

Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich.

Von

Friedrich Laibach.

Mit Tafel VIII.

Die Frage, ob die Chromosomen, wie sie uns in den Mitosen entgegentreten, auch im ruhenden Kerne als „Individuen oder elementarste Organismen“, wie Boveri¹⁾ sich ausdrückt, „ihre selbständige Existenz führen“, oder ob sie im Gerüstwerk des ruhenden Kernes „untergehen“, ist für unsere Auffassung von der Konstitution des Zellkernes, sowie für jeden Versuch einer Deutung der Vererbungs- und Bastardierungserscheinungen auf morphologischer Grundlage eine Frage von fundamentaler Bedeutung. Sie ist aber trotz der mannigfachsten Versuche, die besonders von Zoologen, aber auch von Botanikern gemacht worden sind, bis auf den heutigen Tag nicht gelöst. Zwar steht wohl die Mehrzahl der Forscher in Anbetracht der vielen für die Hypothese sprechenden Tatsachen heute auf dem Standpunkt der Chromosomen-Individualität, ja Boveri, der Begründer der Hypothese, hält dieselbe durch das große Beweismaterial für so erhärtet, daß er „nicht mehr lediglich von einer Hypothese, sondern von einer Theorie“²⁾ reden zu können glaubt. Andererseits macht sich aber auch gerade in letzter Zeit besonders von zoologischer Seite eine starke Opposition geltend.

Gehen wir zunächst näher auf das Wesen der Frage ein, so handelt es sich im Grunde darum, ob man mit den Anhängern der Individualitätshypothese anzunehmen hat, daß, wie O. Hertwig³⁾ es ausdrückt, jedes Chromosom für sich „einen absolut festen, taktischen Verband“ darstellt, „in welchem eine Summe von Einheiten im Laufe von vielen Zellengenerationen zusammengehalten werden“, oder ob, wie die Gegner meinen, „das Chromosom als „ein taktischer Verband“ anzusehen ist, der nur in besonderen Umständen in Kraft tritt, und in welchem sich die elementaren Einheiten sammeln, um besondere Funktionen zu erfüllen, wobei es gleichgiltig ist, ob die Sammlung immer in derselben Ordnung wie bei anderen Gelegenheiten stattfindet“.

¹⁾ Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena 1904. p. 9.

²⁾ l. c. 1904. p. 21.

³⁾ Allgemeine Biologie. 2. Auflage des Lehrbuches „Die Zelle und die Gewebe“, Jena 1906. p. 207.

Diese Formulierung der Frage stützt sich auf die Weismann'sche Anschauung, nach der man sich den Kern aus einzelnen selbständigen Vererbungsträgern zusammengesetzt zu denken hat. Diese Vererbungsträger, die „Determinanten“, wie Weismann, oder die „Pangene“, wie De Vries sie nennt, hat man sich — das geben auch die Autoren zu, die den Chromosomen die Individualität absprechen — als Individuen vorzustellen, die wachsen und sich teilen können. In ihnen haben wir die letzten Individuen der Zelle vor uns. Darüber, ob für jede isoliert vererbbaare Eigenschaft eines Organismus nur ein solches Pangen in den Kernen der gametophyten bzw. zwei, je ein vom Vater und von der Mutter stammendes, in den Kernen der sporophyten Generation vorhanden sind, oder aber, ob jede Eigenschaft durch mehrere Pangene vertreten ist, darüber ist man sich nicht einig, obwohl im Hinblick auf das Mendel'sche Spaltungsgesetz eine andere Anschauung als die erstere kaum möglich ist. Denn alle Erklärungsversuche der Mendel'schen Spaltungsregel, unter der Annahme, daß im Kern mehrere unter sich gleiche Pangene vorhanden sind, sind unzulänglich.¹⁾ Die Spaltung bei Monohybriden läßt sich wohl noch erklären, bei Di- und Polyhybriden aber versagen die Theorien. Hingegen finden bei Annahme qualitativer Verschiedenheit der Pangene eines Kernes die Mendel'schen Fälle leicht eine ungezwungene und vollständige Erklärung.²⁾

Man sieht nun fast allgemein das Chromatin als die Vererbungssubstanz an und hat daher, wenn man von Autonomie der

¹⁾ So hat J. Groß (Biol. Centralblatt, Juliheft 1906. p. 405 und 406) kürzlich eine Erklärung der Mendel'schen Regeln versucht unter der Annahme, daß die Chromosomen zwar unter sich ungleichwertig sind, jedes aber aus lauter gleichen Iden besteht. Jedes Pangen ist also so oft vertreten, als Iden im Chromosom vorhanden sind. Gegen diese Vorstellung läßt sich schon einwenden, daß es unmöglich dazu paßt, daß nahverwandte Pflanzen, wie die beiden von Rosenberg (Das Verhalten des Chromosoms in einer hybriden Pflanze. Sonderabdruck aus den Berichten d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1903) untersuchten *Drosera*-Arten, ungleich viele Chromosomen besitzen. Aber auch abgesehen davon, findet die Mendel'sche Spaltungsregel keine vollkommene Erklärung bei der Groß'schen Anschauung. Groß nimmt nämlich an, daß zwischen den homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen nicht erst in der Reduktionsteilung, sondern schon in allen früheren vegetativen Teilungen ein Austausch der Iden stattfinden kann, vorausgesetzt, daß die Eltern des Organismus sich in allen wesentlichen Stücken gleichen, und somit auch die homologen väterlichen und mütterlichen Iden einander sehr ähnlich sind. In den Mendel'schen Fällen glaubt Groß zwischen den Iden, die die Determinanten des spaltenden Merkmalpaares enthalten, einen solchen Gegensatz annehmen zu müssen, daß ein gegenseitiger Austausch nicht mehr stattfindet. Die homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen, die diese sich abstoßenden Iden enthalten, bleiben stets ungemischt, auch in der Reduktionsteilung, sodaß reine Gameten entstehen. Diese Erklärung Groß's paßt, so lange man bloß Monohybriden in Betracht zieht, erweist sich aber sofort als unhaltbar bei Dihybriden und Polyhybriden, bei denen die entsprechenden Merkmalspaare bekanntlich unabhängig voneinander spalten. Denn man braucht ja nur anzunehmen, daß die beiden spaltenden Merkmale eines Dihybriden in einem Chromosom vereinigt sind, so kann bei der Groß'schen Auffassung von einer unabhängigen Spaltung schon nicht mehr die Rede sein.

²⁾ Vgl. Strasburger, E., D. stoffl. Grundlagen d. Vererb. i. org. Reich. Jena 1905.

Chromosomen spricht, vor allem die Kontinuität der chromatischen Substanz im Auge, ungeachtet dessen, daß gewisse Erscheinungen nicht recht in Einklang mit dieser Auffassung stehen und darum von den Gegnern der Individualitätshypothese als Beweise gegen dieselbe ins Feld geführt werden. So führt V. Häcker¹⁾ an, daß „in den meisten Fällen nur ein Teil der Grundsubstanz der alten Chromosomen bzw. Idiomeren oder Kernbezirke in die Differenzierung der neuen Chromosomen eingeht“, doch will er in richtiger Würdigung der vielen für die Individualität sprechenden Tatsachen die Giltigkeit der Hypothese nicht in Zweifel ziehen, und glaubt, man könne die Schwierigkeiten umgehen, wenn man den Schwerpunkt der Kontinuitätsfrage von dem Chromatin auf das Achromatin oder Linin verlegt. Doch man empfindet, daß durch eine solche Hilfhypothese die Frage nicht in befriedigender Weise gelöst wird. Denn die erste Bedingung für die Autonomie der Chromosomen ist doch die Kontinuität der Vererbungssubstanz. Als solche kann aber nach der jetzigen Anschauung, die wir über die Kernsubstanzen haben, das Linin nicht gelten. Eine Verständigung läßt sich vielleicht erzielen, wenn man sich inbezug auf die Bedeutung des Chromatins auf den neuerdings von Strasburger²⁾ vertretenen Standpunkt stellt. Aus der Beobachtung, daß in den Prophasen der Kernteilung mit zunehmender Tinktionsfähigkeit der Chromosomen die des Nucleolus abnimmt, während in den Telophasen das Umgekehrte der Fall ist, schließt Strasburger, daß die starke Tingierbarkeit der Chromosomen durch eine dem Nucleolus entstammende Substanz hauptsächlich bedingt sei, und „nicht allein, ja, nicht einmal vorwiegend, von jenen Elementen herrühre, denen sie verdanken, Träger der Erblichkeit zu sein“. „Die Imprägnierung der Chromosomen mit den stark tingierbaren Substanzen mag dem Zwecke der Ernährung der Pangene dienen“. Diejenige Substanz, die man bis jetzt als Chromatin bezeichnet hat, hätte man demnach in Idio- und Trophochromatin zu scheiden. Für eine Individualität der Chromosomen wäre aber bloß die Kontinuität des Idiochromatins, also nur eines Teiles des „alten“ Chromatins, erforderlich.

Ich gehe hier nicht näher auf die Gründe ein, mit denen die Gegner der Individualitätshypothese die Unhaltbarkeit derselben beweisen wollen. Fick³⁾ hat sie in seiner Arbeit „Betrachtungen über die Chromosomen etc.“ zusammengestellt und kommt zu dem Schluß, „daß man ein Ding, das sich vollständig umwandelt und für das Mikroskop eventuell unnachweisbar werdend, verschwindet, auch wenn es später wieder „in der alten Gestalt auftaucht“, nicht für ein „selbständiges Lebewesen“, einem Proto- oder gar

¹⁾ Häcker, V., Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Jena 1904.

²⁾ Strasburger, E., Typische und allotypische Kernteilung. (Separat-
abdruck a. d. Jahrbüchern f. wiss. Bot. Bd. XLII. 1905. Heft I.)

³⁾ Fick, R., Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. (Sep.-Abdr. a. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Suppl. 1905.)

Metazoon vergleichbar halten kann, wie es von Boveri mit den Chromosomen geschieht. Es kann sich vielmehr bei einem solchen Ding nur um eine vorübergehende Bildung, um ein temporäres Gebäude zu einem bestimmten Zweck handeln“. Ich glaube, eine solche Anschauung kann nur autkommen bei völliger Verkenennung oder Nichtbeachtung der vielen für die Hypothese sprechenden Tatsachen. Gewiß gibt es ja Erscheinungen, die nicht im rechten Einklang mit der Theorie zu stehen scheinen, doch handelt es sich dabei meistens um noch unsichere und nicht genug geklärte Beobachtungen. Des Öfteren hat sich denn auch schon bei genauerem Studium herausgestellt, daß es sich in solchen Fällen bloß um scheinbare Widersprüche handelte. Zum Teil sind es auch Erscheinungen, die, wie schon erwähnt, bei der allgemeinen Auffassung, daß das Chromatin ausschließlich Vererbungssubstanz sei, im Widerspruch mit der Theorie stehen, im Sinne derselben aber eine Erklärung finden, wenn man den oben angegebenen Standpunkt inbetreff der Bedeutung des Chromatins einnimmt. So ist es auch bei dem Hauptbeweis, den man gegnerischerseits immer besonders gegen die Individualitätshypothese anführt, nämlich der sogenannten „Nucleinspeichertheorie“,¹⁾ nach welcher in bestimmten Kernen das Chromatin in Nucleolen gespeichert und bei der Bildung der Chromosomen wieder aus ihnen entnommen werden kann, vorausgesetzt, daß diese Theorie überhaupt richtig ist. Dies ist aber noch nicht so sicher erwiesen; stützt sie sich doch auf stark angefochtene Beobachtungen. Denn während besonders auf Grund von Befunden an Amphibieneiern Carnoy und Lebrun,²⁾ Fick³⁾ u. a. zur Aufstellung der genannten Theorie und damit zur Verwerfung der Individualität geführt werden, kommen Rückert⁴⁾ und Born⁵⁾ nach sehr genauen Untersuchungen an denselben Objekten zu gerade entgegengesetzten Resultaten, und auch V. Häcker glaubt, „daß an der räumlichen Selbständigkeit der Kerngerüste bzw. Kernfäden einerseits, und der Nucleolen andererseits im Sinne Flemmings festgehalten werden müsse.“⁶⁾

Gegenüber diesen Gründen, die die Gegner gegen die Individualität ins Feld führen, hat man eine große Zahl sicherer Tatsachen angeführt, die mit größter Wahrscheinlichkeit für das Erhaltenbleiben der Chromosomen durch viele Zellengenerationen

¹⁾ Vgl. Häcker, Valentin, Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jena 1902. p. 88.

²⁾ Carnoy et Lebrun, La cythodierèse de l'oeuf. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. (Extrait de la Revue „La Cellule“. T. XIV. 1^{er} fascicule, le 1^{er} mars 1898.)

³⁾ Fick, R., Über d. Eireifung b. Amphibien. (Verh. d. Naturf. Ges. in Tübingen. — Anat. Anz. Ergänz.-Heft z. XVI. Bd.)

⁴⁾ Rückert, J., Zur Entwicklungsgesch. d. Ovarialeies b. Selachiern. (Anat. Anz. Bd. 7. 1892.)

⁵⁾ Born, G., Die Reifung d. Amphibieneies etc. (Anat. Anz. Bd. 7. 1892.)

⁶⁾ l. c. 1904. p. 90.

hindurch sprechen. Ich glaube aber, wie auch Rosenberg¹⁾ in seiner Arbeit „Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich“ betont, daß der unzweideutigste Beweis für die Richtigkeit der Hypothese dann erbracht ist, wenn man auch im Ruhestadium des Kerns das Fortbestehen der Chromosomen feststellen kann. Nun ist dies aber in der Mehrzahl der Fälle sozusagen völlig unmöglich. Denn bekanntlich stellt der ruhende Kern meist ein so gleichmäßiges Gerüstwerk dar, daß von einer Unterscheidung einzelner Chromosomen gar nicht die Rede sein kann. Dies ist jedoch nicht stets so, es sind vielmehr auch Fälle bekannt, wo der ruhende Kern vom typischen Bau ziemlich beträchtlich abweicht, und unter Umständen mit größerer oder geringerer Deutlichkeit die Chromosomenbezirke erkennen läßt. So findet man öfters in sehr tätigen Geweben solche Kerne. Schniewind-Thies²⁾ sah in den Kernen der sezernierenden Zellen von Septalnektarien das Chromatin zum Teil um bestimmte Zentren angesammelt; die Ansammlungen nahmen manchmal ganz chromosomähnliche Gestalt an. Auch L. Huie³⁾ fand bei Fütterung der Tentakeln der insektenfressenden Pflanze *Drosera rotundifolia* in den die Verdauung besorgenden Zellen ähnliche Veränderungen des Zellkernes. In einem gewissen Zeitpunkt zog sich das Chromatin der ruhenden Kerne der Tentakelzellen zu chromosomartigen Stäbchen zusammen, und diese traten meist in ganz bestimmter Zahl auf. Huie glaubt daher, diese von ihr beobachteten Chromatinansammlungen des ruhenden Kernes mit den Chromosomen identifizieren zu können, und hält das Sichtbarwerden von Chromosomen im Kern nicht für ein Charakteristikum der Mitosen, sondern einfach für ein „sign of great activity in the nuclear organs.“ Rosenberg⁴⁾ hat diese Fütterungsversuche mit Droseratentakeln weiter ausgedehnt, und seine Bilder zeigen oft deutlich Gebilde im ruhenden Kern, die den Chromosomen sehr ähnlich sind. Auch er sieht diese Erscheinung als Folge besonderer Tätigkeit des Kerns an, wofür ihm das Auftreten ähnlicher Ansammlungen in Nährzellen, wie in den Tapetenzellen und gewissen Zellen von Samenknospen eine weitere Stütze zu sein scheint. Doch er glaubt sich nicht zu einer Identifizierung der Chromatinansammlungen mit den Chromosomen berechtigt, da das Auftreten einer bestimmten Zahl chromosomähnlicher Stücke in den ruhenden Kernen der Drüsenzellen nicht den Höhepunkt der Tätigkeit darstellt, wie die Bildung der Chromosomen in den Mitosen, und außerdem noch ein deutliches Lininnetzwerk stets im Kern vorhanden ist. Hält es Rosenberg auch in diesen Fällen für un-

¹⁾ Rosenberg, O., Über d. Individ. d. Chromosomen im Pflanzenreich. (Sond.-Abdr. a. „Flora“. Bd. 93. 1904. Heft 3.)

²⁾ Schniewind-Thies, J., I. Beitr. zur Kenntnis d. Septal-Nektarien. Jena 1897.

³⁾ Huie, L., I. Changes in the cell-organs of *Drosera rotundifolia*, produced by feedings with eggalbum. (Quarterly Journal of mor. science. London 1897.) II. Further study of cytological changes in *Drosera*. (Ibid. London 1899.)

⁴⁾ Rosenberg, O., Phys.-cytolog. Studien an *Drosera*-Rot. Upsala 1899.

wahrscheinlich, daß die Chromatinansammlungen im ruhenden Kern den Chromosomen der Mitosen entsprechen, so kommt er durch das Studium ähnlicher Ansammlungen bei gewissen anderen Pflanzen zu dem Schluß, daß sie hier mit den Chromosomen identisch sind. Er beschreibt die Kerne dieser Pflanzen folgendermaßen:¹⁾ „Bei verschiedenen Pflanzen kann man eine vom Herkömmlichen ziemlich abweichende Struktur der Kerne in den voll ausgewachsenen Zellen wahrnehmen. Der Kern zeigt eine fein gerüstartige oder fast granuliert Grundmasse, die von den allgemeinen Kernfarben sehr schwach gefärbt wird; in dieser Grundmasse, und besonders an deren Peripherie, liegt eine Anzahl größerer und kleinerer Körnchen, die die Kernfarben stark aufspeichern.“ „Diese Körner stellen die Chromosomen dar, und zwar deshalb, weil die Zahl derselben genau mit der Chromosomenzahl in den Mitosen dieser Pflanzen übereinstimmt.“ Bei *Capsella*, das in den Mitosen 32 Chromosomen aufweist, konnte Rosenberg in ruhenden Kernen aus dem Integumente junger Samen, wie auch in solchen des Embryoträgers ebensoviele ziemlich gleichgroße Körner unterscheiden, während er in Endospermkernen die zu erwartende Zahl 48 öfters gezählt haben will. Auch in ruhenden Kernen aus der Samenschale von *Zostera*, sowie in Kernen aus dem Integumente halbreifer Samen von *Calendula* konnte er die Körner zählen, und zwar entsprechend der vegetativen Chromosomenzahl der betreffenden Pflanzen im ersteren Falle 12, im anderen wieder 32. In diesen Befunden sieht Rosenberg unbedingt sichere Stützen für die Hypothese der Chromosomenindividualität, und fühlt sich zu dem Schlusse berechtigt, „daß die Chromosomen nicht etwa im Ruhestadium im Kern „aufgelöst“ werden, sondern noch weiter bis zuletzt, wenn auch in etwas modifizierter Form, ihre Selbständigkeit beibehalten, und also einen immer vorhandenen Teil, ich möchte sagen, Organ des Kernes ausmachen.“²⁾

Kerne, die die beschriebenen Chromatinkörner zeigen, findet man schon in der früheren Literatur des Öfteren erwähnt und abgebildet. Zuerst hat Leopold Auerbach³⁾ darauf hingewiesen, daß man in den ruhenden Kernen der Amphibien zweierlei Nucleolen unterscheiden könne, „erythrophile“ und „kyanophile“, je nachdem sie bei Anwendung von roten und blauen Farbstoffgemischen mehr die roten oder mehr die blauen Farbstoffe speichern. Im Pflanzenreich konnte Rosen⁴⁾ ähnliche Erscheinungen nachweisen und zwar bei *Scilla sibirica*; er nannte die „erythrophilen“ Nucleolen „Eunucleolen“, die „kyanophilen“ „Pseudonucleolen“. Da er die „Pseudonucleolen“ bei der Karyokinese sich an der Bildung des Kernfadens beteiligen sah, so faßte er sie als besonders selbständig ausgebildete Teile des chromatischen Kerngerüsts auf.

¹⁾ l. c. 1904.

²⁾ l. c. 1904. p. 255.

³⁾ Zur Kenntnis d. tier. Zellen. (Sitz.-Ber. d. kgl. Acad. d. Wissensch. 26. Juni 1890.)

⁴⁾ Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. 1892. (Sond.-Abdr. a. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, herausgeg. v. F. Cohn. 1892.)

Zacharias¹⁾ nennt die „Pseudonucleolen“ wegen ihres großen Nucleingehalts „Nucleinkörper“ und findet sie besonders schön ausgebildet bei *Cucurbita pepo*, wo er sie auch in Haarzellen im Leben erkennen konnte. Sie liegen meist an der Peripherie des Kernes; die größeren Pseudonucleolen größerer Kerne schienen zum Teil durch Fortsätze in das Kerngerüst überzugehen.

Nach Zimmermann²⁾ ist dagegen „in vielen Fällen von Verbindungsfäden zwischen den einzelnen Chromatinkugeln keine Spur zu beobachten“, und er nennt es mehr als willkürlich, „wenn man diese Punkte als Knotenpunkte eines Netzes deuten wollte“. Er stellte fest, daß je nach dem Objekt die Chromatinkugeln sich in bezug auf Zahl und Größe unterscheiden können. So bildet er Kerne von *Vicia Faba* und *Cucurbita pepo* ab, erstere mit nur wenigen größeren Chromatinkugeln, letztere mit einer großen Zahl kleinerer. Daß aber die Zahl der Chromatinkörner in den Kernen ein und derselben Spezies immer ungefähr die gleiche sei, das war keinem der früheren Autoren aufgefallen, vielmehr schien die Anschauung herrschend zu sein, daß die Körner in wechselnder Zahl in den Kernen derselben Pflanze auftreten. Rosenberg will nun, wie erwähnt, bei gewissen Pflanzen eine konstante mit der Chromosomenzahl der betreffenden Pflanze übereinstimmende Zahl der Körner in den Kernen gefunden haben.

Da mir diese Erscheinung als Beweis für die Theorie der Chromosomenindividualität eine große Bedeutung zu haben scheint, habe ich ihr eine nähere Untersuchung gewidmet. Als besonders geeignet, die Chromosomen im Ruhekern nachzuweisen, erkannte ich die Pflanzenfamilie der Cruciferen, und habe meine Untersuchungen deshalb auch auf Vertreter dieser Familie beschränkt.

Fixiert wurde das Material teils in Flemming's Chrom-Osmium-Essigsäure, teils in Carnoy's Alkohol-Eisessig (3 Teile Alkohol auf 1 Teil Eisessig). Letzteres Fixierungsmittel benutzte ich meist dann, wenn es sich um stark behaarte Objekte handelte, bei denen ohne besondere Vorsichtsmaßregeln eine nicht vollkommene Durchdringung mit Flemming'scher Lösung zu befürchten war. Eingebettet wurden die Objekte, unter Benutzung von Chloroform als Intermedium, in Paraffin und dann 5, 7,5, 10 oder 15 μ dick geschnitten. Die Färbung erfolgte mit Safranin-Gentianaviolett-Orange-G nach Flemming oder nach der Heidenhain'schen Eisen-Alaun-Hämatoxylinmethode. Wenn es sich um die Zählung der Chromosomen in der typischen oder allotypischen³⁾ Teilung handelte, die oft wegen der Kleinheit der Chromosomen und ihrer dichten Zusammendrängung auf Schwierigkeiten stieß, eignete sich die letztere Methode besser, da sie klarere Bilder gab.

Bei der Beschreibung meiner Befunde gehe ich von der auch von Rosenberg untersuchten Crucifere *Capsella bursa pastoris*

¹⁾ Zacharias, E., Über d. Verhalten d. Zellkernes in wachsenden Zellen. (Sond.-Abdr. a. „Flora“. Ergänzb. 1895. 81. Bd. Heft 2.)

²⁾ Zimmermann, A., D. Morph. u. Physiol. d. pflanzl. Zellkernes. Jena 1896.

³⁾ In den Bezeichnungen „allotypisch“, „heterotypisch“ etc. schließe ich mich dem Vorschlage E. Strasburgers, l. c. 1905, p. 3, an.

aus. Ich habe Vegetationskegel dieser Pflanze studiert und in allen Kernen die Ansammlungen des Chromatins erkennen können, jedoch waren sie in den einzelnen Gewebsarten nicht gleich deutlich zu unterscheiden. Besonders distinkt zeigten sie sich in gewissen jungen Blattgebilden in der Nähe des Vegetationskegels, die sich von anderen jungen Blattanlagen durch eine etwas mehr rötliche Färbung, die der Zellinhalt bei Anwendung der Drei-Farben-Methode annahm, ferner durch das Fehlen von Haargebilden, wie man sie an anderen jungen Blättern in großer Zahl findet, sowie durch das frühe Absterben des Blattgipfels unterscheiden, und die ich für Nebenblätter ansehe. In allen Kernen dieser Nebenblätter fielen die Chromatinkörner auf's deutlichste in die Augen, und man gewann auch auf den ersten Blick den Eindruck, daß sie ungefähr in gleicher Zahl überall vertreten waren. Die Kerne erhielten dadurch ein ganz typisches vom Gewöhnlichen abweichendes Gepräge. Nur in den Kernen der meristematischen Zone der Blattbasis waren die Körner verhältnismäßig wenig scharf, wie sie überhaupt in meristematischen Zellen, sowie auch in den schon differenzierten Zellen anderer junger Blätter bei weitem nicht so deutlich waren wie in den Nebenblättern. Bei der Dreifarbenmethode nahmen sie im Gegensatz zu dem hellrot gefärbten Nucleolus einen mehr blauen Ton an. Durch diese Färbung, sowie durch das Fehlen des bekannten Hofes unterscheiden sie sich leicht von dem Nucleolus und waren als Chromatinkörner zu erkennen. Das Fehlen des Hofes allein kann nicht als Erkennungsmerkmal für die Chromatinkörner dienen, denn auch bei dem Nucleolus findet man ihn nicht immer, überhaupt hat man ihn nach Strasburger¹⁾ als einen durch Einwirkung des Fixierungsmittels entstandenen Artefakt anzusehen, da er bei frischen, in Wasser untersuchten Schnitten nicht zu erkennen war und erst bei Zusatz von Fixierungsflüssigkeit durch Kontraktion der Nucleolarsubstanz entstand. In den Kernen der Nebenblätter ließ sich nun auch unschwer die Zahl der Körner feststellen, und ich fand fast stets, wie auch Rosenberg für die Kerne anderer Gewebsarten festgestellt hatte, die Zahl 32 entsprechend der vegetativen Chromosomenzahl dieser Pflanze. Figur 1 zeigt einen Kern eines Nebenblattes aus zwei nebeneinanderliegenden Schnitten einer Schnittserie. Der Nucleolus ist ziemlich klein; die Chromatinkörner sind fast gleichgroß und in der Zahl 32 vertreten. Von einem Gerüstwerk ist im Kern nichts zu sehen, vielmehr ist die Grundmasse ganz fein und gleichmäßig granuliert. Ein ganz ähnliches Aussehen hatten noch die Kerne junger Trichome; auch hier konnte man deutlich die Chromatinkörner erkennen. Wenn nun Rosenberg aus seinen Beobachtungen schließt, daß die „Körner die Chromosomen darstellen“, so stimmt dies nicht genau, es kann sich vielmehr in den Körnern bloß um Zentren handeln, um die zwar der größte Teil der Substanz der Chromosomen angesammelt ist, daß aber nicht die ganze Substanz der Chromosomen in ihnen gespeichert ist, das

¹⁾ l. c. 1905. p. 30.

geht daraus hervor, daß man im Kernraum außerdem noch eine fein granuliert Grundmasse erkennt, und ich bei anderen Objekten (bei *Capsella* allerdings nicht) oft beobachten konnte, daß die Chromatinkörner die Knotenpunkte eines Gerüstwerkes darstellen.

Um nun ganz sichere Anhaltspunkte zu gewinnen, daß die Chromatinkörner den Chromosomen entsprechen, daß man es in ihnen mit Zentren zu tun hat, die den größten Teil des Chromosoms darstellen, und auf die sich der im Kernraum verteilte Rest bei der Teilung zurückzieht, kam es darauf an, auch bei Pflanzen mit anderer Chromosomenzahl die Körner im Ruhekern nachzuweisen und ihre Zahl mit der Chromosomenzahl zu vergleichen. Da sich bei den Rosenberg'schen Untersuchungen an *Drosera rotundifolia*¹⁾ gezeigt hatte, daß in verschiedenen Stadien der Verdauungstätigkeit der Tentakelzellen die chromatischen Ansammlungen ihrer Kerne ein ganz verschiedenes Aussehen zeigten, so glaubte ich darauf achten zu müssen, daß ich homologe Organe vor mir hatte, um sicher zu sein, daß die zur Untersuchung vorliegenden Kerne gleichen oder doch ähnlichen Einflüssen ausgesetzt waren. In *Sisymbrium strictissimum* denke ich in diesen Bedingungen genügendes Objekt gefunden zu haben. Diese Pflanze besitzt nämlich bloß halb so viel Chromosomen wie *Capsella*; in der allotypischen²⁾ Teilung waren acht Doppelchromosomen zu zählen. Figur 2 zeigt dieselben im Stadium der Diakinese. In der typischen Teilung fanden sich demnach sechzehn Chromosomen vor, die in den Metaphasen scheinbar völlige Kugeln darstellten. An den Vegetationskegeln fanden sich ganz ähnliche Nebenblätter, wie die für *Capsella* beschriebenen, und sie zeichneten sich auch durch dieselben Merkmale vor anderen jungen Blattanlagen aus, weshalb ich sie als den Nebenblättern von *Capsella* ganz homologe Gebilde auffassen zu können glaube. War nun die obige Ansicht richtig, so mußte man in den Nebenblättern von *Sisymbrium* nur halb soviel Chromatinkörner finden als die Kerne von *Capsella* aufwiesen. In der Tat konnte ich oft die Zahl sechzehn feststellen (Fig. 3). Da ich nun in *Capsella* und *Sisymbrium* verwandte Pflanzen vor mir hatte, und ferner die untersuchten Kerne homologen Organen angehörten, so kann das Auftreten einer verschiedenen Zahl von chromatischen Ansammlungen in den Kernen der beiden Pflanzen von nichts anderem abhängig sein, als von der verschiedenen Chromosomenzahl der Objekte, und der Schluß scheint jetzt vollauf berechtigt, daß die Körner den Chromosomen entsprechen. Es kann sich weder bei *Capsella* noch *Sisymbrium* in den Kernen der beschriebenen Nebenblätter um Teilungsstadien handeln, wie man vielleicht annehmen könnte, und wie ich beim ersten Anblick auch glaubte, da bei Pflanzen mit sehr kurzen Chromosomen in gewissen Stadien der Kernteilung ähnliche Bilder auftreten können. Es ist dies in den Nebenblättern deshalb ausgeschlossen, weil alle Kerne ein ganz gleiches Aussehen haben, man also annehmen müßte, daß sie

¹⁾ Physiol.-cytol. Studie a. *Drosera rotundifolia*. Upsala 1899.

alle in genau demselben Stadium der Teilung wären, was natürlich bei vegetativen Organen eine ganz unmögliche Annahme ist, zumal bei Blattgebilden, bei denen schon auf sehr frühen Entwicklungsstufen die meristematische Zone auf die Blattbasis beschränkt wird.

In den Kernen der Nebenblätter von *Sisymbrium* fiel mir auf, daß die Chromatinansammlungen oft zu Paaren angeordnet waren. Nicht alle Körner lagen paarweise, doch häufig konnte man drei bis vier Paare in einem Kern erkennen. In Figur 3 kann man deutlich drei Paare unterscheiden. Vielleicht läßt sich diese Erscheinung als eine weitere Stütze der von Strasburger¹⁾ vertretenen Auffassung, daß die homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen im Kern genähert liegen, betrachten. Strasburger kommt zu dieser Anschauung auf Grund der Beobachtung, daß bei Kernen mit verschieden großen Chromosomen die gleichgroßen einander genähert, in manchen Teilungsstadien paarweise genähert liegen. Auch James Bertram Overton²⁾ hat eine paarweise Annäherung chromatischer Elemente in ruhenden Kernen von Pollenmutterzellen beobachten können, eine Beobachtung, durch die leichter die paarweise Verschmelzung der Chromosomen in der Synapsis erklärt wird. Die Strasburger'sche Ansicht steht im Gegensatz zu der Häcker'schen Theorie der Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernhälften, die sich vor allem auf Befunde an Copepoden stützt. Doch scheint eine Ausdehnung des Geltungsbereiches der Theorie auch auf das Pflanzenreich durch keine stichhaltigen Gründe gerechtfertigt. Vielmehr scheinen die Strasburger'schen Befunde für die gegenteilige Ansicht zu sprechen, wonach im Pflanzenreich eine Durchdringung der väterlichen und mütterlichen Kernhälften stattfindet, ohne daß jedoch eine Mischung des väterlichen und mütterlichen Chromatins eintritt, und wonach die homologen Chromosomen sich nähern. Vielleicht läßt sich, wie gesagt, auch meine Beobachtung am ruhenden Kern von diesem Standpunkt aus erklären.

Auch bei *Brassica Napus* ließen sich die Körner in ruhenden Kernen nachweisen, doch waren sie hier meist nicht gleichgroß. Man konnte in den Kernen dieser Pflanze oft deutlich ein schwach gefärbtes Gerüstwerk erkennen und feststellen, daß die Chromatinkörner die Knotenpunkte des Netzwerks darstellen. Besonders schön war dies in den Pollenkernen zu sehen (Fig. 6), wo die Chromatinkörner ziemlich klein, dabei aber sehr distinkt waren. Es scheint hier nur ein kleiner Teil der Chromosomen in den Körnchen zurückgeblieben zu sein, der Hauptteil des Chromatins hat sich auf das Netzwerk verteilt, daher auch wohl die größere Deutlichkeit des letzteren zu erklären ist. Das Auftreten von verschieden großen Chromatinkörnern in den Kernen von *Brassica* kommt wohl daher, daß der Grad der Verteilung des Chromatins auf das Netzwerk nicht für alle Chromosomen eines Kernes der

¹⁾ l. c. 1905. p. 19.

²⁾ Overton, J. B., Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. f. wiss. Botanik. (Bd. XLII. 1905. Heft 1.)

gleiche zu sein braucht, daß bei den kleineren Körnern mehr, bei den größeren weniger Chromatin in das Gerüst übertritt. So kann es, glaube ich, bei weitgehender Verteilung des Chromatins leicht soweit kommen, daß unter Umständen einzelne Chromatinansammlungen völlig für das Auge verschwinden, und man dann eine geringere als die geforderte Zahl findet. Dies scheint in den Pollenkörnern von *Brassica* der Fall zu sein. Denn während ich in der allotypischen Teilung sechzehn Chromosomen zählte, und also in den Pollenkernen auch sechzehn Chromatinkörner erwarten mußte, fand ich meist eine etwas geringere Zahl, und nur in Ausnahmefällen sechzehn. (Figur 4 zeigt die Chromosomen von *Brassica* im Diasterstadium der heterotypischen Teilung in Polansicht.) In ruhenden Kernen vegetativer Zellen dagegen habe ich sehr häufig die erforderliche Zahl von Körnern, nämlich zweiunddreißig, gezählt. Der Kern der Figur 5 ist einer jungen Gefäßzelle in der Nähe der Blütenregion entnommen. Geringe Schwankungen in der Zahl, die aber auch hier vorkommen, können nicht weiter wundernehmen, da auch die Chromosomenzahl in den Mitosen bekanntlich nicht immer die verlangte ist, eine Erscheinung, der man früher keine große theoretische Bedeutung zumäß. Strasburger¹⁾ fand aber solche Abweichungen von der Normalzahl selbst in Zellen des sporogenen Gewebes, und da fragte es sich doch, wie solche Befunde mit einer Chromosomenindividualität im Einklang stünden. Er glaubt nun mit Sicherheit annehmen zu können, daß die geringere Chromosomenzahl daher kommt, „daß einzelne Chromosomen mit ihren Enden vereinigt bleiben. Das Verhalten von *Galtonia*, bei der die Samenanlagen innerhalb einander entsprechender Zellenzüge neben der herabgesetzten auch die volle Zahl der Chromosomen zeigen, läßt eine andere Auffassung dieser Verschiedenheit nicht zu.“ Strasburger spricht die Vermutung aus, daß es vielleicht die entsprechenden väterlichen und mütterlichen Chromosomen wären, die sich vereinigt hätten.

Figur 7 zeigt einen ruhenden Kern aus einer jungen Gefäßzelle von *Stenophragma Thalianum*. Vergleicht man diesen mit dem von *Brassica Napus* (Fig. 5) oder auch mit dem von *Capsella bursa pastoris* (Fig. 1), so springt sofort der große Unterschied in der Zahl der Körner in die Augen. Während bei *Brassica* und *Capsella* der Kern von zirka dreißig Körnern übersät ist, weist der von *Stenophragma* nur zehn auf, die ziemlich gleichgroß und zum großen Teil an der Peripherie des Kernes gelagert sind. Zehn ist auch die Zahl der Chromosomen von *Stenophragma* in somatischen Kernen. In vegetativen Teilungen ist dieselbe allerdings wegen der Kleinheit der Chromosomen nicht genau festzustellen, jedoch erhält man in der allotypischen Teilung äußerst deutliche Bilder, besonders in der Äquatorialplatte der heterotypischen wie auch der homöotypischen Teilung, da die Chromosomen hier in verhältnismäßig weitem Abstand voneinander liegen, und kann mit völliger Sicherheit die Zahl fünf nachweisen.

¹⁾ l. c. 1905. p. 9.

Figur 8 zeigt die Chromosomen in der Äquatorialplatte der ersten, Figur 9 in der der zweiten Teilung. Eine ungrade Chromosomenzahl kann heute nicht mehr als auffällig erscheinen, man hat in letzter Zeit mehrfach bei Pflanzen solche nachgewiesen. Allerdings hat sich die Angabe Wiegand's¹⁾, der zuerst eine ungrade Chromosomenzahl, nämlich drei, für *Canna indica* festgestellt haben wollte, als irrig erwiesen. Koernicke²⁾ und Strasburger³⁾ haben acht Chromosomen in der allotypischen Teilung gezählt, und auch in vegetativen Teilungen, für die Wiegand die Zahl sechs angibt, konnte Koernicke immer bestimmt das Vorhandensein von mehr als zehn konstatieren. Auch die von Cannon⁴⁾ für *Pisum sativum* angegebene Zahl 7 bedarf noch der Bestätigung, da Zörnig bei dieser Pflanze gerade wie bei anderen Leguminosen im Bonner Institut nach Strasburger's Angabe⁵⁾ nur sechs Chromosomen gezählt hat. Doch will K. Miyake⁶⁾ bei *Allium Moly* im Gegensatz zu den anderen Alliumarten, die acht Chromosomen besitzen, in der allotypischen Teilung immer nur sieben gefunden haben, und O. Rosenberg⁷⁾ gibt für *Tanacetum vulgare* neun als reduzierte Zahl der Chromosomen an. Ein weiterer Fall von ungerader Chromosomenzahl wird von Juel⁸⁾ für *Taraxacum officinale* erwähnt, nämlich dreizehn.

Wenn man nun bedenkt, daß zwischen den nahe verwandten Arten *Brassica* und *Stenophragma* so bedeutende Unterschiede in der Menge des Chromatins des Kernes bestehen — *Stenophragma* besitzt höchstens den dritten Teil der Chromatinmenge von *Brassica*, da die Chromosomen von *Brassica* denen von *Stenophragma* mindestens gleich, dabei aber in mehr als dreifacher Zahl vorhanden sind — und wenn man ferner erwägt, daß bei im System tief stehenden Pflanzen häufig sehr viele Chromosomen vorkommen, während man bei den höchst organisierten Pflanzenfamilien oft Vertreter mit ganz geringer Chromosomenzahl findet — *Crepis* besitzt z. B. nach Juel vier, *Stenophragma* fünf, viele *Leguminosen*, *Najas* u. a. sechs Chromosomen — so spricht dies auch für die obige Anschauung, daß die Substanz, die wir als Chromatin bezeichnen, nicht ausschließlich Vererbungssubstanz ist. Denn bei *Brassica* und *Stenophragma* kann man doch bei ihrer nahen Verwandtschaft keine große Differenz in der Zahl der isoliert vererbaren Eigenschaften annehmen, und bei den hoch organisierten

¹⁾ Wiegand, The development of the embryo-sac in some monocotyledonous plants. (Bot. Gaz. Vol. XXX. 1900.)

²⁾ Koernicke, M., Der heutige Stand d. pflanzl. Zellforsch. (Sond.-Abdr. a. d. Ber. d. D. bot. Gesellsch. 1903. p. 120.)

³⁾ Über Reduktionsteilung. (Sitz.-Ber. d. kgl. preuß. Acad. d. Wiss. Sitz. d. phys.-math. Classe v. 24. März 1904.)

⁴⁾ Studies in plant hybrids. The spermatogenesis of hybrid peas. (Bull. of the Torrey Bot. Club. Vol. XXX. New-York 1903.)

⁵⁾ Die Apog. d. Eualchemillen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLI. 1904. p. 150.)

⁶⁾ Über Reduktionst. in d. Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. (Jahrb. f. w. B. Bd. XLII. 1905. Heft 1.)

⁷⁾ Zur Kenntnis d. Reduktionsteil. in Pflanzen. (Botaniska Notiser. 1905.)

⁸⁾ Die Tetradenteil. b. *Taraxacum* u. anderen Cichorieen. (K. Svenska Vet. Ac. Handl. Bd. 39, 1905. No. 4.)

Pflanzen muß man unbedingt eine größere Zahl von Erbeinheiten voraussetzen als bei den niedrig organisierten. Ich betone das hier, um die oben vertretene Ansicht näher zu rechtfertigen, daß wohl recht gut ein Teil des Chromatins zu Grunde gehen kann, ohne daß die Individualität der Chromosomen dadurch beeinträchtigt würde, da an dem Wesen des Chromosomes dadurch nichts geändert zu werden braucht. Bei *Alyssum saxatile*, *Wierzbikii* und *argenteum* konnte ich die Chromosomen des ruhenden Kernes sehr gut in jungen Haarzellen erkennen. Diese Zellen sind überhaupt bei den Cruciferen für den Nachweis der Chromatinkörner im Kern besonders geeignet, da ihre Kerne sich durch ihre bedeutende Größe vor anderen auszeichnen. Allerdings sind auch die Nucleolen oft sehr groß, was andererseits für die Zählungen wieder insofern von Nachteil sein kann, als direkt über oder unter dem Nucleolus liegende Körner leicht übersehen werden. Die Trichome der Cruciferen sind stets einzellig, so daß man auch hier völlig sicher ist, in den Kernen keine Teilungszustände vor sich zu haben. *Alyssum saxatile* und *Wierzbikii* haben nach allen Seiten hin reich verästelte, sternförmige Haare, die bei der ersteren Pflanze unverkalkt, bei der letzteren sehr stark mit kohlensäurem Kalk imprägniert sind. Bei *Alyssum argenteum* finden sich auch stark verkalkte sogenannte Malpighische Haare mit zwei Armen vor, die der Oberfläche des Tragorgans parallel stehen. Ich habe bei den beiden erstgenannten Arten Vegetationskegel älterer Pflanzen, bei der letzteren solche von Keimpflanzen untersucht. Figur 10 zeigt einen Kern aus einer ganz jungen Haarzelle von *Alyssum Wierzbikii*. Man sieht neben einem großen Nucleolus auch wieder die Chromatinkörner, die wenigstens annähernd mit der Zahl der Chromosomen übereinstimmen. Bei allen drei untersuchten *Alyssum*-Spezies zeigten sich in den Mitosen sechzehn, in der allotypischen Teilung acht Chromosomen. Figur 11, die sich auch auf *Alyssum Wierzbikii* bezieht, zeigt dieselben in der Äquatorialplatte der homöotypischen Teilung. Auch in den Haarkernen von *Alyssum argenteum* zählte ich häufig sechzehn Chromatinkörner. (Fig. 12.)

Acht Chromosomen fand ich auch in der allotypischen Teilung von *Iberis pinnata*; ich zählte dieselben im Stadium der Diakinese, wo sie als kurze Stäbchen paarweise zusammenliegen. (Fig. 13.) Die Chromatinkörner waren hier in allen ruhenden Kernen ziemlich klein und lagen dabei in einer starkkörnigen Grundmasse. Trotzdem konnte man öfter entsprechend der vegetativen Chromosomenzahl der Pflanze sechzehn Körner unterscheiden. (Fig. 14.)

Ein besonders geeignetes Objekt zur Untersuchung der Chromosomen im Ruhekern bot sich mir in *Lunaria biennis*. Auch hier sind es wieder die Kerne von Haarzellen, welche am schönsten die Chromatinkörner zeigen. Man sieht sie aber auch in den ruhenden Kernen anderer Gewebe recht deutlich. Der Kern von Figur 15 gehört einer jungen Parenchymzelle aus der Nähe der Blütenregion an. Man unterscheidet vierundzwanzig ziemlich gleichgroße Körner. Soviel beträgt auch die vegetative Chromosomen-

zahl, wie ich in Teilungsbildern in Vegetationspunkten öfters feststellen konnte. Da aber solche Zählungen in vegetativen Zellen bei Pflanzen mit so vielen und kleinen Chromosomen nie völlig zuverlässig sind, prüfte ich auch hier die gefundene Zahl in der allotypischen Teilung nach. Bei *Lunaria* war es nun in den meisten Stadien der Teilung ganz unmöglich, eine Zählung vorzunehmen. In der Äquatorialplatte der hetero- sowohl wie der homöotypischen Teilung waren die Chromosomen so eng zusammengedrängt, daß eine Unterscheidung der einzelnen selbst bei guter Differenzierung unmöglich war. Ähnlich war es im Diasterstadium der heterotypischen Teilung, das sich doch sonst bei den meisten Objekten, wenn man Polansicht hat, besonders gut zur Zählung eignet. Das einzige Stadium, in dem man die Chromosomen einigermaßen deutlich unterscheiden konnte, war die Diakinese, und hier fand ich denn auch häufig zwölf, so daß ich mit ziemlicher Sicherheit diese Zahl als die reduzierte Zahl der Chromosomen auffassen kann. Zirka vierundzwanzig Körner fand ich nun auch meist in den ruhenden Kernen junger Haarzellen. Es ist interessant, diese Körner bei zunehmendem Alter des Kerns zu beobachten.

Figur 16 stellt einen Kern aus einer ganz jungen Haarzelle dar. Mit dem Wachstum der Zelle vergrößert sich auch der Kern und mit ihm Nucleolen und Chromatinkörner (Fig. 17). Figur 18 zeigt einen Kern aus einer schon älteren Zelle. Das Chromatin hat sich ganz beträchtlich vermehrt. Die einzelnen Körner sind oft in verschiedene Spitzen ausgezogen, die sich in Fäden fortsetzen. Welche Unterschiede in der Menge des Chromatins in den Kernen verschiedener Zellen ein und derselben Pflanzen auftreten können, mit andern Worten, wie stark das Chromatin in manchen Zellen wachsen kann, zeigt der Vergleich von Figur 17 mit Figur 19, welche letztere einer Zelle in der Nähe des Vegetationspunktes entnommen ist. In Figur 20 haben wir einen alternden Kern aus einem voll ausgewachsenen Haare vor uns. Rosenberg bildet in der schon zitierten Arbeit „Über die Individualität etc.“ in Figur 7 zwei ruhende Kerne aus der „Schlauchzelle“ des Embryoträgers ab, wo manche Chromosomen deutlich segmentiert sind, und wie „längsgespaltene Chromosomen im Spiremstadium der Mitosen aussehen“. Er hält diese Erscheinung für den Ausdruck besonders reger Nahrungsarbeit der Zelle und des Kerns. Ich fand ganz ähnliche Erscheinungen in älteren Haarkernen, wie dem in Figur 20 dargestellten, und halte sie hier für einen Alterszustand des Kerns. Das starke Gelapptsein der von Rosenberg abgebildeten Kerne läßt es mir fraglich erscheinen, ob er nicht auch eine Alterserscheinung vor sich hatte.

In den größeren Chromatinkörnern wachsender Kerne konnte man öfter die interessante Beobachtung machen, daß deutliche Vakuolen in ihnen auftraten, so daß sie beinahe aussahen wie Nucleolen, in denen man ja auch hin und wieder Vakuolen beobachten kann. Daß sie aber keine Nucleolen sind, das geht klar aus der Färbung hervor. Diese Erscheinung findet nun leicht eine Erklärung, wenn man sich auf die von Grégoire und

Wygaerts¹⁾ vertretene Auffassung vom Bau der Chromosomen stützt. Nach ihnen bildet sich das Wabenwerk des Kernes dadurch, daß sich jedes einzelne Chromosom für sich alveolisiert und vakuolisiert, und die so umgewandelten Chromosomen an ihren Peripherien miteinander in Berührung treten. Der ruhende Kern stellt so „une association de chromosomes alvéolisés et réticulisés“ dar. Der Anfang der Alveolisierung wird oft schon in den Metaphasen sichtbar, wenn die Chromosomen gerade auseinander gezogen werden. (Vgl. die Fig. 1 und 21 in der zitierten Arbeit von Grégoire und Wygaerts.) In den Prophasen werden die in den Telophasen vakuolisierten Chromosomen jedes für sich wieder homogenisiert. Nach dieser Auffassung sind die Chromosomen, die zu Beginn der Kernteilung im Kern auftreten, dieselben, die am Ende der vorhergehenden Teilung in ihm eingegangen sind, und die genannten Forscher sehen diese Befunde für eine wichtige Stütze der Individualitätshypothese an. V. Häcker²⁾ gelangt durch das Studium der Kernteilung in Epidermiszellen der Siredon-Larve zu einer ganz ähnlichen Anschauung. Auch nach ihm geschieht die Rekonstruktion des Kerngerüsts durch Alveolisierung der Chromosomen. Die Alveolen treten anfangs zum größten Teil in dem peripheren Teil der Chromosomen auf, so daß man zunächst einen peripheren, „großwabigen Alveolenmantel“ und einen „axialen, gekörnelt erscheinenden Chromatinstrang“ unterscheiden kann, welcher letzterer sich dann noch weiterhin alveolisiert. Ganz natürlich ist danach auch das Auftreten von Alveolen in den Chromatinkörnern, die ja in allem den Chromosomen des Kernes entsprechen. Wir haben hier in allen den beschriebenen Kernen, die die Chromatinkörner zeigen, wohl Fälle vor uns, bei denen die Alveolisierung der Chromosomen auf einem gewissen Stadium stehen bleibt. An der Peripherie eines jeden Chromosoms vollzieht sich, glaube ich, auch hier ein Alveolisierungsprozeß (daher das im Kern neben den Chromatinkörnern noch mehr oder minder deutlich zu beobachtende Kerngerüst), in der axialen Zone jedoch setzt ein solcher Prozeß nicht ein oder bleibt wenigstens in den Anfängen stehen. Daß die Chromatinkörner in den Kernen gewisser Dauergewebe, wie in den Nebenblättern, Haarzellen u. a., ganz besonders scharf in die Erscheinung treten, weit deutlicher wenigstens wie in den meristematischen Zellen, das scheint mir darin seinen Grund zu haben, daß hier besondere Reize wirksam sind, welche diese stärkere Homogenisierung der Chromosomen bewirken. In den oben beschriebenen Nebenblättern speziell, bei denen ich beobachten konnte, daß am Gipfel des Blattes, wo die Zellen oft schon schrumpfen und absterben, die an diese letzteren angrenzenden Zellen in ihren Kernen gerade am deutlichsten die Körner zeigen, sowie in den Kernen der Haarzellen scheint mir das Alter des

¹⁾ La reconstruction du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. I. Racines de *Trillium* etc. (Extraits de la Revue „La Cellule“, 1er mai 1903.)

²⁾ l. c. 1904.

Kernes einen solchen Reiz auszuüben. In anderen Fällen mögen andere Faktoren ähnliche Wirkungen hervorbringen.

Ich könnte noch einige weitere Spezies aus der Familie der Cruciferen anführen, die die Chromatinkörner im ruhenden Kerne aufweisen (z. B. *Malcolmia*, *Alliaria* u. a.), doch die angeführten Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, daß bei gewissen Pflanzen der Nachweis der Chromosomen auch im Ruhestadium des Kernes nicht schwer fällt, daß die Chromosomen sich nicht, wie die Gegner der Hypothese der Individualität annehmen, in jeder Mitose neu bilden, und daß sie nicht lediglich taktische Formationen sind, „die nur dann auftreten, wenn es auf eine regelrechte Verteilung des Chromatins ankommt,¹⁾ sondern daß sie von Teilung zu Teilung während des Ruhestadiums des Kerns in diesem fortbestehen und unter Umständen im Ruhekern ebenso deutlich wie bei der Teilung zu sehen sind.

Doch nur bei gewissen Pflanzen ist der direkte Nachweis eines Fortbestehens der Chromosomen im Ruhekern möglich, bei sehr vielen dagegen nicht; aber auch bei diesen letzteren läßt sich, wenn auch mehr indirekt, auf die Existenz der Chromosomen während des Ruhestadiums schließen. Rosenberg²⁾ will zwei Kerntypen unterscheiden, einen „*Capsella*-“ und einen „*Fritillaria*-Typus“. Zu ersterem zählt er die Pflanzen, deren Kerne im Ruhezustande die chromatischen Ansammlungen zeigen, zu letzteren diejenigen, deren Kerne ein typisches Kerngerüst besitzen, wie man sie besonders aus der Familie der *Liliaceen* kennt. Ich bin auch Kernen dieses letzteren Typus in der Familie der Cruciferen begegnet, jedoch nur selten. Bloß Vertreter einer einzigen Verwandtschaftsgruppe, die in Engler und Prantls „Natürlichen Pflanzenfamilien“ als *Hesperideae-Hesperidinae* bezeichnet ist, nämlich *Hesperis matronalis*, *Bunias orientalis* und *Mathiola tricuspidata* besaßen Kerne mit typischem Kerngerüst und zeigten nicht den geringsten Anhaltspunkt für die Unterscheidung einzelner Chromosomen. Selbst in den Geweben, wo ich sie bei den Kernen des anderen Typus so deutlich erkennen konnte wie in den Nebenblättern und Trichomen, war das Kerngerüst völlig gleichmäßig. (Fig. 21.)

Womit es zusammenhängt, daß selbst bei Gattungen einer Pflanzenfamilie der Grad der Vakuolisierung der Chromosomen des Ruhekernes so verschieden sein kann, daß man im einen Falle die Chromosomen noch einzeln unterscheiden kann, im anderen Falle dagegen nicht, das kann ich nicht entscheiden. Sonstige Unterschiede zwischen den beiden Kerntypen sind insofern vorhanden, als beim „*Capsella*-Typus“ die Chromosomen kurze und dicke Stäbchen darstellen, beim „*Fritillaria*-Typus“ dagegen lang und schmal sind, und daß sich die letzteren vor den anderen durch größeren Chromatidgehalt auszuzeichnen scheinen.

J. B. Overton will in ruhenden Kernen einzelner *Ranunculaceen*,

¹⁾ R. Fick, l. c. 1905. p. 202.

²⁾ l. c. 1904.

besonders von *Calycaudus floridus* und *Thalictrum purpurascens*, die wohl kaum zum „*Capsella*-Typus“ gehören, deutlich die Chromatinkörner im Ruhekern gesehen und ihre Zahl mit der der Chromosomen übereinstimmend gefunden haben.¹⁾ Hier handelt es sich aber nicht um eine für alle Kerne der betreffenden Pflanzen typische Erscheinung, vielmehr traten die chromatischen Ansammlungen nur in „gut ernährten Zellen“ auf. Es ließen sich wohl immer Zellen finden, jedoch die meisten Zellen wiesen sie nicht auf. In der größten Mehrzahl wird man bei Pflanzen des „*Fritillaria*-Typus“ keine Spur von den Chromosomen im ruhenden Kern direkt beobachten können. Hier muß man sich, wie gesagt, auf indirekte Beweise stützen.

Rabl²⁾ hat die von ihm zuerst beobachtete Polarität des Kernfadens als einen Beweis für das Erhaltenbleiben der Chromosomen angesehen. Ich habe dieser Erscheinung auch meine Aufmerksamkeit zugewandt und sehr häufig einen Pol und einen Gegenpol in der Orientierung der Chromosomen erkennen können (Fig. 22). Grégoire und Wygaerts³⁾ haben allerdings eine solche regelmäßige Orientierung der Chromosomen bei ihrem Untersuchungsobjekt *Trillium* nicht finden können. Hier lagen die Chromosomen vielmehr, wenn auch mehr oder minder unter sich parallel, doch unregelmäßig im Kernraum verteilt. Gerade diese Unregelmäßigkeit in der Orientierung aber, die sie in gleicher Weise in Pro- und Telophase finden, scheint ihnen dafür zu sprechen, daß die in den Prophasen auftretenden Chromosomen keine Neubildungen sind. Denn würden sie einfach durch eine Teilung des Kernes in so viele Segmente, als Chromosomen vorhanden sind, in jeder Mitose neu entstehen, so ließe sich eine ganz regelmäßige Orientierung annehmen. So aber scheint den Autoren diese Unregelmäßigkeit ein ebenso sprechender Beweis für die Individualität zu sein als die bei anderen Pflanzen konstatierte Polarität.

Für das Erhaltenbleiben der Chromosomen fällt neben den von Grégoire und Wygaerts⁴⁾ gemachten, schon oben erwähnten Beobachtungen, wonach der Kern als ein Kompositum von vakuolisierten, ihre räumliche Selbständigkeit dabei aber bewahrenden Chromosomen aufzufassen ist, auch der von ihnen erbrachte sichere Nachweis ins Gewicht, daß in den Prophasen der vegetativen Teilung kein zusammenhängendes Spirem vorhanden ist. Letzteres nahm man früher auf botanischem Gebiete wenigstens fast allgemein an. Es war aber vom Standpunkt der Individualitätshypothese nicht recht erklärlich, weshalb sich die Chromosomen in einem gewissen Stadium der Teilung zu einem zusammenhängenden Faden vereinigen sollten. Daher spricht der Nachweis, daß sie sich einzeln aus dem Gerüstwerk heraussondern, und nicht einen einzigen Faden bilden, für ihre Autonomie.

¹⁾ Overton, J. B., l. c. p. 123, 124.

²⁾ Rabl, C., Über Zellteilung. (Morph. Jahrb. Bd. X. 1884.)

³⁾ l. c. 1903.

⁴⁾ l. c. 1904.

Anführen ließe sich auch zugunsten der Individualität der Chromosomen die Tatsache, daß bei einer Anzahl von Pflanzen die Chromosomen eine konstant verschiedene Größe aufweisen, und zwar kleinere und größere mit konstanter Zahl vertreten sind.

Wie man durch das Gesetz der Zahlenkonstanz der Chromosomen, wonach die Zahl der aus einem ruhenden Kern hervorgehenden chromatischen Elemente direkt und ausschließlich davon abhängig ist, aus wieviel Elementen dieser Kern sich aufgebaut hat, „für die Annahme dauernder chromatischer Individuen“ nach Boveri¹⁾ erst die richtige Basis gefunden hat, so muß man in allen Fällen, in denen sich das Gesetz in auffallender Weise bestätigt, weitere Beweise für die Autonomie der Chromosomen erblicken. Auf zoologischem Gebiet sind nun in dieser Hinsicht interessante Beobachtungen gemacht worden, z. B., daß ein Bastard zwischen *Ascaris megalocephala univalens*, welches zwei, und *bivalens*, das vier Chromosomen in seinem somatischen Kernen besitzt,²⁾ in allen seinen Kernen drei Chromosomen aufweist, und daß nach zur Straßen³⁾ die durch Befruchtung von *Ascaris*-Rieseneiern, welche durch Kopulation verschiedener Eier gebildet werden, entstehenden Individuen eine je nach der Zahl der kopulierenden Eier verschiedene, bei einem einzelnen Individuum aber in allen Zellen konstante Chromosomenzahl enthalten. Auch botanischerseits hat das Gesetz der Zahlenkonstanz eine schöne Bestätigung gefunden durch den Nachweis, daß ein *Drosera*-Bastard, dessen beide Elternarten die Chromosomenzahlen 20 und 40 besitzen, in allen seinen vegetativen Kernen dreißig aufweist.⁴⁾

Andererseits darf es nicht unerwähnt bleiben, daß gewisse Beobachtungen im Widerspruch mit dem Gesetz der Zahlenkonstanz, und damit auch mit der Hypothese der Chromosomenindividualität zu stehen scheinen. In gewissen Embryosackkernen, den Antipodenkernen, haben Guignard,⁵⁾ Miß Sargant⁶⁾ und Strasburger⁷⁾ öfters Abweichungen von der Chromosomenzahl gefunden, und zwar traten gewöhnlich mehr Chromosomen auf, als die reduzierte Zahl der betreffenden Pflanze betrug. Man hat verschiedentlich eine Erklärung der Frage im Sinne der Individualitätshypothese versucht⁸⁾, doch wäre eine genaue Nachprüfung der Erscheinungen erwünscht.

¹⁾ l. c. 1904.

²⁾ Herla, V., Etude des variations de la mitose chez l'ascaride mégalocephale. (Arch. de Biol. Bd. 13. 1893.)

³⁾ Über die Riesenbildung bei *Ascaris*-Eiern. (Arch. für Entwicklungsmechanik. Bd. VII. 1898.)

⁴⁾ Rosenberg, O., Das Verhalt. d. Chromos. in einer hybriden Pflanze. (Sond.-Abdr. a. d. Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1903.)

⁵⁾ Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire. (Ann. d. sc. nat. Bot. 6e Série. T. XX. 1885. p. 334.)

⁶⁾ The formation of the sexual nuclei in *Lilium Martagon*. (Ann. of Bot. Vol. X. 1896. p. 468.)

⁷⁾ Über Cytoplasmastrukturen, Kern- und Zellteilung. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXX. 1897. p. 403.)

⁸⁾ Vgl. Strasburger, E., l. c. 1904. p. 142 u. Rosenberg, O., l. c. 1904.

Für die von Strasburger beschriebene merkwürdige Erscheinung, daß die auf ungeschlechtlichem Wege aus dem Prothallium von Farnen entstehenden Sprossungen diploidisch sind,¹⁾ geben Farmer, Moore und Digby²⁾ eine Erklärung. Nach ihnen soll das Auftreten der Normalzahl der Chromosomen dadurch zustande kommen, daß der Kern einer Prothalliumzelle in eine Nachbarzelle übertritt, mit deren Kern verschmilzt, und dadurch den Anstoß zur Bildung des Sporophyts gibt. Sie finden nämlich an den Stellen, wo die Sprossungen auftreten, vielfach Zellen mit zwei Kernen. Ob diese Erklärung richtig ist, bedarf noch einer Prüfung.

Einer Erklärung harren noch von Némec³⁾ gemachte Beobachtungen, welcher durch Einwirkung von Chloralhydrat auf Wurzelspitzen in manchen Zellen doppelwertige Kerne erhalten konnte. Die Doppelwertigkeit der Kerne konnte er durch mehrere Kerngenerationen hindurch in den Mitosen feststellen, nach einiger Zeit aber fand er nur noch Kerne mit normaler Chromosomenzahl vor. Némec glaubt, daß durch eine Reduktionsteilung die Normalzahl der Chromosomen in den Kernen wiederhergestellt würde, doch ist dies bloß eine Vermutung, für die keine näheren Anhaltspunkte vorhanden sind.

So gibt es noch eine Anzahl Erscheinungen, die nicht in rechtem Einklang mit der Theorie der Chromosomenindividualität stehen, und die noch eine nähere Untersuchung erheischen. Doch kann man in Anbetracht des großen Beweismateriales, das man zu Gunsten der Theorie angehäuft hat, heute kaum noch an ihrer Giltigkeit zweifeln.

Figurenerklärung.

Die sämtlichen Bilder wurden nach Mikrotomschnitten mit Hilfe der Abbé'schen Camera lucida gezeichnet unter Anwendung der Leitz'schen $\frac{1}{16}$ Ölimmersion und der Okulare 3, 4 und 5.

Fig. 1: Ruhender Kern aus einem jungen Nebenblatt von *Capsella B. p* Ok. 4.

Fig. 2 und 3: *Sisymbrium strictissimum*. Ok. 5.

Fig. 2: Diakinesestadium.

Fig. 3: Ruhender Kern aus einem jungen Nebenblatt.

Fig. 4—6: *Brassica Napus*. Ok. 5.

Fig. 4: Diasterstadium der ersten Teilung in Polansicht.

Fig. 5: Ruhender Kern einer jungen Gefäßzelle.

Fig. 6: Pollenkern.

Fig. 7: Ruhender Kern aus einer jungen Gefäßzelle von *Stenophragma Thalianum*. Ok. 5.

Fig. 8: Aequatorialplatte der ersten Teilung von *Stenophragma Thalianum*. Ok. 5.

¹⁾ Strasburger, Über Reduktionsteilung, Spindelbild. etc. Jena 1900.

²⁾ An the cytologie of apogamie and aposporie. (Proc. of the Royal Soc. Bot. LXXXI. 1903.)

³⁾ Némec, B., Über d. Einwirkung d. Chloralhydrats a. d. Kern- und Zellteilung. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39. 1904.)

210 Laibach, Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen etc.

Fig. 9: Äquatorialplatte der zweiten Teilung von *Stenophragma Thalianum*. Ok. 5.

Fig. 10 und 11: *Algsum Wierzbikii*. Ok. 3.

Fig. 10: Ruhender Kern aus einer jungen Haarzelle.

Fig. 11: Äquatorialplatte der zweiten Teilung.

Fig. 12: Ruhender Kern aus einer jungen Haarzelle von *Algsum argenteum*. Ok. 5.

Fig. 13 und 14: *Iberis pinnata*.

Fig. 13: Diakinesestadium. Ok. 3.

Fig. 14: Ruhender Kern einer Gewebezelle der Blütenregion. Ok. 5.

Fig. 15—20: *Lunaria biennis*.

Fig. 15: Ruhender Kern einer Gewebezelle der Blütenregion. Ok. 5.

Fig. 16: Ruhender Kern einer jungen Haarzelle. Ok. 5.

Fig. 17: Ruhender Kern einer etwas älteren Haarzelle. Ok. 3.

Fig. 18: Ruhender Kern einer noch älteren Haarzelle. Ok. 5.

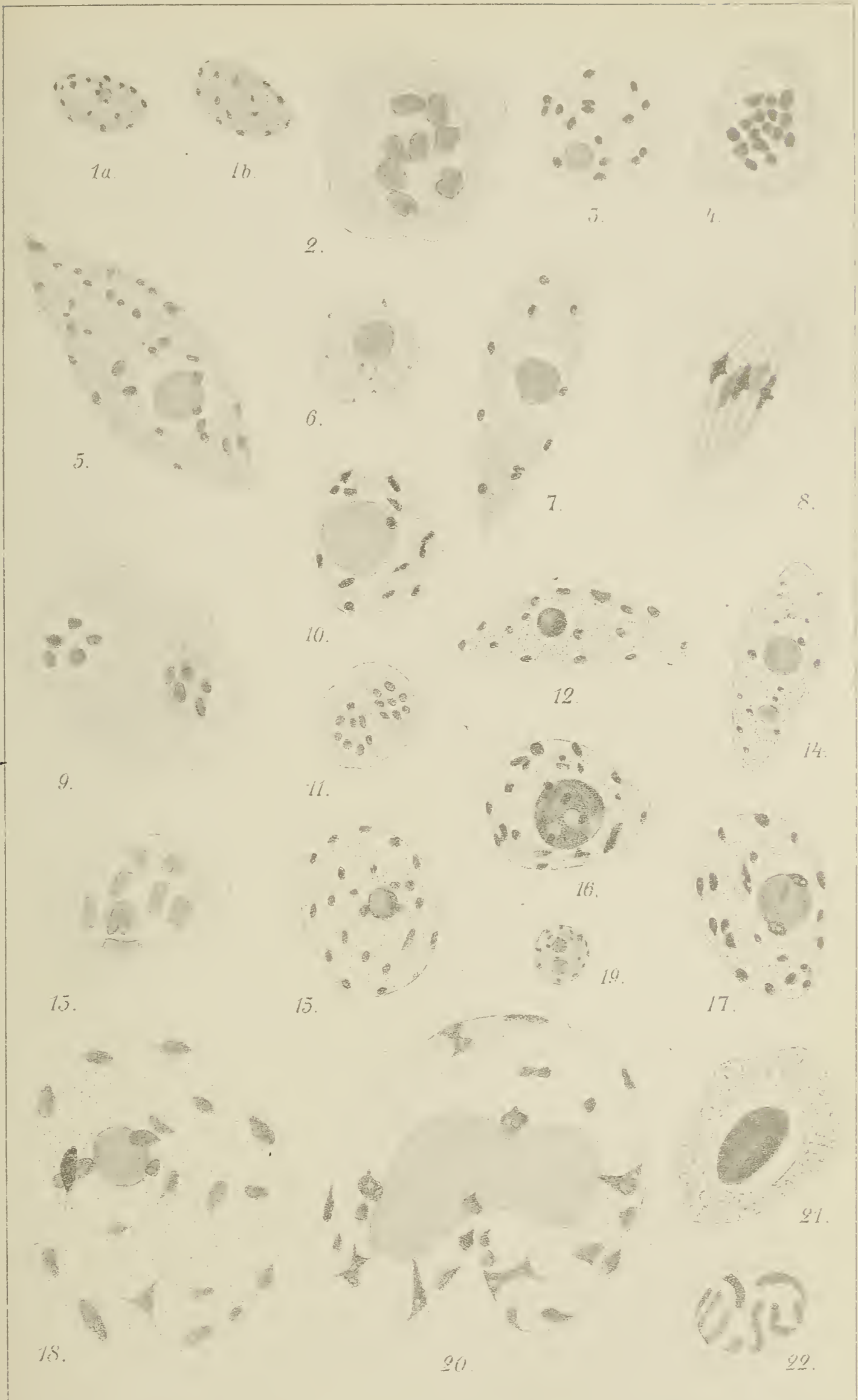
Fig. 19: Ruhender Kern einer Gewebezelle in der Nähe des Vegetationspunktes. Ok. 3.

Fig. 20: Ruhender Kern einer alternden Haarzelle. Ok. 3.

Fig. 21: Ruhender Kern einer Haarzelle von *Hesperis matronalis*. Ok. 5.

Fig. 22: Kern von derselben Pflanze nach vollzogener Sonderung der Chromosomen. Polansicht. Ok. 3.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [BH_22_1](#)

Autor(en)/Author(s): Laibach Friedrich

Artikel/Article: [Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. 191-210](#)