbe keine fremde, unter den Schnitten liegende Substanz gefärbt haben, eine Schwierigkeit, der ich zuweilen begegnet bin, wenn Eiweiss oder Collodium zum Ankleben der Schnitte auf dem Objectträger benützt wurden. Nach der Färbung wurden die Schnitte in Nelkenöl eingebettet, mit der 2 mm aprochematischen Immersion von Zeiss untersucht und sorgfältig gezeichnet. Das Deckglas wurde dann entfernt, das Nelkenöl durch Cedernöl ersetzt und die Schnitte wieder geprüft. Auch dies wurde entfernt und der Vorgang bei Einbettung in Glycerin wiederholt. Schliesslich wurde wieder in Nelkenöl eingebettet, um zu sehen, ob die Präparate durch die verschiedenen Proceduren Veränderungen erfahren hatten. In keinem Falle konnten solche gefunden werden, wenn der Objectträger sorgfältig behandelt worden war. Das ergab eine sehr lehrreiche Reihe, und es unterliegt keinem Zweifel, dass mit den Flüssigkeiten von geringerem Brechungsindex man viel mehr trügerischem Anschein ausgesetzt ist, als mit denen von höherem Brechungsindex. Als bestes Medium fand ich Cedernöl, zweifellos weil es auch zur Immersion der Linse und des Condensor benützt wird.

An jedem guten so behandelten Präparat konnte ich mich davon überzeugen, dass die Richtung der Spindelfasern nach verschiedenen Punkten an den Polen die Regel ist, und sorgfältig verglich ich optische Schnitte mit denen, die sich in Polfeld-Ansichten ergaben.

Die Spindel endigt gewöhnlich, aber nicht immer, sehr nahe unter der Zellwand. Selten ist ihr Konvergenzpunkt so weit von ihr entfernt, wie dies die Figuren 10 und 11 zeigen. Ich erwähnte, dass Körnchen an dem Scheitel der convergirenden Fasern liegen, aber es sind auch andere Körnchen vorhanden, die ganz ähnlich sind, aber zu den Spindelfasern in keiner solchen Beziehung stehen, obwohl es nicht selten ist, dass ein Faserbündel den Hauptverlauf der Fasern verlässt und nach einigen der ausserhalb liegenden Körnchen hin convergirt.[1]) Dies ist gut sichtbar bei L. Martagon, wo die Körnchen (die dem Nucleolus entstammen) gross sind (vgl. die Photographien, besonders Fig. 17 und 18, Taf. III). Die Körnchen sind oft durch

1) Reinke hat offenbar einen diesem einigermassen ähnlichen Fall beschrieben in Th. II seiner Zellstudien, Anz. für mikrosk. Anatomie XLIX.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05160-0064-8

Protoplasmafäden mit einander verbunden, und dies ist namentlich bei den nahe den Enden der Spindeln gebildeten der Fall, wo sie gewöhnlich ausserdem durch Protoplasmafäden netzartig mit dem am meisten nach aussen liegenden Zellprotoplasma verknüpft sind.

Keines dieser Körnchen betrachte ich als ein Centrosom, und ich meine, es hiesse den Thatsachen Gewalt anthun, wenn man auch nur die, welche mit der Spindel in Beziehung stehen, als zusammen ein „Mikrocentrum" (in Heidenhain's Sinn) bildend betrachten wollte. Diese Bezeichnung wurde eingeführt[1]) als Sammelnamen für die durch Vermehrung des Centrosoms durch Knospung (oder Fragmentation) entstandenen Körperchen. Aber ich kann keine Verbindung zwischen diesen Körnchen und einem Centrosom, das, wenn vorhanden, ausserdem noch da sein müsste, entdecken. Nie sah ich in diesen Zellen eine Erscheinung, die auf das Vorhandensein eines Centrosoms schliessen liesse. Allerdings ist es sehr leicht, namentlich bei schwacher Vergrösserung, aber auch mit manchen gewöhnlichen starken Immersionslinsen, Bilder zu sehen, welche zu der Annahme, diese Körper seien hier vorhanden, veranlassen könnten. Aber ich für meinen Theil konnte mich stets überzeugen, dass in all den Fällen, wo ich sie zuerst gefunden zu haben glaubte, Vacuolisirungs- oder Diffractionserscheinungen mich getäuscht hatten. Ein gutes Beispiel bietet die Photographie 11 a. Die Zelle war mit Hämatoxylin und Fuchsin gefärbt und in Glyceringelatine, der Chloralhydrat hinzugefügt war, eingebettet. Aber der Anschein eines dunkeln Körpers mit seinem hellen Hof am Ende der Spindel war nur durch Diffraction entstanden, und in der Photographie 11 b, welche einen ein wenig tieferen optischen Durchschnitt durch dieselbe Zelle darstellt, sieht man eine ähnliche Struktur links; dieser Körper steht aber in keinerlei Beziehung zu der Spindel.

Bei Lilium Martagon[2]), wo, wie schon erwähnt, die Körnchen ungewöhnlich gross sind, werden die Spindelfasern durch ihre Gegenwart mehr beeinflusst als bei anderen Arten, wo sie äusserst klein sind. Bei der soeben erwähnten Lilium-Art wird irgend eines der grossen Körnchen, wenn es nahe der Spindel zu liegen kommt, zu

1) M. Heidenhain, Neue Untersuchungen über d. Centralkörper etc. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. XLIII.

2) Rücksichtlich dieser Lilium-Arten ist zu beachten, dass sehr vielerlei Varietäten unter einem Namen verkauft werden, möglicherweise bestehen wichtige Differenzen in der Zellstruktur der verschiedenen Varietäten. Nur durch diese Vermuthung kann ich mir die Differenz zwischen meinen Präparaten und den Angaben gewisser anderer Beobachter erklären.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05160-0065-4

einem Punkt, nach dem hin ein Faserbündel convergirt. Zuweilen sind die Körnchen sehr zahlreich, wie dies in Phot. 18a bis 18d zu sehen ist[1]), und dann kann die ganze Spindel unregelmässig werden. Anderwärts ist eine wohl ausgeprägte Hauptspindel vorhanden (und dies ist der gewöhnliche Fall) und nur einige wenige Fäden gehen von ihrer Hauptrichtung ab, wie deutlichst hervortritt in Phot. 17a, welche, gleich den schon angeführten, zu der durch ein und dieselbe Zelle gelegten Serie gehört.[2])

Ich würde es nicht für nöthig erachtet haben, Humphrey's[3]) Kritik über meine frühere vorläufige Mittheilung zu beachten, wenn nicht Guignard[4]) anscheinend die in jener Mittheilung gemachten Annahmen acceptirt hätte. Humphrey gibt keinen Beweis für seine persönliche Bekanntschaft mit den in Rede stehenden Objecten, glaubt sich aber offenbar berechtigt, die von mir beschriebenen Erscheinungen für pathologisch zu erklären, weil sie nicht mit seinen bei Psilotum beschriebenen Resultaten übereinstimmen. Nun wurde das Lilium-Material theils in Oxford, theils in Kew entnommen; da es zudem ausgezeichnet gehärtet war, kann ich kaum annehmen, dass „Pathologie" mit diesem Fall zu thun hat.[5])

Bekanntlich bleiben die Zellen in dem Kernplattenstadium beträchtliche Zeit, und die Chromosomen theilen sich hier in die zwei Tochterkörper. Ich finde, dass dieser Vorgang in den Pollenmutterzellen nicht, wie gewöhnlich angegeben wird, nur durch longitudinale Theilung und darauffolgende U-Krümmung des Tochtersegments erfolgt. Der Vorgang ist am leichtesten zu verfolgen an mit Hermann'scher Lösung fixirten Zellen, und das erklärt wahrscheinlich die Irrthümer in den bisher gegebenen Beschreibungen. Der einzige Autor, der den Vorgang richtig verstanden hat, ist, soviel ich weiss, Belajeff[6]), wenn

1) Vgl. Strasburger's Fig. 33 Taf. III in Histol. Beitr. Heft I.

2) Der Vortheil einer solchen Serie durch eine und dieselbe Zelle liegt darin, dass man nur auf diese Weise im Besitz der Evidenz ist, welche Einstellung durch verschiedene Tiefe der Zelle allein geben kann. Der Zustand der Zelle kann so von jedem reconstruirt werden, der sich die Mühe nimmt, die Serien sorgfältig zu vergleichen.

3) Humphrey, Nucleolen und Centrosomen. Ber. d. d. bot. Ges. 1893.

4) Guignard, Sur l'origine des sphères directrices. Journ. de botanique 1894.

5) Es ist hier nicht der Ort, Humphrey's Abhandlung zu kritisiren. Ich muss aber hervorheben, dass, wenn die Wiedergabe der „Centrosomen" in seinen Figuren 5—8 genau ist, sie weit abweichen von allen bisher beschriebenen Centrosomen, auch von den von Guignard selbst von derselben Pflanze beschriebenen.

6) A. a. O.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05160-0066-0

ich die Angaben in seiner kürzlich erschienenen Arbeit über die Pollenmutterzellen von Larix und Lilium richtig auffasse.

Die Chromosomen, welche in der oben beschriebenen Weise gefurcht sind, biegen sich längs der Spindelfasern am Aequator auf und werden so **T**-förmig, der obere Balken liegt längs der Spindel und stellt die divergirenden Glieder des ursprünglich gefurchten I-förmigen Chromosoms dar, während der Vertikalstrich des **T**, welcher die noch zusammenklebenden Glieder des Chromosoms darstellt, auswärts gerichtet ist.

Es ist nun klar, dass diese Erscheinung auch auf einem andern Wege zu Stande kommen kann, und obwohl mir meine eigenen Präparate keinen Beweis dafür boten, ist die Möglichkeit doch im Auge zu behalten. Ich meine, dass, wenn die Gestalt der Chromosomen wirklich ringförmig ist, die Furche den Ring nur in einem zusammengefallenen und ausgezogenen Zustand darstellt. Das ganze Chromosom könnte gekrümmt werden und an der Faser in ähnlicher Form wie ein griechisches Ω liegen, die Furche würde immer noch durch seine ganze Länge gehen, aber (wie es thatsächlich oft der Fall ist) an den Enden aufhören. Wir würden dann genau die Form der heterotypen Theilung haben, die Flemming für die spermatogenetischen Zellen der Thiere beschrieben hat.

Indess führen mich, wie gesagt, meine eigenen Präparate zu der Ansicht, dass diess nicht der Fall ist, sondern dass die Furche continuirlich längs des Chromosoms und jedenfalls zu einem der beiden Enden verläuft, und dass es sich hier ausbiegt und in der beschriebenen Weise längs der Spindel liegt.

Diese Auffassung stimmt mit den bisherigen Beschreibungen des Vorgangs überein, aber die darauf folgenden Vorgänge sind nicht richtig erfasst worden. Das **T**-förmige Chromosom fährt fort, seinen horizontalen Balken zu verlängern auf Kosten des verticalen (welcher an der Spindel vertical auswärts gerichtet ist), und in gelungenen Präparaten kann man die schliessliche Spaltung sehen bei Betrachtung in der Axe des sich verkürzenden verticalen Balkens. Gleichzeitig aber sieht man eine andere Spaltung rechtwinklig zu der soeben erwähnten auftreten nnd schliesslich veranlasst ihre Ausdehnung jedes der jungen Tochtersegmente, **V**-Form anzunehmen, wobei der sehr spitze Winkel polwärts gerichtet ist. Die ersten Stadien davon sind in den Phot. 14, 15 zu sehen und eine etwas spätere „End-Ansicht" in Phot. 14. Nur die Enden des **V** sind deutlich zu sehen, da die Figur nicht so liegt, dass sie in einer Ebene photographirt werden kann.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05160-0067-6

Nun erhebt sich wieder die Frage: Ist die letzterwähnte Spalte eine Neubildung, oder stellt sie den nahezu obliterirten inneren Raum eines ringförmigen Chromosoms dar? Ich denke die erstere Alternative ist die richtige, es ist kein Grund zu der Vermuthung vorhanden, dass selbst eine heterotype Theilung immer nach bestimmten und ähnlichen Weisen vor sich gehe, ebensowenig als das bei anderen Theilungsformen der Fall ist, z. B. bei einigen Arthropoden, wo die Chromosomen perlenähnlich sind und sich anscheinend ganz wie ein Chlorophyllkügelchen theilen. Jedenfalls würde die Ebene der Spalte in diesen Pollenmutterzell-Chromosomen und den von Flemming beschriebenen um 90° divergiren.

Die Chromosomen bilden so unmittelbar durch Spaltung in zwei Hälften die bekannten V-förmigen Segmente, und es braucht keine Einkrümmung der Enden, wie dies in diesen Fällen — abweichend von dem Sachverhalte — abgebildet wurde. Es braucht kaum bemerkt zu werden, dass diese heterotype Form der Mitose auf die Pollenmutterzellentheilungen sich beschränkt und sich weder in den vegetativen, noch in den früheren archesporialen Theilungen derselben Pflanze findet.

Die 12 Tochterchromosomen ziehen sich dann rasch zu den Polen zurück, wobei sie äquatorial durch die Verbindungsfäden im Zusammenhang bleiben. Ich habe in diesem Stadium vergeblich nach einem Centrosom gesucht, obwohl man sein Vorhandensein erwarten könnte. Die Körnchen an den Polen sind noch sichtbar und sie nehmen häufig an Grösse zu und an Zahl ab.

Durch die Freundlichkeit meines Freundes Herrn J. E. S. Moore war ich in Stand gesetzt, die spermatogenetischen Zellen von Scyllium zu photographiren, um deutlich zu zeigen, wie verschieden von diesen mit ihren wohl ausgeprägten Centrosomen die Lilium-Spindeln sind.

Möglicherweise wird das Centrosom mit der Bildung der generativen Zelle während der Keimung der Pollenkörner leichter sichtbar, und tritt dann der „marche de quadrille", der zuerst von Fol bei Asterias, fast unmittelbar darauf von Guignard bei Lilium beschrieben wurde, ein. Indess sei bemerkt, dass beide Angaben der Bestätigung bedürfen. Alle neueren zoologischen Arbeiten scheinen gegen Fol's Bericht zu sprechen, und ganz neuerdings theilt Wilson[1]) mit, dass er die Angabe nicht bestätigen könnte, obwohl er zu diesem speciellen Zweck einen Echinus (Toxopneustes) untersuchte. Andere fanden,

1) Wilson, Anat. Anz. Bd. X p. 272. — Mein Herr College Prof. Howes hatte die Güte, mich auf diese Angabe aufmerksam zu machen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05160-0068-2

dass das Centrosom der ersten Kernsegmentation entweder ausschliesslich dem Spermatozoon[1]) entstammt, oder in andern Fällen vom Ei allein geliefert wird. Thatsächlich ist es desshalb, wie Brauer[2]) bemerkt hat, gleichgültig, ob es vom Spermakern oder Eikern oder von beiden geliefert wird, wenn es nur geliefert wird! Brauer betrachtet das Centrosom als ein Theilungsorgan und soweit ich ihn verstehe, nimmt er sein potentielles Vorhandensein auch da an, wo es nicht wirklich nachgewiesen werden kann, z. B. beim Richtungskörper von Artemia. Aber kaum zwei Beobachter stimmen genau in dem Grad der Wichtigkeit überein, die sie dem Centrosom beilegen. Einige betrachten dieselbe als untergeordnet gegenüber der des Zellkerns selbst, dessen Theilung es beherrscht, während andere das Centrosom lediglich auf die Stellung eines Insertionspunktes für die Fasern herunterdrücken, welche der Ausdruck der in der Zelle wirkenden dynamischen Kräfte sind.

Für beides fehlt der directe Nachweis; denn in beiden Fällen würde das Centrosom natürlich dieselbe relative Lage einnehmen, ob nun die Impulse von ihm ausgehen, oder ob es den Convergenzpunkt der Fadensysteme des Protoplasmas bildet. Indess erscheint das Centrosom so häufig in embryonalen Zellen, und diese Thatsache zusammen mit der Verdoppelung, welche gewöhnlich während der Mitose stattfindet, gibt dem Forscher natürlich den Eindruck ihrer Individualität und des Begründetseins ihrer Anerkennung als morphologische Bestandtheile der Zelle.

Die wirklich zu lösende Frage ist indess gerade die: Sind die Centrosomen wirklich bleibende morphologische Gebilde? d. h. haben sie eine Existenz, abgesehen von der Wirkung der dynamischen Kräfte, welche die Kerntheilung bewirken, und deren Wirkung vielleicht durch manche Zellgeneration hindurch während der Periode activer Theilung sich erstreckt? Sind sie dazu bestimmt, nach dem Aufhören dieser Bedingungen ihre Individualität zu verlieren und in den allgemeinen Protoplasmazustand der Zelle zurückzusinken?

Nun scheint mir, dass der Individualität des besonders bestehenden Centrosoms bereits durch M. Heidenhain ein Schlag versetzt worden ist, der in gewissen von ihm untersuchten Zellen eine variable Zahl dieser Körper findet. Allerdings betrachtet Heidenhain die ganze Gruppe als ein Sammelgebilde, dem er den Namen Mikro-

1) Julin, Structure et dével. des glandes sexuelles . . . chez Stylopsis grossularia. Bull. scientifique de la France et de la Belgique T. XXV p. 56 des S.-A.

2) Brauer, Zur Kenntniss der Reifung des parth. sich entw. Eies v. Artemia salina. Archiv f. mikr. Anatomie Bd. XLIII p. 709.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05160-0069-0

centrum gibt! Für ihn entspricht ein Mikrocentrum also einem anderwärts vorhandenen einzelnen Centrosom. Es ist (bei thierischen Zellen) oft beobachtet worden, dass die Grösse der Centrosomen an den entgegengesetzten Polen der Spindel verschieden ist, und diese Thatsache, so weit sie überhaupt etwas bedeutet, spricht gegen eine directive Wirkung dieser Körper, sonst wäre zu erwarten, dass der grössere von beiden eine stärkere Wirkung ausüben werde als der andere. Dies ist meines Wissens aber nicht der Fall. Sind sie aber nur passive Strukturen, so liegt kein besonderer Grund dafür vor, warum sie gleich gross sein sollten. Das Verhalten der Centrosomen (oder Centrosphären) bei Abkühlung der sich theilenden Zelle oder die eigenthümlichen Einwirkungen, welche durch Gifte wie Chinin oder Chloral auf die Karyokinesis hervorgebracht werden, beweisen nach keiner der beiden Möglichkeiten hin etwas, ebenso wenig kann die angebliche Thatsache der Verschmelzung des Spermatozoid-Centrosoms mit dem der Eizelle bei der Befruchtung eine wirkliche Wichtigkeit beanspruchen (abgesehen von der Thatsache der Verschmelzung der Cytoplasmen ebensowohl wie der Kerne), ehe die Frage nach der Natur dieser Körper beantwortet ist. Auch die Färbungsreactionen der Centrosomen fördern die Sache nicht, und der helle Hof, von dem sie oft umgeben sind, kann daher kommen, dass aller Farbstoff in dem centralen Körper selbst condensirt wird.

Der objective Prüfstein der morphologischen Permanenz der Centrosomen liegt thatsächlich in dem Nachweis ihrer Vermehrung **lediglich** durch Theilung von schon vorhandenen. Der erste klare Fall ihrer Neubildung im Protoplasma würde sicher ihre Ansprüche als permanente morphologische Bestandtheile der Zelle zerstören. Die Frage würde dann bleiben, ob sie eine Stellung einnehmen sollen, wie z. B. die der Leukoplasten war, ehe Schimper zeigte dass neue niemals unabhängig von alten entstehen können, oder ob sie, wie ich sagte, zu dem Niveau blosser Condensationsmassen heruntersinken, deren physiologische Bedeutung gross sein mag, deren Existenz aber nur unsicher und vorübergehend ist. Nach dem schon Gesagten brauche ich wohl kaum hinzuzufügen, dass ich stark zu letzterer Ansicht neige.

Wenn das Ende der ersten Kerntheilung in den Lilium-Zellen herannaht, ordnen sich die Chromosomen regelmässig in Beziehung zum Polfeld an, sie gehen aber in keinen Ruhezustand über bis nach der nächsten Kerntheilung. Die Verbindungsfäden bilden die bekannte tonnenförmige Figur und die Zellplatte wird durch Verdickung der Fäden gebildet, genau wie Strasburger es beschrieben hat. Das

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05160-0070-1

Protoplasma zu beiden Seiten der Zellplatte ist verhältnissmässig hell[1]) (Taf. III, Fig. 6), aber näher gegen die Kerne hin ist es dichter und wird tief gefärbt. Körnchen kommen reichlich in ihr vor und die Protoplasmafäden bilden an den von diesen Körnchen eingenommenen Stellen Anastomosen.

Was die zweite Kerntheilung im Pollenmutterkorn betrifft, so zeigt sie gar nichts von den eigenthümlichen (heterotypischen) Vorgängen, welche die erste Mitose charakterisiren; sie weicht nur durch die behaltene reducirte Chromosomenzahl von einer vegetativen oder einer frühen archesporialen Kerntheilung ab. Es ist daher wahrscheinlich, dass die der ersten Theilung besonderen Eigenthümlichkeiten mit der plötzlichen Chromosomenzahlveränderung in einer directen und causalen Beziehung stehen.

1) Die Verbindungsfäden sind jedoch natürlich sichtbar.

Figurenerklärung.

Fig. 1—10 Zeichnungen, Fig. 11—21 Photographien. Die Zeichnungen wurden entworfen mit Zeiss' apochrom. hom. Immers. 2 mm oc. 18.

Die Photographien wurden mit einer 3 mm hom. apochrom. Immersion und Projectionsocular 2 gemacht, ausgenommen Phot. 18, bei welcher Oc. 1 angewandt wurde. Die Grössenverschiedenheiten rühren namentlich daher, dass der Kammerabalg nicht immer zur gleichen Entfernung von dem Ocular ausgezogen war.

Fig. 1—6. Lilium speciosum, Pollenmutterzellen. Die Fig. 3 und 4 zeigen die Theilung der Chromosomen.

Fig. 7—9. Lilium candidum, Pollenmutterzellen.

Fig. 10. Zelle von der Antherenwandung von L. candidum.

Photographien.

Fig. 11 a u. 11 b. Phot. zweier optischer Querschnitte durch dieselbe Pollenmutterzelle von L. candidum. Im oberen Theil ist ein centrosomenähnlicher Körper sichtbar.

Fig. 12, 13, 16. Theilungsstadien derselben Zelle. In Fig. 12 tritt im oberen Theil der Charakter der Spindel gut hervor.

Fig. 14, 15. Theilung der Chromosomen in Pollenmutterzellen von L. candidum. Das ersteStadium ist zu sehen in Fig. 14, nahe der rechten Seite, es ist 4lappig geworden.

Fig. 17. Pollenmutterzellen von Lilium Martagon. Drei optische Schnitte durch die Mitte derselben Zelle. Man achte auf das Körnchen nahe der Aequatorialplatte bei a.

Fig. 18. Vier Phot. durch dieselbe Zelle. Die Ebenen sind einander sehr genähert, und man kann die Einzelheiten von einem Schnitt zum andern verfolgen.

Fig. 19. Pellia epiphylla. Centrosomen an den Polen eines Kerns in einer keimenden Spore.

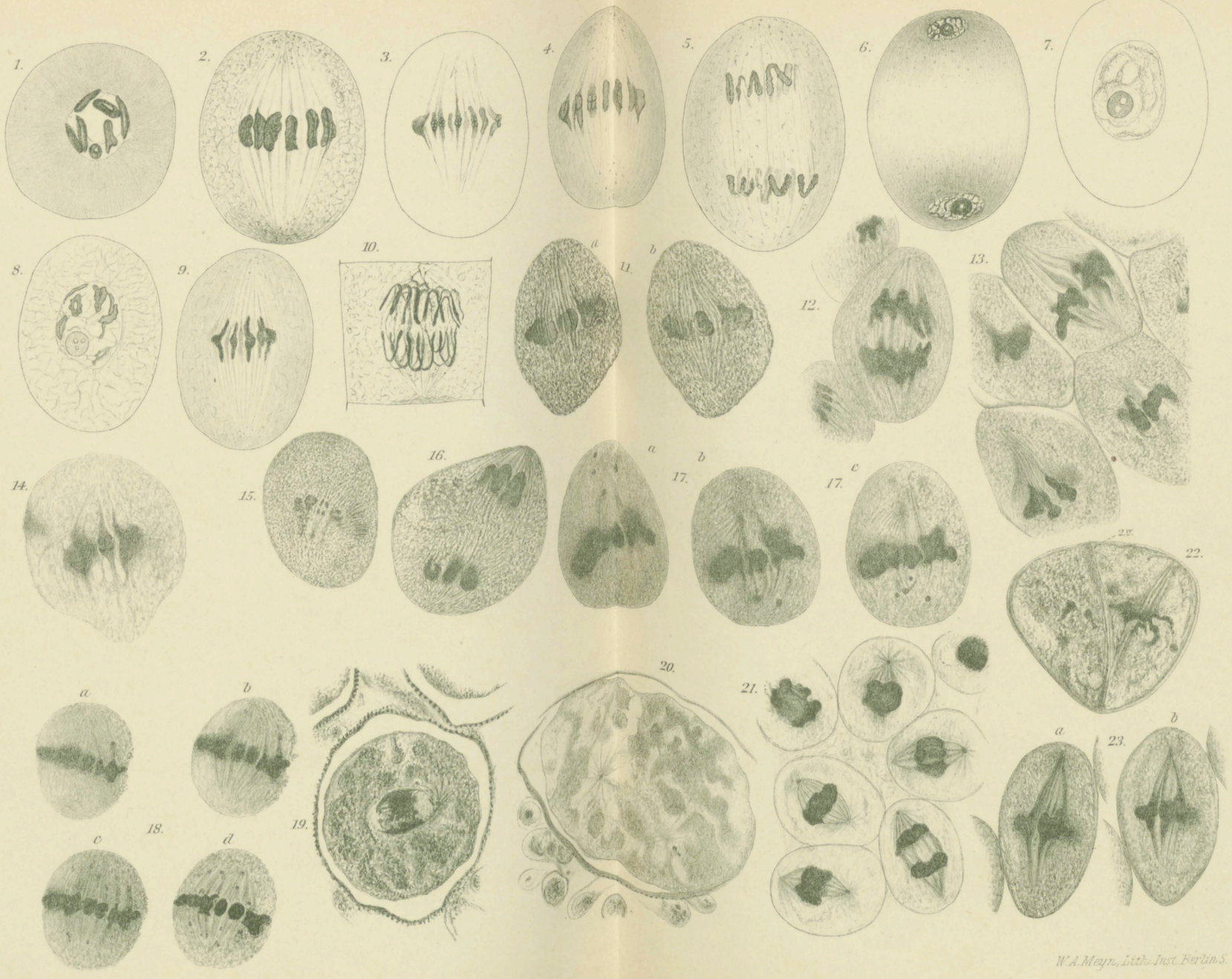
Fig. 20. Pellia ep. Centrosom und Strahlungen in Polansicht.

Fig. 21. Spermatogenetische Zellen aus dem Hoden von Scyllium sp.

Fig. 22 a b. Phot. durch aufeinander folgende Ebenen ein und derselben Pollenmutterzelle von Lilium candidum. Bei a am oberen Ende sieht man Körnchen nahe der Spindel, die achromatischen Fäden kreuzen einander, einige enden in Körnchen, andere gehen zur Wand ab. In beiden dient am untern Zellrande ein grosses Körnchen als Endpunkt eines Theiles der Spindel, aber in b, links, sieht man die Begrenzungen der Spindel; der dunkle, von einem lichten Hof umgebene Körper am Ende der Zelle in b ist kein Centrosom, es ist ein Körnchen mit seinem Diffractionshof, etwas ausserhalb des Focus, er hat keine Beziehung zu den Spindelfasern, von denen einige an ihm vorbeiziehen.

Fig. 23. Pollenmutterzelle, zweite Theilung. Die achromatische Spindel geht nach zwei Punkten genau an der Peripherie. Zw. Zellwand der ersten Theilung.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05160-0071-7



Farmer, del. et photogr.

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

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05160-0498-5

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1895

Band/Volume: 80

Autor(en)/Author(s): Farmer J.

Artikel/Article: Ueber Kerntheilung in Lilium-Antheren besonders in Bezug auf die Centrosomen-Frage. 56-67