

Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen.

VON O. ROSENBERG.

Die Reduktionsfrage scheint durch die Untersuchungen der letzten Jahre in ein ganz neues Stadium eingetreten zu sein. Die Verfasser beschäftigen sich jetzt nicht mehr ausschliesslich nur mit einer Untersuchung der Mitosen selbst, sondern das Hauptgewicht wird auf die früheren Stadien gelegt; man ist um einen Schritt zurückgetreten, um dadurch die Frage von ihrem Grunde aus behandeln zu können. Die Entstehung der Chromosomen vom Synapsisstadium an wird jetzt vorwiegend untersucht. STRASBURGER (15) schreibt auch in seiner letzten Arbeit, p. 18, dass die Synapsis "der wichtigste Zustand im Entwicklungsvorgang dieser Teilung ist".

Es stehen zur Zeit hauptsächlich zwei Ansichten betreffs des Reduktionsvorganges einander gegenüber. Die eine nimmt an, dass die Trennungslinie der Chromosomen der heterotypischen Teilung durch eine Umbiegung von zwei mit ihren Enden vereinigten Chromosomen entstanden ist; die im Spiremstadium sichtbare doppelte Struktur der Chromatinfäden stellt dann eine wahre Längsteilung vor. Vertreter dieser Ansicht sind zoologischerseits u. a. MONTGOMERY (10) und SUTTON (16), botanischerseits FARMER und MOORE (4), STRASBURGER (15) u. a. Doch kommen auch kleine Abweichungen in ihren Auffassungen vor.

Eine andere Ansicht ist die, dass bei der Vorbereitung zur heterotypischen Teilung eine Vereinigung von Chromosomen, je zwei der Länge nach aneinander gelegt, stattfindet, und die Vereinigungslinie später die Trennungslinie der definitiven Chromosomen wird. Die Längsspaltung des Spiremfadens ist keine wahre Längsspaltung, sondern in der That nur die wieder sichtbar werdende, frühere Vereinigungslinie. Vertreter dieser Ansicht sind v. WIN-

WARTER (18) und später botanischerseits GRÉGOIRE (5) und BERGHS (1, 2) und unter den Zoologen MARÉCHAL (9), SCHREINER (14) u. a. Auch der Verfasser hat in einer kurzen Arbeit (13) eine ähnliche Auffassung ausgesprochen. BERGHS (3) hat neulich in einer Arbeit über die Mikrosporogenese in *Lilium* und *Allium* gezeigt, dass hier ein Umbiegungsvorgang ausgeschlossen ist und versucht, in einer späteren Arbeit (4), mit Erfolg, den Beweis zu liefern, dass die "Längsteilung" der Spiremfäden als eine Verdoppelung aufzufassen ist und dass in der Synapsis eine Vereinigung (accolement) von parallelen Fäden stattfindet.

Andererseits tritt STRASBURGER (15) betreffs *Galtonia*, und auch *Lilium* und *Tradescantia* entschieden für den Umbiegungsvorgang ein. Es sind natürlich noch weitere Untersuchungen nötig, um den wahren Vorgang festzustellen.

Ich werde daher in folgendem durch eine Untersuchung der Reduktionsteilung einiger weiterer Pflanzen einen Beitrag zu dieser Frage liefern. Dabei schien mir als eine besonders interessante Aufgabe diejenige zu sein, zu untersuchen, wie der Reduktionsvorgang bei unter einander verschiedenen langen Chromosomen verläuft. Bekanntlich haben SUTTON (16) und MONTGOMERY (11) einige interessante Fälle beschrieben, bei denen die Chromosomen verschieden lang waren, Verhältnisse die für die Deutung gewisser hierhergehöriger Fragen von Bedeutung sind.

In *Listera ovata* habe ich ein besonders gutes Objekt gefunden, das die verschieden langen Chromosomen deutlich zeigt. Ich bekam zufälligerweise einige schön gefärbte Präparate zu sehen, die in unserem Laboratorium für eine andere Untersuchung verfertigt worden waren. Dieselben waren sehr dick, etwa 15 μ , geschnitten und mit Fuchsin-Metylenblau gefärbt. Für die folgende Untersuchung zeigte sich als sehr geeignet, dass die Schnitte so dick waren; hierbei

konnte man nämlich die Chromatinfäden im Kern besser verfolgen. Natürlich leistet für gewisse Detailen HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin-Färbung vorzügliche Dienste. Ich benutze hier die Gelegenheit, Fräulein INGRID SETTERLUND für die mir zur Verfügung gestellten Präparate bestens zu danken.

Die folgende Untersuchung bezieht sich hauptsächlich auf *Listera ovata* und zwar auf die Teilung der Embryosackmutterzelle. Nebenbei werden auch einige Angaben über *Tanacetum*, *Drosera* und *Arum* gemacht.

Listera ovata.

1. Vom Spiremstadium bis zur 1:sten Spindelfigur.

Ich möchte zuerst, wie es in GRÉGOIRE'S Arbeit geschieht, die Veränderung des Chromatingerüsts vom Spiremstadium an bis dahin, wo die Chromosomen in der Kernhöhle fertig entwickelt liegen, beschreiben.

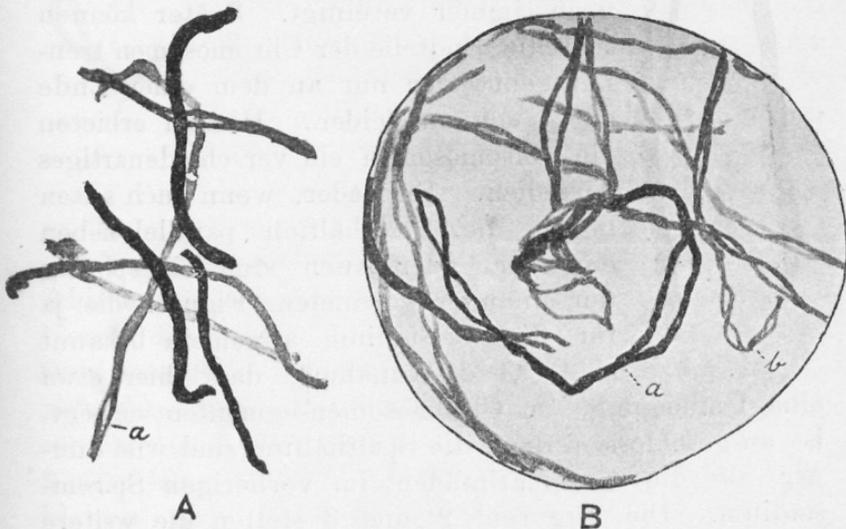


Fig. 1.

Im Spiremstadium wird das Chromatingerüst aus ziemlich dicken und durch einander laufenden Fäden aufgebaut, die keine oder nur eine sehr undeutliche

Längsspaltung zeigen. Ob in diesem Stadium nur ein Spiremfaden vorliegt oder mehrere, ist schwer zu sagen; doch sieht man in dickeren (16μ) Schnitten oft mehrere in der Kernhöhle blind endigende Fäden, was vielleicht in Uebereinstimmung mit der Auffassung von GRÉGOIRE und WYGAERTS (6) zu deuten ist. Dann treten hier und da in den Chromatinfäden Längsteilungen auf, zuerst nur auf kurzen Strecken (Fig. 1, A.), nehmen aber später an Ausdehnung zu und bilden mehr oder weniger fortlaufende Längsteilungen. Gleichzeitig lässt sich mit Bestimmtheit feststellen, dass mehrere Chromatinsegmente in der Kernhöhle vorkommen, die den Chromosomen entsprechen (Fig. 1. B).



Die Längsteilung der Chromosomen wird immer deutlicher, und die Spaltheilungen derselben weichen aus einander; nur an den Enden bleiben sie noch immer vereinigt. Später können sich die Endteile der Chromosomen trennen, entweder nur an dem einen Ende oder auch an beiden. Hierbei erbieten die Chromosomen ein verschiedenartiges Aussehen. Entweder, wenn auch selten liegen die Spaltheilungen parallel neben einander, oder auch sind sie spiralig um einander gewunden, Figuren die ja für dieses Stadium allgemein bekannt sind. Die Annahme, dass hier etwa

Fig. 2 a. eine Umbiegung von Chromosomensegmenten vorliegt, ist ausgeschlossen, denn die Spaltheilungen sind viel dünner als die Chromatinfäden im vorherigen Spiremstadium. Die Figuren 2 und 3 stellen die weitere Entwicklung der Chromosomen dar, bis zu dem Punkte, wo sie beinahe ihre definitive Gestalt bekommen haben; die Figur 2. III stellt ein Chromosom mit sehr weit getrennten Spaltheilungen dar; nur an dem einen

Ende und in der Nähe der Mitte, wo die Spalthälften spiralig gewunden sind, liegen dieselben noch an einander gedrückt. In der Figur 3, B sind die Chromosomen noch kürzer und dabei sind auch die Spalthälften stark ausgebogen, wodurch die Chromosomen fast das Aussehen von Ringen annehmen. Die Chromosomen kontrahieren sich nun immer stärker und haben schliesslich ihre definitive Gestalt und Grösse innerhalb des Kerns erlangt. Die Figuren 4 und 5 zeigen einige Chromosomen aus Kernen in "Diaki-

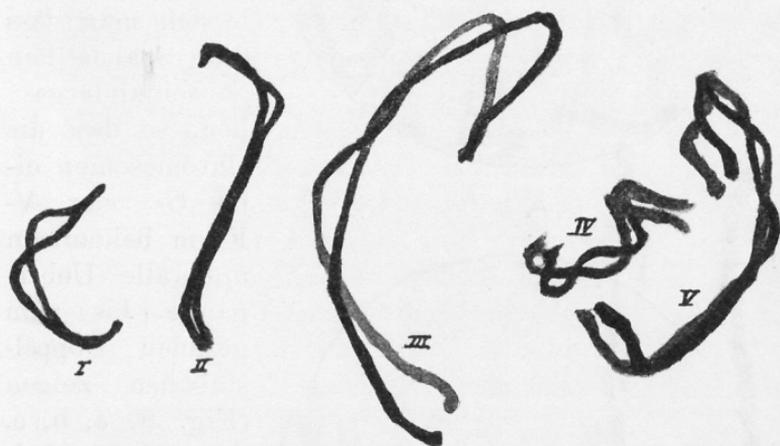
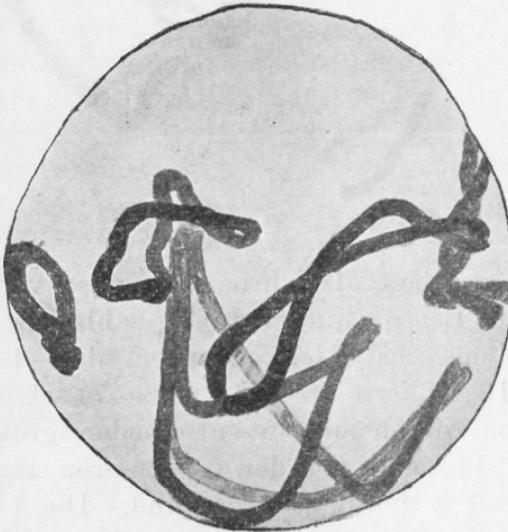


Fig. 2 b.

nese". Auffallend ist, dass die Chromosomen so verschieden gross sind. Bei genauer Prüfung zahlreicher Kerne dieses Stadiums, habe ich gefunden, dass die Chromosomenzahl 16 ist, wie auch GUIGNARD (7) schon gefunden hat. Von diesen sind 5 entschieden grösser als die übrigen 11; und von den 5 grösseren sind 3 sehr lang, während 2 deutlich kürzer sind. Die 11 kleinen Chromosomen sind auch wieder nicht gleich gross, sondern ein Teil derselben ist grösser als die übrigen, wenn auch die Verschiedenheit nicht ausgesprochen genug ist, um eine sichere Zählung zu gestatten.



A



B

Fig. 3.

Einige und besonders alle größeren Chromosomen sind an beiden Enden vereinigt, während dagegen die kleineren nur an dem einen Ende zusammenhängen. Im letzteren Falle sieht man, dass die Spaltheilften auseinandergehen, so dass die Chromosomen eine U- oder V-Form bekommen und alle Uebergänge bis zum geraden Doppelstäbchen zeigen (Fig. 5, a, b, c, d.). Dies ist keine besondere Eigentümlichkeit für *Listera*, sondern kommt auch in anderen Pflanzen mit kurzen Chromosomen vor, wie z. B. in *Drosera*, wo fast alle Chromosomen eine solche V- bis

U-Gestalt zeigen, wie sie in den kürzeren Chromosomen bei *Listera* wahrnehmbar ist. Auch in tierischen

Objekten kommt etwas ähnliches vor. Einige Angaben in A. und K. E. SCHREINERS Arbeit über "Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren" sind anzuführen. "Die kleinen Chromosomen bilden vor der Mitose häufig Stäbchen, selten Ringe."

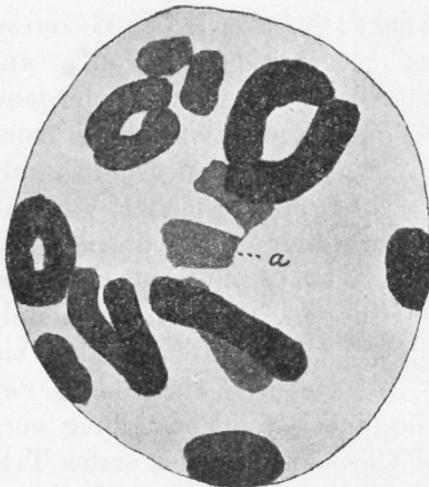


Fig. 4.

"Bei Spinax, wo ein Ringstadium der Chromosomen vor der ersten Reifungsteilung schön ausgebildet ist, findet man zwischen geschlossenen Ringen alle Uebergänge von Ringen, die an einer Stelle offen sind, bis zu geraden Stäbchen". Ich werde auf diese, wie mir scheint, sehr wichtigen Verhältnisse später zurückkommen.

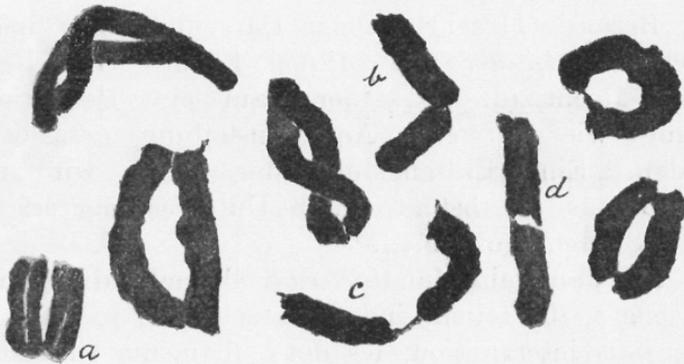


Fig. 5.

Aus der gemachten Darstellung der Prophase der heterotypischen Teilung geht also hervor, dass hier eine ebensolche Längsspaltung vorkommt, wie sie sonst für dieses Stadium beschrieben wird, aber noch

mehr, dass diese Längsspaltung niemals nach dem Spiremstadium zurückgeht, sondern immer deutlicher wird, bis dass eine völlige Trennung der Spalthälften eintritt. Die obige Darstellung der Entwicklung der Chromosomen von Spiremstadium an schliesst sich also derjenigen von BERGHS (2), GRÉGORIE (5), GUIGNARD (7), JANSSENS und DUMÉZ (8), MARÉCHAL (9) u. a. an. Dass unter diesen Verfassern auch eine verschiedene Stellung zur Frage, ob eine Reduktionsteilung vorkommt oder nicht, existiert, hat keinen Einfluss auf die obige Darstellung. Dies muss, meiner Ansicht nach, ausdrücklich betont werden, angesichts der Bemerkungen von MONTGOMERY (10, p. 266) über MEVES' Auffassung der Reifungsteilungen. Aus einer Darstellung der Kernveränderungen vom Spiremstadium bis zur 1:sten Teilung ist in vielen Fällen nicht mit Sicherheit zu schliessen, ob eine Reduktionsteilung vorkommt oder nicht. Die Chromosomen der ersten Teilung können auch eine "doppelte Längsspaltung" zeigen, obwohl eine Reduktionsteilung vorliegt, denn der Reduktionsvorgang findet schon in der Synapsis statt. Aus BERGHS' (1) sehr schöner Darstellung der Sporogenese in *Lilium* und *Allium* könnte mit ebenso gutem Recht (d. h. keinem) auf eine Reduktionsteilung wie auf eine Äquationsteilung geschlossen werden. Eine Entscheidung der Frage wird nur, wie BERGHS (2) betont, durch Untersuchung der früheren Stadien gewonnen.

Ich kann also für *Listera* vollständig die Ansicht GRÉGOIRE'S (5) teilen, indem er schreibt (p. 304): on voit, sans interruption, les deux filaments entrelacés qui résultent du "dédoublément longitudinal" se raccourcir par une graduation insensible, et devenir les deux bâtonnets-filles entrelacés, qui constituent chaque chromosome définitif".

In der ersten Spindelfigur ordnen sich die Chromosomen so, dass ihre Spaltlinie parallel mit dem

Äquator zu liegen kommt (Fig. 6, A). Die grösseren Chromosomen nehmen dann die Gestalt von mehr oder weniger geschlossenen Ringen an, während die kür-

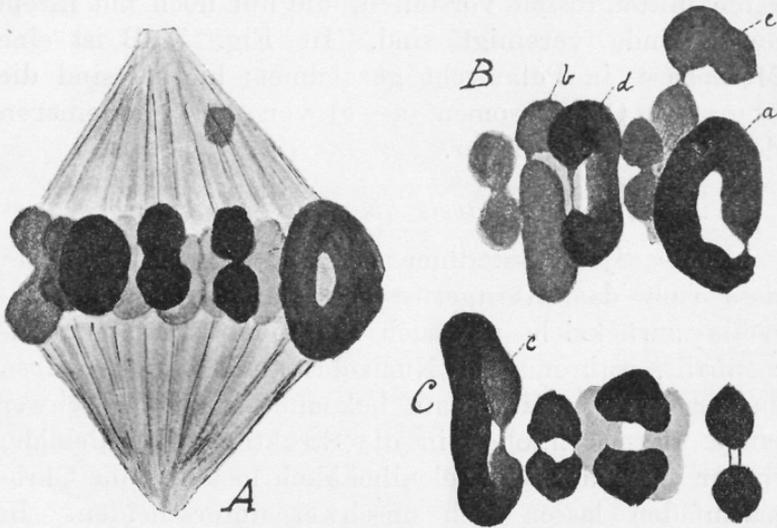


Fig. 6.

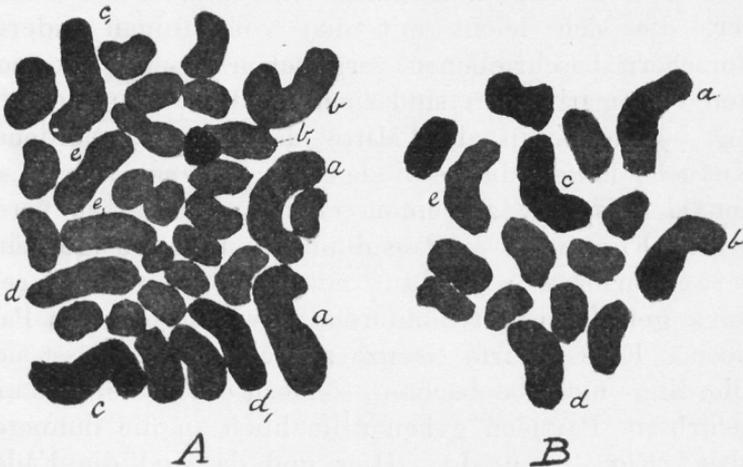


Fig. 7.

zieren sich als in der Mitte eingeschnürte Doppelchromosomen darstellen, deren zusammengeklebte Enden in die Teilungsebene fallen. Fig. 6. B, C zeigt eine spätere

Metaphase, in welcher die Verschiedenheit der Chromosomen deutlich zu Tage tritt; *a*, *b*, *c*, sind die grössten, ringförmigen Chromosomen, während *d* und *e* die mittelgrossen vorstellen, die nur noch mit ihrem einen Ende vereinigt sind. In Fig. 7 B ist eine Metaphase in Polansicht gezeichnet; hierbei sind die 5 grossen Chromosomen (*a—e*) von den 11 kleineren deutlich unterscheidbar.

2. Von der Synapsis bis zum Spiremstadium.

Das Synapsisstadium zeichnet sich dadurch aus, dass sich das Kerngerüst auf eine Seite der Kernhöhle zurückzieht und sich zu einem Knäuel zusammenballt, während der Nucleolus ausserhalb derselben zu liegen kommt. Man bekommt nur sehr schwer einen klaren Einblick in die Struktur dieser Gebilde. Später wird der Knäuel allmählich lockerer, die Chromatinfäden lassen sich unschwer unterscheiden. In solchen Kernen, die ein Stadium zwischen Synapsis und Spirem zeigen, kommen sehr interessante Bilder vor, die sich leicht mit den von einigen anderen Forschern beschriebenen vergleichen lassen. Die meisten Chromatinfäden sind ziemlich dick, aber hier und da, besonders in der Mitte des locker gewordenen Knäuels, laufen dünne Fäden frei nebeneinander her, um sich später zu einem einzigen Faden zu vereinigen (Fig. 8 A). Diese dünneren Fäden zeigen eine perlschnurförmige Struktur mit abwechselnd dickeren, stark gefärbten und dünneren, schwach gefärbten Partien. Eine scharfe Grenze zwischen diesen lässt sich allerdings nicht beobachten, sondern die dickeren, stark gefärbten Partien gehen allmählich in die dünneren über (Fig. 9, *a*, *b*). Hier und da sind die Fäden spiralg um einander gewunden. Oft sieht man, dass an gewissen Stellen in den nebeneinander verlaufenden Fäden zwei solcher stark färbbarer Punkte einander opponiert liegen, während in ihrer Nähe die Fä-

den zusammengeklebt sind, wobei in dem Vereinigungspunkte ein grösserer, stark gefärbter Klumpen vorkommt (Fig. b). In späteren Stadien, wo der Kern aus dem Synapsisstadium ausgetreten ist, sind

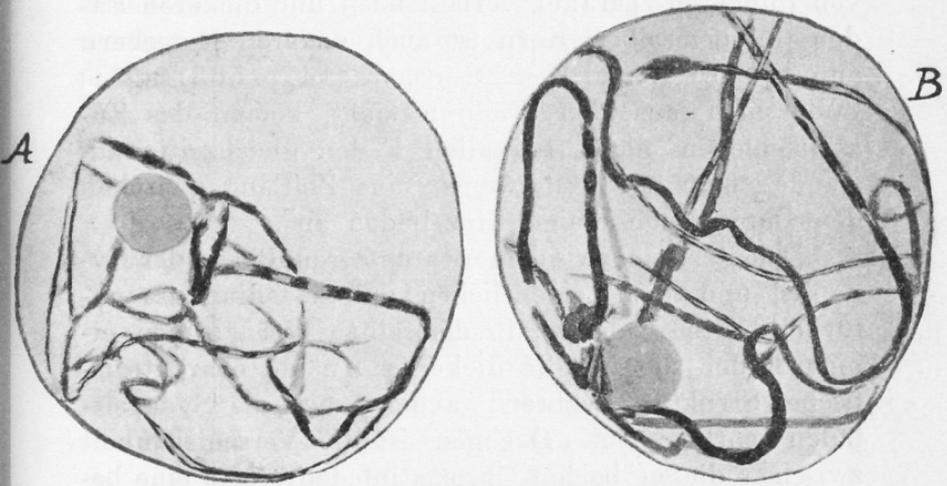


Fig. 8.

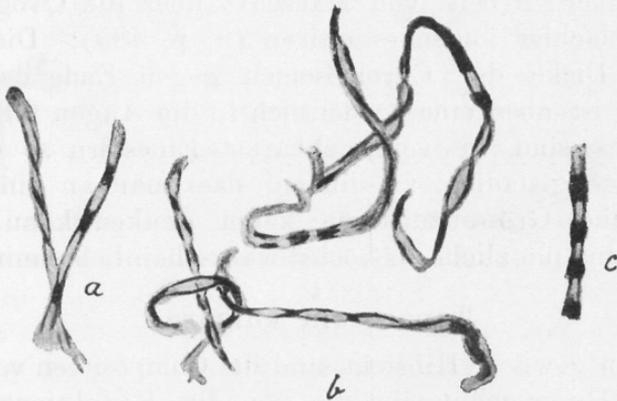


Fig. 9.

alle Fäden einfach und ungefähr doppelt so dick als die dünneren in der Synapsis. Dabei zeigt ein Teil dieser Fäden eine deutliche, perlschnurähnliche Struktur, mit abwechselnd dickeren, stark gefärbten und dünneren schwach gefärbten Partien (Fig. 9, c). Dann

folgt das Spiremstadium, wo die Fäden alle homogen gefärbt erscheinen: der Kern ist in das Stadium getreten, welches "dicker Knäuel" ("noyau pachytène" nach v. WINIWARTER) genannt wird. Das Vorkommen von dünneren, parallel verlaufenden und dickeren Fäden in demselben Kern ist auch anderen Forschern aufgefallen. A und K. E. SCHREINER (14, p. 563) sagen: "Wie man aus den Figuren sieht, kommt das Zusammenlegen nicht bei allen Fäden gleichzeitig zustande, man trifft deswegen eine Zeitlang zwischen den Doppelfäden einige Einzelfäden an".

Die Grenze zwischen der späteren Phase der Synapsis und dem eigentlichen Spiremstadium ist natürlich keine scharfe; in demselben Kern zeigen einige Fäden die für die dickeren Knäuel charakteristische Struktur, während andere noch als Synapsisfäden vorkommen. Dagegen ist die Verschiedenheit zwischen diesen beiden Chromatinfadenformen eine besonders scharfe. Ich möchte betreffs dieses Punktes aus einer Arbeit von MARÉCHAL über die Ovogenese der Selachier folgendes citiren (9, p. 389): Die doppelte Dicke der Chromosomen gegen Ende der Synapsis ist aber eine so deutlich in die Augen fallende, und es sind in vergleichbaren Einestern so wenig Uebergangsstadien zu finden, dass man an eine allmähliche Grössenzunahme kaum denken kann, sondern eine plötzliche als höchst wahrscheinlich annimmt".

Tanacetum vulgare.

In gewisser Hinsicht sind die Compositeen vorzügliche Untersuchungsobjekte für die Reduktionsfrage. Die zusammengdrängte Form des Blütenstandes erbieht den Vorteil, dass man bei einem Längsschnitt durch denselben alle möglichen Entwicklungsstadien der Gonotokonten z. B. in den Staubfäden vor Augen bekommt. Ich habe mehrere Compositeen in dieser Hinsicht untersucht und dabei gefunden, dass CARNOY'S

Fixierungsflüssigkeit und HEIDENHEIN'S Eisenhämatoxylinfärbung sehr gute Bilder ergeben. Die Kerne sind allerdings ziemlich klein, doch besitzen gewisse Arten sehr wenige Chromosomen, was es möglich macht, deren Entwicklungsgeschichte leicht zu verfolgen. Ich werde in folgendem einige Angaben über die Reduktionsteilung in *Tanacetum vulgare* machen. Diese Pflanze er bietet den Vorteil, dass die Kerne der Gontokonten nur 9 Chromosomen haben.

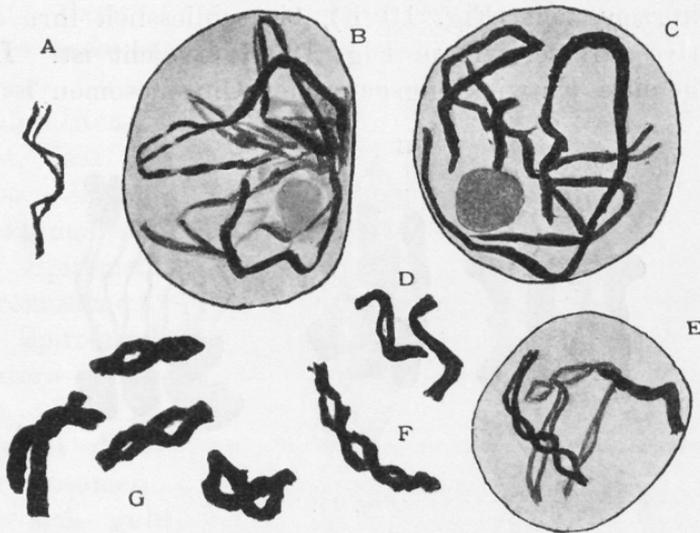


Fig. 10.

Im eigentlichen Synapsis-Stadium bildet das Kerngerüst einen dicht zusammengeballten Knäuel von dünnen Fäden. Dann wird der Knäuel lockerer und die Chromatinfäden zeigen eine ähnliche Anordnung wie in *Listera*; parallel verlaufende Fäden, die schliesslich je zwei mit einander verschmelzen (Fig. 10 A). In der Figur 10 B, welche eine Endphase der Synapsis darstellt, sieht man einen Faden der sich noch als aus zwei sich vereinigenden Teilfäden bestehend zeigt. Später, wo das Kerngerüst gleichmässig in der

Kernhöhle verteilt ist, sind nur dicke ungeteilte Fadenschlingen wahrzunehmen, die ihrer Entstehung nach doch als Doppelfäden anzusehen sind (Fig. 10 c). Das Spiremstadium scheint ziemlich lange anzudauern, denn oft zeigen mehrere Antherenfächer einer Blüte nur derartige Kerne. Dann folgt ein Stadium wie in Fig. 10 D, E: die Fäden zeigen eine Längsspaltung und erweisen sich gleichzeitig als selbständige Segmente des Kerngerüsts (die Chromosomen). Die Längsspaltung geht allmählich weiter und die Chromosomen verkürzen sich (Fig. 10 F), bis schliesslich ihre definitive Grösse, wie in Fig. 10 G erreicht ist. Der mitgeteilte Entwicklungsgang der Chromosomen ist in

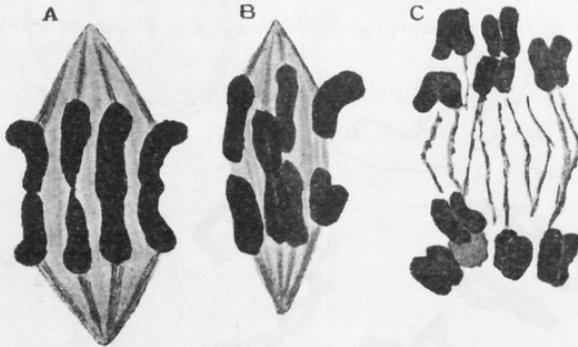


Fig. 11.

verschiedenen Antherenfächern derselben Blüte völlig lückenlos zu verfolgen. Die bekannten spiralgewundenen und ringförmigen Chromosomen kommen auch hier vor.

Dann wird die heterotypische Spindel gebildet und die Chromosomen in deren Äquator eingereiht. Die Spindelfäden fassen die Chromosomen ein Stück von ihrem Ende (Fig. 11 A) und ziehen die Spaltheilften gegen die Pole hin. Dabei zeigt sich oft eine neue Längsspaltung in den Chromosomen (Fig. 11 B), die noch deutlicher hervortritt, wenn dieselben an den Polen angekommen sind (Fig. 11 C).

Drosera longifolia.

Ich möchte hier auch den Reduktionsvorgang noch einmal besprechen, um eine Angabe in meiner früheren Arbeit (13) zu berichtigen. Eine Vereinigung von je zwei Chromosomen kommt auch hier vor, wenn auch nicht gerade so, wie ich vorher angegeben habe. Die folgende Beschreibung bezieht sich auf die Pollenmutterzellen. Wie in den vorigen Pflanzen findet diese Vereinigung in der Synapsis statt; dann folgt ein Spiremstadium, das ziemlich lange andauert und zwar, bis dass eine Längsspaltung in den Chromatinfäden auftritt. Die Trennung der Spaltheilften erfolgt sehr rasch, woraus sich erklären lässt, dass ich diese Längsspaltung früher übersehen habe. Die Figg. 12 *a-m* stellen verschiedene Entwicklungsstadien der Chromosomen dar, vom Ende des Spiremstadiums an bis zur Fertigstellung der Chromosomen. Bemerkenswert ist die geringe Dicke der Spiremfäden und der Spaltfäden derselben, welche letztere jedoch bald chromatinreicher und dicker werden. In Fig. 12 *d* haben wir ein besonders schönes Beispiel dafür, wie die Entstehung der bivalenten Chromosomen durch "Längsteilung" des Spiremfadens vor sich geht. An einen Umbiegungsvorgang ist hierbei auch nicht zu denken, da die Entwicklungsreihe ohne Abbruch verfolgt werden kann.

In den Figuren 12 *h-m* werden einige fertige Chromosomen abgebildet; sie sind nur mit ihrem einen Ende vereinigt, entfernen die freien Enden immer mehr, um schliesslich eine beinahe gerade Linie zu bilden. Derartige Ausbiegungen kommen auch, wie gezeigt in *Listera* vor, aber dort nur unter den kurzen Chromosomen. Durch diese Ausbiegung lässt sich also leicht die später sichtbar werdende ungleichartige Orientierung der Teilungsflächen in den Spaltchromosomen selbst erklären (zweite Längsteilung), was

ich schon in meiner früheren Arbeit nachgewiesen habe.

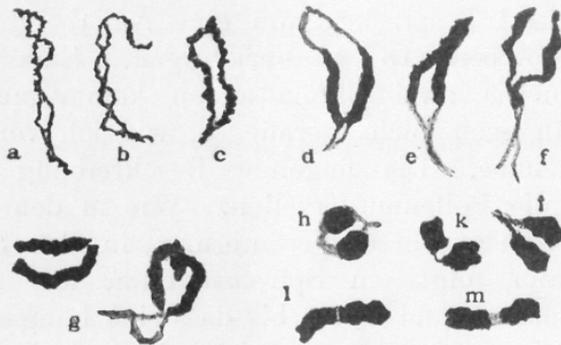


Fig. 12.

Arum maculatum.

Zum Schlusse will ich noch auf einige Präparate von *Arum maculatum* zu sprechen kommen, in welchen verschiedene Stadien der Mikrosporangese vorkommen. In Fig. 13 ist eine spätere Synapsis abgebildet; auch hier lässt sich die Aneinanderreihung der Chromatinfäden ganz leicht verfolgen. Wir sehen, dass das Chromatin daselbst nicht gleichmässig verteilt ist, sondern dass stark gefärbte und schwach gefärbte Partien abwechselnd vorkommen, gerade so wie in *Listera*.



Fig. 13.

In Fig. 14 ist ein etwas späteres Stadium zu sehen; bei *a* und *b* liegen zwei Chromatinschlingen von ähnlicher Struktur wie in voriger Figur. Es macht den Eindruck, als ob schon jetzt die Chromosomen frei liegen und also nicht zu einem Spiremfaden vereinigt sind. Bei *x* sind die Fäden gänzlich verschmolzen; die stark färbaren Partien erscheinen hierbei als grössere Klumpen und verleihen

dem Faden ein perlschnurähnliches Aussehen. In den Figuren rechts davon sind ähnliche Chromatinfädenstücke, kurz nach der Synapsis, abgebildet.

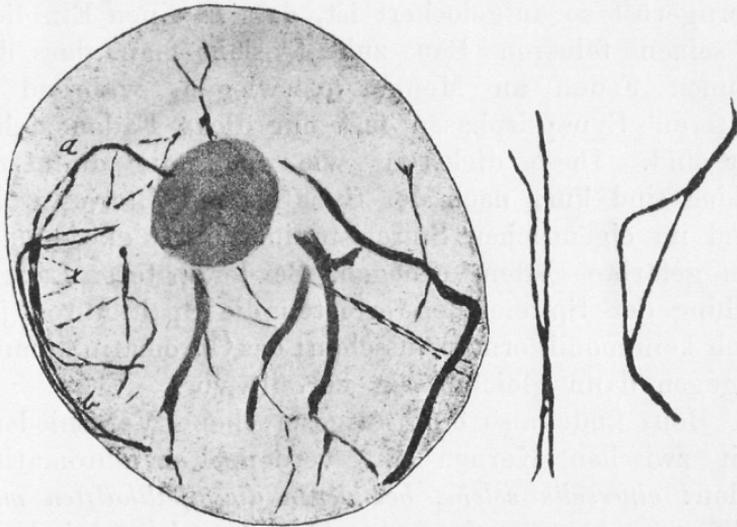


Fig. 14.

Die Reduktionsteilung spielt sich bei den untersuchten Pflanzen nach der obigen Darstellung folgendermassen ab.

Kurz nach der eigentlichen Synapsis zeigen die Chromatinfäden eine besonders charakteristische Anordnung, indem sie zu je zweien parallel neben einander verlaufen, um schliesslich mit einander zu einem dickeren Faden zu verschmelzen (das Spiremstadium). Dann werden die Spiremfäden längsgespaltet und diese Längsteilung geht nicht zurück, sondern wird immer deutlicher sichtbar, wobei sich die Spalthälften weit von einander entfernen, mit ihren Enden aber noch immer neben einander liegen. Gleichzeitig zeigen sich die Chromosomen deutlich isoliert von einander. Dann verkürzen sie sich immer mehr, und in den fertigen Chromosomen entspricht ihre

Spaltungsfläche der Längsteilungslinie der Spiremfäden. Die Spaltchromosomen werden dann von den Spindel-fasern in gewöhnlicher Weise nach den Polen hin geführt. In der Synapsis, in einer Phase, wo das Kerngerüst so aufgelockert ist, dass es einen Einblick in seinen feineren Bau zulässt, sieht man, dass die dünnen Fäden an Menge überwiegen, während in späteren Synapsisphasen fast nur dicke Fäden sichtbar sind. Diese dickeren, wie auch die dünneren Fäden sind kurz nach der Synapsis moniliform, während im eigentlichen Spiremstadium nur dicke, homogen gefärbte Fäden vorliegen. Bei der späteren Längsteilung der Spiremfäden erbieten die Spalthälften jedoch kein moniliformes Aussehen; das Chromatin kommt dagegen dann gleichmässig verteilt vor.

Ich finde also eine ausgesprochene Verschiedenheit zwischen Kernen mit verdoppelten Chromatinfäden: *einerseits solche, bei denen die Spalthälften moniliform gebaut sind, und anderseits solche, bei denen die Spaltfäden gleichmässige Verteilung des Chromatins zeigen. Zwischen diesen beiden Entwicklungsstadien des Kerns liegt ein Zwischenstadium mit zuerst moniliformen und kurz danach homogen gefärbten einfachen dicken Fäden.*

Es scheint mir, dass bei den jetzt untersuchten Pflanzen das Spiremstadium der wichtigste Zustand in dem Entwicklungsgang dieser Teilung ist. Die Synapsis ist ein Mittel für die Pflanze, die homologen Elterenchromosomen und deren Bestandteile zusammen zu führen. Das Endziel des ganzen Vorganges ist, die Bestandteile, Gamosomen, dieser Chromosomen in innige Beziehung zu einander treten zu lassen. Und dies geschieht in dem Spiremstadium; vielleicht findet hier eine "Verschmelzung" oder "Auswechslung" der Gamosomen statt, deren näherer Verlauf uns noch unbekannt bleibt.

A. v. WINIWARTER (18) hat als erster die Meinung

ausgesprochen, dass im Synapsisstadium vorerst je zwei parallel nebeneinander verlaufende Chromatinfäden miteinander verschmelzen und dann später durch eine Längsteilung des Spiremfadens wieder sichtbar werden; ebenso, dass diese Längsteilung die Trennungsfäche der Chromosomen im ersten Teilungsschritt darstellt; dass somit die Reduktion dadurch entsteht, dass sich die Chromosomen der Länge nach neben einander legen und vereinigen.

Andererseits vertreten MONTGOMERY (10), SUTTON (16) u. a. die Meinung, dass die Reduktion durch Vereinigung der Chromosomen mit den Enden und durch spätere Umbiegung derselben zustande kommt. Hierbei entspricht die Trennungslinie der Chromosomen in der heterotypischen Teilung nicht einer etwaigen Längsteilung des Spiremfadens, sondern stellt die durch die Umbiegung entstandene Fläche dar. Wie schon oben gesagt, schliessen sich botanischerseits GRÉGOIRE (5) und BERGHS (1, 2) der ersten Meinung an, während FARMER und MOORE (4), STRASBURGER (15) u. a. die letztere haben.

In den von mir untersuchten Pflanzen verläuft die Reduktionsteilung in der Weise, wie v. WINIWARTEL und BERGHS für andere Objekte beschrieben haben. Ich habe zahlreiche diesbezügliche Prophasen mit grosser Genauigkeit studiert, ohne jemals eine derartige Umbiegung der Chromosomen wie STRASBURGER u. a. annehmen, konstatieren zu können. Die in den Spiremfäden sichtbare Spaltungslinie habe ich in verschiedenen Entwicklungsphasen des Kerngerüsts verfolgen können, und es lässt sich eine lückenlose Serie von dem ersten Auftreten der Spaltung an bis zum Fertigstellen der Chromosomen verfolgen. Ueberall zeigt sich, dass die Längsspaltung *allmählich* deutlicher wird, bis dass die Spaltheilften nur noch an den beiden Enden vereinigt, sonst aber weit von einander getrennt liegen. Schliesslich, und dies möchte

ich betonen, können auch die Spalthälften kürzerer Chromosomen, wie in *Listera* und *Drosera* sich an einem Ende lostrennen und dann weit ausbiegen, so dass sie schliesslich oft in einer Linie zu liegen kommen; einen Beweis für die Richtigkeit dieser Beobachtung finde ich darin, dass in früheren Stadien die Spalthälften fast aller Chromosomen mit beiden Enden vereinigt bleiben. In diesem Zusammenhang möchte ich auf das eigentümliche Verhalten hinweisen, dass in Objekten mit langen Chromosomen, wie in *Salamandra*, *Batrachoseps* u. a. eine doppelte Längsspaltung der Chromosomen im allgemeinen angenommen wird; während in den Fällen, wo eine Querteilung nach vorheriger Umbiegung angenommen wird, die Chromosomen als kurz und stäbchenförmig beschrieben werden.

H. DE VRIES (17) hat in seiner Theorie betreffs der Verteilung der verschiedenen Anlagen bei den Nachkommen infolge eines Reduktionsvorganges angenommen, dass eine vorübergehende Verschmelzung der homologen Teile der Chromosomen und zugleich eine Auswechslung derselben stattfände. Eine derartige innige Vereinigung der Bestandteile der Chromosomen kann aber viel leichter zustande kommen, wenn die weit ausgezogenen, dünnen Chromatinfäden der Länge nach neben einander liegen, als wenn sie erst später, als dicke, kurze Chromatinsegmente durch einen Umbiegungsvorgang einander genähert werden. STRASBURGER (15, p. 18, 19) lässt nun das Zustandekommen dieser Auswechslung der Anlagen folgendermassen geschehen. In der Synapsis von *Thalictrum* kommt eine mehr oder weniger vollständige Auflösung der Verbindung der einzelnen Chromatinteilchen vor. "Das Chromatin zieht sich aus den Lininfäden zurück und lässt sie als wenig tingierbare, zarte perlschnurartig gegliederte Fäden zurück. Es bildet Körnchen, die sich um einzelne Zentren sammeln".

"Die Chromatinkörner vermögen hierbei in eine so innige Beziehung zu treten, wie sie für abgegrenzte Chromosomen gar nicht möglich wäre". Eine derartige Auflösung der Chromatinfäden habe ich in den von mir untersuchten Pflanzen allerdings nicht konstatieren können. Es ist jedoch damit noch nicht a priori ausgeschlossen, dass sich verschiedene Objekte gerade in diesem Punkt verschieden verhalten können. Die Hauptsache ist jedenfalls, dass die Chromatinkörner je eines väterlichen und eines mütterlichen Chromosoms in eine innige Beziehung zu einander treten können, die vielleicht in dem einen Falle durch Vereinigung stark ausgezogener Chromatinfäden, im anderen Falle durch Ansammlung der Chromatinkörner um Gamozentren zu stande kommt. Weitere Untersuchungen des Synapsisstadiums sind unbedingt nötig.

A. und K. E. SCHREINER (14) suchen nun diese beiden Auffassungen der Reduktionsteilung unter einen Gesichtspunkt zu bringen und es ist ja nicht undenkbar, dass verschiedene Objekte sich verschieden verhalten können. Sie schreiben (p. 576): "In den Fällen, wo, wie eben beschrieben, die Reduktion durch eine Längsteilung effektiert wird, haben vor der Mitosen die 2 kopulierenden Chromosomen sich der Länge nach aneinander gelegt; wo sich aber die Reduktionsteilung als eine Querteilung zeigt, haben sich die Chromosomen bei der Kopulation nur mit einem ihren beiden Enden aneinander gelegt". "Es existiert aber auch eine Möglichkeit, dass nach einer parallelen Kopulation der Chromosomen, sich die Reduktionsteilung als eine Querteilung zeigen kann". "Denken wir uns, dass die Trennung der Spalhhälften in einem so frühen Stadium eintrete, dass sie schwer zu erkennen sei, und dass gleichzeitig die Spalhhälften nur an einem ihrer Enden verklebt bleiben, so würde uns die Reduktionsteilung nach einer parallelen Kopulation als eine Querteilung

begegnen". Es ist ja denkbar, dass auf diese Weise einige Divergenzen beseitigt werden können. Doch will ich es weitere Untersuchungen überlassen, ob es möglich ist in dieser Weise die Reduktionsvorgänge unter ein gemeinsames Schema zu bringen oder nicht.

Die konstant verschiedene Grösse der Chromosomen in den Gonotokonten der Insekten, nach den Untersuchungen von MONTGOMERY (11) und SUTTON (14), ist als Beweis für die Ungleichwertigkeit der Chromosomen ins Feld gebracht worden und wohl mit vollem Rechte. Das Aussehen der Chromosomen in den Gonotokonten von *Listera* sprechen auch für die Richtigkeit dieser Annahme.

Mit den genannten Forschern möchte ich auch als richtig hinstellen, dass in der Synapsis eine Vereinigung von je zwei homologen Elternchromosomen stattfindet. Eine Bestätigung hierfür finde ich teils in dem Verhalten der Chromosomen eines *Drosera*-Bastardes — wie ich es in einer früheren Arbeit (12) dargelegt habe —, teils in dem Verhalten der verschiedenen langen Chromosomen in den Gonotokonten von *Listera*. Wie schon gesagt, kommen hier 5 grössere und 11 kleinere Chromosomen vor. In den somatischen Kernen sind nun die 32 Chromosomen auch von ungleicher Länge und zwar sind 10 grösser und 22 kleiner, wie auch die Figur 7 A zeigt. Die betreffende Figur stellt eine Spindelfigur in Polansicht aus einer Epidermiszelle der Fruchtwand dar. Es scheint mir, bei Vergleichung der Figur 7 A mit 7 B, als berechtigt, eine Vereinigung in der Synapsis von zwei langen Chromosomen, z. B. a mit a_1 , b mit b_1 , u. s. w. anzunehmen.

Das genannte Verhalten der Chromosomen in *Listera* kann auch für die Richtigkeit der Individualitätshypothese angeführt werden. Auf diese Frage bin ich aber näher in einer demnächst erscheinenden, ausführlichen Arbeit über *Drosera*-Bastarden eingegangen.

Stockholm in Nov. 1904.

Litteraturverzeichniss.

1. BERGHS, J., La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale, I. La Cellule 1904.
2. " " ", II. La Cellule 1904.
3. DIXON, On the first mitosis of the spore-mother cells of *Lilium*. Notes from the Bot. School of Trin. Coll. Dublin. 1901.
4. FARMER, J. B. and MOORE, J. E. S., New Investigations into the Reduktion Phenomena of Animals and Plants. Proc. Royal Society. Vol. LXXII. 1903.
5. GRÉGOIRE, V., La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. La Cellule 1904.
6. GRÉGOIRE, V. et WYGAERTS, A., La reconstitution du noyau et la formation des Chromosomes dans les cinèses somatiques. La Cellule 1903.
7. GUIGNARD, L., Nouvelles études sur fécondation. Annales des Sciences Naturelles. Botanique. 7:e Série. 1891.
8. JANSSENS, F. A. et DUMEZ, R., L'élément nucléaire pendant les cinèses de maturation des spermatocytes chez *Batrachoseps attenuatus* et *Pletodon cinereus*. La Cellule 1903.
9. MERÉCHAL, J., Ueber die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. Anatomischer Anzieger. 1904.
10. MONTGOMERY, TH. H., The heterotypic Maturation Mitosis in Amphibia and its General Significance. Biolog. Bulletin. Vol. IV. 1903.
11. " " ", Some Observations and Considerations upon the Maturation Phenomena of the Germ Cells. Ibidem Vol. VI. 1904.

12. ROSENBERG, O., Ueber die Tetradenteilung eines Drosera-Bastardes. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1904.
13. " " , Ueber die Reduktionsteilung in Drosera. Stockholm 1904.
14. SCHREINER, A. und K. E., Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Anatomischer Anzeiger. 1904.
15. STRASBURGER, E., Über Reduktionsteilung. Sitz. Ber. d. K. Preuss. Ak. d. Wiss. 1904.
16. SUTTON, W. S., On the morphology of the chromosome group in *Brachystola magna*. Biol. Bull. Wood's Holl. Vol. 4. 1902.
17. VRIES, HUGO DE, Befruchtung und Bastardirung. Leipzig 1903.
18. WINIWARDER, H. VON, Recherches sur l'ovogenèse de l'ovaire des Mammifères. Archives de Biologie. T. XVII. 1900.

Innehåll.

ROSENBERG, O., Zur Kenntniss der Reduktionsteilung in Pflanzen. S. 1.

Lund, Berlingska Boktryckeriet, 11/1 1905.