Über die simultane Tetradenteilung.

von

Z. WÓYCICKI.

(eingegangen 7. IX. 1932).

Im Zusammenhang mit meinen Untersuchungen über die Entwicklung des Pollens und der Pollensäcke bei Vertretern der *Gentianaceae,* drängte sich mir die Frage auf, welche die Entstehung der Tetraden betrifft, oder eigentlich - Einzelheiten des Prozesses der simultanen Teilung der plasmatischen Masse vierkerniger Gonotokonten in einzelne Energiden (Gonen). Die schon oft erörterte Frage bleibt, wie neuere Arbeiten zeigen, immer noch aktuell.

Die erste in den letzten Jahren erschienene genauere Zusammenstellung über die in dieser Richtung erreichten Ergebnisse, hat L. W. Sharp im Jahre 1921 (in der ersten) und dann 1926 (in der zweiten Ausgabe seiner „Introduction to Cytology") gegeben. Der Autor schreibt über das Thema wie folgt: „It was for some time supposed that angiosperm microsporocytes were divided by the formation of cellplates through the mitotic spindles, but the researches of C. H. Farr (1916, 1918, 1922) and W. K. Farr (1920) have shown that furrows developing inward from the periphery are chiefly responsible for cytokinesis here, at least in the case of simultaneous division (quadripartition) to form tetrahedral spores" [1]).

Auf dieser Grundlage beschreibt der Autor die uns gegenwärtig interessierenden Erscheinungen im Kapitel „Cytokinesis by Furrows and Vacuoles", und die Einzelheiten der Teilung hervorhebend, sagt er: „Constriction furrows appear at the periphery and grow inward until they meet at the center, dividing the protoplast simultaneously into four spore cells... Meanwhile there de-

---

[1]) L. c., p. 206—207.

velops just within the original sporocyte membrane a mass of gelatinous material known as the „special wall". This incereases in thickness and follows the furrows inward, forming a sort of matrix in which the spore cells lie while their elaborate coats are being differentiated. The source of this material is not altogether clear. By some it has been attributed to a colloidal swelling of the secondary layers of the sporocyte wall (Farr); but Gates (1925), working with *Lathraea,* in which the sporocytes do not round up before cytokinesis, concludes that it is secreted by the protoplasm, first from the surface generally and later from the sides of the advancing furrows"[1]). Weiter gibt Sharp nach Castetter (1925) eine Beschreibung der Tetradenbildung bei *Melilotus* als Beispiel der Zytokinese mit Hilfe der Vakuolen an: „These vacuoles fuse to form larger ones which nearly separate the protoplasm into four masses. Furrows originating at the surface then grow inward, soon meet the vacuoles, and complete the cleavage of the protoplast. With regard to the wall, Castetter finds that as the sporocyte rounds up it secretes a large mass of callose, within which a second mass of denser callose is secreted as a special wall during the early stages of cytokinesis. This special wall extends inward with the growing cleavage furrows through further secretion of callose, and eventually completes the partition between the four microspores" [2]).

Fast dasselbe finden wir in der deutschen Ausgabe (1931), von Jaretzky vollständig neu bearbeitet. Im Kapitel „Zellteilung durch Furchung und Vakuolenbildung" (p. 266—273) gibt Jaretzky eine genaue Übersetzung des englischen Textes aus dem Jahre 1926, sogar mit denselben Zeichnungen illustriert. (Fig. 80, 81, 82, 83, 84, 85 und 86).

In der „Zytologie der Blütenpflanzen", vom gleichen Jahre, wie die zweite Auflage des Sharp'schen Werkes, versteht Schürhoff unter der Bezeichnung „Furchungstypus"... ein Zwischenglied zwischen dem sukzedanen und simultanen Typus" [3]), denn „die Bildung der Zellwände bei der Tetradenteilung der Pollenmutterzelle kann", nach dem Autor — „in verschiedener Weise vor sich gehen: Entweder wird nach der Reduktionsteilung sofort eine Zellwand angelegt und dadurch die Pollenmutterzelle

---

1) L. c., p. 207.
2) L. c., p. 207.
3) Schürhoff, P. N., l. c., p. 247.

in zwei Tochterzellen zerlegt. Diesen Vorgang bezeichnen wir als sukzedanen Typus der Scheidewandbildung... Oder aber, nach der Reduktionsteilung degeneriert der Phragmoplast und erst nach der homöotypischen Teilung tritt zwischen allen vier Kernen ein neuer Phragmoplast auf, der die Pollenmutterzelle gleichzeitig in vier Zellen teilt. Dieser Typus, der simultane Typus,... wird... als Vierteilung bezeichnet" [1]).

Unter dem Namen „Furchungstypus" fasst er dagegen die Erscheinung auf, für welche er als Beispiel *Nelumbo* (Farr, 1922) aufstellt; bei dieser Pflanze — „bilden sich... nach der homöotypischen Teilung zwischen den vier freien Kernen Phragmoplasten aus, doch wird die Zellwand nicht in dieser angelegt, sondern sie entsteht im Plasma und dringt zentripetal vor" [2]).

Wie wir „entsteht im Plasma" verstehen sollen, erklärt der Autor nicht näher und sagt dann in der Zusammenfassung: „Ich muss allerdings gestehen, dass die Teilung nach dem Furchungsschema sowohl für die Bipartition (z. B. *Magnolia)* als auch für die Quadripartition (z. B. *Cannabis)* angegeben wird und damit unsere seit langem anerkannte, systematisch wichtige Einteilung als sukzedane und simultane Tetradenteilung nicht berücksichtigt. Ich möchte daher diese alte Einteilung in erster Linie aufrecht erhalten und den Furchungstypus nur als eine Unterabteilung gelten lassen. Wir hätten dann eine simultane bezw. sukzedane Tetradenbildung entweder durch Phragmoplastenbildung oder durch Furchung oder durch eine Kombination beider Schemata, z. B. bei *Nelumbo* (Farr, 1922)" [3]).

Viel eingehender wurde die in Rede stehende Frage von Schnarf (1929) behandelt, welcher im Kapitel über „Die Teilung der Pollenmutterzellen" (l. c., p. 16) die Art der Wandbildung analysiert, indem er sich dabei auf die bekannte Arbeit von Yamaha a. d. J. 1926 stützt[4]). Schnarf nimmt also zwei Typen der Teilung an, die von dem japanischen Forscher als „Zytokinese durch Hautschichtneubildung" und „Zytokinese durch Hautschichteinfaltung" bezeichnet werden und beschränkt sich nur

---

1) Schürhoff, P. N., l. c., p. 245.

2) Schürhoff, P. N., l. c., p. 247.

3) Schürhoff. P. N., l. c., p. 248.

4) Dieses Kapitel ist mit einer ausführlichen Pflanzenliste, Mono - Dicytyledonen, versehen, bei denen simultane oder sukzedane Teilung auftritt.

auf den — meiner Meinung nach — recht unglücklichen Zusatz, neben dem Terminus „Hautschichteinfaltung" — die Bezeichnung „Membranleistentyp" als einen gleichbedeutenden, da in Klammern gesetzten einzuführen. Ich sage „recht unglücklichen", denn Yamaha (1926, p. 150—151) zählt zu den Erscheinungen der Zytokinese durch Hautschichteinfaltung nicht nur die Fälle, in denen die Pollenmutterzellen sich mittels „Membranleistentyp" in einzelne Gonen teilen, sondern auch diejenigen, deren Teilung in Tetraden durch Einschnürung vor sich geht („Einschnürungstyp"), oder durch die Rissspalte (Risspalten - Typ, Cleavage Typ). Sein Hauptaugenmerk wendet Schnarf den Furchungsuntersuchungen (furrowing) C. M. Farr's zu, denn diese bedeuten nach den Worten des Autors „... doch erst den Wendepunkt, der die Klarstellung der Frage über die Wandbildung bei der Tetradenteilung anbahnt" [1]). Ein solcher Standpunkt Schnarf's wird uns verständlich nur durch seine sehr flüchtige Behandlung der vorhin erwähnten Arbeiten von Yamaha (1926), von Castetter (1925, 1926) wie auch der Schriften von Gates (1925).

In seiner Zusammenfassung aller bisherigen Untersuchungen, stellt Schnarf die sogenannte „Wandbildung bei simultaner Zellbildung" folgendermassen dar: Die Zellplatten, die sich entweder bei heterotyper oder homöotyper Teilung bilden, spielen hier gar keine Rolle. Wörtlich sagt der Autor: „Diese (Wandbildung) geht in der Hauptsache durch Furchung vor sich, die zentripetal nach innen zu fortschreitet. In manchen Fällen werden aber auch ausserdem im Zytoplasma Membranstoffe abgeschieden, die sich später mit den in den Furchen abgelagerten zu einer einheitlichen Wand vereinigen. Es erscheint wahrscheinlich, dass simultane Pollenzellbildung im allgemeinen mit der Wandbildung durch Furchung verknüpft ist, während bei der sukzedanen Zellplatten die Wände anlegen" [2]).

Also vollzieht sich, nach obenerwähnter Auslegung Sharp's, die sogenannte „Pollentetradenbildung" oder „Quadripartition" englischer Autoren, mittels der zentripetalen Furchen (furrow, cleavage), die oft in Verbindung mit der Vakuolisierung der Grenze künftiger Tetraden entstehen. Den gleichen Standpunkt nimmt Schnarf ein.

---

[1]) Schnarf, K., l. c., p. 19.
[2]) Schnarf, K., l. c., p. 27.

Schürhoff dagegen bleibt der alten Ansicht treu, nach welcher die „Quadripartition" sich im allgemeinen durch Phragmoplastenbildung vollzieht; die zentripetale Furchung stellt entweder ein Hilfsmittel, oder — wenn man sich so ausdrücken darf — eine vikarierende Erscheinung dar.

Was den Prozess der Membranbildung bei der simultanen Teilung der Pollenmutterzelle in Tetraden betrifft, stimmen Sharp und Schnarf in der Darstellung dieses Vorganges fast völlig überein. Sie beide erkennen an — auf Grund der Untersuchungen Farr's und Castetter's — rings um die Pollenmutterzelle die Bildung einer spezifischen Hautschicht, die in die Furche hineinwächst und — bei der Existenz einer Vakuolengrenze — sich mit der dort gelagerten Substanz verbindet. Die eigentlichen Membranen der schon individualisierten Tetraden entstehen im Innern dieser „matrix", welche dann aufgelöst wird.

Schürhoff ist jedoch der Auffassung, dass die Membranen der eigentlichen Tetraden entweder in den Phragmoplasten entstehen, oder in dem Furchen bildenden Plasma.

Wie aus obigen zu ersehen ist, hat die Arbeit Yamaha's, die speziell dieser Frage gewidmet war, und eine Probe einer synthetischen Auffassung der Erscheinungen der Zytokinese und Pollentetradenbildung darstellt, nicht die ihr zukommende Würdigung in der Literatur der Handbücher gefunden.

Bei der Analyse der Einzelheiten des Prozesses der simultanen Tetradenteilung der Pollenmutterzelle bekämpft genannter Autor vor allem die Schlüsse von Gates (1924, 1925), der meint „die Membranausscheidung soll somit auch hier von der Hautschichtbildung zeitlich bemerkbar getrennt erscheinen..." [1]). Nach dem japanischen Forcher wird „Die Zytokinese... dabei ausnahmslos lediglich durch die Leistenbildung von der Mutterzellwand bewerkstelligt" [2]).

Sodann bestreitet Yamaha kategorisch das Vorhandensein einer Tetradenteilung mittels Vakuolen sensu Castetter's. Nach ihm sollen wir derartige Bilder „als eine Fixierungsform" erklären, die uns dokumentieren, dass die Äquatorialzone der sich teilenden Zelle kolloidal... anders beschaffen ist, als sonstwo..." [3]).

---

[1]) Yamaha, G., l. c., p. 147.
[2]) Yamaha, G., l. c., p. 148.
[3]) Yamaha, G., l. c., p. 148.

Als Resultat seiner Betrachtungen stellt Yamaha für die Tetradenteilung der Zelle, wie schon oben gesagt, zwei Typen auf, die zur Kategorie der Zytokinese durch Hautschichteinfaltung gehören. Diese zwei Typen bezeichnet er als „Einschnürungstyp" und „Membranleistentyp". Ersterer charakterisiert sich durch nackte oder dünnwandige Zellen, Beispiele des zweiten liefern unter *Kormophyten* „nur die Pollenmutterzellen von einigen *Gymnospermen* und zahlreichen *Angiospermen*" [1]).

* * *

Bereits in meinem Referat auf dem „III. Kongress Slavischer Botaniker" i J. 1931 in Warschau hob ich hervor, dass die Erscheinungen der simultanen Tetradenteilung der Pollenmutterzellen bei Vertretern der *Gentianaceae* uns zu gewissen Ergänzungen und Modifikationen oben angeführter Annahmen zwingen. Das betrifft vor allem die Bildung der Kallosewand, des sogenannten „special wall" englischer Autoren, oder der „Spezialmembran" Strasburgers (1907) [2]).

In der Arbeit über *Gentiana asclepiadaea*[3]), habe ich die Contraction des Protoplasten als ein wesentliches Moment unterstrichen, die auch von Oehler i. J. 1927 beiläufig erwähnt wurde. Es verdient einer besonderen Beachtung, dass genannter Vorgang schon Hofmeister i. J. 1867 gut bekannt war. Im Abschnitt „Zellbildung aus dem gesamten Protoplasma der Mutterzelle" [4]) sagt er: „Contraction des protoplasmatischen Inhalts und die längere Dauer des Mangels einer festen, elastischen Haut, um die neugebildeten Primordialzellen, sind Tatsachen von entscheidender Wichtigkeit für die Auffassung des Vorganges der Zellbildung überhaupt". Etwas weiter, im Abschnitt 16, unter dem Titel „Zellteilung mit gleichzeitiger Ausbildung der Scheidewände" schreibt er: „Die Substanz, welche der zu einer neuen

---

[1]) Yamaha, G., l. c., 151. Die Arbeit von K. Yasui (Cytologia, 1931 Nr. 4. v. 2) kann ich nicht näher behandeln, denn ich habe sie zu spät erhalten. Übrigens kann sie nichts an meinen Betrachtungen und Schlussfolgerungen ändern.

[2]) Castetter. E. F. dagegen versteht unter „special wall" die „Verdickungsschicht" Strasburgers aus dem Jahre 1875.

[3]) Wóycicki, Z., Acta Soc. Bot. Pol., vol. IX, N ½, 1932 p. 7.

[4]) Hofmeister, Wilh., l. c., p. 87.

Primordialzelle sich zusammenziehende Inhalt oder Inhaltsteil einer Mutterzelle einbüssen muss, um seine Volumenverminderung zu ermöglichen, ist in vielen Fällen nachweislich Wasser. In anderen ist es ein dünnflüssiger Schleim, in anderen eine zähere Gallerte, in noch anderen eine Schicht eines halbfesten Körpers zäher Beschaffenheit..." [1]).

Derselben Ansicht ist auch Berthold, welcher zu den Prozessen der sog. „Freien Zellbildung" „...auch die Verjüngung der... Pollenmutter — und Pollenzellen der *Phanerogamen*..." zählt „...welche Strasburger ausgeschlossen hatte" [2]). „Das Wesentliche des Vorganges" — unterstreicht genannter Autor — „beruht in allen diesen Fällen auf der Ablösung des gesammten Plasmakörpers der sich verjüngenden Zellen von der alten Membran unter Contraction desselben" [3]).

Das spätere Übersehen dieses wichtigen Momentes erklärt sich wahrscheinlich durch den Standpunkt Strasburgers, welcher seit Anfang (1875) die Auffassung Hofmeisters bekämpft, indem er behauptet, dass wir es hier mit einer einfachen Wandverdickung der Pollenmutterzelle zu tun haben [4]). Noch deutlicher hat sich in dieser Angelegenheit Strasburger i. J. 1907 anlässlich seiner Untersuchungen über Apogamie bei *Marsilia*, geäussert: „Auch eine Entstehung neuer Zellen, wie man das früher annahm und als Vollzellbildung unterschied, liegt bei dieser Erscheinung nicht vor, vielmehr nur die Anlage einer Verdickungsschicht der Membran, die bestimmt ist, sich von den früheren loszutrennen" [5]).

Es ist jedoch eine unzweifelhafte Tatsache, dass in den Fällen, in denen rings um die Pollenmutterzelle die sog. „Spezialmembran" Strasburgers auftritt (und dies trifft zu bei Vertretern der mir aus meinen Untersuchungen bekannten *Gentianaceae*), der aus seiner sog. Ruheperiode herauskommende Protoplast einer Kontraktion unterliegt. In den ersten Momenten ist diese Schrumpfung durch eckige Abhebung des Protoplasmas erkennbar, wo-

---

1) Hofmeister, Wilh., l. c., p. 87.
2) Berthold, G., l. c., p. 288.
3) Berthold, G., l. c., p. 288.
4) Strasburger, Ed., l. c., p. 129 (1875).
5) Strasburger. Ed., l. c., p. 180.

nach der Protoplast die typische Gestalt für sog. „Konvexplasmolyse" annimmt (Küster, 1929, p. 13 u. Fig. 1, p. 16) [1]).

Mit dieser fortschreitenden Kontraktion wird der Raum zwischen dem Protoplast und der Hauptwand der Pollenmutterzelle mit Kallose angefüllt, die sich schon vorher angesammelt hat. Darauf weisen auch die Fälle hin, in denen, bei *Gentiana lutea* z. B., diese Zusammenziehung zurückgehalten wurde und die nicht nach aussen ausgeschiedene Kallose im Innern des fixierten Plasmas, vorwiegend neben dem grossen Kern, in Gestalt von unregelmässigen Klümpchen oder Körpern auftritt, die ihren Umrissen nach an eine Vakuole erinnern und sich Reagentien und Farbstoffen gegenüber genau so verhalten, wie die Spezialmembran (Fig. 70).

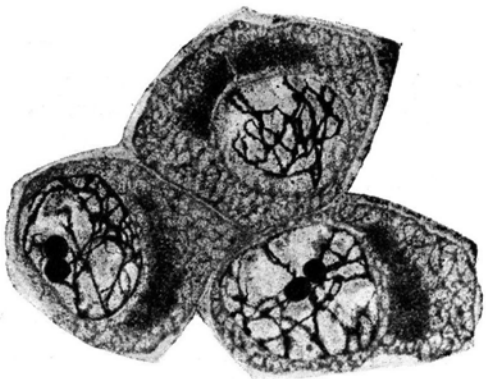

Fig. 70. *Gentiana lutea.* Drei P. M Z. ohne spezifische Wand, im Innern des Protoplasten angesammelte Kallose neben dem grossen Kern × 1632. Gezeichn. m. Ob. Reich. 2 mm × Oc. 12.

Nach Farr (1916) ist die Kallosewand bei *Nicotiana* zur Zeit der Telophase der heterotypischen Teilung gleichmässig entwickelt „...so dass es schwer ist, die ursprüngliche Längsstreckung der Pollenmutterzelle festzustellen" [2]). Bei *Gentianaceen* dagegen sind, wie ich schon in meiner vorigen Arbeit anzugeben Gelegenheit hatte, die Protoplasten zur Zeit der Reduktionsteilung — übereinstimmend mit der Theorie Spek's (1918) — längsgestreckt zur gewesenen Spindelachse und ihre Kallosewand

[1]) Küster. E. (l. c., p. 25), erinnert, dass auch Klebs (1888), übereinstimmend mit Berthold, als Hauptmerkmal des Verjüngungsprozesses der Zellen die „Kontraktion des Zellenleibes" betrachtet hat.

[2]) Schnarf, K., l. c., p. 20.

ist gerade an den Polen am dicksten; sie bildet eine Art Protoplastenkappe, die durch ihre topographischen Verhältnisse an Polkappen („calottes polaires" der belgischen Autoren) der Prophasenkerne erinnert.

Was die Herkunft der obengenannten Membran betrifft, so unterliegt es auf Grund angeführter Beobachtungen keinem Zweifel, dass sie — wie Gates (1925) richtig meinte, — ein Produkt der Tätigkeit des Protoplasten darstellt und nicht etwa ein Produkt der Schwellung der sekundären Hautschichten ist, wie das Farr (1916) seiner Zeit behauptet hat, indem er sich in dieser Hinsicht an die oben zitierte Auffassung Strasburgers hielt.

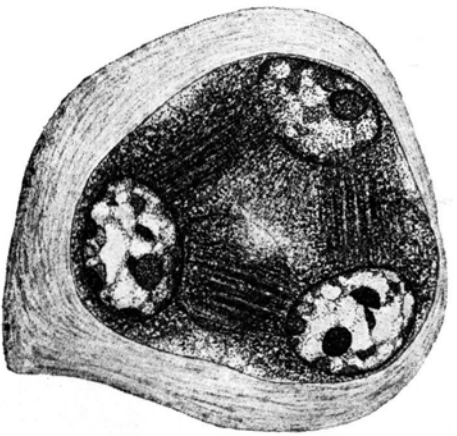

Fig. 71. *Gentiana cruciata.* Beginn der Entmischung im Umkreis des spindelfreien Plasmas. × 2400. Gezeichn. mit Oc. Zeiss K 20 × Ob. $^1/_{12}$.

Der zweite Punkt, auf den ich schon in meiner Mitteilung über die Pollenentwicklung bei *Gentiana asclepiadea* aufmerksam machte, und den ich noch einmal berühren möchte — ist der Charakter der Tetradenteilung der Pollenmutterzelle. Die Zytokinese bei genannter *Gentiana* ist simultan und „geht" — wie ich damals schrieb — „durch Einfaltung der äusseren Wand" gemäss dem Typ a Yamaha's (Einschnürungstyp) und nicht nach seinem Typ c (Membranleistentyp) vor sich.

Meine weiteren Untersuchungen, sowohl an *Gentiana asclepiadea, G. Fetisowi, G. lutea, G. cruciata,* wie auch *Sweertia perennis,* bestärkten mich in der Überzeugung, dass auch diese Auffassung nicht ganz dem Wesen der Sache entspricht und einer Ergänzung, gemäss den Beobachtungen C a s t e t t e r's (1925), bedürfe. Das heisst, dass ich — trotz des Vorbehalts Y a m a h a's (1926)[1]) hinsichtlich einer schlechten Fixierung der bestehenden Vakuolen und deren Auftreten als „Fixierungsformen" — auf Grund sowohl des Textes, wie der Zeichnungen oder Erklärungen zu ihnen in den unten erwähnten Arbeiten [2]), sowie auch auf Grund meines eigenen *Gentiana* u. *Sweertia* — Materials gezwungen bin, den „Vakuolentyp", — wenn er so zu benennen wäre — keineswegs als eine Ausnahmeerscheinung zu betrachten, die, — wie es Y a m a h a will — durch schlechte Fixierung hervorgerufen worden war.

Die unten beigefügten Abbildungen zeigen, dass beim Verschwinden der Spindeln eine sog. „Entmischung" des Terrains eintreten muss, welche die Energidengrenze andeutet und worauf

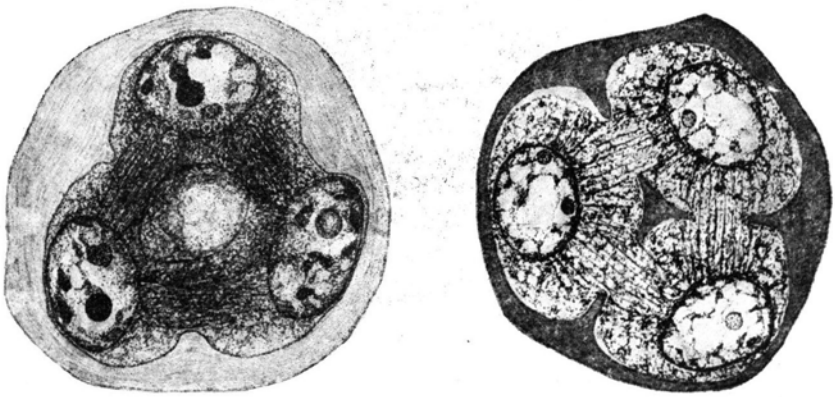

Fig. 72. *Gentiana cruciata.* **Beginn der Furchenbildung ausserhalb der Tetradenplasmamasse und fortschreitende Entmischung in der Mitte. × 2400. Gez. mit Oc. Zeiss K 20 × Ob. 1/12.**

Fig. 73. *Gentiana asclepiadea.* **Etwas spätere Phase der Zytokinese als in Fig 72. × 2550. Gez. mit Oc. N. 25 × Ob. Letz. 1/12.**

---

[1]) Y a m a h a, G., l. c., p. 148.

[2]) H o f m e i s t e r (1867), F a r r (1916, Zeichn. 14) Y a m a h a (1926, Zeichn. 14 b u. 35), B o l e n b a u g h (1928, Z e i c h n. 17), W a d e n h o u s e (1930, Zeichn. 11).

übrigens auch schon C a s t e t t e r aufmerksam gemacht hat. Diese Entmischung findet zuerst im Umkreis des Plasmas, das frei von der Spindel ist, statt (Fig. 71); sie ruft ausserhalb der Tetradenprotoplasmamasse eine von F a r r ganz genau beschriebene (1916) Furchenbildung (Fig. 72) oder nach Y a m a h a's Bezeichnung — eine Falte — hervor, im Innern dagegen, die Entstehung einer Spalte (Vakuole) (Fig. 72), welche auf dem Fixierungsmaterial die Form der uns von Abbildungen H o f m e i s t e r's (1867, *Passiflora elata)*, B o l e n b a u g h's (1928, *Tropaeolum majus)* her bekannten vieleckigen zytoplasmafreien Räume hat (Fig. 73).

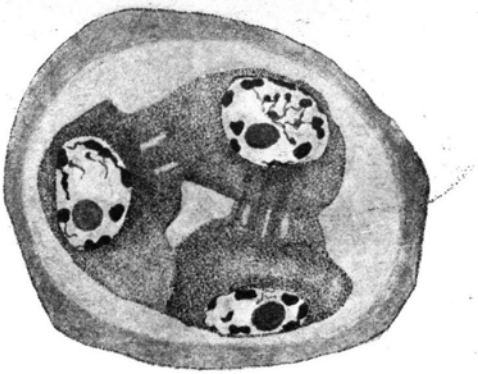

Fig. 74. *Gentiana cruciata.* Tetraden im Moment des Verschwindens der Spindel und der Entstehung der Grenzvakuolen. × 2.000. Gez. mit Oc. Zeiss K 20 × Ob. $^1/_{12}$.

Während der erwähnten Prozesse füllen sich sowohl die Furchen wie auch die sich bildenden Hohlräume mit Kallose, welche von den Energiden immer weiter produziert wird. Mit dem Verschwinden der Spindel und dem Fortschreiten des Entmischungsvorganges auf ihrem Territorium entstehen auch hier Vakuolen, die mit Kallose angefüllt sind (Fig. 74 u. 75). Sie werden immer grösser, doch die Anzahl der plasmatischen Brücken, welche die sich ablösenden Energiden (Gonen) miteinander verbinden, verringert sich allmählich, bis endlich, wie Y a m a h a es bei der Beschreibung der Eigenschaften des „Vakuolentyp" sagt, „...sich eine neue Hautschicht durch die Verschmelzung der an der Teilungsebene angesammelten Vakuolen" [1]) bildet.

---

[1]) Y a m a h a, G., l. c., p. 151.

Die Tetraden haben dann im Umkreis der Grenzebenen eine Reihe von Plasmabrücken (Fig. 76), welche mit der Zeit eingezogen werden. Dass ebengenannter Prozess bei *Gentiana* sich nicht allzuschnell vollzieht, dafür sprechen sehr oft vorkommende Bilder nach Art der Fig. 76 oder auch solche, als deren Beispiel Fig. 77 dienen kann.

Fig. 75. *Gentiana cruciata.* Etwas spätere Phase der Zytokinese als in Fig. 74. × 2.000. Gez. mit Oc. Zeiss K 20 × Ob. $^1/_{18}$.

Wie aus Obigem zu ersehen ist, kann eine solche Art von Tetradenbildung keinesfalls zur Kategorie der „Membranleistentypen" Y a m a h a's gerechnet werden, deren klassische Beispiele

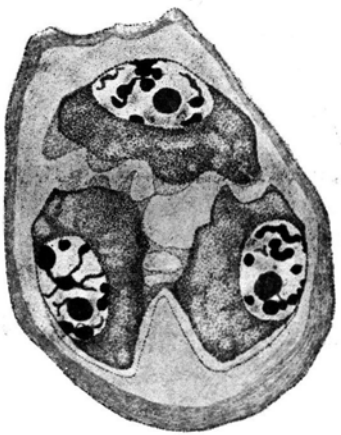

Fig. 76. *Gentiana cruciata.* Tetraden im Moment des Verschwindens der plasmatischen Brücken. × 2.000. Gez. mit Oc. Zeiss K 20 × Ob $^1/_{18}$.

z. B. *Spirogyra* oder *Cladophora* sind. Bei den in Rede stehenden Fällen haben wir es mit einer Ausscheidung zu tun, welche, wie Sharp richtig gesagt hat „a sort of matrix" bildet; unter ihrem Schutze produzieren die Protoplasten die eigentliche Membran der Pollenkerne. Dieser ganze Prozess stellt eher eine Einschnürung des Gonotokonten dar, welcher auf der Furchenbildung (furrow, cleavage oder Risspalte) von aussen zwischen den Tetradenzellen hindurch, und sonach auf einer Vakuolenentstehung im Innern (d. h. zwischen den Tetradenzellen) beruht.

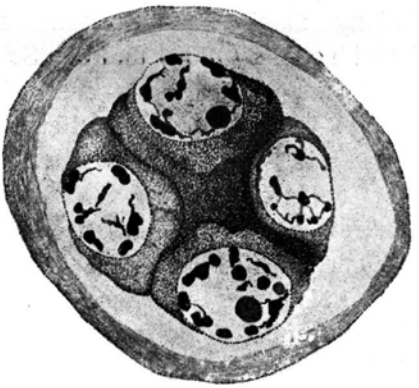

Fig. 77. *Gentiana cruciata*. Tetraden aus einem etwas früheren Stadium als auf Fig. 7. Die Zeichnung entspricht der Fig. 18 aus der Arbeit Bolenbaugh's (1928) nach dessen Auffassung „...tetrad division is nearly completed."[1]) Vergr. wie in Fig. 76.

Mit dem oben Gesagten möchte ich keineswegs solche Fälle bestreiten, in welchen die Autoren „triangular space in center of tetrad" ganz und gar nicht zitieren und zeichnen, wie dies z. B. auf den Figuren von Gates *(Lathraea)* oder Fig. 9 und 33 Yamaha's *(Hemerocallis, Magnolia)* der Fall ist. Aber auch dort kann nicht von einer Zytokinese „durch Hautschichteinfaltung" gesprochen werden, denn solch ein Prozess ist nur zu Beginn des Teilungsaktes möglich. Später muss eine „Hautschichtneubildung" eintreten, welche Hand in Hand mit ihr geht oder sogar noch der Bildung teils einer schmalen Risspalte, teils einer breiteren „Furche" (furrow) vorangeht.

* * *

Aus obigen Betrachtungen ergibt sich die Notwendigkeit, gewisse Beobachtungen älteren Datums in Erinnerung zu rufen und

die daraus seinerzeit gezogenen Schlussfolgerungen erneut aufzustellen, und zwar:

1. Vor allem ist die volle Richtigkeit der Beobachtungen von Hofmeister (1861, 1867), Berthold (1886) und Klebs (1888) hervorzuheben, und den Begriff der „Contraction des protoplasmatischen Inhalts" als ein grundsätzliches Moment beizubehalten, die (wohl nur mit geringen Ausnahmen!) der Tetradenteilung der Pollenmutterzelle vorangeht. Die genannte „Contraction" erfolgt genau so, wie die Plasmolyse von gewölbtem Typus („Convexplasmolyse" Küster's, 1929).

2. In Verbindung damit und übereinstimmend mit den Beobachtungen Berthold's (1886) und den Schlüssen Gates' (1925) sowie Schnarf's (1926) — eventuell Schnarf-Jaretzky's (1932), — ist die „Spezialmutterzellwand" Strasburger's („special wall" englischer Autoren) nicht als eine Hautverdickung der Pollenmutterzelle aufzufassen, sondern als ein Excret oder Sekret, als „Flüssigkeit" (Berthold, 1886, p. 290), „dünnflüssiger Schleim", oder „zähere Gallerte" (Hofmeister, 1867, p. 107), ausgeschieden durch den Protoplast. Sie besteht nach der zutreffenden Behauptung Yamaha's aus Kallose und gestattet es, dass „...demzufolge sich die Pollenmutterzelle gerade wie eine nackte Zelle verhält" [1]).

Ausserdem muss betont werden, dass:

3. Die simultane Tetradenteilung mit Hilfe von Vakuolen [2]) (Vakuolentyp) in den bei *Melilotus* (Castetter, 1925) und bei *Gentiana* beobachteten Fällen, trotz der voll berechtigten Vorbehalte Yamaha's (1926), eine Erscheinung darstellt, die auf einer Entmischung im Plasma beruht und zwar zuerst im die Spindel umgebenden Plasma, an der Grenze der sich herausdifferenzierenden Gonen, und sonach also auch im Innern der vierkernigen Gonotokonten.

---

[1]) Yamaha, G., l. c., p. 146. Siehe auch Yasui, K., 1931.

[2]) Guilliermond, A. et Mangenot, G. in dem während der Correctur erschienenen „Traité de Cytologie végétale" (Paris 1933), welches sich - nebenbei gesagt- für ein so umfangreiches Handbuch durch einen ausserordentlichen Mangel an durchaus erforderlicher Objektivität in der Behandlung der entsprechenden Literatur auszeichnet — schreibt: „...d'après Castetter les cloisons se forment suivant des plans marqués par des cavités creusées dans le cytoplasma, cavités que cet auteur considère, sans raisons suffisantes, comme des vacuoles" (l. c., p. 682). Was eigentlich diese „cavités" darstellen sollen, erklären uns die Autoren ganz und gar nicht.

Daraus folgt aber, dass in den erwähnten Prozessen eher die Typen der Zytokinese S h a r p's, als das „Provisorium" [1]) Y a m a h a's aufrecht zu erhalten wäre.

Einen „special wall" — sensu C a s t e t t e r's — bei Vertretern der Gattung *Gentiana,* gibt es nicht.

4. Sowohl die „space in center of tetrad" [2]) wie auch die „constriction furrow at the periphery of the cell"[3]) sind Beweise dafür, dass im Gonotokont — bei den in Rede stehenden Fällen — die „Einschnürung" der sich kontrahierenden plasmatischen Massen (Energiden), aus denen die Gonen gebildet werden sollen, begonnen hat. Und hier wieder verdient die richtige Auffassung H o f m e i s t e r s erwähnt zu werden, nach dessen Worten „...der Inhalt einer jeden solchen Spezialmutterzelle dadurch zur Pollenzelle umgebildet wird, dass er unter Verminderung seines Volumens, mit einer Membran sich umkleidet..."[4]).

Institut für allg. Botanik d. Universität Warschau.

L I T E R A T U R — V E R Z E I C H N I S.

1. B e r t h o l d, G. 1886. „Studien über Protoplasmamechanik" Leipzig.
2. B o l e n b a u g h, Al. 1928. Bull. Torr. Bot. Club. V. 57.
3. C a s t e t t e r, E d. F. 1925. Amer. Journal of Botany. V. XII. N. 5.
4. F a r r, Cl. H. 1922. Amer. Journal of Botany V. IX. N. 6.
5. G a t e s, R. R. 1925. La Cellule, V. 35.
6. H o f m e i s t e r, W i l h. 1867. „Die Lehre von der Pflanzenzelle". Leipzig.
7. Y a m a h a, G. 1826. Jap. Journal of Bot. Vol. III, N. 2.
8. Y a s u i, K. 1931. Cytologia, V. 2, N. 4.
9. K ü s t e r, E. 1929. „Pathologie der Pflanzenzelle". Protoplasma-Monographien. Berlin.
10. O e h l e r, E. 1927. Planta, Bd. 3.
11. S c h n a r f, H. 1929. „Embryologie der Angiospermen". Berlin.
12. „ 1931. „Vergleichende Embryologie der Angiospermen". Berlin.
13. S c h ü r h o f f, P. N. 1926. „Die Zytologie der Blüthenpflanzen". Stuttgart.
14. S h a r p, L. W. 1926. „An introduction to Cytology". New York.

---

[1]) Y a m a h a, G., l. c., p. 157.
[2]) B o l e n b a u g h, A., l. c., p. 115.
[3]) S h a r p, L. W., l. c., 1921 p. 187.
[4]) H o f m e i s t e r, W., l. c., p. 110.

15. Sharp, L. W. — Jaretzky, R. 1931. „Einführung in die Zytologie". Berlin.
16. Strasburger, Ed. 1875. „Über Zellbildung und Zellteilung". Jena.
17. „ 1907. Flora, Bd. 97.
18. Wadenhouse, R. P. 1930. Bull. Torr. Bot. Club. V. 57.
19. Wóycicki, Z. 1932. Acta Soc. Bot. Pol., Vol. IX. N. ½.