Próba klasyfikacji chondriokinezy* u roślin wyższych

Versuch einer Klassifizierung der Chondriokinese bei Kormophyten*

Von

Zdzisław Bąkowski

(Wpłynęło do redakcji 10 listopada 1938 — Eingegangen am 10. November 1938)

(Z 17 rycinami w tekście — Mit 17 Textfiguren)

EINFÜHRUNG

Während der zyto-embryologischen, in den letzten Jahren an Orchideen durchgeführten Untersuchungen, traf ich auf viele Probleme, welche mit der Frage des Verhältnisses des Chondrioms zu den Teilungserscheinungen des Kernes und der Zelle verbunden sind. Bei dieser Gelegenheit ergab sich die Notwendigkeit einer speziellen Behandlung der chondriokinetischen Prozesse bei den höheren Pflanzen. Auf diesem Gebiete haben wir in der zytologischen Literatur noch keine genaueren Zusammenstellungen, welche das Gesamtproblem in dem Masse umfassen, dass man sich über die Mannigfaltigkeit der bereits erkannten Tatsachen entsprechend Rechenschaft geben könnte. Das Problem selbst ist garnicht so einfach; denn die Mannigfaltigkeit der chondriokinetischen Prozesse erzeugt ein ziemlich verwirrtes Bild, das sich scheinbar nicht in gewisse Klassifikationsnormen eingliedern lässt. Daher auch die Schwierigkeit des Eindringens in die zytologischen Prozesse der Chondriokinese selbst und in die ihrer Verbindung mit den Erscheinungen, welche die Kern- und Zellteilung begleiten. Ich kann nun, gestützt auf die mir bekannten zytologischen Tatsachen feststellen, dass diese Art der Verbindung der Teilungsprozesse die Erscheinung der Kern- und Zellteilung selbst leichter verständlich macht und gleichzeitig ein tieferes Eindringen in die Mechanik der Teilung erlaubt.

* Chodzi tu nie tylko o chondriom właściwy ale i o inne uformowane części zawarte w plazmie. — Es handelt sich hier nicht nur um die eigentlichen Chondriosomen sondern auch um andere zytoplasmatische Einschlüsse.

Einen ähnlichen Versuch der Verbindung der chondriokinetischen Prozesse mit anderen zytologischen Erscheinungen des Teilungsprozesses führt Bowen (1929, S. 149—51) durch, wobei er gleichzeitig eine kurze systematische Zusammenstellung gibt (*l. c.* S. 147—9)¹.

Bowen kommt zu dem Schluss, dass bei Monokotyledonen kein deutlicher Zusammenhang zwischen der Anordnung der zytoplasmatischen Körnigkeiten und anderer Einschlüsse und den meiotischen Teilungsfiguren herrscht. Dagegen soll bei den Gymnospermen und Dikotyledonen ein enger Zusammenhang zwischen diesen Elementen vorhanden sein. Diese Schlussfolgerung nimmt in gewissem Ausmasse Jaretsky (Sharp u. Jaretsky 1931, S. 154—5) auf und gibt dabei auch einen Überblick über die chondriokinetischen Erscheinungen bei Pflanzen und Tieren (*l. c.* S. 153—7).

Der Mangel einer speziellen Zusammenstellung auf diesem Gebiete, sowie einer Systematisierung der betreffenden Erscheinungen hat mich zu einem Versuch in dieser Hinsicht bewogen. Das Resultat davon ist nachfolgende Publikation.

Grundsätze der Klassifikation

Die Klassifikation der heutzutage bekannt gewordenen Prozesse bei der Chondriokinese stützte ich auf folgende Grundsätze:

Als Klassifikationsmoment nahm ich das Stadium der Metaphase an, als ersten Moment einer schon genauen Ausbildung der Teilungsfigur. Als Ausgangspunkt dienten mir 4 Möglichkeiten der Verteilung der Chondriosomen (bzw. auch der Plastiden und anderer zytoplasmatischen Einschlüsse) in diesem Zeitpunkt der Karyokinese, und die Art und Weise der Gruppierung des Chondrioms liess mich folgende vier Grundtypen unterscheiden:

„Indifferent“ — Gleichmässige Zerstreuung während der Teilung;

„Mantelartig“ — Mantelartiges Anordnen um die Teilungsfigur herum;

„Polar“ — Das Gruppieren der Chondriosomen an den Teilungspolen;

„Äquatorial“ — Das Anhäufen der Chondriosomen in der Äquatorialebene der Teilung.

¹ Er macht dies, wie er angibt, nach Wagner. Bei dieser Gelegenheit bemerke ich, dass diese Arbeit: N. Wagner (1927): Evolution du chondriome pendant la formation des grains de pollen chez les Angiospermes. — Biol. Generalis, III. mir nicht zugänglich war.

Auf derselben Grundlage unterschied ich auch Mitteltypen, da sich in diesem Zeitraume in der Orientierung des Plasmas und seines Inhaltes gleichzeitig nebeneinander zwei Richtungen (d. h. Möglichkeiten) bemerkbar machen. Ich habe dies weiterhin durch die Vereinigung der Namen der betreffenden Grundtypen mittels Anführungszeichen bezeichnet, z. B. der „mantelartig-polare“ Typus u. s. w. Für die besondere Bezeichnung des „Typus“ entschied die Telophase, d. h. das Verhalten des beobachteten metaphasischen Typus weiter bei Beginn der Zellteilung. Ich bezeichnete das durch Hinzufügen zum Namen des betreffenden Grundtypus eines zweiten Beiwortes z. B.: der „mantelartige“, in der Telophase „äquatoriale“ Typus zur Unterscheidung, dass das Chondriom in der Metaphase die ganze Figur ringsum ergreift mit dem sogenannten „chondriomalen Mantel“, dass jedoch schon in der Telophase eine allmähliche Umgruppierung seiner Bestandteile in einen neuen Typus erfolgt, welcher in der Äquatorialebene der Teilung liegt. Die Typen der weiteren Reihen teilte ich nach denselben Grundsätzen ein.

Der „indifferente“ Typus

Fig. 1 — Schema zum „indifferenten“ Typus.

Bei einer Reihe von Pflanzen nimmt das Plasma und sein chondriomaler Inhalt keinerlei deutliche und besondere Differenzierung seiner Lage im Bereich der Zelle während der Teilung an.

Als Beispiel können die Angaben dienen, welche die Chondriokinese in den Mutterzellen der Makrosporen und in der Samenanlage einer Orchidee betreffen, u. zw. der *Orchis latifolius* in der Arbeit von Siwicka-Tarwidowa (1934). Die Verfasserin stellt den vollständigen Mangel der Bipolarität des Zytoplasmas bei der Teilung fest, daher sind die einzelnen Bestandteilselemente des Chondrioms gleichmässig im Bereiche des Zytoplasmas verteilt. Die Autorin schreibt (*l.c.* S. 518—9):

„Aussi bien dans les derniers moments de la prophase de la mitose hétérotypique que dans la métaphase elle-même les éléments en forme de biscuits, les grains liés entre eux et les grains libres sont tout à fait uniformément répartis sur tout le cytoplasme“¹. Daher: „En conséquence, le cytoplasme de deux cellules de la dyade contient, par rapport à sa masse, une quantité égale de chondriome“. Die Verfasserin gibt weiter an, dass Wagner ebenfalls das Fehlen einer speziellen Anordnung des Chondrioms bei manchen Monokotyledonen während der I. und II. Teilung in den Pollenmutterzellen feststellte. Hierher gehören auch die Angaben von Lenoir (1934) über die Sporogenese beim *Equisetum variegatum*. Das Verhalten des geformten Inhalts des Zytoplasmas während der Teilung ist hier im Grund genommen vollständig gleichgültig. Nur während der I. und II. Telophase sowie in der Interkinese nehmen die zytoplasmatischen Einschlüsse und Körnchen eine gewisse lineare Anordnung in Bezug auf die Teilungsachse an, bleiben jedoch weiterhin gleichmässig im Bereich des Protoplasten verteilt. Es muss hier betont werden, dass in diesem Falle die Veränderung und Verschiebung der Lage aller Körnchen in der sich teilenden Zelle ausschliesslich wegen der Verschiebungen des gesamten Zytoplasmas zustandekommt.

Diese Beschreibung des indifferenten Verhaltens des Chondrioms und der Plastiden im gegebenen Falle weckt jedoch ein gewisses Misstrauen. Es ist nämlich unbedingt ganz verschieden im Vergleich mit den Ergebnissen anderer Untersuchungen, welche bei Arten von *Equisetum* (Lewitsky 1926: *E. palustre*, Jungers 1934: *E. limosum*)² durchgeführt wurden. Jungers beschreibt dies (l. c. S. 329): „les descriptions et les conclusions de Lenoir sont au moins aussi étranges et tellement différentes des nôtres que toute discussion serait vaine“. Mit gleicher Vorsicht behandeln Becker und Siemaszko (1936, S. 36) diese Beobachtungen. Die Nichtübereinstimmung ist bemerkenswert, aber die Beobachtungen waren an lebenden Pflanzen gemacht, wobei Lenoir während derselben die ganze Zeit im Zytoplasma sowohl die Plastiden als auch seine kleinen Körnchen unterschied. Die Person des Beobachters kann hier keinen Zweifel erregen. Es wurden zwar bisher die Untersuchungen an derselben Art nicht wiederholt, doch haben wir kein Recht zu behaupten, dass die, sogar bei einigen Arten der gegebenen Pflanzengattung festgestellten Prozesse, bei allen ihren Repräsentanten unbedingt vorhanden sein müssen. Ich selbst habe mit einiger Zurückhaltung die Beschreibung von der Anhäufung der zytoplasmatischen Ein-

¹ Von mir gesperrt.

² Siehe auch Seite 332 dieser Arbeit.

schlüsse in die charakteristische, kurz andauernde Anordnung im leptozygoten Stadium aufgenommen (*l. c.* Fig. 3 und 4, sowie Text S. 362 u. 364). In diesem Stadium häufen sich die bisher gleichmässig im Bereich des Zytoplasmas verstreuten Chloroplasten zusammen, mit ihrer ganzen Masse dicht am Kern anliegend und bilden auf ihm: „une calotte épaisse en son centre, mince sur ses bords“. Diese einpolare Gruppierung macht sich sowohl in der Anordnung des Chromatins im Kern bemerkbar, als auch in der Lage des Kerns selbst, mit der ihm anliegenden Anhäufung von Körnchen im Bereich der Zelle. Im ersten Stadium ist der Kern an eine Seite der Zelle angepresst, in derselben Richtung ist auch das Chromatin an der Kernmembran zusammengeballt, dagegen an der entgegengesetzten Seite, d. h. gegen das Innere der Zelle, liegt an dem Kern jene oben erwähnte „calotte“ an. Im weiteren Stadium („zygoten“) bleibt die allgemeine Anordnung die gleiche, nur die Körnchen werden gegen den äusseren Pol zu verschoben, indem sie sich zwischen den Kern und die Zellwand hineindrängen. Obige Anordnung ist kurz andauernd, so dass in den weiteren Stadien der Prophase und der Kernteilung selbst die Einschlüsse des Zytoplasmas gleichmässig verteilt sind, ganz unabhängig von den Teilungsprozessen. Eine ganz unerwartete Bestätigung dieser Beobachtungen fand ich in der Arbeit von Marquette (1907), welcher einen identischen Typus während des Synapsis-Stadiums der Sporenmutterzellen des *Equisetum hiemale* fand. Die Beschreibung und die Zeichnungen unterscheiden sich absolut nicht von den Beobachtungen Lenoir's (*l. c.* S. 297): „If spore-mother-cells of *Equisetum hiemale* are examined during the synapsis stages it is seen that a more or less sharply bounded mass lies in the cytoplasm at one side of the eccentrically placed nucleus. This mass consists of numerous closely packed granules...“. Und noch weiter: „The spore-mother-cells of *Equisetum* are usually distinctly elongated at the time of synapsis, the nucleus almost invariably lying at one end of the cell. The chromatin is aggregated at the side of the nucleus nearest the cell wall. Just as regularly the dense aggregation in the cytoplasm lies on the side of the nucleus opposite the synaptic mass“. Die Übereinstimmung der Beobachtungen und der Zeichnungen beider Autoren sind umso wertvoller, als Lenoir (1934), wie aus seinem Literaturverzeichnis hervorgeht, die Arbeit Marquette's nicht gekannt hat. Marquette hat leider die weitere Entwicklung der Sporenmutterzelle des *E. hiemale* über das Synapsis-Stadium hinaus nicht verfolgt, gibt dagegen ganz identische Beobachtungen für die Sporenmutterzellen der *Marsilia quadrifolia* an, ebenfalls im Synapsis-Stadium (*l. c.* S. 297 und Taf. XIII, Fig. 9): „These cells also show a more or less sharply defined dense mass in the cytoplasm at one side of the nucleus consisting largely of small starch grains, and here the chromatin is regularly

aggregated on the side of the nucleus adjacent to the mass of starch grains". Diese jedoch sind zwischen Zellwand und Kern hineingepresst, das Ganze aber an dem einen äussersten Ende der verlängerten Zelle angeordnet¹. Es ist also auch hier eine ausgesprochene Übereinstimmung mit dem zweiten Teil der Beobachtungen von Lenoir². Die oben durchgeführte Gegenüberstellung beider Autoren beweist die Genauigkeit der Beobachtungen Lenoir's. Man muss daher, auf die weiteren Angaben Lenoir's gestützt, das indifferente Verhalten der zytoplasmatischen Körnchen und anderer Einschlüsse während der Kern- und Zellteilung für *Equisetum variegatum* annehmen, trotzdem jene in dem erwähnten Stadium bei anderen Arten des *Equisetum* ausserordentliche, charakteristische innenplasmatische Gruppierungen bilden^{3 u. 4}.

Nichtsdestoweniger, wenn sich die Sache so verhält, dürfte man dem oben angeführten Fall eine besondere Stellung innerhalb des „indifferenten“ Grundtypus einräumen, und zwar wegen der Eigenart der Teilungsprozesse. Dasselbe gilt auch für *Tetraclinis articulata* (s. unten).

Ein fast gleicher Fall (wenigstens in manchen Abschnitten seiner Entwicklung) wie bei *Equisetum variegatum*, kommt bei *Tetraclinis articulata* vor. Den Mangel einer Beschreibung ersetzen ausgezeichnete Illustrationen in der Arbeit von Saxton (1913b), welche sich auf die Teilung der Sporenmutterzellen beziehen (l. c. Taf. 44, Fig. 1—23). Die Ähnlichkeit ist so auffallend, dass man sogar mit Erfolg manche Beschreibungen von Lenoir (1934) auf die Illustrationen von Saxton anwenden kann, bzw. die Illustrationen von *Tetraclinis articulata* an den entsprechenden Stellen für *Equi-*

¹ Eine ganz gleiche Beobachtung gibt noch einmal Marquette in seiner Arbeit über die Entwicklung der Sporenmutterzellen der *Marsilia quadrifolia* an (1908, S. 87—88 und Taf. VIII, Fig. 4). Nach diesen Angaben ist das Schicksal der besprochenen Anhäufungen nach der Synapsis schon verschieden von dem des *Equisetum variegatum*, denn dieselben werden nicht verstreut, sondern nehmen in ganz besonders charakteristischer Weise weiter Anteil an der Zellteilung (siehe Seite 345 vorliegender Arbeit). Auch diese Arbeit war Lenoir unbekannt.

² Ähnliche Beobachtung gibt zuletzt Yu (1938) in dem Moment der Synapsis in den Pollenmutterzellen von *Aucuba japonica* (l. c. S. 53 und Fig. 12) an.

³ Siehe Seite 332 vorliegender Arbeit.

⁴ Bei der Zusammenstellung der Beobachtungen von Lewitsky, Lenoir und Jungers kann man sich dem Eindruck nicht entziehen, dass die von ihnen beschriebenen Erscheinungen dieselben sind und nur verschieden erklärt werden. Ich will dieses Problem hier nicht näher erörtern, möchte nur betonen, dass die Beobachtungen Lenoir's die grösste Bedeutung haben, da sie *in vivo* gemacht wurden.

setum variegatum in der Arbeit von Lenoir¹ einsetzen kann. Diese wirkungsvolle Gegenüberstellung der entsprechenden Zeichnungen ist leicht durchzuführen: Das frühe präsynaptische Stadium charakterisiert das vollständige Fehlen der Körnchen²: $L\ 1=S\ 1$; „Isolated starch grains now appear in the cytoplasm“, sie verhalten sich in diesem Stadium vollständig indifferent: $L\ 2=S\ 2$ und 3 ; Synapsis: die monopolar angehäuften Körnchen: $L\ 3$ und 4 , dieselben weiter indifferent: $S\ 4$ und 5 (der einzige wichtigere Unterschied). In späteren Stadien sind die Körnchen ganz willkürlich verstreut im Zytoplasma: Der vordiakinetische Abschnitt: $L\ 6=S\ 8$; Diakinese: $L\ 7=S\ 9$; Metaphase: $L\ 10=S\ 10$; Anaphase-Telophase: $L\ 11=S\ 12, 14, 16$. In der Telophase ähnlich wie bei *Equisetum variegatum* besteht eine Anordnung der Plastiden in der Längsachse(!), welche sich längs der Teilungsachse bemerkbar macht, wie dies auch in ähnlicher Weise Lenoir angibt und welche gegebenenfalls verstärkt ist durch eine starke Verlängerung der Plastiden, die sich am Teilungsäquator befinden: $L\ 14=S\ 17$. Etwas später sehen wir die Kerne gegen die entgegengesetzten Zellwände angedrückt und das ganze Zytoplasma zusammen mit den Körnchen in der Äquatorzone: $L\ 14$ und $15=S\ 18$ und 19 . Im jüngeren Tetradenstadium werden die Kerne an die Zellwände gedrückt und zwischen ihnen kommt das Zytoplasma mit den Körnchen zu liegen: $L\ 17(18)=S\ 22(23)$. Etwas später, in den einzelnen Zellen der Tetrade, liegt der Kern an einer Zellwand, die Körnchen auf der entgegengesetzten Seite: $L\ 21=S\ 26$.

Der „indifferent-mantelartige“ Typus

Dieser Typus beruht auf der charakteristischen Anhäufung mancher Elemente in einer deutlichen Schichte, welche den Kern umhüllt und dann auch die Teilungsfigur, während indessen andere Bestandteile des Chondrioms in Bezug auf die Anordnung vollständig indifferent bleiben. Dieser Typus tritt in den Embryosäcken des *Lilium candidum* auf. Wir haben hier Angaben von Guilliermond (1924, S. 20—1): gewisse Elemente des reichen Chondrioms „ont une tendance marquée à se grouper autour des noyaux qui s'entourent d'une sorte de manteau mitochondrial, formé par de très nombreux chondriosomes, parmi

¹ Saxton interessierte sich nicht für dieses Problem, daher finden wir bei ihm keinerlei nähere Erläuterungen, welche die Anordnung der „starch grains“ während der Teilung betreffen.

² Bedeutung der Abkürzungen: L =Lenoir, 1934, Tafel, Fig. xy; S =Saxton, 1913 b, Taf. 44, Fig. xy.

Fig. 2 — Schema zum „indifferent-mantelartigen“ Typus.

lesquels dominant des chondriocontes très minces, enchevêtrés en une sorte de buisson serré. Ce manteau mitochondrial persiste pendant la division autour du noyau en voie de mitose“. Andere Körnchen dagegen bleiben indifferent bei diesem Prozess und sind im ganzen Zytoplasma verstreut, besonders in seinen stark vakuolisierten Partien. Hier herrschen, wie der Autor angibt, dickere Körner und Stäbchen vor¹.

Der „mantelartige“ Typus

Fig. 3 — Schema zum „mantelartigen“ Typus.

Bei diesem Typus häuft sich das Chondriom schon während der Prophase in charakteristischer Weise um den Kern auf, solcher Art eine deutlich isolierte Schichte im Bereich des Protoplasten bildend. Im weiteren Verlaufe umgibt das Chondriom nach der Resorption der Kernmembran während der Kernteilung

¹ Die ersten Beobachtungen bei *Lilium candidum* führte in dieser Beziehung Guilliermond schon im Jahre 1914 durch. Der Autor gibt hier an (l. c. S. 162 und Fig. 13): „Dans le sac embryonnaire elles (d. h. die Mitochondrien) sont surtout localisées autour du noyau où elles forment une zone périnucléaire constituée par un enchevêtrement de chondriocontes et de mitochondries granuleuses. Au cours des mitoses du sac embryonnaire, elles se répartissent entre les noyaux qui en dérivent, c'est-à-dire autour des deux noyaux du sac, de ceux des synergides, de l'oosphère et des antipodes“. (Von mir gesperrt).

wenigstens in ihren ersten Phasen die ganze Kernteilungsfigur an Stelle des sich auflösenden Kernes. Daher sondert sich um dieselbe herum deutlich „eine chondriomale Mantelschichte“ ab (der „manchon chondriomal“ bei Devisé, ein „Muff“ bei Prosina, ein „Mantel“ bei Senjaninowa). Nach der Restitution der Nachfolgekerne und während der Zellteilung verstreut sich das Chondriom teilweise im Zytoplasma, teilweise jedoch erhält es sich weiter in Form des „Mantels“ um die neu entstandenen Tochterkerne herum. Dieser Typus wurde am genauesten bei der Lärche untersucht: Němec (1898) bei *Larix decidua*, Devisé (1922) bei *Larix europaea* und Prosina (1928) bei *Larix Dahurica*.

Ein überaus schönes Beispiel des Manteltypus sehen wir in den Archegonien bei *Actinostrobus pyramidalis* bearbeitet von Saxton (1913 a). Nach der Befruchtung (*l. c.* S. 336 und Taf. 26, Fig. 33): „The two sexual nuclei may almost always be seen to be surrounded by a starch sheath“¹, was auch noch nach der vollständigen Vereinigung anhält (*l. c.* Taf. 26, Fig. 34 a und 35). Als Ergebnis der ersten Teilung des neuen Kernes umgeben diese Körnchen die ganze Figur mit einem ausserordentlich festen Mantel (*l. c.* Taf. 26, Fig. 36 Metaphase), der sich bis ans Ende der Teilung erhält (*l. c.* Taf. 27, Fig. 38). Nach der Zellteilung werden die Tochterkerne neuerdings von einem Mantel („sheath“) von Zytoplasmäeischlüssen umgeben (*l. c.* Taf. 27, Fig. 41).

Migdalska (1934) stellt die mantelartige Anordnung des Chondrioms bei einer Reihe von Gartenabarten der *Gladiolus gandavensis* und *G. primulinus* fest. Die Autorin behauptet ferner, dass sich jene Körnchenzone während der Teilung bis zur Telophase beider Teilungen erhält. In der weiteren Telophase umhüllt der körnige Mantel beide Tochterkerne (*l. c.* S. 467 und Fig. 138; S. 468 und Fig. 141—2 u. a.).

Dieser Typus tritt auch wahrscheinlich in den Pollenmutterzellen bei *Cucumis sativus* auf. Die Angaben darüber gibt eine Arbeit von Heimlich (1929). In der Prophase bildet sich eine ausgeprägte, den Kern umhüllende Zone (*l. c.* Taf. I, Fig. 9), welche nach dem Verschwinden der Kernmembran die ganze Figur mit einem „dichten Mantel“ umgibt, welcher „is characterized by the presence of almost innumerable mitochondria“ (*l. c.* S. 11). In der Interkinese treffen wir ihn schon in der ganzen Zelle an. Lewitsky (1911, S. 541) gibt an, dass

¹ Von mir gesperrt.

bei *Asparagus officinalis* „umgeben in den Pollenmutterzellen die Chondriosomen dicht mantelförmig die Teilungsfigur fast ringsherum“¹.

Die mantelartige Gruppierung des Chondrioms beobachtete am lebenden Exemplar Chambers (1925, S. 111) in den Spermatozyten der Heuschrecke: „Quand le fuseau de la métaphase se forme, les mitochondries se rassemblent tout autour de lui en un réseau lâche“. Dieser mitochondriale Mantel ist so stark, dass er sogar bei einer Verletzung mit einer Mikrodissektionsnadel erhalten bleibt. Das Verhalten dieses Typus in der Telophase ist verschieden von dem in den oben beschriebenen Beispielen und scheint kein Äquivalent in den Kormophyten zu haben. Eine nähere Besprechung analoger Fälle im Tierreich gebe ich auf Seite 350 dieser Arbeit.

Der „mantelartige, in der Telophase äquatoriale“ Typus Abänderung A.

Fig. 4 — Schema zum „mantelartigen, in der Telophase äquatorialen“ Typus; Abänderung A.

Bei diesem Typus bilden die Chondriosomen in den ersten Teilungsstadien eine Mantelschicht, in den weiteren Stadien jedoch wandern sie in die Äquatorialzone und pressen sich zwischen die wiederhergestellten Tochterkerne. Hier bilden sie eine plattenartige Anhäufung, in welcher erst die Zellplatte entsteht. Ein solcher Fall wurde äusserst genau von Senjaninowa (1927) während der Sporogenese bei *Nephrodium molle* beobachtet, von Lewitsky (1926) bei *Equisetum palustre*, sowie von Jungers (1934) bei *Equisetum limosum*. Diese interessante Umgruppierung beschreibt Senjaninowa (l. c. S. 502): „In der Metaphase der heterotypischen Teilung umgeben die Mitochondrien die Teilungsfigur entweder mit einem kompakten, von Plasma nicht abgegrenzten Mantel, oder dieser Mantel ist an einigen Stellen durchlöchert. Nachdem die Chromosomen an den Polen auseinandergewichen und die Tochterkerne nach einer Reihe von Veränderungen in das Ruhestadium übergegangen sind, verlassen die Mitochondrien ihre Lage und häufen sich in der Fläche an, die der Lage der Chromosomenplatte der Metaphase der heterotypischen Teilung entspricht“². Die neu entstandene Anhäufung ist ungewöhnlich

¹ In den somatischen Zellen verhalten sie sich indifferent, oder höchstens mit polarer Tendenz (l. c. Seite 541).

² Von mir gesperrt.

stark. Sie erhält sich während der homöotypischen Teilung, wobei sie die Mutterzelle vollständig in zwei gleiche Teile teilt. Eine ähnliche Erscheinung tritt bei den Enkelkernen (Tetrade) auf¹.

In den oben erwähnten Fällen weicht der Verlauf der Chondriokinese bei beiden Arten der Schachtelhalme ganz wenig von dem bei *Nephrodium molle* beschriebenen ab.

Abänderung B.

Fig. 5 — Schema zum „mantelartigen, in der Telophase äquatorialen“ Typus; Abänderung B.

Analoge Fälle, jedoch nicht identisch im Verlauf, sind ebenfalls bei Blütenpflanzen bekannt.

Diesem Typus gehört der von Nicolosi-Roncati (1910) bei den Pollenmutterzellen von *Helleborus foetidus* festgestellte Fall an, was später von Wagner (1927)² bestätigt wurde. Als Vergleich mit obiger Beschreibung führe ich hier die Beobachtungen von Nicolosi-Roncati (*l. c.* S. 115) an: Die Chondriosomen gruppieren sich gemeinsam und bilden „una zona di sostanza densamente granulare che costituisce come un mantello attorno alla figura cariocinetica. Constituitosi il fuso bipolare, detta zona persiste tutta via, ma sembra si presenti alquanto assottigliata in corrispondenza dei due punti polari“³. Zur Zeit der Telophase und der Wiederherstellung der Kerne schieben sich die Körnchen zwischen die Tochterkerne und bilden, im Gegensatz zum *Nephrodium molle*, lose, aber deutliche chondriomale Anhäufungen, welche nicht bis an die Ränder der Zelle reichen (*l. c.* Fig. 4). Der Typus wird deutlicher während der zweiten Teilung, so dass schon in der Anaphase die Elemente, welche das Chondriom zusammensetzen („numerosi e finamente granulari“) „si dispongono in una densa zona nella regione media della cellula madre, delimitata dai due fusi di nuova forma-

¹ Der ganze Verlauf der Chondriokinese ist aussergewöhnlich interessant im gegebenen Falle, aber für diese Arbeit ist die Angabe genauerer Beobachtungen der Autorin nicht notwendig.

² Diese Arbeit war mir nicht direkt zugänglich.

³ Es ist das wohl eine allgemeine Erscheinung bei den Manteltypen.

zione“. Auch in diesem Falle reicht die Zone nicht viel über die Länge der Teilungsfigur (*l. c.* Fig. 5) und verliert sich allmählich noch weit entfernt von den Zellwänden. Im weiteren Stadium verschwindet die Anhäufung durch das Verstreuen der Bestandteile. „E quando poi le tetradi poliniche si sono costituite, questi granuli mitocondriali riscontransi ancor numerosi in tutto il protoplasma della commune cellule madre, con speciale localizzazione in quelle regioni, in cui dovranno tosto formarsi le membrane di divisione“.

Die Ähnlichkeit mit *Nephrodium molle* und beiden oben erwähnten Arten von *Equisetum* ist sehr weitgehend. Ein tatsächlicher Unterschied beruht darin, dass die Chondriomalschicht am Äquator weder so dicht ist wie beim *Nephrodium* oder beim *Equisetum*, noch reicht sie an die Zellwände heran wie bei den erwähnten Pteridophyten.

Den „mantelartigen, in der Telophase äquatorialen“ Typus finden wir nach den Angaben von Mann (1924) in den Pollenmutterzellen von *Ginkgo biloba*. Die Autorin gibt zwar an (*l. c.* S. 248), dass in den frühen Teilungsstadien (d. i. in der Metaphase der ersten Reduktionsteilung, *l. c.* Taf. 44, Fig. 2): „Most of the plastids are near the poles“ aber die angeführte Zeichnung stellt die Plastiden ganz regelrecht um die Teilungsfigur verstreut, ohne eine sichtbare Bevorzugung ihrer Pole, dar. Figur 3 (*l. c.* Taf. 44) stellt besonders sichtbar die Verschiebung der Plastiden an den Teilungsäquator dar, wo sich zum Schluss die für diesen Typus charakteristische plastido-chondriomale Platte bildet. Weitere Umgruppierungen führen zu gleichmässiger Verteilung der Körnigkeiten und anderer zytoplasmatischen Einschlüsse zwischen den Tochterzellen beider Teilungen. Sienicka (1929) stellt das Auftreten eines chondriomalen Mantels um die Teilungsfigur dar bei *Hemerocallis fulva* fl. pleno in den Pollenmutterzellen (*l. c.* S. 316, bzw. S. 332: „Chondriomalzone“ und „eine helle Randzone“ und Taf. 18, Fig. 8, 10, 14; Taf. 19, Fig. 18, 28). Auf Grund der Arbeit von Fullmer (1899), kann man bis zu einem gewissen Grade annehmen, dass wir es bei dieser Pflanze in der Telophase mit einem „äquatorialen“ Typus zu tun haben. Ein wahrscheinlich sehr ähnlicher Fall, wie der bei *Helleborus*, besteht bei den Pollenmutterzellen von *Nymphaea alba* (Guignard 1898). Ich bespreche ihn ausführlicher an einer anderen Stelle vorliegender Arbeit¹. Die Erscheinung der Verschiebung der Plasma-Körnchen während der Teilung zu dem Äquator hat auch Katô (1933) am lebenden Exemplar konstatiert u. zw. gelegentlich seiner Untersuchungen über die Veränderungen der Viskosität des Plasmas während der

¹ Seite 344 dieser Arbeit.

Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen bei *Lilium speciosum*. Er behauptet nämlich (*l. c.* S. 205 und Taf. 3, Fig. 3), dass anfangs: „almost all the granules are forced to cluster around the nucleus. They are, therefore, dense in distribution in the neighbourhood of the nucleus and thinner towards the periphery of the cell“. Aber etwas später schreibt er: „...in the anaphase, especially in the late anaphase, they are only conspicuous in the vicinity of the equatorial region, being now less marked in the polar region“ (*l. c.* S. 206).

Der „mantelartig-polare“ Typus

Fig. 6 — Schema zum „mantelartig-polaren“ Typus.

In der Arbeit von Guignard (1898) findet man den interessanten Fall, gleichsam als Mittelding zwischen dem „mantelartigen“ und dem „polaren“ Typus, welcher in einem der nächsten Kapitel vorliegender Arbeit besprochen wird. Er tritt in den Pollenmutterzellen der *Magnolia Yulan* auf. In diesen Zellen sind die zytoplasmatischen Granulationen sehr ausgiebig (*l. c.* S. 194). Dieselben umgeben in dichtem Zytoplasma während der sich entwickelnden Teilung nach dem Verschwinden (oder vielleicht auch vor demselben) der Kernmembran die ganze Teilungsfigur, sich gleichzeitig allmählich an den Polen anhäufend. Dieser Prozess ist so stark, dass endlich (*l. c.* S. 195): „Les granulations noires étaient toutes concentrées aux deux pôles, et il n’y avait pas de condensation cytoplasmique autour du fuseau“. Dieser Fall würde ein spezielles chondriokinetisches Studium beanspruchen. Die Beschreibung gab ich auf Grund der Interpretation der Zeichnungen des Autors (*l. c.* Taf. XL, Fig. 5, 7, 8, 10 und 11), der Erläuterungen dazu (*l. c.* S. 219—20) und der sehr dürftigen Bemerkungen im Text der Arbeit.

Es ist möglich, dass ähnliche chondriokinetische Erscheinungen die Teilungen während der Sporogenese bei *Riccia Frostii* begleiten, was man auf Grund der Zeichnungen in der Arbeit von Black (1913) vermuten kann. In der Prophase der I. Teilung sehen wir (*l. c.* S. 519 und Taf. 37, Fig. 26), dass „The black globules are especially prominent around the

nucleus“. In der voll ausgebildeten Metaphase (*l. c.* Taf. 37, Fig. 28) sehen wir sie verstreut um die Figur herum in dem, dieselbe umgebenden Zytoplasma. In der frühen Telophase (*l. c.* Taf. 37, Fig. 29) ändert sich das Bild insofern, als an den Polen deutliche Anhäufungen von Körnchen auftreten, wobei ein Teil derselben weiter in dem die Figur umgebenden Plasma verbleibt. In der späteren Telophase werden die polaren Anhäufungen verstreut, die zytoplasmatischen „Körnchen“ aber sehen wir beim Phragmoplasten (*l. c.* Taf. 37, Fig. 30 und Taf. 38, Fig. 32). In der zweiten Teilung sehen wir sie schon im ganzen Protoplasten verstreut (*l. c.* Taf. 38, Fig. 33—5) um sie in den Tetradenzellen neuerdings in deutlichen, den Kern umgebenden Anhäufungen zu bemerken (*l. c.* Taf. 38, Fig. 36—8). Conard (1925, S. 733) schreibt, dass sich in den Zellen der Kallusgewebe der *Tradescantia virginica* die ganze Körnchenmasse des Zytoplasmas anfangs um den Kern gruppiert, aber bald „L'orientation du cytoplasme se précise: les inclusions se groupent en deux masses polaires qui constituent les pôles de la figure de division nucléaire“. Dieser Fall bildet entschieden einen Übergang zu dem folgenden Typus, d. i. zum „polaren“ Typus.

Der „polare“ Typus

Fig. 7 — Schema zum „polaren“ Typus.

Die Neigung des Chondrioms und anderer, im Zytoplasma enthaltener Körper zur Anordnung an den Polen, ist ziemlich häufig und vor allem sehr auffallend. Daher konstatierte man sie oft bei den verschiedensten Pflanzengruppen. Dabei ist es charakteristisch, dass dieser Typus in deutlichem Zusammenhang steht mit der Bildung der Teilungsfigur, wobei sich die Anhäufungen während der ganzen Zeit der Kernteilung an den Scheiteln der Teilungsfigur halten. Hier beginnt zweifellos das, an der Wende des Jahrhunderts von verschiedenen Forschern so eifrige Suchen und Beobachten von vorhandenen Zentrosomen im Bereiche der Polanhäufungen.

Motte (1928, S. 376—7) erklärt die von Allen (1912) in den Androzyten-Mutterzellen von *Polytrichum juniperinum* beobachteten Zentrosomen durch das passive, polare Anordnen des Plasma-Inhaltes an den Scheiteln der Spindel, was von ihm bei anderen Laubmoosen beobachtet wurde. Der Kenner des Chondrioms, Guilliermond lenkt die Aufmerksamkeit gelegentlich der Besprechung der Zentrosomen (Guilliermond, Mangenot, Plantefol 1933, S. 257) darauf, dass die ungleichartigen zytoplasmatischen Granulationen sich an den Scheiteln der Teilungsfigur gruppieren und eben in dieser Anordnung sieht er den Fehler der Zentrosomen-Sucher bei den höheren Pflanzen. Němec (1930, S. 75) hält in seinem Handbuch der Zytologie und Anatomie der Pflanzen die Tatsache der Ansammlung der Mitochondrien an den Polen der sich teilenden Kerne als einen Gegenbeweis gegen die Theorie der Entstehung *de novo* der Mitochondrien. Denn als Ergebnis dieser Behauptung muss jede entstandene Tochterzelle mit der ihr durch die Teilung zugehörigen Anzahl von Mitochondrien versehen sein. Er illustriert das an *Vicia Faba* (l. c. S. 76, Fig. 48)¹.

Die polare Verteilung des Chondrioms während der Teilung gibt Guilliermond (1914, S. 163 und Fig. 14) für die meristematischen Zellen der jungen Blättchen der Gerste an. Ein schönes deutliches Beispiel des polaren Typus beobachtete Kozłowski (1919, Taf. IV, Fig. 28) an der sich teilenden Dermatogenzelle des Wurzelscheitels von *Iris olbiensis*. Die Körnchen gruppieren sich in perlenartigen Schnüren an den Polen der Teilungsfigur (l. c. Erläuterung der Zeichnung S. 132). Sogar bedeutend grössere Körper werden an die Pole verschoben. Das eben beobachtete Němec (1901, S. 308): „Leukoplaste, sogar auch solche mit ziemlich grossen Stärkekörnern, sammeln sich auch zuweilen an den Polen der Teilungsfigur an, und zwar auch in vegetativen Zellen, wie z. B. in den Wurzelspitzen von *Xanthosoma maximilianum*“. Derselbe Autor (1910, S. 292) behauptet ebenfalls die Tatsache der Ansammlung der Leukoplasten an den Polen während der Teilung in den Zellen der Wurzelspitze von *Allium Cepa*. Auch Lundegårdh (1912, S. 474) teilt eine identische, an *Vicia Faba* gemachte Beobachtung mit: „dass Chromatophoren (Leukoplasten) bei der Zellteilung dizentrisch verteilt werden...“. Milovidov (1928 c) zeigt die polare Gruppierung der Chondriosomen und Stärkekörner in den Zellen der jungen Knollen von *Ranunculus Ficaria* (l. c. Taf. II, Fig. 8, 7 und 12). Eine ähnliche Erscheinung tritt wahrscheinlich auch bei den Zellteilungen in den Wurzelspitzen von *Elodea canadensis* (l. c. Taf. II, Fig. 9) auf. Němec

¹ Siehe Seite 341 vorliegender Arbeit.

(1930, S. 189) teilt mit, dass bei den Leguminosen symbiotische Bakterien, welche im Zytoplasma der sich teilenden Zelle stecken, sich zusammen mit den Mitochondrien an den Polen der künftigen Kern- und Zellteilungsfigur anordnen. Etwas früher beobachtete Milovidov (1928a) genauer *Lupinus mutabilis*. Er gibt an (l. c. S. 287): „Nous avons observé chez le Lupin un phénomène très curieux pendant la division des cellules bactéroïdiques. Pendant cette division les Bactéries s'accablent aux pôles du noyau déjà au stade de la prophase et conservent cette position jusqu'à la fin de la mitose¹. Par ce procédé chaque cellule-fille reçoit une portion des symbiotes“ (l. c. Fig. 2 und 3 auf Seite 286).

Wertvoll sind auch die von Guignard (1898) an den Pollenmutterzellen der Orchidee *Limodorum abortivum* gemachten Beobachtungen. Er beobachtete folgende Tatsache (l. c. S. 193): „Il est à remarquer aussi que les grains d'amidon, disséminés dans le cytoplasme avant la formation du fuseau bipolaire, s'accablent plus tard autour des pôles aux deux extrémités du fuseau“. Man sieht das vor allem in den Zeichnungen dieses Autors (l. c. Taf. X, Fig. 28, 29 und 34).

Ein überaus schönes Beispiel der polaren Anordnung gibt G. Karsten von der Tiefsee-Diatomee *Corethron Valdiviae* (1904). Im Verlaufe der sogenannten „Mikrosporenbildung“ (l. c. S. 546 und Taf. 23, Fig. 2 und 2a), während der Teilung „Chromatophoren in etwa gleicher Anzahl auf die beiden Pole verteilt sind und hier sternförmige Figuren, vermutlich um die nicht erkennbaren Centrosomen, bilden“.

Die Tatsache der polaren Ansammlung der Körnigkeiten im Plasma wurde auch an lebenden Objekten beobachtet. Dies beobachtete Yamaha (1926, S. 188 und Taf. II, Fig. 5)² in den Zellen der Schuppenhaare des *Polypodium sp.* Ebenfalls am lebenden Exemplar durchgeführte Beobachtungen von Heitz (1925, S. 72—3 und Textfigur 3, 4 und 5, sowie Tafel II, Fig. a—h) zeigen dies von einigen Laub- und Lebermoosen, besonders von *Lophocolea bidentata* und *Pellia epiphylla*. Die Anordnung zeigt bei diesen Pflanzen polare Ansammlung der Ölkörper und Plastiden im Bereiche der Regenerationszellen der Blätter. Ein ähnliches Verhalten der Plastiden während der Kernteilung beobachtete Heitz (l. c. S. 79, Fussnote) in den jungen Fruchtknoten von *Melandryum*.

Der „polare, in der Telophase äquatoriale“ Typus

Auch beim „polaren“ Typus, ähnlich wie es vorher vom „mantelartigen“ Typus gezeigt wurde, können sich die Körnchen des Zytoplasmas in den weiteren Teilungsstadien am Äquator gruppieren.

¹ Von mir gesperrt.

² Siehe Seite 339 vorliegender Arbeit.

Fig. 8 — Schema zum „polaren, in der Telophase äquatorialen“ Typus.

Es ist dies jedoch nur wahrscheinlich, da wir hier nur die dürftigen Beobachtungen von Yamaha (1926, S. 188 und Taf. II, Fig. 5) besitzen, welche an lebenden Zellen der Schuppenhaare des *Polypodium sp.* durchgeführt wurden: „Es fällt uns gerade in diesem Stadium eine Anhäufung von Mikrosomen auf, welche sich an jeder Polseite der Kernoberfläche ansammeln. Dieses Polplasma bleibt im weiteren Verlaufe der Mitose an den Teilungspolen beibehalten, bis es zum Ende der Anaphase plötzlich verschwindet, um schliesslich an der Äquatorialebene wieder zu erscheinen“¹.

Der „indifferent-polare“ Typus

Fig. 9 — Schema zum „indifferent-polaren“ Typus.

Dieser Typus umfasst solche Fälle, bei welchen gewisse zytoplasmatische Körnigkeiten an den Teilungspolen gruppiert bleiben, während andere dagegen frei bleiben und keine Neigung zeigen, sich derart festzusetzen.

Ein klassisches Beispiel dieses Typus zeigen die Beobachtungen von Milovidov (1928 b) an *Lupinus albus*. Der Forscher zeigt mit Hilfe einer Farbenreaktion, dass während der Zellteilung die symbiotischen Bakterien wohl an den Scheiteln der Teilungsfigur polar

¹ Von mir gesperrt.

gruppiert bleiben, dass aber — und das ist charakteristisch — die Chondriosomen sich in Bezug auf die Teilung fast vollständig indifferent verhalten und im Zytoplasma ungeordnet verstreut sind (l. c. Taf. III, Fig. 4—11)¹. Becker und Siemaszko (1936) geben eine ähnliche Selektion des Inhalts des Zytoplasmas bei den Teilungen im Bereiche der Sporen des *Equisetum limosum* an. Hier wandern die Chloroplasten zu den Polen, dagegen sind kleine Elemente willkürlich im Bereiche des Protoplasten verstreut. Die Erscheinung der Scheidung ist jedoch hier komplizierter. Denn die fadenartigen Bildungen des Chondrioms ordnen sich linienförmig entlang der Oberfläche des Phragmoplasten an, in analoger Weise, wie es von Bělař (1927) bei den Spermatozyten von *Stenobothrus lineatus* beobachtet wurde.

Einen Übergangstypus zwischen dem „polaren“ und dem „indifferenten“ stellen vielleicht die Teilungen in den somatischen Zellen des *Asparagus officinalis* dar, beschrieben von Lewitsky (1911 S. 541 und Taf. XVII, Fig. 1 und 10) wo: „die Chondriosomen ziemlich unregelmässig verteilt erscheinen, höchstens mit einer Tendenz an den Polen sich zu häufen“².

Einen fast vollständigen Übergang zum „indifferenten“³ Typus mit nur schwacher Andeutung der Polarität stellen endlich die Teilungen in den Wurzeln der Hyazinthe dar. In der Arbeit von Robyns (1924) finden wir eine Reihe von ausgezeichneten Illustrationen, vom Autor in Bezug auf das Chondriom nicht näher besprochen, welche die Zellteilung in den Wurzeln von *Hyacinthus orientalis* betreffen. In den Anfangsphasen der Kernteilung ist das Chondriom mehrweniger gleichmässig verstreut. Erst in der weit vorgeschrittenen Anaphase beginnt eine deutliche, wenn auch noch schwache Umgruppierung in einander entgegengesetzte Richtungen, entlang der Teilungsachse. Es führt dies in der Folge zur Teilung des Chondrioms in zwei lose, ausserhalb der Teilungsfigur um die Chromosomen angesammelte Gruppen, welche die entgegengesetzten Enden der Zelle einnehmen. Diese Anhäufungen nehmen keine scharfen Umrisse an. In den Stadien nach der Telophase behält das Chondriom bei der Zellteilung wieder den indifferenten Typus⁴.

¹ Diese Tatsache bestätigt auch Guilliermond (1933, S. 149), wo er auch die Zeichnung aus der Arbeit von Milovidov angibt.

² „umgeben in den Pollenmutterzellen die Chondriosomen dicht mantelförmig die Teilungsfigur fast ringsherum“.

³ Bzw. umgekehrt!

⁴ Obige Beschreibung gebe ich auf Grund der Zeichnungen des Autors: l. c. Taf. I, Fig. 2, 3, 11, 12, sowie Taf. II, Fig. 17, 19, 20, 22, 26 und 28.

Daher ist eine gewisse Polarität bei dieser Pflanze, wenn auch schwach, angedeutet.

Der „indifferent-polare, in der Telophase indifferent-äquatoriale“ Typus

Fig. 10 — Schema zum „indifferent-polaren, in der Telophase indifferent-äquatorialen“ Typus.

Dieser Typus erscheint wahrscheinlich bei *Vicia Faba*. Auf Grund des Vergleiches der Zeichnungen von Němec (1930, S. 76, Fig. 48) und von Robyns (1924, Taf. III und IV), welcher letzterer das Chondriom nicht bespricht, kann man ganz genau den Verlauf der ganzen Chondriokinese bei der oben erwähnten Pflanze zusammenstellen. Diese Zeichnungen ergänzen sich ausgezeichnet: Im Ruhestadium und in der Prophase sind die Chondriomelemente des Zytoplasmas gleichmässig verstreut im Protoplasten (Robyns: *l. c.* Taf. III, Fig. 37—40). Erst beim Übergang der Prophase in die Metaphase vollzieht sich die teilweise Umgruppierung der Bestandteile des Chondrioms in dem Sinne, dass die grossen und langen Elemente sich allmählich an den Polen der künftigen Teilungsfigur ansammeln, die kleineren Körnchen dagegen bleiben momentan noch vollständig passiv (Robyns: *l. c.* Taf. III, Fig. 43). In der Metaphase ist die polare Anhäufung der grossen Elemente so vollständig gestaltet, dass sie ganz entschieden die beiden Spindelscheitel einnehmen (Němec: *l. c.* S. 76, Fig. 48 links). Am Ende der Anaphase erfolgt eine Auflockerung der polaren Anhäufungen (Němec: *l. c.* S. 76, Fig. 48 Mitte) und eine allmähliche Wanderung von den beiden Polen entlang den Zellwänden gegen den Äquator zu (Robyns: *l. c.* Taf. IV, Fig. 57). Daher erfolgt am Äquator eine neuerliche allmähliche und starke Anhäufung in Form einer, in der Mitte durchlöchernten Linse, welche den Phragmoplasten und die wachsende Zellplatte stets umgibt. Erst an dieser Anhäufung nehmen die kleinen Körnchen des Zytoplasmas ausgesprochenen Anteil, bleiben aber daneben in bedeutender Menge indifferent in ent-

ferneren Partien des Protoplasten. Nach der vollzogenen Teilung und nach dem Übergang der Tochterzellen ins Ruhestadium, verstreut sich das Chondriom wieder gleichmässig im ganzen Zytoplasma (Robyns: *l. c.* Taf. IV, Fig. 64).

Der „indifferente, in der Telophase äquatoriale“ Typus

Fig. 11 — Schema zum „indifferenten, in der Telophase äquatorialen“ Typus.

Obigen Typus unterschied ich auf Grund der Arbeit von Sugura (1928) über die Reduktionsteilung im Bereich der Pollenmutterzellen bei *Tropaeolum peregrinum*. Im ersten Abschnitt der Teilungsphasen verhalten sich die Körnigkeiten des Zytoplasmas indifferent und gruppieren sich erst in der Telophase am Äquator zwischen den Tochtergruppen der Chromosomen. Die Beschreibung des Autors ist folgende (*l. c.* S. 555, sowie S. 554 mit den Fig. 9, 10, 12, 15): „In this phase the microsomal granules, which were in diffused condition in previous stages, often aggregate near the equatorial region of two daughter nuclei taking a disc-like-shape perpendicular to the heterotypic spindle axis, and parallel to the homoeotypic spindle axis“.

Hierher gehören wahrscheinlich auch die Beobachtungen über die Pollenmutterzellen bei *Chamaedorea Karwinskiana*, von Suesenguth (1921, S. 327 und Fig. 21 auf S. 324) durchgeführt. Dieser Autor teilt aber leider nur Spärliches über das uns interessierende Problem mit.

Der „einseitig-mantelartige, in der Telophase äquatoriale“ Typus

Dieser Typus bildet ein wichtiges „Kettenglied“, welches von den bereits unterschiedenen Typen zu den sogenannten „einseitigen“ Typen (weiter unten besprochen) führt. Zur Unterscheidung der letzteren dienten mir hauptsächlich die Tatsachen, welche Matsuda in seiner Arbeit (1928) über die Zytologie der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen von *Petunia violacea* angibt. Er beobachtet

Fig. 12 — Schema zum „einseitig-mantelartigen, in der Telophase äquatorialen“ Typus.

bei der ersten Teilung die charakteristische Anhäufung von körnigem Bau, sich stark von Hämatoxylin färbend (*l. c.* S. 224): „This siderophile matter has appeared first at the end of the prophase or at the early metaphase of the first division, surrounding or lying at one side of the chromosome group¹ and continues in the same position through the first metaphase. In the first anaphase it becomes less marked, probably scattering itself in the cytoplasm. In the interkinesis, it is seen again between the daughter nuclei, gathering along the remnant of the spindle. In the second metaphase it becomes more or less condensed and lies between the two metaphasic plates“...². In diesem Zeitabschnitt, jene Anhäufung („body“) „is granular in part and never homogenous“. (*l. c.* S. 225): „In the second telophase, after formation of the nuclear membranes, it becomes less dense, still lying in the center of the cell; then it is divided into the 4 daughter cells gathering around the nuclear membrane“. Ob das die mitochondriomale Anhäufung ist, entscheidet der Autor nicht, er behauptet nur, dass dies möglich ist. (Ich möchte hier aufmerksam machen, dass Matsuda mit Fixiermethoden gearbeitet hat, welche das Chondriom stark destruieren). Man muss sich hier die Tatsache vergegenwärtigen, dass die Umhüllung der Teilungsfigur mit einem „Mantel“ nicht genau ist, denn es bildet sich hier gewöhnlich eine einseitige Körnchen-Anhäufung, welche von einer Seite an die Teilungsfigur in Form eines „Halbmantels“ angedrückt ist. Figur 5 auf Tafel I der Arbeit dieses Autors stellt die Prometaphasenfigur deutlich von einem „Mantel“ umgeben dar. Aber schon

¹ Der Autor beschreibt dies aber *l. c.* S. 238 mit den Worten: „Substance well stainable with iron haematoxylin appears in the early metaphase surrounding the spindle figure or sometimes lying on one side of it“. (Von mir gesperrt).

² Jedoch *l. c.* S. 238 ist folgende Beschreibung: „It becomes less dense in the anaphase, lies between two sister nuclei in the interkinesis and becomes very dense in the second metaphase, thus forming a dark disc in the centre of the cell between the nuclei“. (Von mir gesperrt).

das Bild der Metaphase (*l. c.* Taf. I, Fig. 7) zeigt das Vorhandensein eines einseitigen, dicken „Halbmantels“, welcher die Figur unvollständig deckt. Fig. 17 auf Tafel II (*l. c.*) zeigt uns die Anhäufung der Körnchen um den Phragmoplasten der Telophase; Fig. 19 auf Tafel II — zwischen den Tochterkernen; Fig. 36 auf Tafel III — zwischen den Spindeln der II. Metaphase und endlich Fig. 40 auf Tafel III — zwischen den Tetradenkernen. Bei *Petunia violacea* haben wir daher einen einseitig verdickten „Halbmantel“, dessen Schicksal nach der Telophase lebhaft an die Verhältnisse bei *Helleborus foetidus* (Nicolosi-Roncati 1910)¹ erinnert.

Dieselbe Tendenz zur einseitigen Gruppierung des Zytoplasma-inhaltes während der Teilung beobachtete auch Guignard (1898) in den Pollenmutterzellen von *Nymphaea alba*. Der Verlauf dieser Erscheinung kann auf Grund der dürftigen Anmerkung im Text sowie der ziemlich instruktiven Zeichnungen rekonstruiert werden: Im Ruhestadium ist das Zytoplasma (*l. c.* S. 180): „est occupé en majeure partie, dans la plupart des cas, par des grains d'amidon inclus dans autant d'alvéoles cytoplasmiques“. In der Prophase nimmt der Kern in der Zelle eine seitliche Lage ein, denn die Körnchen des Plasmas werden an die Seite der Zellmitte gedrückt (*l. c.* Taf. 9, Fig. 1, 2 und Textanmerkung Seite 180), und deshalb umgeben die Körnchen im Moment der Entstehung der Spindel die Teilungsfigur nur teilweise, einseitig (*l. c.* Taf. 9, Fig. 3, 4, 5, 7, 8, 11, 12). In der schon vollständig ausgebildeten Metaphase (*l. c.* Taf. 9, Fig. 15) sehen wir die ganze Spindel an die Zellwand gepresst, in der Mitte der Zelle dagegen, also seitlich zur Teilungsfigur sind die zytoplasmatischen Körnchen angesammelt. In weiteren Stadien der Teilung (*l. c.* S. 187, sowie Taf. 9, Fig. 25 und 24)²: „Les grains d'amidon changent de place et se répartissent vers la périphérie; puis, lorsque les deux noyaux jumeaux sont définitivement constitués, on les retrouve ordinairement entre ces derniers, dans toute l'épaisseur de la région équatoriale du tonnelet formé par les fils connectifs“. Diese Schichte erhält sich sehr lang, da wir sie (*l. c.* Taf. 9, Fig. 28) sehr gut ausgebildet sehen, wobei sie die zwei Metaphasenfiguren der homöotypischen Teilung scheidet. Es ist das also ein Fall, der eines eigenen chondriokinetischen Studiums wert ist. Abgesehen von der „Seitlichkeit“

¹ Siehe Seite 333 vorliegender Arbeit.

² Figur 25 stellt unzweifelhaft ein jüngeres Stadium dar als Figur 24, trotzdem der Autor (*l. c.* S. 187) sie als „une phase ultérieure“ bezeichnet. In Figur 25 sind die Chromosomen in den Tochterkernen noch gut ausgebildet, während wir in Fig. 24 schon die Kerne in der Entwicklung sehen, mit einem chromatischen kleinen Netz und schon neugebildeten Nukleolen.

der Anordnung, entspricht dieser Fall im weiteren Verlaufe wahrscheinlich im allgemeinen auch dem bei *Helleborus foetidus*¹.

Die beschriebenen Erscheinungen leiten zu den Typen über, welche ausgesprochen „seitlich“ sind.

Der „seitliche, in der Telophase äquatoriale“ Typus

Fig. 13 — Schema zum „seitlichen, in der Telophase äquatorialen“ Typus.

Diesen charakteristischen Typus stelle ich auf Grund der Untersuchungen an den Sporenmutterzellen der *Marsilia quadrifolia* von Marquette (1908) auf. In einem gewissen Entwicklungsabschnitt zeigt sich eine bedeutende Anzahl von Körnchen („starch grains“), welche sich im Verlaufe der Prophase an einer Seite der Zelle in eine gedrängte Masse anhäufen, die gleichzeitig eben von jener Seite eng an der Kernoberfläche anliegt. Dieses Stadium zeigt „a distinct polar organisation“. Die Linie nämlich, welche durch die Kernmitte und die Körnchenanhäufung führt, ist zugleich die Längsachse der Zelle (*l. c.* S. 86). An die Kernmembran ist an einer, der Körnchenanhäufung anliegenden Stelle, der Nukleolus angepresst und zu dieser Seite ziehen sich Schlingen von synaptischen Chromatinfäden. Nach dem Verschwinden der Kernmembran liegt die Körnchenanhäufung seitlich von der Spindel. In dieser Lage bleibt sie bis zu der Telophase. Erst (*l. c.* S. 99): „During, or somewhat previous to the telophases, definite and characteristic changes occur in the position of the starch mass. It gradually moves in between the two daughter nuclei. In so doing it passes around the periphery of the spindle faster than through the spindle

¹ Guignard gibt bei der Beschreibung an, dass sich an den Polen der Teilungsfigur einige Körnchen gruppieren, welche er unbedingt als „un centre cinétique“ erklärt. Wenn man die „centrosomale“ Tendenz des Autors in Betracht zieht, sowie die Tatsache, dass (*l. c.* S. 185) „les corpuscules en question paraissent assez souvent faire défaut aux extrémités du fuseau“, übergehe ich diese minimale Äusserung der „Polarität“ in meinen Erwägungen.

itself, and as a result the starch mass is for a time roughly horse-shoe-shaped"¹. In der Weitergestaltung dieses Prozesses umfassen die Körnchen die ganze Figur in der Äquatorzone und pressen sich zwischen die Tochterkerne, und etwas später (*l. c.* S. 99): „The starch mass finally forms a relatively thin plate lying midway between the two daughter nuclei and extending almost to the periphery of the cell. It is so to be noted that its plane is now at right angles to the position it occupied at the time of the equatorial plate stage and earlier“. In dieser Lage erhalten sie sich ebenso während der II-ten Teilung. Endlich aber nach der Rekonstruktion der Enkelkerne verstreuen sich die Körnchen im ganzen Bereich des Zytoplasmas derart, dass durch die Bildung der Zellmembran ihre gleiche Anzahl in jede Tetradenzelle gelangt. Das weitere Schicksal dieses Falles erinnert wieder an die Chondriokinese bei *Helleborus foetidus*.

Andere analoge Fälle kenne ich nicht.

Der „seitliche, in der Telophase polare“ Typus

Fig. 14 — Schema zum „seitlichen, in der Telophase polaren“, Typus².

Dieser Typus beruht darauf, dass die Körnchen des Zytoplasmas sich in einer ziemlich dichten, grossen Ansammlung seitlich vom Kern aufhäufen. Nach der, durch Verengung erfolgten Teilung

¹ Von mir gesperrt.

² Vergl. die entsprechende Anmerkung auf Seite 364.

setzen sich zwei Nachfolgeteile, die sich in einander entgegengesetzten Richtungen verschieben, an den Teilungspolen fest. Diesen Anordnungstypus beobachtet Marquette (1907) in den Zellen der jungen Blättchen von *Isoëtes lacustris*. In diesen tritt die Stärke „in considerable abundance“ auf. In einem bestimmten Zeitabschnitt häufen sie sich zu einer körnigen Masse an, welche genau neben dem Kern liegt. Diese so angehäuften Stärkekörner (*l. c.* S. 287) „are seen to be in intimate relation with the processes of nuclear division“. Es hat dies folgenden Verlauf: „...the starch-body lies close to one side of the nucleus, in most cases presses into it so that the nucleus is deeply indented“. In einem bestimmten Zeitabschnitt verlängert sich diese Anhäufung, trotzdem der Kern im „Ruhestadium“ ist; die Anhäufung teilt sich durch Verengung in zwei Teile, welche aber trotzdem während dieses Prozesses weiter in engem Zusammenhang mit der Kernoberfläche bleiben, derart, dass „at the same time the nucleus is also elongated in the direction of the separation of the daughter starch bodies“ (*l. c.* S. 287 und Taf. 13, Fig. 2). Die schon abgetrennten Hälften der Stärkekörner-Anhäufung nehmen an der Kernoberfläche einander entgegengesetzte polare Lagen ein. Erst in diesem Moment beginnt im Kern die Herausdifferenzierung des Chromatins, dagegen (*l. c.* S. 288) „the polar structures leave the nuclear membrane, moving further apart from each other in opposite directions...“ d. h. gegen die Zellwände zu (*l. c.* S. 289): „When the polar structures have reached their definitive positions or even as they were moving away from the nucleus, the spindle fibers begin to appear, ...they extend between the polar structures and the adjacent surface of the nucleus“. Im weiteren geht der Verlauf normal vor sich, wobei die beiden polaren Anhäufungen nach der Restitution der Enkelkerne und nach der Zellteilung erhalten bleiben.

Diese Beobachtungen führen uns direkt zu so aussergewöhnlich charakteristischen Fällen, wie wir sie bei vielen niedrigeren Pflanzen antreffen, die wenigstens in bestimmten Zeitabschnitten mit nur einem Plastid versehen sind. Das Verhalten desselben während der Teilung unterscheidet sich im Prinzip garnicht von den beschriebenen Erscheinungen bei *Isoëtes lacustris*. Diese Prozesse erkannte man besonders deutlich bei einer Reihe von Vertretern der Bryophyten, wie z. B. bei *Anthoceros Husnoti* (Scherrer 1914), *A. punctatus* (Némec 1910, S. 372, Scherrer 1914), *A. laevis* (Davis 1899), *Polytrichum commune* (Weier 1931, 1932), *Catharinaea undulata* (Weier 1932) u. a. Eine Zusammenstellung solcher und in dieser Hinsicht interessanter Beispiele finden wir für die niederen Pflanzen bei Bowen (1929).

Der „unipolare“ Typus

Fig. 15 — Schema zum „unipolaren“ Typus.

Bei diesem Typus häufen sich alle zytoplasmatischen Körnchen während der Teilung nur an einem Pol der Spindel an, der zweite Pol hingegen bleibt frei von ihnen. Die ganze Teilungsfigur ist mit dem freien Pol an den Zellrand angedrückt. Infolge dieser Aufstellung wird durch die Zellplatte grade an dieser Seite ein Teil der Zelle abgeschnitten, der des chondriomalen Inhaltes beraubt ist. Es erinnert das sehr stark an die Verhältnisse, welche in der Tierwelt bei der Absonderung der Richtungskörperchen herrschen. Diesen Typus konnte ich dank der Arbeit von Ferguson (1904) über die Teilung des generativen Kerns in keimenden Pollenkörnern von *Pinus rigida* und *P. austriaca*¹ unterscheiden. Hier die Beschreibung der Autorin (l. c. S. 54 und 55): „When the generative nucleus has again come to lie in the extreme upper portion of its cell, certain changes in the cytoplasm indicate that division is being initiated. At some little distance below the nucleus the cytoplasm shows a finely granular structure which is not at this stage dense nor deeply staining“. „Gradually the granular area increases in density and in staining capacity,...“. Es verschwindet die Kernmembran und bildet sich die Spindel, deren Pol gegen das Innere der Zelle gerichtet, eben von der besprochenen Anhäufung der zytoplasmatischen Körnchen bezeichnet wird. Diese Ansammlung unterliegt gegen das Ende der Teilung einer allmählichen Zerstreuung. Die Beschreibung ist vorzüglich durch Zeichnungen in der Arbeit erläutert: Taf. VIII, Fig. 94; Taf. IX, Fig. 95—7 und 101—3.

Ähnliche Bilder hinsichtlich der Abtrennung der Bauchkanalzelle finden wir in der Arbeit von Smólska (1927) über die Entwicklung des Archegoniums bei *Larix europaea*. Die Beobachtungen sind umsomehr wertvoll als die Objekte mit mitochondrialen

¹ Die Verfasserin hat leider mit Fixiermitteln gearbeitet, welche das Chondriom stark angreifen.

Fixiermethoden behandelt wurden. Die Verfasserin bespricht zwar die Chondriokinese nicht, doch sind ihre Zeichnungen (*l. c.* Taf. 83, Fig. 21, 26, 27) so gut ausgeführt, dass man den unipolaren Typus leicht unterscheiden und die Chondriokinese bis in die späte Telophase verfolgen kann. Die Angaben von Ferguson werden auf diese Weise erweitert und es lässt sich leicht entziffern, dass die chondriomale unipolare Anhäufung in den Endstadien der Telophase eine kappenförmige Gestalt annimmt (*l. c.* Taf. 83, Fig. 28) und den Eikern an der gegen das Innere der Zentralzelle gerichteten Seite umhüllt. Ich möchte auch darauf aufmerksam machen, dass hier die unipolare Anhäufung der Chondriosomen schon in ziemlich früher Prophase in Form einer dicht an den Kern angelegten Haube wahrnehmbar ist (*l. c.* Taf. 83, Fig. 16, 19—22).

Der „äquatoriale“ Typus

Fig. 16 — Schema zum „äquatorialen“ Typus,

Der letzte der Grundtypen, d. i. der „äquatoriale“ Typus, bei welchem die Zytoplasma-Körnchen sich in der Metaphase am Äquator gruppieren und sich in dieser Lage weiter erhalten während der weiteren Kernteilungsstadien, bzw. Verschiebungen unterliegen, damit den ursprünglichen äquatorialen Typus modifizierend; dieser Typus wurde nach den bisherigen Angaben in der Pflanzenwelt nicht entdeckt. Im Tierreich dagegen scheint die äquatoriale Gruppierung des Chondrioms keine Seltenheit zu sein.

Bélař (1927) beobachtet diesen Typus *in vivo* in den Spermatozyten des *Stenobothrus lineatus*, was diesem Forscher als Grundlage zur Analyse der Strömungen und Diffusionsbewegungen dient, welche im Protoplasma während der Teilung herrschen (*l. c.* S. 728). Einen identischen Typus gibt Voinov (1916) für die Spermatozyten der *Gryllotalpa gryllotalpa (vulgaris)*¹ an. In beiden Fällen gruppiert

¹ Nach Sharp und Jaretsky (1931, S. 154—5).

sich das Chondriom in Form von langen Stäbchen in der Metaphase in der äquatorialen Fläche an der Peripherie der Chromosomenplatte. In der Telophase beginnen in dieser Anhäufung unbedeutende polare Neigungen, welche zum Zerfall des Chondrioms, das eng an die äussere Oberfläche des Phragmoplasten angedrückt ist, führen. Es wandert jedenfalls nicht an die Pole, da es an der Oberfläche des Phragmoplasten zwischen den Nachfolgekernen steckt. In den weiteren Teilungsstadien unterliegt die Zelle allmählich einer verengenden Einschnürung im äquatorialen Teil. Daher erliegen die zur Teilung länglich gestellten Chondriosomenstäbchen einer Anhäufung zwischen den Nachfolgekernen, gleichsam ein „Bündel“ bildend und sich immer stärker in der Mitte verengend. Das führt endlich zur vollständigen Trennung in zwei Teile im Bereiche der Nachfolgezellen.

Chambers (1925, S. 110—11) beobachtet auch *in vivo* eine ähnliche Teilung des Chondrioms bei der Wanderheuschrecke. Im gegebenen Falle jedoch geht dem äquatorialen Typus die Bildung eines, gleichsam „mitochondrialen Mantels“ während der Metaphase voran: „Quand le fuseau de la métaphase se forme, les mitochondries se rassemblent tout autour de lui en un réseau lâche, ... Pendant l'anaphase et la télophase, les mitochondries entourent la zone fusoriale entre les deux groupes de chromosomes, formant des courbes dont les extrémités convergent vers les deux pôles de la cellule“. In dieser Lage erhalten sie sich an der Oberfläche des Phragmoplasten weiter, die Zelle unterliegt einer allmählichen Einschnürung, wie dies analog bei *Stenobothrus lineatus* ist. Der Prozess der endgültigen Teilung geht, wie folgt, vor sich (*l. c.* S. 111): „...cette disposition des mitochondries en forme de tonnelet se maintient jusqu'à ce que le sillon de séparations se forme. A mesure que le sillon devient plus profond, les mitochondries, au milieu de la cellule, se rapprochent graduellement, tandis que les extrémités des stries qu'elles forment sont englobées dans les deux cellules-filles. ... Ces processus de rétraction se continuent par un raccourcissement du faisceau, les extrémités des filaments tendent à s'écarter les uns des autres et à s'enrouler en formant des sortes de boucles“. (*l. c.* S. 112): „A la fin du processus de division, les mitochondries se transforment en granules qui sont distribués uniformément autour du noyau“. Diese Anordnung entdeckte Chambers noch 1915 in den Spermatozyten von *Dissosteira carolina*¹.

Für die Pflanzen finden wir nur gewisse, äusserst dürftige und ungenügende Fingerzeige, welche das Vorhandensein eines „äquatorialen“ Typus in den ersten Momenten der Chondriokinese möglich erscheinen lassen. Jedoch wurde so ein Typus nie ganz genau durchgesehen. Martens (1930) hat nämlich nur so nebenbei eine kurze Bemerkung über sein „Bestehen“ während der Teilung gemacht,

¹ Angabe nach Sharp u. Jaretsky (1931, S. 154).

und zwar beobachtete er dies *in vivo* in den Zellen der gefiederten Narben von *Arrhenatherum elatius*. Bei dieser Pflanze lassen sich (l. c. S. 175—6) am ersten Beginn der Anaphase Bewegungen der, im Zytoplasma enthaltenen Körnchen beobachten, und „naissant à ce stade dans la région équatoriale de la figure cinétique et se déplaçant dicentriquement vers les pôles...“. „La naissance de ces traînées de cytoplasme et le double mouvement de leurs granules peuvent être suivis et leurs parcours correspondent exactement¹ à celui que Bělař (1927) a décrit dans les spermatocytes de *Chorthippus*“ (= *Stenobothrus lineatus*).

Zu sehr darf man jedoch nicht diese Fälle mit einander identifizieren. Die Zellteilung in den erwähnten tierischen Fällen geht nämlich durch Einschnürung am Teilungsäquator vor sich, bei *Arrhenatherum elatius* indessen durch Wachstum des Phragmoplasten und Entstehung der Zellplatte. Schon das allein muss zur Folge haben, dass der Mechanismus der Zell- und chondriokinetischen Teilung, sowie der Teilungsverlauf trotz der von Martens gezeigten Ähnlichkeit, unbedingt verschieden sein müssen.

Die äquatorialen Tendenzen in der Telophase sind dagegen — wie mir dies scheint — bei den Pflanzen ziemlich gewöhnlich und treten gleichzeitig bei verschiedenen Typen der Chondriokinese auf. Diese Fälle besprach ich bereits.

Nicht stabilisierte bzw. „erzwungene“ Fälle der Gruppierung der Chondriosomen bei der Teilung

Bowen (1929) entdeckte bei *Ricinus communis* eine polare Gruppierung der Plasmakörnchen. Es bestehen jedoch nach seiner Meinung bei dieser Pflanze gleichzeitig neben einander zwei Möglichkeiten (l. c. S. 126—7) nämlich: „that the plastidome may assume two rather typical arrangements in the cell, one perinuclear, the other scattered“. Die von dem Autor beigegebenen (l. c. S. 126) Zeichnungen, wo: „the protoplastids are closely grouped around the nucleus“ (l. c. Taf. I, Fig. 1, 3, 4, 5 und 9), zeigen jedoch in allen Fällen eine Tendenz zur polaren Gruppierung (mit Ausnahme wohl des Falles in Fig. 9). Es besteht demnach eine gewisse Zweiseitigkeit im Typus, bzw. fehlt die entschiedene Neigung zu einer bestimmten Ausbildung. Man kann zwar auf Grund der Zeichnungen des Autors auch eine andere Auslegung durchführen, u. zw. dass das „perinukleare“ Stadium die Anfangsphase der Zusammenziehung des Plastidoms gegen die Pole ist. Es würde darauf die runde Gestalt der Kerne hindeuten, da wir im weiteren Stadium bei schon spindelförmig auseinander gezogenen Kernen eine typisch

¹ Von mir gesperrt.

geformte polare Gruppierung haben. Ausserdem stellen einige der zitierten Zeichnungen (*l. c.* Taf. I, Fig. 1 und 9) die Zellen mit schwachem Unterschied der Breite zur Länge dar, was meiner Kenntnis nach nicht dazu beiträgt, ja vielleicht sogar die typische Ausbildung der vollständigen Bipolarität verhindert¹. Auf diese Art könnte man diesen Typus dem „polaren“ Typus einfügen.

Eine ähnliche unentschiedene Anordnung zeigen die somatischen Teilungen bei *Asparagus officinalis*, von Lewitsky (1911, S. 541) beschrieben, wo: „Während in den somatischen Zellen die Chondriosomen ziemlich unregelmässig verteilt erscheinen, höchstens mit einer Tendenz, an den Polen sich zu häufen...“².

Sehr wahrscheinlich ist auch die unentschiedene Formierung der Polarität während der Teilung in den Pollenmutterzellen bei *Gagea lutea*, beschrieben von Krupko (1926). Dieser Autor stellt hier folgende Verhältnisse fest (*l. c.* S. 82): „Au stade de la plaque équatoriale de la division réductrice les éléments du chondriome et des plastides ne présentent dans leur distribution aucune régularité constante; cependant ils se rassemblent, le plus souvent, sur les pôles du fuseau, où ils forment deux coiffes denses. Il arrive pourtant, qu'une pareille coiffe s'élargisse vers l'équateur, et si bas que seule une petite zone du plasmе autour de celui-ci reste libre“. Das Verhalten ist also ziemlich unbeständig. Es müsste auch hier entschieden festgesetzt werden, ob zufällig dem „äquatorialen“ Stadium nicht ein „polares“ vorhergeht, so wie dies Yamaha (1926, S. 188) für *Polypodium*³ angibt. Krupko hat, mit dem Hauptproblem beschäftigt, dieser für ihn in zweiter Linie stehenden Einzelheit keine Beachtung gewidmet.

Es scheint mir, dass eine nähere Kenntnis der, in der Chondriokinese unentschiedenen oder mehrdeutigen Fälle mancher Pflanzen, sowie die ins Detail gehende Forschung aller „Übergangs“-Typen sehr viel zur Aufklärung der Gruppierungsmechanik der Plasmaeinschlüsse beitragen, und vor allem zur Erklärung der Verschiedenheit der chondriokinetischen Gruppierung und ihrer „Zusammenhänge“ unter einander verhelfen würde.

Bei dieser Gelegenheit muss auch auf eine gewisse Erscheinung aufmerksam gemacht werden, welche ich mit dem Ausdruck „erzwungen“ bezeichnen möchte. Es handelt sich hier nämlich um die Tatsache, dass Gestalt und Grösse der Zelle oft die chondriokinetische Anordnung modifizieren und einen, für die gegebene Pflanze missgebildeten oder nicht charakteristischen Typus erzwingen.

¹ Siehe weiter unten Seite 353.

² Siehe Seite 331 vorliegender Arbeit.

³ Siehe Seite 339 vorliegender Arbeit.

Ein ausgezeichnetes Beispiel dafür bietet *Ricinus communis*. Bei dieser Pflanze ist der „polare“ Typus der grundsätzliche (Bowen 1929). Aber in der Arbeit von Guilliermond (1932) finden wir ausgezeichnete Illustrationen, welche direkt eine Widerlegung des Vorkommens dieses Typus bei der erwähnten Pflanze darstellen (l. c. S. 301, Fig. 6, Abb. 4, 5, 2 und 9). Die Gestalt der Zelle erklärt, meiner Meinung nach, ausgezeichnet die Unterschiede. In der Arbeit von Bowen ermöglichen und verstärken sogar lange und schlanke Zellen die Polarität. Dagegen sind die Zellen des Wurzelmeristems in der Arbeit von Guilliermond „niedrig“ und breit. Die entwickelte Teilungsfigur berührt beinahe mit der Spitze die einander anliegenden Zellwände, was die polare Anordnung des Chondrioms vollständig verhindert. Dasselbe ist teils um die Teilungsfigur herum aufgehäuft, teils bleibt es frei in den entfernteren Partien der Zelle. Und im Gegensatz dazu finden wir in der Arbeit von Bowen Zeichnungen, welche die übermässig verlängerten Zellen darstellen, in denen sich das Chondriom polar bei der Figur anhäuft, jedoch ein Teil desselben in den entfernteren Stellen der Zelle unterliegt nur schwach oder garnicht einer Gruppierung und bleibt indifferent (l. c. Taf. I, Fig. 11, 13, 14, 19—25).

Die Genauigkeit der Gruppierung in ihrer Abhängigkeit von der Geräumigkeit der Zelle liesse sich ebenfalls aus den Zeichnungen von Robyns für *Vicia Faba* (1924, Taf. IV, Fig. 60) deuten. Auch eine, im Verhältnis zum Kern übermässige Geräumigkeit der Zelle kann z. B. den Fall erklären, welchen in den geräumigen Zellen von *Lophocolea bidentata* Heitz (1925, S. 72 und Taf. II) beschreibt: „Öfters bleiben einzelne Chloroplasten im Wandbelag zurück oder wenigstens in einiger Entfernung vom Kern auf den Plasmasträngen und liegen dort noch, wenn die anderen schon auf die Kernpole verteilt sind“.

Auf Grund der mir aus der Literatur bekannten Tatsachen habe ich mir das Urteil gebildet, dass Form und Grösse der Zelle einen prinzipiellen Einfluss auf die Anordnung und die Genauigkeit der chondriomalen Anhäufungen ausüben. Weiter, dass der „mantelartige“ Typus eher bei Zellen anzutreffen ist, welche an Ausdehnung in jeder Richtung einander ungefähr gleich sind, so z. B. die Pollenmutterzellen. Die „polare“ Anordnung dagegen ist charakteristisch bei mehr länglichen und engen Zellen (es ist dies aber keinesfalls die Regel); und endlich, dass der Charakter des Typus eine fixe biologische Eigenheit der entsprechenden Pflanze ist¹.

¹ Es schliesst dies nicht die Möglichkeit einer ständigen Differenzierung im Bereiche der Gewebe oder bei beiden Generationen ein- und derselben Pflanzenart aus.

Ausserdem drängt sich hier die Bemerkung auf, dass der „polare“ Typus in jenen Fällen häufig erscheint, wo es nach der Kernteilung im weiteren Verlaufe zur tatsächlichen Zellteilung kommt (z. B. bei den Teilungen der vegetativen Zellen). Die in der Telophase „äquatorialen“ Typen sind dagegen eher charakteristisch für jene Fälle, in denen sich unmittelbar nach der Kernteilung nicht die Tochterzellen bilden (z. B. bei den Teilungen im Bereiche der Pollenmutterzellen der Dikotyledonen; in den Sporenmutterzellen der Pteridophyten, bzw. bei den somatischen Zellteilungen von *Vicia Faba*).

Bei dieser Gelegenheit muss noch ein gewisses „Mitwirken“ der Chondriosomenansammlung an der Bildung der Zellplatte erwähnt werden, wie z. B. beim *Nephrodium*, *Vicia*, oder bei anderen, wo die Zellplatte innerhalb der Chondriosomen angelegt wird, bzw. auch, dass diese Ansammlung in der unmittelbaren Nähe ihres Entstehungsortes besonders hervortritt.

Die Selektion der chondriomalen Gebilde bei ihrer Gruppierung in der Zelle

Ein viel interessanteres Problem ist die Tatsache einer gewissen Selektion, welche bei den verschiedenen Typen der Chondriokinese hervortritt und dank derer gewisse Elemente einer bestimmten Gruppierung unterliegen, andere dagegen nicht. Solche Fälle wurden schon früher berücksichtigt, z. B. beim „indifferent-mantelartigen“ Typus des *Lilium candidum*¹ oder der so charakteristische Fall beim „indifferent-polaren“ Typus des *Lupinus*², wo nur die symbiotischen Bakterien einer polaren Gruppierung unterliegen, das Chondriom dagegen frei blieb. Die dreifache Selektion in den Sporen des *Equisetum limosum* ist direkt merkwürdig, ähnlich wie die Zusammensetzung der Bewegungen bei *Vicia Faba*³.

Eine solche, äusserst komplizierte Selektion beschreibt ganz genau Guilliermond (1924)⁴ in den Embryosäcken von *Lilium candidum*. Gewisse Bestandteile des Chondrioms haben hier die Neigung zur Gruppierung in Anhäufungen dichten Plasmas, welches in den peripheren Teilen der Zelle und in den, den Kern umgebenden Partien auftritt, im Gegensatz zu den stark vakuolisierten übrigen Partien. Unter diesen, um den Kern angesammelten Körnchen (*l. c.* S. 20—1): „domi-

¹ Siehe Seite 329 vorliegender Arbeit.

² Siehe Seite 339 vorliegender Arbeit.

³ Siehe Seite 341 vorliegender Arbeit.

⁴ Siehe Seite 329 vorliegender Arbeit.

nent des chondriocontes très minces, enchevêtrés en une sorte de buisson serré.... Dans les portions vacuolaires du cytoplasme situées loin du noyau, ces éléments sont moins nombreux, et ce sont les grains et les bâtonnets qui dominent. On les retrouve cependant en grande abondance dans les parties périphériques de la cellule, où le cytoplasme est plus dense. A côté de ces chondriosomes extrêmement petits, il en existe d'autres à l'état de chondriocontes un peu plus épais et souvent pourvus sur leur trajet de petits renflements. Ces éléments sont également plus nombreux dans les régions avoisinantes du noyau que dans les autres parties du cytoplasme, mais leurs renflements y sont toujours plus petits. Les renflements sont au contraire assez gros dans les portions du cytoplasme situées loin des noyaux...“.

Beobachtungen ähnlicher Art zeigen ausdrücklich, dass die Erscheinung der Bildung der beschriebenen Anordnungen absolut nicht so einfach ist. Es müssen hier wohl gewisse Faktoren bestehen, welche imstande sind, eine bestimmte Art der Selektion durchzuführen, die gewisse Elemente des Chondrioms in die beschriebene Anordnung bringen, andere dagegen nicht. Gewöhnlich schreibt man die Gruppierung der Chondriosomen und anderer zytoplasmatischen Einschlüsse Bewegungen des Zytoplasmas zu, in welchem sie stecken. Aber haben wir es in den oben beschriebenen Fällen allein mit einer gewöhnlichen Umgruppierung des Zytoplasmas, und damit im Zusammenhang mit dem einfachen Fortschleppen von dessen Inhalt und dem Absetzen desselben an den beschriebenen Stellen des Protoplasten zu tun? Vermutlich ist das in bedeutendem Masse wahr, aber die Kompliziertheit der Erscheinung (die Verteilung des Chondrioms) lässt noch nach anderen parallelen Ursachen zu den oben angeführten suchen. Es müssen hier wohl kompliziertere Faktoren, als es scheint, einwirken. Auf einen davon möchte ich noch aufmerksam machen, nämlich auf die Möglichkeit einer allmählichen Formierung der Unterschiede in der Viskosität des Plasmas an den bestimmten Stellen des Protoplasten, was ebenso ein verschiedenes Verhalten der oft sehr verschiedenartigen Bestandteile des Chondrioms in Bezug auf diese Stellen in der Zelle nach sich ziehen muss; dieses Verhalten würde dabei von den physischen, charakteristischen Eigenschaften der bestimmten Elemente des Chondrioms abhängig sein.

Die Realität der chondriokinetischen Erscheinungen

Man muss noch erwägen, ob die Beobachtungen der Wirklichkeit entsprechen. Eine positive Antwort scheint richtig zu sein, denn die Kontrolle der Untersuchungen, welche mittels der mitochondrialen Methoden und Beobachtungen *in vivo* durchgeführt

wurden, zeigt deren vollständigen Einklang mit der Wirklichkeit. Eine Reihe von Untersuchungen am lebenden Material beweist klar die Bewegungen bei der Umgruppierung und Anordnung des chondriomalen Plasmahalts, sowohl im „Ruhestadium“ als vor allem während der Zellteilung. Ausserdem wurden manche der unterschiedenen chondriokinetischen Typen, wenigstens in Fragmenten, mehrweniger genau *in vivo* durchforscht. Man darf jedoch auch kritische, obwohl nicht zahlreiche Aussagen nicht verschweigen. Luxenburg (1927) kontrolliert *in vivo* die Ergebnisse ihrer Untersuchungen über den Pollen bei *Malvaceae*; sie stellt zwar ein allmähliches Ansammeln des dichten Plasmas mit den Körnigkeiten um den Kern herum, bei gleichzeitiger Alveolisierung der Randpartien des Protoplasten fest, gibt jedoch auf Grund eines Versuches an, dass „C'est la première manifestation appréciable du processus de condensation artificielle du cytoplasme et de la condensation de ses enclaves au centre de la cellule, sous l'influence du fixateur (l.c. S. 367—8)¹. Ähnliches behauptet Siwicka-Tarwidowa (1934, S. 526); die Autorin beobachtet *in vivo*, dass das Chondriom der Primordiumzellen der Samenanlage bei *Orchis latifolius* „entoure dans la plupart des cas le noyau d'une sorte d'anneau où il s'amasse à côté de l'un ou de l'autre pôle du noyau“ — kommt jedoch zur Schussfolgerung, dass wahrscheinlich diese Erscheinung „comme résultat... des courantes occasionnées par la pénétration du colorant“.

Mit anderen Worten (nach diesen Angaben), man kann, wenigstens zum Teil, die Veränderung im Viskositätszustand des Plasmas im Bereiche der Zelle, sowie diese oder jene Gruppierung ihres chondriomalen Inhalts darauf zurückführen, dass der Protoplast auf die Einwirkung von äusseren Faktoren reagiert, wie auch auf plötzliche endosmotische Strömungen, welche durch die Entnahme gewisser Substanzen durch die Zelle hervorgerufen werden.

Dies alles negiert jedoch nicht die Tatsächlichkeit der besprochenen Erscheinungen. Denn auf keinen Fall kann man die Frage streitig machen, ob das was sich hier künstlich hervorrufen lässt, nicht wenigstens bis zu einem gewissen Grade nur ein Äquivalent dessen ist, was in der lebenden Zelle tatsächlich vor sich geht, als eine Folge von uns nicht näher bekannten Faktoren, die diese Erscheinungen normal hervorrufen, wie z. B.:

Während des intensiven Wachstums des Kernes der Sporen- oder Pollenmutterzellen in der Zeit unmittelbar vor der Reduktionsteilung herrschen wahrscheinlich im Zytoplasma dieser Zellen ganz bestimmte Strömungen, durch die endosmotische Wirkung des stark

¹ Von mir gesperrt.

wachsenden Kernes hervorgerufen. Ihre Richtung muss von den Zellwänden zum anwachsenden Kern führen und das kann sein, ist auch wahrscheinlich die unmittelbare Ursache des Ansetzens der zytoplasmatischen Einschlüsse um den Kern herum. In der Arbeit von Devisé (1921) über *Larix* finden wir Illustrationen des interessanten Verhaltens der Chondriokonten in diesem Zeitabschnitt. Im Ruhestadium des Kernes, unmittelbar vor der Reduktionsteilung, nehmen die Chondriokonten eine indifferente Lage im Zytoplasma ein (*l. c.* Taf. I, Fig. 1—2). Im Augenblick der auflebenden prophasischen Tätigkeit des Kernes beginnen die Chondriokonten eine gewisse strahlenförmige Orientierung in Bezug auf den Kern zu zeigen und nähern sich zugleich seiner Oberfläche (*l. c.* Taf. I, Fig. 8—10). Es entsteht dadurch eine charakteristische strahlenförmige Anordnung um den Kern herum („*disposition radiaire*“, „*radial stage*“). In einem ähnlichen Falle schreibt Němec (1898, S. 573): „In dieser körnigen Anhäufung ist zuweilen auch eine grobe, radiär verlaufende Streifung zu konstatieren“. Die zum Kern zu gestossenen Chondriokonten stellen ihre Längsachse in die Bewegungsrichtung, d. h. senkrecht zur Oberfläche des Kernes. Das entspricht ebenso der Richtung des Zuflusses von flüssigen Substanzen zum anwachsenden Kern. Im Moment, wo sich die „Stirnenden“ der Chondriokonten auf die Kernoberfläche stützen, biegen sie sich (*l. c.* Taf. I, Fig. 8, 12), um endlich immer mehr, neben einander liegend, an die Kernmembran angepresst zu werden (*l. c.* Taf. I, Fig. 13—15). Mit dem Verschwinden der Kernmembran und dem Druckausgleich zwischen der Zone des ehemaligen Kernes und dem übrigen Protoplasten, erfahren die Chondriokonten in ihrer Anhäufung eine bedeutende Auflockerung (*l. c.* Taf. I, Fig. 18, 21, 22a, 26).

Auch aus den Beobachtungen von Bělař (1927) geht hervor, dass sich die Chondriokonten mit der Längsachse in ihre Bewegungsrichtung einstellen (*l. c.* S. 726, Fig. I, Abb. h, j, k), was auch das in seiner Arbeit dargestellte Schema analog bestätigt (*l. c.* Fig. 4, Abb. c).

Ich meine also, dass obige kritische Beobachtungen die Überzeugung vom Bestehen der chondriokinetischen Typen, als die Kern- und Zellteilung begleitende Prozesse nicht ins Wanken bringen können.

Der Versuch einer systematischen Einteilung der Typen und Erläuterungen zum Schema

Bowen (1929, S. 150) schreibt bei der Besprechung der polaren Anordnung der Chondriosomen in den sich teilenden somatischen Zellen von *Ricinus communis*: „In animal-cells where

centrioles and asters are typical of mitosis, it has been customary to think of the orientation, for example of the chondriosomes, in terms of cytoplasmic currents in the astral regions, or of influence visible focussed in the centrioles". Es scheint mir jedoch, dass die Anwesenheit der Zentrosomen den Typus der Chondriokinese der, im Zytoplasma während der Teilung verstreuten Körnchen, absolut nicht beeinflusst. Denn im Tierreich sehen wir keine geringere Mannigfaltigkeit der Anordnung der Körnchen im angegebenen Abschnitt der Zellteilung als im Pflanzenreich. Daher würde das Zentrosom als solches eher einen Einfluss nur auf die Kernteilung ausüben, dagegen in Bezug auf das Zytoplasma seine so deutliche Rolle nicht erfüllen.

Im Sinne der „Zentrosomen-Jäger“ an der Wende unseres Jahrhunderts vorgehend, und unter dem Einfluss des unzweifelhaft starken Eindrucks, welchen die polaren Typen der Chondriosomenanordnung auf den Forscher ausüben, fühlt man tatsächlich die Neigung, dieselben mit den Zentrosomen zu verbinden. Wenn wir versuchen, die einzelnen chondriokinetischen Anordnungstypen nebeneinanderzustellen, so kann man sie mit Leichtigkeit in einen Kreis eingliedern, welcher sogar bildlich die Zusammenhänge darstellt. Das Ergebnis dieser Zusammenstellung ist eben das unten angegebene Schema (Fig. 17). Aber ist die Ableitung vom „polaren“ Typus und die Verbindung desselben mit den Zentrosomen überhaupt richtig? Es kann sein, jedoch muss man beachten, dass man ebenso leicht und vielleicht sogar leichter diese Reihe von jedem anderen Grundtypus ableiten könnte. Man muss daher annehmen, dass es keine wesentliche Ursache gibt, dass man die gegebenen Typen mit den entsprechenden Zentrosomen-Gruppierungen verbinden müsste. Dies umso mehr, als das Zentrosom, wie ich bereits bemerkte, nicht der Anziehungsmittelpunkt für die zytoplasmatischen Körnchen sein muss und es auch gewöhnlich nicht ist. Im Gegenteil, diese Körnchen „vermeiden“ eher die Nähe des zentrosomalen Apparates (das vom „Aster“ eingenommene Feld), halten sich mehr an die Peripherie und stehen nicht unter seinem sichtbaren Einfluss. Als Bestätigung dessen dienen die Beobachtungen von Schockaert (1905) über die Ovogenese von *Thysanozoon brocchi*. In diesem Falle halten sich die zytoplasmatischen Körnchen entfernt von den Zentrosomen und kommen nur an das Grenzgebiet ihres „Einflusses“, d. h. an den Ausstrahlungsrand („Aster“) an. Die Zone wird erst allmählich besetzt, während des Überganges der Teilungsphase in den Ruhestand. Und erst (l. c. S. 29): „Pendant le stade du repos des noyaux-filles, stade caractérisé par l'absence de

sphère ou centrosome, les enclaves vitellines envahissent ici aussi la zone cytoplasmique réticulée qui entoure les noyaux et se refoulent ceux-ci à la périphérie de l'oeuf. Nous croyons que cet envahissement de la zone cytoplasmique réticulée par les enclaves est la conséquence de la disparition des irradiations astériennes“(!)¹.

Die Tatsache, dass die Gruppierung der Zytoplasma-Körnchen, wenigstens in sichtbarer Weise nicht direkt von den Zentrosomen abhängt und diese Erscheinungen anderen Faktoren zugeschrieben werden müssen, stellen noch schöner die Angaben von Baehr (1925) dar, welche er von den Spermatogonien von *Aphis saliceti* gibt. Während der I. Prophase gruppieren sich in den Spermatozyten der ersten Ordnung die zytoplasmatischen Körnchen auf einer Seite, d. h. an einem Rand der Zelle, welche Anhäufung zugleich einen Pol der kommenden Teilung bildet. Diese Anordnung dauert während der ganzen Teilung. Es entsteht dadurch eine solche Situation, dass bei einem der Zentrosomen, d. h. bei einem der Teilungspole, der ganze geformte Plasmainhalt ruht, dagegen fehlt dieser vollständig an der polar entgegengesetzten Seite, am zweiten Zentrosom. Entweder also spielen die Zentrosomen keinerlei Rolle in Bezug auf den Zytoplasmainhalt, oder man muss annehmen, dass ihre biologischen Werte unter einander verschieden sind². Als Ergebnis dieser Anordnung in einer Richtung entstehen (l. c. S. 397) zwei Arten von Spermatozyten zweiter Ordnung: „des plus grands qui contiennent... toutes les mitochondries et beaucoup de cytoplasme, et des plus petits, qui ont reçu... peu de protoplasme et pas de mitochondries“. Die grossen entwickeln sich weiter, die kleinen degenerieren schnell. Daraus ist zu ersehen, dass die Rolle der Zentrosomen in der Chondriokinese zum mindesten zweifelhaft ist. Wenn wir also die genetische Verbindung der Zentrosomen mit dem „polaren“ Typus abweisen, haben wir vollständige Freiheit in der Auswahl jedes anderen Grundtypus als den Ausgangstypus. Ich gestehe, dass diese Stellung am einfachsten und die wenigsten „Voraussetzungen“ erfordernd, der „indifferente“ Typus einnähme. In dem angegebenen Schema (Fig. 17) fällt vor allem der Mangel des „äquatorialen“ Typus sowie derjenigen (vermittelnden) Typen auf, welche ersteren mit den anderen Typen verknüpfen. Dagegen machen sich sehr stark in der Telophase die äquatorialen Tendenzen bei einer Reihe von Typen bemerkbar. Auf Grund des Schemas kann man eine Reihe von Typen weiterer

¹ Von mir gesperrt und mit(!) bezeichnet.

² Über das tatsächliche Verhältnis der Zentrosomen zur Chondriokinese lässt sich wahrscheinlich heute noch nicht viel sagen. In der Literatur habe ich in dieser Beziehung keine Angaben gefunden.

Ordnung „voraussehen“, eine nähere Besprechung dieser Möglichkeiten liegt jedoch schon zu weit ab von den Anforderungen dieser Arbeit.

Erläuterung des Schemas (Fig. 17)

Die Grundtypen

Grundtypus nenne ich bei der Chondriokinese diejenige gleichmässige Gruppierung aller zytoplasmatischen Körnigkeiten, welche sowohl während der Metaphase als auch in der Telophase einheitlich erhalten bleibt. Es gehören hierher: „*indifferente*“, „*mantelartige*“, „*polare*“ und „*äquatoriale*“ Anordnungen der Körnigkeiten und anderer zytoplasmatischen Einschlüsse und diese bilden damit auch zugleich die vier Grundtypen. Von diesen wurde nur der „*äquatoriale*“ Typus im Pflanzenreich nicht entdeckt, was im Schema mit gesperrter Linie bezeichnet wurde.

Die Mitteltypen

Unter dieser Bezeichnung versteht man solche Fälle, bei welchen im Stadium der Metaphase die Gruppierung der zytoplasmatischen Körnigkeiten gleichzeitig die Zugehörigkeit zu zwei Grundtypen zeigt, wobei weiter in der Telophase die Tendenz dieser Gruppierungsart erhalten bleibt. Wir haben in diesen Fällen gleichsam eine „Vermischung“ oder gegenseitiges „Verdecken“ zweier Grundtypen. Diese Fälle betrachte ich sozusagen als Mittelglieder, welche im Schema zwei chondriokinetische Grundtypen mit einander verbinden. Ich unterschied also, darauf gestützt, drei Mitteltypen: den „*indifferent-mantelartigen*“, den „*indifferent-polaren*“ und den „*mantelartig-polaren*“ Typus. Alle diese Typen wurden bei höheren Pflanzen schon beobachtet. Dagegen fällt das vollständige Fehlen derjenigen Mitteltypen auf, welche den Übergang bilden zwischen dem „*äquatorialen*“ Typus und den anderen Grundtypen. Besonders zu betonen ist auch der absolute Mangel an Angaben über ihre Unterscheidung und das Fehlen des „*äquatorialen*“ Typus selbst im Bereiche der höheren Pflanzen. (Dagegen zeigen sich ziemlich starke „*äquatoriale*“ Tendenzen in der Telophase bei einer Reihe von Typen).

Nebentypen

Die oben angeführten Grundtypen und Mitteltypen bilden den „Kern“ der schematischen Darstellung, welche ich zur besseren

Übersicht der gegenseitigen Verhältnisse der einzelnen Typen unter einander zeichnete. Mit diesen Typen lässt sich eine Reihe von Typen zweiter Ordnung in Bezug auf die „zentrale“ Anordnung verbinden, welche ich daher als „Nebentypen“ bezeichne, und zwar:

„mantelartig“, in der Telophase „äquatorial“
 „einseitig-mantelartig“, in der Telophase „äquatorial“
 „seitlich“, in der Telophase „äquatorial“

„mantelartig“, in der Telophase „polar“
 „einseitig-mantelartig“, in der Telophase „polar“
 „seitlich“, in der Telophase „polar“

„ungleichmässig-polar“
 „unipolar“

„polar“, in der Telophase „äquatorial“

„indifferent-polar“, in der Telophase „indifferent-äquatorial“

„indifferent“, in der Telophase „äquatorial“

Anmerkung zum „mantelartigen“, in der Telophase „äquatorialen“ Typus. Hier bestehen zwei Möglichkeiten in der Telophase. Die eine, im Schema mit „a“ bezeichnet, ist, wie aus den bisherigen Angaben hervorgeht, für Blütenpflanzen charakteristisch. Die zweite, im Schema mit „b“ bezeichnet, charakterisiert — möglicherweise — die Pteridophyten.

Anmerkung zum „mantelartigen“, in der Telophase „polaren“, sowie zum „einseitig-mantelartigen“, in der Telophase „polaren“ Typus. Diese Typen wurden, wie aus den bisherigen Angaben hervorgeht, noch nicht beobachtet. Ich führe sie jedoch auf Grund der Analogie mit ähnlichen Typen, welche den rechten Flügel des Schemas bilden, ein. Ihre Entdeckung würde eine Lücke zwischen dem „mantelartigen“ und dem „seitlichen“, in der Telophase „polaren“ Typus ausfüllen, wie dies eben der Fall ist zwischen dem „mantelartigen“ und dem „seitlichen“, in der Telophase „äquatorialen“ Typus.

Fig. 17. — Übersichtsschema der Typen der Chondriokinese bei Kormophyten.

Anmerkung zum „seitlichen“, in der Telophase „polaren“ Typus. Das mit „a“ bezeichnete Sinnbild zeigt die Anordnung der zytoplasmatischen Körnigkeiten so, wie sie der, als Grundlage der Klassifikation angenommenen Methode entsprechen würde, d. h. die Bezeichnung des Typus auf Grund des metaphasischen und telophasischen Bildes, welcher Typus analog ist zu dem „seitlichen“, in der Telophase „äquatorialen“. Eine Abänderung dieses Typus, die schon erkannt wurde, gibt das Sinnbild „b“.

Anmerkung zum „ungleichmässig-polaren“ Typus. Die zur Unterscheidung dieses Typus nötigen Angaben habe ich in der betreffenden Literatur nicht gefunden; dagegen nehme ich auf eigene Beobachtungen gestützt, sein Bestehen an, und zwar bei manchen Orchideen in den Makrosporenmutterzellen während der I. und besonders während der II. Reduktionsteilung, wo die Teilungsfigur ausdrücklich an der Längsachse in den mikropylaren Teil der sich teilenden Zelle verschoben wird. Auf diese Art ist die Teilung der Zelle ausgesprochen ungleichwertig für die Tochterzellen und die sich polar ausbildenden plasmatischen Anhäufungen sind am chalazalen Pol immer unbedingt stärker als am mikropylaren. Ein Beispiel bietet die südamerikanische Orchidee *Epidendrum cochleatum*. Die Beschreibung des obigen Typus der zytoplasmatischen Körnigkeiten würde das Bindeglied zwischen dem „polaren“ und dem „unipolaren“ Typus darstellen.

Einige andere Erläuterungen zum Schema. Gesperrte Linien bezeichnen die Typen, welche ich nicht mit Literaturbeispielen belegen kann.

Dort wo nach der Kernteilung die Zellteilung in zwei Tochterzellen mittels einer Zellplatte erfolgt, wurde im Schema der Phragmoplast eingezeichnet (eine Ausnahme bildet der Fall „b“ des „mantelartigen“, in der Telophase „äquatorialen“ Typus).

Schlussbemerkungen

Obiger Versuch einer Systematisierung chondriokinetischer, bei höheren Pflanzen auftretender Typen ist im wahren Sinne des Wortes ein „Versuch“. Die ganz knappe Anzahl der wirklich durchstudierten Tatsachen, sowie die Unvollkommenheit einer Reihe von Beobachtungen, welche ich hier aus der Literatur benützte, gestatten nicht eine vollständige Klassifikationsdiagnose für viele der angeführten

Fälle. Trotzdem aber erhalten wir eine ziemlich klare Grundlage zur Fortsetzung und Entwicklung der angeschnittenen Probleme. Weitere Errungenschaften auf diesem Gebiete werden die Fehler, welche hie und da natürlich gemacht wurden, verbessern. Die Entwicklung der Idee selbst, besonders auf Grund der Vergleichung und in phylogenetischer Beziehung, wird unzweifelhaft ein interessantes Bild der Verhältnisse, welche auf diesem Gebiete in der Pflanzenwelt herrschen, geben. Hier betone ich noch, dass derartige Untersuchungen zum Zweck der Vergleichung und der Aufstellung von phylogenetischen oder anderen Hypothesen auf der Grundlage derselben Kernteilungstypen durchgeführt werden müssen, wie. z. B. die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen, die Teilungen in den Wurzelmeristemen u. a. m. Wie ich schon einmal bemerkte, ist das Bild der Chondriokinese der betreffenden Pflanze wahrscheinlich verschieden für die Zellen von verschiedener Gewebe-Zugehörigkeit, und daher abhängig von ihrem biologischen Charakter.

Meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. Kazimierz Piech danke ich herzlichst für die mir während der Ausführung obiger Arbeit stets bereitwillig erwiesene Hilfe und Anregung.

Institut für Anatomie und Zytologie der Pflanzen der Jagellonischen Universität in Kraków (Polen)

Literatur

- Allen Ch. E., 1912, Cell structure, growth and division in the antheridia of *Polytrichum juniperinum* Willd. — Arch. f. Zellforsch. 8, S. 121—88.
- Baehr V. B. de, 1925, Sur les bases cytologiques de l'hérédité. — Cellule 36, Vol. Jub. V. Grégoire, 2-e part., S. 371—444.
- Becker W. A. u. Siemaszko J. H., 1936, Über das Verhalten der Cytoplasmainschlüsse der *Equisetum*-Sporen während der Zellteilung. — Cellule 45, S. 27—42.
- Bělař K., 1927, Beiträge zur Kenntnis des Mechanismus der indirekten Kernteilung. — Naturwiss. 15, S. 727—33.
- Black C. A., 1913, The morphology of *Riccia Frostii* Aust. — Ann. Bot. 27, S. 511—32.
- Bowen R. H., 1929, The distribution of the plastidome during mitosis in pleome cells of *Ricinus*. — Cellule 39, S. 121—56.

- Chambers R., 1925, Etudes de microdissection. — IV. Les structures mitochondriales et nucléaires dans les cellules mâles chez la Sauterelle. — Cellule 35, Vol. Jub. V. Grégoire, *I-e part.*, S. 105—24.
- Conard A., 1925, Sur la division directe suivie de caryocinèse dans les tissus cicatriciels de la tige de *Tradescantia virginica* L. — Bull. Acad. Belg., Classe Sc., V-e ser., *XI*, S. 731—9.
- Davis B. M., 1899, The spore-mother-cell of *Anthoceros*. — Bot. Gaz. 28, S. 89—109.
- Devisé R., 1922, La figure achromatique et la plaque cellulaire dans les microsporocytes du *Larix europaea*. — Cellule 32, S. 247—309.
- Ferguson M. C., 1904, Contribution to the knowledge of the life history of *Pinus* with special reference to sporogenesis, the development of the gametophytes and fertilization. — Proc. Washington Acad. Sci. *VI*, S. 1—202.
- Fullmer E. L., 1899, The development of the microsporangia and microspores of *Hemerocallis fulva*. — Bot. Gaz. 28, S. 81—8.
- Guignard L., 1898, Les centres cinétiques chez les végétaux. — Ann. Sc. nat. Botan. sér. 8, 5, S. 177—220.
- Guilliermond A., 1914, Etat actuel de la question de l'évolution et du rôle physiologique des mitochondries. — Rev. gén. Bot. 26, S. 129—82.
- 1924, Recherches sur l'évolution du chondriome pendant le développement du sac embryonnaire et des cellules mères des grains de pollen dans les Liliacées et sur la signification des formations ergastoplasmiques. — Ann. Sc. nat. Bot. 10-e sér., 6, S. 5—52.
- 1932, La structure de la cellule végétale: les inclusions du cytoplasme et en particulier les chondriosomes et les plastes (Sammelreferat). — Protoplasma 16, S. 291—337.
- Mangenot G. et Plantefol L., 1933, Traité de cytologie végétale. Paris.
- Heimlich L. W., 1929, Microsporogenesis in *Cucumis sativus*. — Cellule 39, S. 5—24.
- Heitz E., 1925, Das Verhalten von Kern und Chloroplasten bei der Regeneration. — Zft f. Zellforsch. u. mikrosk. Anat. 2, S. 69—86.
- Ikeno S., 1898, Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei *Cycas revoluta*. — Journ. Coll. of Sci. Imp. Univ. Tokyo *XII*, Part III, S. 151—230.
- Jungers V., 1934, Mitochondries, chromosomes et fuseau dans les sporocytes de *Ulex europaeus*. — Cellule 43, S. 321—40.
- Karsten G., 1904, Die sogenannten „Mikrosporen“ der Planktondiatomeen und ihre weitere Entwicklung, beobachtet an *Corethron Valdiviae* n. sp. — Ber. d. deutsch. bot. Ges. 22, S. 544—54.
- Katô K., 1933, Viscosity changes in the cytoplasm during mitosis as indicated by Brownian movement. — Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ., ser. B, vol. 8, nr 2, art. 5, S. 201—15.
- Kozłowski A., 1919, O powstawaniu plastydów z chondriozomów w komórkach roślinnych. — Rozpr. Wydz. Mat.-Przyr. Pol. Akad. Um., ser. B, 59, S. 97—133.

- Krupko S., 1926, Les plastides et le chondriome pendant la gonogénèse dans le *Gagea lutea* L. — Acta Soc. Bot. Pol. IV, S. 77—86.
- Lenoir M., 1934, Etude vitale de la sporogénèse et des phénomènes d'apparence électro-magnétiques concomitants chez l'*Equisetum variegatum*. — Cellule 42, S. 353—409.
- Lewitsky G., 1911, Über die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. — Ber. d. deutsch. bot. Ges. 28, S. 538—46.
- 1926, Die Chondriosomen in der Gonogenese bei *Equisetum palustre* L. — Planta I, S. 301—16.
- Lundegårdh H., 1912, Chromosomen, Nukleolen und die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyokinese. Nebst anschliessenden Betrachtungen über die Mechanik der Teilungsvorgänge. — Beitr. z. Biol. d. Pflanzen 11, S. 373—542.
- Luxenburg A., 1927, Recherches cytologiques sur les grains de pollen chez les Malvacées. — Bull. Acad. Polon. Sc. et Let., Classe math.-nat., série B (1927), S. 363—96.
- Mann M. C., 1924, Microsporogenesis of *Ginkgo biloba* L. with especial reference to the distribution of the plastids and to cell wall formation. — Univ. of Calif. Publ. in Agric. Sc. 2, nr 8, S. 243—8.
- Marquette W., 1907, Manifestations of polarity in plant cells which apparently are without centrosomes. — Beih. Bot. Centralbl. Abt. I, Bd. 21, S. 281—303.
- 1908, Concerning the organisation of the spore mother-cells of *Marsilia quadrifolia*. — Trans. Wisconsin Acad. Sci., Arts a. Ltrs 16, Part I, nr 1, S. 81—106.
- Martens P., 1930, Nouvelles recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante. — Cellule 39, S. 167—216.
- Matsuda H., 1928, On the origin of big pollen grains with an abnormal number of chromosomes. — Cellule 38, S. 213—42.
- Migdalska B., 1934, Rozwój pyłku oraz liczba chromosomów u kilku odmian mieczyków (Développement du pollen et les nombres des chromosomes chez quelques variétés des *Gladiolus*). — Acta Soc. Bot. Polon. XI, S. 463—84.
- Milovidov P. F., 1928a, Méthodes permettant la différenciation histologique des Bactéries symbiotes et des chondriosomes. — Bull. Histol. appl. à la Physiol. V, S. 382—91.
- 1928b, Sur les méthodes de double coloration du chondriome et de grains d'amidon. — Arch. d'Ant. microsc. 24, S. 9—18.
- 1928c, Coloration différentielle des Bactéries et des chondriosomes. — Arch. d'Ant. microsc. 24, S. 19—31.
- 1928d, Influence de la centrifugation sur le chondriome et les Bactéries symbiotes. — Arch. d'Anat. microsc. 24, S. 415—19.
- Motte J., 1928, Contribution à la connaissance cytologique des Muscinées. — Ann. Sc. nat. Bot. 10-e sér. 10, S. 293—543.
- Němec B., 1898, Über das Centrosoma der tierischen Zellen und die homodynamen Organe bei den Pflanzen. — Anat. Anz. 14, S. 569—80.
- 1901, Über centrosomenähnliche Gebilde in vegetativen Zellen der Gefäßpflanzen. — Ber. d. deutsch. bot. Ges. 19, S. 301—10.

- Némec B., 1910, Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen, 532 S., Berlin.
- 1930, Nauka o buńce. Anatomie rostlin. — „Rostlinopis“, svazek II, S. 1—613, Praha.
- Nicolosi-Roncati F., 1910, Formazioni mitocondriali negli elementi sessuali maschili dell'*Helleborus foetidus* L. — Rend. Acad. Sci. Fis. e Mat., ser. 3a, 16 (49), S. 109—19.
- Prosina M. N., 1928, Verhalten der Chondriosomen bei der Pollenentwicklung von *Larix dahurica* Turcz. — Ztschr. Zellforsch. u. mikr. Anat. 7, S. 114—34.
- Robyns W., 1924, Le fuseau de caryocinèse et le fuseau de cytokinèse dans les divisions somatiques des Phanérogames (I-e partie). — Cellule 34, S. 365—454.
- Saxton W. T., 1913a, Contributions to the life-history of *Actinostrobis pyramidalis* Miq. — Ann. Bot. 27, S. 321—45.
- 1913b, Contributions to the life-history of *Tetraclinis articulata* Masters, with some notes on the phylogeny of the *Cupressoideae* and *Callitroideae*. — Ann. Bot. 27, S. 577—605.
- Scherrer A., 1914, Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei *Anthoceros*. — Inaug. Diss., 56 S., Jena.
- Schockaert R., 1905, La fécondation et la segmentation chez le *Thysanozoon brocchi*. — Cellule 22, S. 1—39.
- Senjaninova M., 1927, Chondriokinese bei *Nephrodium molle*. — Ztschrift Zellforsch. u. mikr. Anat. 6, S. 493—508.
- Sharp L. W. u. Jaretzky R., 1931, Einführung in die Zytologie, Berlin.
- Sieniicka A., 1929, O budowie kwiatów i procesach tworzenia się pyłku u *Heimerocallis fulva* L. fl. pleno (Über den Blütenbau und die Pollenbildungsvorgänge bei *Heimerocallis fulva* L. fl. pleno). — Acta Soc. Bot. Pol. VI, S. 296—334.
- Siwicka-Tarwidowa H., 1934, Sur l'évolution du chondriome pendant le développement du sac embryonnaire de l'*Orchis latifolius* L. — Acta Soc. Bot. Pol. XI, S. 511—39.
- Smólska A., 1927, Die Entwicklung des Archegoniums und der Befruchtungsprozess bei *Larix europaea* DC. — Bull. Acad. Polon. Sc. et Ltrs, série B (1927), S. 997—1038.
- Suessenguth K., 1921, Bemerkungen zur meiotischen und somatischen Kernteilung bei einigen Monokotylen. — Flora 114, S. 313—28.
- Sugiura T., 1928, Cytological studies on *Tropaeolum* II. *Tropaeolum peregrinum*. — Bot. Mag. Tokyo 42, S. 553—6.
- Weier T. E., 1931, A study of the moos plastid after fixation by mitochondrial, osmium and silver techniques. I. The plastid during sporogenesis in *Polytrichum commune*. — Cellule 40, S. 259—90.
- 1932, A study of the moos plastid after fixation by mitochondrial, osmium and silver techniques. II. The plastid during spermatogenesis in *Polytrichum commune* and *Catharinaea undulata*. — Cellule 41, S. 49—85.

- Yamaha G., 1926, Über die Lebendbeobachtung der Zellstrukturen nebst dem Artefaktproblem in der Pflanzenzytologie. — Bot. Mag. Tokyo 40, S. 172—97.
- Yu Ch.-Ch., 1938, Recherches sur quelques problèmes de la caryocinèse des Angiospermes. — Actualités scientif. et industr. nr 728, Cytol. et Cytophysiol. végét. 2, S. 1—96.
-