

8. O. Rosenberg: Über die Tetradenteilung eines *Drosera*-Bastardes.

Mit Tafel IV.

Eingegangen am 21. Januar 1904.

In einer im vorigen Jahre erschienenen Arbeit¹⁾ bin ich des näheren auf das Verhalten der Chromosomen eines Bastardes zwischen *Drosera rotundifolia* und *Drosera longifolia* eingegangen. Als Resultat meiner Arbeit ist anzuführen: Die Stammarten *Drosera rotundifolia* und *longifolia* haben 10, resp. 20 Chromosomen in den Pollenmutterzellen. Die Zahl der Chromosomen in den somatischen Zellen des Bastardes ist die Summe der reduzierten Zahl der Eltern. Bei der Pollenbildung ist die Zahl der Chromosomen im Bastarde verschieden und zwar 10, 15 und 20.

Im Laufe des vergangenen Sommers habe ich neues und vollständigeres Material von verschiedenen Lokalitäten in Schweden gesammelt, sodass ich auch die Bildung des Embryosacks verfolgen konnte. An einer anderen Stelle werde ich eine ausführliche Arbeit über meine *Drosera*-Untersuchungen liefern, hier möchte ich nur die Hauptresultate kurz anführen.

Besonderes Gewicht habe ich darauf gelegt, die Zahl der Chromosomen in den verschiedenen Teilungsphasen des Kerns festzustellen, sowohl in den somatischen, wie auch in den Pollen- und Embryosackmutterzellen.

Überall habe ich in den somatischen Zellen 30 Chromosomen gefunden. Eine besondere Anordnung der beiden Chromosomenhaufen (10 + 20) in der Äquatorialplatte habe ich nicht beobachtet, sondern die Chromosomen lagen alle gleichmässig in derselben verteilt.

Während der Prophase des ersten Teilungsschritts in der Pollenmutterzelle, wo die Chromosomen kurz, kugelig oder ellipsoidisch erscheinen, kann man die Zahl derselben verhältnismässig leicht feststellen; hierbei zeigten sich immer nur 20 Chromosomen. In einigen Kernen lagen die Chromosomen dicht neben und über einander, so dass die Zählung derselben unsicher wurde und darum andere Chromosomenzahlen herauskamen. Bei genauer Betrachtung zeigt sich, dass die Chromosomen nicht alle gleich gross sind,

1) Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. Diese Berichte, Bd. XXI, 1903, S. 110 u. f.

sondern ein Teil entschieden grösser und ellipsoidisch ist und dabei eine Einkerbung in der Mitte hat. Man könnte meinen, diese Verschiedenheit beruhe darauf, dass die Chromosomen von verschiedenen Seiten beobachtet worden sind. Das ist aber nicht der Fall, denn bei genauerer Beobachtung lässt sich feststellen, dass wenn auch zwei Chromosomen bei einer Einstellung als gleich gross erscheinen, dieselben doch bei anderer Einstellung sich als ungleich lang erweisen. Übrigens findet man, wenn man die Zahl der grossen und kleinen Chromosomen rechnet, immer nur 10 grosse und 10 kleine. Die grossen erweisen sich bei genauerer Betrachtung als Doppelchromosomen und werden in Folgendem auch als solche bezeichnet, die kleinen demnach als einfache Chromosomen. In der Embryosackmutterzelle kommen in demselben Stadium auch 10 Doppel- und 10 einfache Chromosomen zum Vorschein.

Am deutlichsten nimmt man diese Verschiedenheit der Chromosomen in der Metaphase wahr (Fig. 1). Im Äquator liegen 10 Doppelchromosomen; die Längsachse derselben liegt parallel zu der Spindelachse. Da und dort zwischen den Spindelfasern, oft nahe den Polen, liegen die kugeligen, einfachen Chromosomen, welche gar keine Einschnürung in der Mitte zeigen. Als ich diese Anordnung der Chromosomen zuerst wahrnahm, glaubte ich hier einen ziemlich eigentümlichen Einzelfall gefunden zu haben; später bildete ich mit der Camera eine Menge solcher Spindelfiguren ab und fand zu meiner Verwunderung überall 10 Doppelchromosomen im Äquator und 10 einfache Chromosomen mehr oder weniger unregelmässig ausserhalb desselben verteilt. In ein paar Fällen konnte ich fünf einfache Chromosomen in dem oberen Teil der Spindel und fünf im unteren beobachten; in zwei Fällen lagen vier im oberen und sechs im unteren Teil derselben (vgl. Fig. 1). Diese Anordnung beruht sicher nicht auf einer frühzeitigen Spaltung von fünf Chromosomen und Auseinanderweichen der Segmente, denn wie schon oben angeführt, kann man diese Verschiedenheit der Chromosomen schon zu Beginn der Prophase beobachten und später noch fortwährend verfolgen. Niemals habe ich bei den zahlreichen Zählungen 15 Chromosomen in diesem Stadium gefunden. Die angeführte Erscheinung lässt sich nur in Zusammenhang mit der Reduktionsfrage zur Genüge erklären; darüber weiter unten.

Die Tochterkerne werden in gewöhnlicher Weise umgebildet; die Zahl der Chromosomen ist jedoch bei diesen ziemlich schwer festzustellen. In einigen Fällen habe ich mit Sicherheit 15 Chromosomen gezählt, doch kommen auch hier und da andere Zahlen vor. Dieser Umstand findet seine Erklärung darin, dass sich in der Anaphase die 10 Doppelchromosomen im Äquator spalten, was schon die Einschnürung angedeutet hatte, danach wandern 10 zu dem

einen und 10 zu dem anderen Pole, wo sie sich mit einer Kernmembran umgeben; hierbei werden die kleinen einfachen Chromosomen näher an den Polen bei der Telophase in den Tochterkern mit hineingezogen. Oft bleiben jedoch einige dieser Chromosomen im Cytoplasma zurück. Bei dem nächsten Teilungsschritt tritt eine übrigens schon während des ersten Teilungsschrittes angedeutete Längsteilung der Chromosomen ein, in Übereinstimmung mit STRASBURGER's Angaben. Hierbei teilt sich auch wenigstens ein Teil der einfachen Chromosomen. Während dieser Teilung werden jedoch in den meisten Fällen, wie meine jetzige Untersuchung auf Grund reichlicheren Materials mit Sicherheit lehrt, viele Chromosomen im Cytoplasma zurückgelassen (Fig. 2). Solche Chromosomen werden, besonders wenn sie zu zweien oder dreien zusammenliegen, zu kleinen Zwergkernen umgebildet, wie z. B. in *Hemerocallis*. Von diesen isolierten Chromosomen oder Zwergkernen gehen oft „Verbindungsfasern“ nach den grösseren Kernen, dieselben sind jedoch vielleicht, wenigstens zum Teil, nur als Artefakte aufzufassen. Die Zahl der Chromosomen in den vier Tochterkernen der Tetrade ist jetzt für gewöhnlich 10, hier und da 11 oder auch mehr. Letzterer Umstand beruht darauf, dass die Längshälften der Doppelchromosomen des zweiten Teilungsschrittes alle nach den Polen gehen, um da die Tochterkerne zu bilden, also 10 Chromosomen, und dass sich dann zufälligerweise eines oder einige der einfachen Chromosomen zu diesen gesellen. Besonders lehrreich ist in dieser Hinsicht Fig. 2, wo ein Chromosom so dicht an der Kernmembran liegt, dass es beinahe in den Kern aufgenommen werden könnte, wodurch eine andere Chromosomenzahl verursacht werden würde. Die Chromosomen im Cytoplasma werden bald aufgelöst, und in späteren Stadien ist nichts mehr davon zu sehen. Die Exine wird in gewöhnlicher Weise gebildet. Der Kern der Pollenzelle geht in üblicher Weise ins „Ruhestadium“ über; hierbei können jedoch, besonders in Eisenhämatoxylinpräparaten die Chromosomen nochmals gezählt werden; fast immer findet man die Chromosomenzahl 10 vorhanden. Die Teilung des Pollenzellkerns habe ich sehr selten wahrgenommen (Fig. 5), dabei waren aber dann deutlich 10 Chromosomen zu sehen. Als Resultat dieser Teilung zeigen sich für gewöhnlich zwei gleich grosse Kerne; die Differenzierung in einen vegetativen und einen kleinen generativen Kern wird selten vollbracht. Die Mehrzahl der Pollenkörner zeigen später Desorganisationsphänomene, und schliesslich ist der Inhalt der Zellen verschwunden, und nur die Exine bleibt zurück.

Bei der Embryosackbildung habe ich im Grossen und Ganzen dieselben Erscheinungen vorgefunden wie bei der Pollenbildung. Ich kann mich also hier kurz fassen. Der Kern der Archesporezelle zeigt ein typisches Synapsisstadium. In Fig. 6 ist ein etwas späteres Stadium

abgebildet worden, wo die Chromosomen deutlich zum Vorschein kommen. Daraus erhellt, dass hier abermals verschieden grosse Chromosomen vorkommen. Einige liegen sehr nahe aneinander und sind auch miteinander mehr oder weniger vereinigt, während andere als kleine rundliche Körner erscheinen. Später werden die Chromosomen grösser; gleichzeitig hiermit verschwindet das Fadengerüstwerk. Hierbei ist noch immer die Verschiedenheit von grossen Doppelchromosomen und kleineren einfachen Chromosomen charakteristisch. In Fig. 7 ist eine spätere Prophase abgebildet, und hierbei kann man deutlich 10 grosse Doppelchromosomen und 10 einfache Chromosomen wahrnehmen. Die Fig. 8 und 9 stellen ungefähr dasselbe Stadium wie Fig. 1 dar. In Fig. 8a liegen acht Doppelchromosomen im Äquator und dazwischen auch drei einfache, während andere drei im oberen Teil der Spindelfigur vorkommen. In Fig. 9 ist ein etwas späteres Stadium abgebildet, wo die Chromosomen auseinandergehen. Es entstehen zwei Tochterkerne und Tochterzellen, die untere der letzteren teilt sich nochmals, schliesslich wird die unterste dieser Zellen zum Embryosack ausgebildet. Der Kern des Embryosacks teilt sich in zwei Kerne, und für gewöhnlich ist die Ausbildung des Embryosacks damit abgeschlossen. In seltenen Fällen habe ich jedoch vollständig typische Embryosäcke gefunden, die allem Anschein nach fertil waren. Eine Bestätigung dessen finde ich in Folgendem: Einige Blüten des Bastards wurden kastriert und Pollen von *Drosera longifolia* auf die Narben derselben übergeführt. In einem Fruchtknoten dieser Blüten fand ich dann einen einzigen Embryosack mit mehrzelligem Embryo und ziemlich gut ausgebildetem Endosperm. Ich bin daher zu dem Schluss gekommen, dass diesem Bastarde die Möglichkeit der Ausbildung befruchtungsfähiger Eizellen nicht vollständig fehlt.

Als Zusammenfassung der Resultate dieser Untersuchung ist also anzuführen, dass in diesem Bastarde bei der Tetradenteilung Kerne mit verschiedener Chromosomenzahl vorkommen, wie ich schon früher angegeben habe; doch muss ich hier betonen, dass diese ungleichen Chromosomenzahlen in verschiedenen Teilungsphasen auftreten, und dass als Schlussprodukt immer nur 10, oder durch zufällige Aufnahme von Chromosomen bisweilen auch andere Zahlen vorkommen.

In Folgendem will ich nun näher auf die oben angeführte eigentümliche Erscheinung bei der Prophase und den darauf folgenden Entwicklungsstadien der Pollen- und Embryosackmutterzellen eingehen. Ich glaube, dass die Verschiedenheit in der Grösse der Chromosomen nur im Zusammenhange mit der Reduktionsfrage zu erklären ist. Durch STRASBURGER's und GUIGNARD's neuere Untersuchungen kann wohl als festgestellt angesehen werden, dass eine

Reduktionsteilung im letzten Teilungsschritt bei den Pflanzen nicht vorkommt, sondern dass auch hier die Tochterchromosomen aus einer Längsteilung, die schon im ersten Teilungsschritt angedeutet war, hervorgehen. Hierdurch sind endlich die vielen Controversen betreffs des allgemeinen Vorgangs der Tetradenteilung beseitigt. Eine andere Frage bleibt noch, wie man sich den eigentlichen Verlauf der Reduktion der Chromosomen auf die Hälfte vorstellen soll.

Ziemlich allgemein ist wohl die Ansicht, dass die Reduktion der Chromosomen darauf beruhe, dass zwei nebeneinander liegende Chromosomen sich miteinander vereinigen; ob diese Vereinigung nur eine vorübergehende ist und später wieder gelöst wird (eine zoologischerseits vielfach vertretene Ansicht), oder ob sie bis zur vollständigen, bleibenden Verschmelzung der beiden Chromosomen, sowie ihrer Iden geht (wie botanischerseits wohl am meisten angenommen wird), das ist eine noch nicht aufgeklärte Frage. Meiner Ansicht nach wird die Annahme einer doppelten Längsspaltung gar nicht davon berührt, ob diese oder jene Art der Vereinigung der Chromosomen zuvor stattgefunden hat; denn es kommen Angaben vor, wo dieser Prozess sowohl durch eine Vereinigung mit den Enden als auch mit den Längsseiten der Chromosomen vor sich gegangen ist¹⁾.

Dass eine solche Vereinigung wirklich besteht, findet seine Bestätigung auch botanischerseits in einigen Angaben von verschiedenen Autoren. So hat z. B. neulich CANNON²⁾ gezeigt, dass sich schon in der Telophase des Urmutterzellkernes der Pollenkörner die Chromosomen paarweise aneinander legen.

In *Drosera rotundifolia* wie auch in unserem Bastarde kann man dergleichen Bilder während der Prophase der ersten Teilung mehrfach erhalten; dieselben sind nicht anders zu erklären wie als eine Vereinigung der ursprünglichen Chromosomen der somatischen Kerne (vgl. Fig. 11—14 meiner genannten Arbeit). Unsere Fig. 6 zeigt auch, wie kurz nach dem Synapsisstadium wenigstens einige der Chromosomen in der Tat Zwillingschromosomen darstellen, die sicher aus einer Vereinigung von zwei Chromosomen entstanden sind und nicht als frühzeitige Längsspaltung eines Chromosoms aufgefasst werden können. Gegen letztgenannte Auffassung spricht auch der Umstand, dass in späteren Stadien dieser Vereinigungsprozess noch weiter fortschreitet, sodass zu Beginn der Metaphase die Vereinigungsfläche nur als eine Einschnürung zu Tage tritt.

1) Vgl. H. VON WINIWARTER, Recherches sur l'ovogénèse ... de l'ovaire des Mammifères. Archives de Biologie, XVII, 1900.

2) W. A. CANNON, Studies in plant hybrids. Bull. Torrey Bot. Club, 30, 1903, sowie W. A. CANNON, Studies in plant hybrids. Contrib. New York Bot. Garden, 1903.

Es wird weiter mehrmals angenommen, dass die so gebildeten Doppelchromosomen je ein Chromosom von jedem der Elternindividuen besitzen. Führen wir diese Betrachtungsweise auf unseren Bastard über, so liegt die Erklärung der Verschiedenheit in der Grösse der Chromosomen klar. Der Kern der somatischen Zellen des Bastards stammt von dem befruchteten Eikern her, welcher durch Vereinigung von zwei Kernen mit 10 resp. 20 Chromosomen gebildet worden ist. Die Chromosomen liegen immer nebeneinander, bei jedem Teilungsschritt, und in Übereinstimmung hiermit ist ihre Zahl hier 30. Erst wenn die Geschlechtszellen gebildet werden sollen, tritt eine Vereinigung der Chromosomen ein. Es wird also in den Pollen- und Embryosackmutterzellen etwa im Synapsisstadium ein von *Drosera longifolia* stammendes Chromosom mit einem Chromosom, das von *Drosera rotundifolia* stammt, vereinigt. *Drosera rotundifolia* wird in dem Bastardkern nur von 10 Chromosomen repräsentiert, während *Drosera longifolia* deren 20 besitzt. Nun findet die Vereinigung zwischen den Chromosomen der beiden Eltern je paarweise statt; es können hier also nur 10 Chromosomen von *Drosera longifolia* von 10 Chromosomen von *Drosera rotundifolia* sozusagen „gebunden“ werden. Die übrigen 10 *Drosera longifolia*-Chromosomen finden keine entsprechenden von *Drosera rotundifolia* und müssen demnach als einfache Chromosomen neben den anderen 10 Doppelchromosomen vorhanden sein, was auch thatsächlich gefunden worden ist. Ich finde also in dieser Erscheinung eine Bestätigung der Ansicht, dass einerseits bei der Reduktion eine Vereinigung von Chromosomen zu zwei und zwei stattfinden, andererseits, dass hierbei Chromosomen sich paarweise von jedem der Elternindividuen vereinigen.

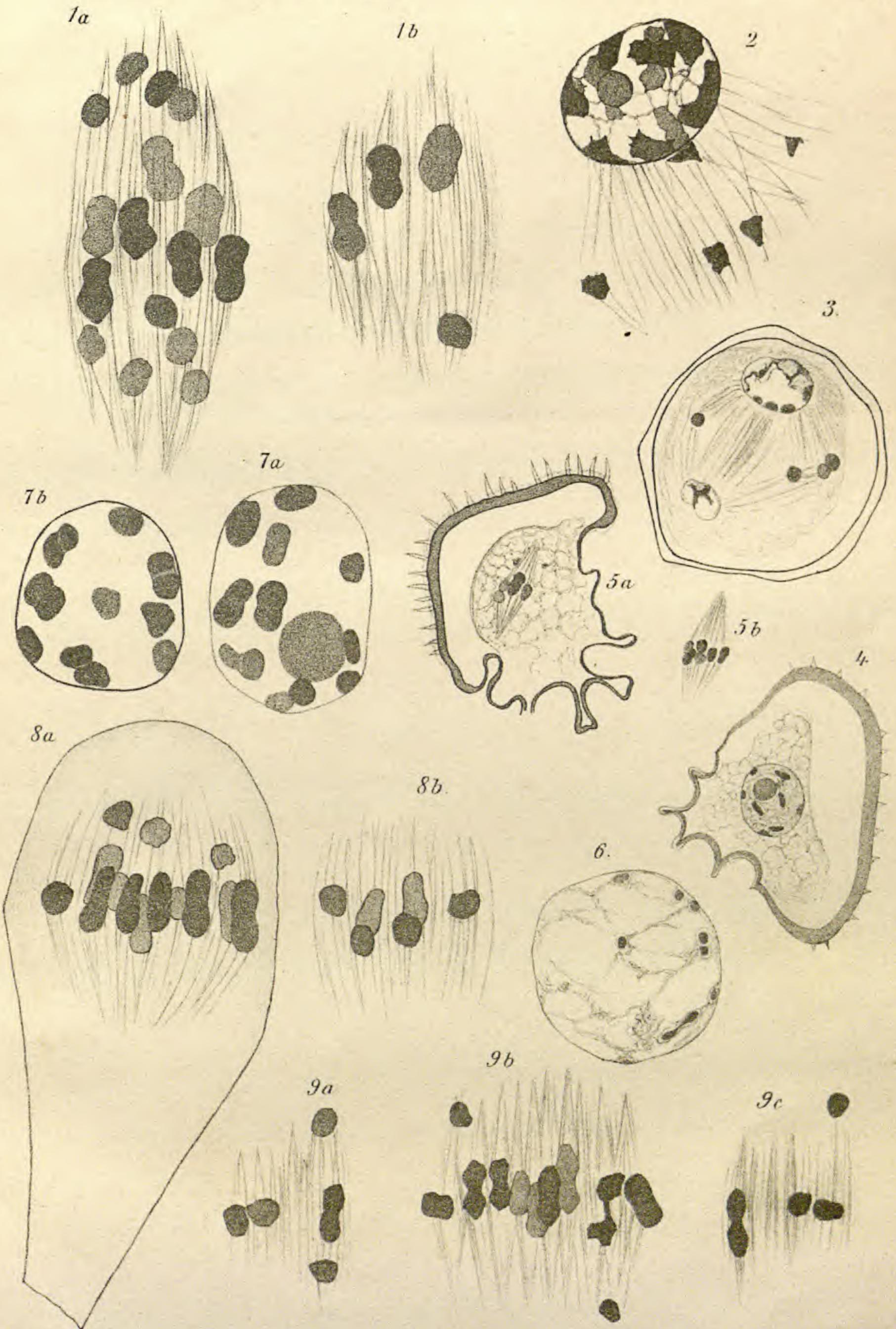
Ich bin mir völlig bewusst, dass diese Deutung des Reduktionsvorganges noch lange nicht genügend durch Tatsachen begründet ist. Jedenfalls muss ich bekennen, dass mir zurzeit keine andere zufriedenstellende Erklärung des genannten eigentümlichen Verhaltens der Chromosomen möglich ist.

Sicher wird eine nähere Prüfung des Verhaltens des „ruhenden“ Pollenmutterzellkernes weitere Aufschlüsse über diese Frage geben. Denn hier wenigstens, wenn nicht schon früher, muss doch der eigentliche Reduktionsvorgang beginnen, dessen weitere Resultate in der Tetradenteilung klar vorliegen.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind mit ZEISS' Ap. Hom. Imm. 1,5 mm mit Hilfe der ABBE'schen Kamera gezeichnet. Fig. 1 mit Kompens.-Okular 18 (Vergr. ca. 3000); Fig. 3, 4, 5 mit Kompens.-Okular 12 (Vergr. ca. 2000); alle anderen Figuren mit Kompens.-Okular 6 (Vergr. 1000).

Fig. 1 a, b. Metaphase im ersten Teilungsschritt der Pollenmutterzelle; in zwei aufeinander folgenden Serienschnitten gezeichnet.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [22](#)

Autor(en)/Author(s): Rosenberg Otto

Artikel/Article: [Über die Tetradenteilung eines Drosera-Bastardes. 47-53](#)