Die Beziehungen des Kernkörperchens zu den Chromosomen und Spindelfasern.

Von P. N. Schürhoff.

(Mit 3 Abbildungen im Text.)

Über die Bedeutung des Kernkörperchens haben die Ansichten häufig gewechselt. Ausführlich wurde das Verhalten des Kernkörperchens bei der Kernteilung zuerst von Zimmermann[1]) untersucht, der darauf aufmerksam machte, daß bei der Karyokinese häufig extranukleare Nukleolen auftreten. Er war der Meinung, daß die Kernkörperchen nicht bei jeder Teilung neugebildet würden, sondern sich stets voneinander ableiteten, so daß er glaubte den Satz aussprechen zu dürfen: Omnis nucleolus e nucleolo.

In seiner „Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns“[3]) kommt derselbe Autor zu dem Ergebnis, daß dieser Satz wahrscheinlich keine allgemeine Gültigkeit habe. Er erwähnt dort bereits die verschiedenen Ansichten über die Beziehungen des Kernkörperchens zu den Chromosomen, der achromatischen Kernfigur, den Centrosomen und der Membranbildung. Von diesen Ansichten kommen für uns nur noch die Anschauungen über die Beziehungen zu den Chromosomen und zu der achromatischen Kernfigur in Betracht. Für den Zusammenhang der letzteren mit den Kernkörperchen trat damals Strasburger auf Grund seiner Untersuchungen an den Pollenmutterzellen von Larix europaea ein; über die Angaben, daß die Nukleolen zur Bildung der Chromosomen verwendet würden, äußert sich Zimmermann folgendermaßen:

„Daß die Substanz der Nukleolen bei der Bildung der Chromosomen Verwendung finden sollte, wurde von Went zunächst damit begründet, daß er in verschiedenen Fällen beobachten konnte, daß die Nukleolen oder die Zerfallsprodukte derselben während des Knäuelstadiums dem Kernfaden anliegen, und daß stellenweise nach dem Verschwinden derselben an dem sonst sehr gleichmäßig dicken Kernfaden lokalisierte Anschwellungen vorhanden waren. Ein Anschmiegen der Chromosomen an die Nukleolen wurde speziell für die Embryosack-

1) Zimmermann, Über das Verhalten der Nukleolen während der Karyokinese. Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Pflanzenzelle, 1893, Bd. II, Heft 1.

2) Zimmermann, Jena 1896.

kerne der Amaryllideen neuerdings auch von Strasburger angegeben. Ferner konnte Farmer bei verschiedenen Lebermoosen, speziell in den Sporenmutterzellen von Fossombronia beobachten, daß die Teilstücke der Nukleolen mit den Chromosomen in Berührung treten.

Einige ähnliche Beobachtungen wurden ferner auch bei tierischen Zellen gemacht. So beobachtete O. Hertwig, daß bei Ascaris Zerfallprodukte der Nukleolen zunächst dem Kernfaden aufgelagert und schließlich ganz von demselben umschlossen wurden. Das gleiche konnte F. Reinke an den Kernen der Mäusemilz feststellen."

„Schließlich sei noch erwähnt, daß ich (Zimmermann) neuerdings an den Kernteilungsfiguren des Embryosack-Wandbelags von Lilium Martagon nach Fixierung mit Chromsäure und Platinchlorid und Färbung mit Fuchsin und Jodgrün in den Endstadien des Spirems beobachten konnte, daß einzelne rote Kugeln, die außerdem auch in großer Zahl in der Umgebung der betreffenden Kerne zu beobachten waren, den violett gefärbten Chromosomen teils seitlich ansaßen, teils auch ganz von denselben aufgenommen waren, so daß sie kleine Auftreibungen an denselben bildeten."

„Derartige Beobachtungen sprechen natürlich sehr dafür, daß Zerfallsprodukte der Nukleolen direkt von den Chromosomen aufgenommen werden, und es wäre jedenfalls wünschenswert, daß einmal mit Hilfe geeigneter Präparationsmethoden die Verbreitung derartiger Erscheinungen festgestellt würde."

„Außerdem wäre nun aber sehr wohl möglich, daß gelöste Nukleolarsubstanz von dem Kernfaden aufgenommen wird und es läßt sich in der Tat das bereits besprochene tinktionelle Verhalten der Chromosomen zugunsten dieser Annahme anführen. Natürlich müßte aber dann die Änderung in dem tinktionellen Verhalten der Chromosomen stets mit dem Verschwinden der Nukleolen oder wenigstens mit einer Abnahme derselben zeitlich zusammenfallen. In der Tat wird denn auch von Went und Farmer u. a. angegeben, daß ein zeitliches Zusammentreffen der beiden genannten Erscheinungen in manchen Fällen nachweisbar ist."

Über die Ansichten von der Bedeutung des Kernkörperchens berichtet im Jahre 1904 Körnicke[1]): „Die Nukleolen in den Kernen der höheren Pflanzen sind verschieden von denjenigen der niederen. Aus denen der niederen gehen direkt Chromosomen hervor oder ihr Material wird bei der Chromosomenbildung verwandt (Mottier,

1) Körnicke, Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Ber. d. D. Bot. Ges. 1903.

Chamberlain). Die der höheren liefern nach Strasburger das Material zur Bildung der kinoplasmatischen Zellbestandteile. Allerdings mehren sich die Angaben, daß auch sie sich an der Chromosomenbildung beteiligen (Gardner, Duggar, Wager, Coker), eine Anschauung, die auf zoologischem Gebiete von Hertwig besonders vertreten wird. Vielleicht haben wir, worauf die neueren Literaturangaben hinweisen, in dem Nukleolus einen Reservestoffkörper vor uns, welcher je nach Bedarf sowohl Kinoplasma- wie Kernfadenmaterial liefert."

Hiernach stand also Strasburger auf dem Standpunkte, daß das Material der Nukleolen der höheren Pflanzen ausschließlich zur Spindelbildung benutzt wird.

Bei den Algen ist nach einheitlicher Auffassung der Nukleolus der Träger der Chromatinsubstanz. Nach Golenkin gehen aber auch bei den Moosen die Chromosomen aus den Kernkörperchen hervor. Zu diesen Angaben paßt auch gut die im freien Zytoplasma erfolgende Spindelbildung bei Selaginella. Hier rückt nach Denke der Kern vor Beginn der Spindelbildung in die Nähe der Wand. In der neben ihm liegenden Zytoplasmapartie treten Kinoplasmafäden auf, die zunächst wirr durcheinander verlaufen, sich alsbald aber zu einer kleinen bipolaren Spindel mit wohlausgebildeten Polen anordnen. Die Spindel nimmt an Größe zu, bis ihre Pole fast die Peripherie der Zelle erreichen; von den Polen nach der Kernwand werden nunmehr feine Kinoplasmafasern ausgesandt, die sich dort festsetzen, sich verkürzen und den Kern so in die Spindel hineinziehen. Erst nachdem der Kern vollständig in die Spindel hineingezogen ist, löst sich die Kernwand auf, von den Polen dringen die Spindelfasern in die Kernhöhle ein[1]).

In der 2 Tage vor seinem Tode abgesandten Niederschrift zur „Pflanzliche Zellen- und Gewebelehre"[2]), die wir also als die letzte Wiedergabe des Standpunktes dieses Forschers auch in bezug auf diese Frage ansehen können, gibt Strasburger seiner Anschauung folgenden Ausdruck: „Hierauf verschwinden im Kerninnern die Kernkörperchen, die zwar schon vorher an Substanz eingebüßt hatten, weil sie zur Ernährung der Chromosomen beitrugen, im übrigen aber noch fortbestanden. Zugleich löst sich die Kernwandung auf, und die Zytoplasmastrahlen wachsen, vermutlich die Substanz der geschwundenen Kernkörperchen hierzu verwendend, von den Polen aus in die Kernhöhle hinein."

---

1) Nach Körnicke, a. a. O.

2) „Die Kultur der Gegenwart." Leipzig und Berlin, 1913.

Hieraus sehen wir, daß Strasburger seine frühere Auffassung nicht aufrecht erhalten hat, sondern dem Kernkörperchen auch eine Rolle in der Ernährung der Chromosomen zuspricht.

Strasburger gelangte zu seinem Standpunkte vor allem auf Grund gewisser morphologischer und färberischer Eigenschaften des Kernkörperchens, während von anderer Seite die Frage durch die Erforschung des chemischen Verhaltens zu klären versucht wurde. So u. a. von Němec[1]), der feststellen konnte, daß sich das Kernkörperchen chemisch sowohl anders verhält, wie die Chromosomen, als auch wie die Spindelfasern. Daß hieraus keine entscheidende Beurteilung herzuleiten ist, ergibt sich z. B. auch daraus, daß die Chromatinkörnchen chemisch sich anders verhalten wie die Chromosomen.

Da das Kernkörperchen keinen unveränderlichen Bestandteil des Kerns darstellt, wie vor allem aus seiner Auflösung bei der Kernteilung hervorgeht, so können chemische Untersuchungen nur feststellen, zu welcher Gruppe von Eiweißkörpern er während der Ruheperiode des Kerns gehört. Darüber, was er während der Mitose darstellt, oder wozu seine Substanz verwendet wird, werden uns chemische Untersuchungen keine Auskunft geben. Ebenso wie uns z. B. die chemische Formel der Stärkekörner keinen unmittelbaren Aufschluß über die jeweilige Verwendung des in ihnen niedergelegten Reservematerials gibt.

Das färberische Verhalten ist ebensowenig ausschlaggebend, denn es stellt nur eine Abart der mikrochemischen Untersuchung dar. Es ist allerdings nicht zu entbehren, da es uns über das Vorhandensein des Kernkörperchens und das gleichzeitige oder nachfolgende Auftreten jener Strukturen unterrichtet, an deren Zustandekommen das Kernkörperchen Teil haben soll. Insofern ist also das färberische Verhalten nur ein Hilfsmittel der morphologischen Untersuchung. Diese ist imstande, uns die besten Untersuchungsergebnisse zu liefern.

Um einen genauen Einblick in das Verhalten des Kernkörperchens während der Kernteilung zu bekommen, halten wir uns am besten an die großen Kerne der Liliazeen und zwar hier wiederum wegen der besonderen Deutlichkeit der Kernbilder an die haploide Generation. Da wir in wesentlicher Weise auch das Zytoplasma zu berücksichtigen haben, so werden wir zweckmäßig die Entwicklungsstadien des Embryosackes zur Untersuchung heranziehen. Derartige Untersuchungen sind in überaus großer Anzahl von ersten Forschern gerade an diesem Material angestellt, so daß die zur Beobachtung gelangenden Bilder

---

1) Němec, Das Problem der Befruchtungsvorgänge, 1910.

in zahlreichen Abhandlungen niedergelegt sind; es erübrigte sich daher im allgemeinen für die vorliegende Besprechung ein besonderes Abbildungsmaterial vorzulegen.

Im Werdegang einer jeden Pflanze tritt ein Augenblick ein, in dem an den Chromatinvorrat außerordentliche Ansprüche gestellt werden; es ist dies der Übergang von der diploiden zur haploiden Generation. Die haploide Generation zeichnet sich durch wesentlich größere Chromosomen aus, als wie sie der diploiden zukommen, und trotz der Verminderung der Anzahl der Chromosomen ist die Chromatinsubstanz in weit größerer Menge in der haploiden Generation vertreten.

Die außerordentliche Zunahme des Chromatins ist zuerst in der Diakinese festzustellen, also vor Beginn der Reduktionsteilung. Nun finden wir gewissermaßen als Beginn der Prophase dieser Teilung das Stadium der Synapsis; vor der Synapsis ist keine wesentliche Zunahme des Chromatins zu bemerken, der Kern hat zwar schon die dem Synapsisstadium entsprechende Größe, und das in der Einzahl oder Mehrzahl vorhandene große Kernkörperchen zeigt bereits an, daß Material für erhöhte Ansprüche an Kernsubstanz bereitgestellt ist.

Das Stadium der Synapsis ist nun dadurch ausgezeichnet, daß sich die Gesamtheit aller fädigen Elemente des Kerns dem Kernkörperchen anlegt. Wenn wir hier von den verschiedenen Theorien, die sich auf die Wechselwirkung der einzelnen Chromosomen beziehen, absehen wollen, so läßt sich andererseits nicht in Abrede stellen, daß es in diesem Stadium zu lebhaften Beziehungen der künftigen Chromosomen zu dem Kernkörperchen kommt. Jedenfalls besitzt das Stadium der Synapsis, von sonstigen Wechselwirkungen abgesehen, auch eine wesentliche ernährungsphysiologische Rolle, indem nämlich während dieser Zeit die Chromosomen dem Kernkörperchen Substanz zu ihrer Vergrößerung entnehmen. Auch die Intensität der Färbung läßt darauf schließen, daß wir in der Diakinese einen wesentlich substanzärmeren Nukleolus vor uns haben als in der Synapsis.

Wenn nun auch der Einwand erhoben werden könnte, daß die Existenzberechtigung des Kernkörperchens etwa zur Zeit der Diakinese nicht mehr gegeben wäre, ist dem entgegenzuhalten, daß die Pflanze in der Beschaffung von Reservematerial nach Möglichkeit über den Bedarf des unbedingt Notwendigen hinausgeht. Da aber die haploide Generation für die höheren Pflanzen eine Vorbedingung für die Erhaltung der Art ist, so erscheint es nicht verwunderlich, wenn in reichlicher Menge die notwendige Substanz für die Bildung der Chromosomen bereitgestellt wird.

Andererseits überrascht uns das Auftreten extranuklearer Nukleolen bei der Reduktionsteilung nicht mehr, denn der Bedarf der Chromosomen an Chromatinsubstanz ist jetzt befriedigt und das überflüssige Reservematerial kann wieder in das Zytoplasma zur weiteren Verwertung ausgestoßen werden. Wir sehen infolgedessen diese extranuklearen Nukleolen auch nach der Telophase der Teilungen im Embryosack bestehen bleiben, eben aus dem Grunde, weil sie nicht mehr zur Vermehrung der Chromatinsubstanz benötigt werden.

Noch einen anderen Schluß können wir aus dem Verhalten der extranuklearen Nukleolen ziehen, nämlich daß die Nukleolarsubstanz nicht in Lösung durch die Kernwand hinausdiffundiert. Die extranuklearen Nukleolen bilden sich bei der Auflösung der Kernwand aus dem Kernkörperchen und zeigen durch ihr längeres Fortbestehen im Zytoplasma an, daß sie einer Umwandlung in zytoplasmatische Bestandteile einen erheblichen Widerstand entgegensetzen. Würde die Nukleolarsubstanz zur Bildung kinoplasmatischer Gebilde, z. B. der Spindelfasern, verwandt, so müßte eine Umwandlung der Kernkörperchen in Kinoplasma ohne Zögern erfolgen, da wir ja bei der Spindelbildung es auch nicht mit einer sehr langsamen Umwandlung von einzelnen organisierten Nukleolarkörperchen in Fasersubstanz zu tun haben, sondern die Spindelbildung in kürzester Zeit zur Ausbildung kommt.

Als besonders geeignetes „klassisches“ Objekt erweist sich für unsere Betrachtungen Lilium Martagon. Die Embryosackmutterzelle enthält einen oder mehrere Kernkörperchen; während der Synapsis findet sich jedoch fast stets nur ein einziges vor; bei der Diakinese treten jedoch häufig wieder mehrere Nukleolen auf. Die Farbstoffspeicherung bei der Färbung mit Anilinfarben nimmt vom Stadium der Synapsis beginnend allmählich mehr und mehr ab, so daß es den Eindruck macht, als ob das Kernkörperchen inhaltsärmer würde. Bei Färbung mit Safranin-Wasserblau werden die Kernkörperchen vom Stadium der Synapsis an meistens rein blau im Gegensatz zu den leuchtend roten Chromosomen gefärbt. Es spielt sich also der Vorgang der Zunahme der Chromosomen gleichzeitig mit der Abnahme der Substanz des Kernkörperchens ab. Zu beachten ist, daß während dieser Zeit die Kernmembran intakt bleibt, so daß ein Austreten der Nukleolarsubstanz nicht anzunehmen ist; allerdings beobachten wir im Stadium der Synapsis regelmäßig, daß das Kernkörperchen der Kernwand direkt anliegt, so daß während dieses Stadiums ein Auftreten von Nukleolarsubstanz nicht ausgeschlossen wäre, doch finden sich im umgebenden Zytoplasma keine Anzeichen für eine derartige Abgabe von Substanz.

Es treten weder in der Umgebung des Kernkörperchens zu dieser Zeit regelmäßig extranukleare Nukleolen auf, noch findet sich hier eine Anhäufung oder Verdichtung der fädigen Zytoplasmastruktur.

Dagegen treten im Stadium der Entwirrung des synaptischen Knäuels im Zytoplasma derbe Fasern in sehr großer Menge auf, so daß fast das gesamte Zytoplasma hierfür verbraucht zu sein scheint; diese Fasern gehen allmählich wieder zuück und sind während der Diakinese wieder verschwunden. Beziehungen zwischen Bildung und Verschwinden dieser Fasern und dem Verhalten des Nukleolus sind nicht aufzufinden.

Diese Strukturänderungen des Zytoplasma sind wiederholt beschrieben worden: „Neben der wie gewöhnlich netzwabigen Struktur, schreibt Mottier, kann man dann dicke Stränge oder Fäden bemerken. Sie stellen eine Art Filz oder eine dichtere Zone im Umkreis des Kerns dar; manchmal treten sie als deutliche sichtbare Massen von dicken, fast parallel verlaufenden Fäden im oberen oder unteren Ende der Zelle hervor, oder sie laufen auch wohl vom Kern in einer oder mehreren Richtungen strahlig nach außen. Auf einem wesentlich späteren Entwicklungsstadium beginnt diese zytoplasmatische Differenzierung zu verschwinden und erst zur Zeit, wo die Spindel erzeugt werden soll, treten neue faserige Strahlungen um den Kern auf. Letztere nehmen beim Dreifarbenverfahren die dem Kinoplasma zukommenden Töne an, während die faserigen Bildungen der jüngeren Zustände sich in ihrem Färbungsvermögen, nach Mottier, von den netzwabigen Teilen des Zytoplasma nicht unterscheiden[1]).“ Strasburger steht unter dem Eindruck, „als wenn zwischen Nukleolarsubstanz und diesen Fibrillen eine bestimmte Beziehung bestehe und ihre Ausbildung durch diffuse Verteilung von Nukleolarsubstanz in der Grundmasse des Zytoplasma, d. h. seinem Kinoplasma bedingt werde.“ Dem ist jedoch entgegenzuhalten, daß, wie schon erwähnt, zwischen dem Kernkörperchen und dem Auftreten bzw. Verschwinden dieser Zytoplasmastrukturen keine Beziehungen nachzuweisen sind, und ein Hinausdiffundieren gelöster Nukleolarsubstanz sich mit dem Verhalten des Nukleolus und vor allem der Entstehung der extranuklearen Nukleolen nicht vereinigen läßt.

Im Stadium der Diakinese beobachtet man nun häufig, daß der Nukleolus in verschiedene kleine Nukleolen zerfällt und während des

---

1) Strasburger, Chromosomenzahlen usw. Jahrb. f. wiss. Bot. 1908, Bd. XLV, pag. 4.

Eindringens und der Bildung der Spindelfasern findet man in dem ursprünglichen Kernraum eine große Anzahl kleiner Körperchen, die als die Reste der Nukleolen anzusprechen sind.

Fassen wir aus diesen Vorgängen die in Betracht kommenden Punkte kurz zusammen, so ergibt sich:

Die Zunahme der Chromosomensubstanz erfolgt gleichzeitig mit der Abnahme der Nukleolarsubstanz.

Fädige Differenzierungen im Zytoplasma während der Prophase treten auf und verschwinden wieder ohne Beziehung zum Kernkörperchen.

Bei der Spindelbildung finden sich die Reste des Kernkörperchens in sehr kleine Nukleolen zerfallen vor, ohne daß sich zwischen Ausbildung der Spindel und Menge an Nukleolarsubstanz Beziehungen ergeben.

Ein weiteres Beispiel für das vom Nukleolus unabhängige Entstehen zytoplasmatischer, wohl ausgebildeter Fasern bilden die Fadenapparate der Synergiden. Während die Bildung der Spindelfasern bei der Mitose einigermaßen im umgekehrten Verhältnis zur Ausbildung des Nukleolus steht, sehen wir den Fadenapparat der Synergiden erst nach völliger Rekonstruktion der Synergidenkerne zur Ausbildung gelangen und wir können jedenfalls sagen, daß keine Beziehungen zwischen Nukleolus und Fadenapparat nachzuweisen sind. Hierbei ist besonders zu betonen, daß der Fadenapparat der Synergiden morphologisch den Spindelfasern sehr nahe steht.

Über die Rolle des Kernkörperchens gewinnen wir ferner ein Urteil aus dem Verhalten der Kerne bei der Befruchtung. Nach Strasburger[1]) wird ein Drittel der Substanz des Spermakerns nach seiner Vereinigung mit dem Eikern zur Bildung eines Kernkörperchens verwendet. Da nun Strasburger dafür eintritt, daß bei der Befruchtung kein männliches Zytoplasma für die Eizelle verwendet wird, so muß dieses Kernkörperchen ausschließlich dem Chromatinbestand des generativen Kerns entstammen. Denn die generativen Kerne enthalten nur das Material der Chromosomen, da nach der Teilung im Pollenschlauch die sehr reduzierte Spindel im Zytoplasma aufgelöst wird, ohne daß ein nachweisbarer Rest davon zurückbleibt; hingegen bleiben die Chromosomen noch längere Zeit als solche erhalten, ohne sich mit einer Kernmembran zu umgeben; es wird aber auch kein

1) Strasburger, Pflanzl. Zellen- und Gewebelehre, s. a. o.

Kernkörperchen angelegt, so daß also die Spermakerne nur dem Chromatinbestand entsprechen. Auch die Angabe, daß ein Drittel der Substanz des Spermakerns, also der Chromosomensubstanz dieses Kerns, in dem neugebildeten Kernkörperchen wiedererscheinen, stimmt zu unseren Beobachtungen, daß auch in anderen Kernen, z. B. der haploiden Generation von Lilium Martagon, die Chromatinsubstanz in den ausgebildeten Chromosomen sich etwa wie 2 : 1 zur Nukleolarsubstanz des ruhenden Kerns verhält.

Wollten wir jedoch annehmen, daß im Eikernnukleolus von den vorhergehenden Teilungen weibliche Substanz für die Spindelfasern aufgespeichert wäre, so würde sich daraus ergeben, daß der Nukleolus der höheren Pflanzen aus männlicher plus weiblicher Chromosomensubstanz und rein weiblicher Spindelfasersubstanz bestände; bei der Entstehung der haploiden männlichen Generation würde also der Nukleolus das Material für die männlichen Chromosomen und dazugehörige weibliche Spindelfasern enthalten. Bei einer derartigen Schlußfolgerung müssen wir notwendigerweise auch die Voraussetzungen dazu ablehnen.

Von Wichtigkeit ist weiterhin auch das Verhalten des Kernkörperchens in solchen Fällen, in denen der Kern auf weitere Teilungen verzichtet hat, wo also eine Spindelbildung überhaupt nicht mehr in Frage kommt; hier müßte eine entsprechende Verminderung der Nukleolarsubstanz zu beobachten sein. Aber derartiges ist nicht nachzuweisen. Es kämen da z. B. die Kerne von einzelligen Haaren, die sich also niemals mehr teilen, in Betracht, ein Material, an dem u. a. Laibach[1]) seine Studien angestellt hat. An den Abbildungen dieses Autors ist aber eine wesentliche Reduktion der Nukleolarsubstanz nicht zu beobachten, obwohl gerade die dort gezeichneten Kerne ihren Chromatinvorrat nur zum Teil an das Kernkörperchen abgegeben haben; im Gegenteil ist zu bemerken, daß der Nukleolus in manchen dieser Kerne sehr groß, ja in Fig. 20 sogar außergewöhnlich groß ist.

Ganz besonders bemerkenswert sind jedoch in dieser Beziehung die Amitosen; ich will hier nur auf die in den Internodialzellen der Charazeen beobachteten und die von mir[2]) im Endosperm bei Ranunculus beschriebenen eingehen, da viele bisher als Amitosen bezeichneten Kernbilder sich als nicht unter den Begriff der Amitose fallend herausgestellt haben.

---

1) Laibach, Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Dissertation, Bonn 1907.

2) Schürhoff, Amitosen von Riesenkernen im Endosperm von Ranunculus acer (Jahrb. f. wiss. Bot. 1915).

Über die Nukleolen der Kerne der Internodialzellen der Charazeen schreibt Strasburger: „Bei Nitella syncarpa fällt ein solcher Vorgang (Wanderung der Nukleolen an die Peripherie des Kerns) nicht als typisch auf, vielmehr nur eine bedeutende Vermehrung der Nukleolen, die zugleich unregelmäßige vielfach gestreckte Formen annehmen und deren Tinktionsfähigkeit wächst .... Reichtum an Nukleolen, Dichte des Gerüstwerkes und dessen verhältnismäßig starke Färbung bleiben die charakteristischen Kennzeichen der sich amitotisch vermehrenden Charazeenkerne [1]).“

Auch die sich amitotisch teilenden Riesenkerne im Endosperm von Ranunculus acer haben zahlreiche große Nukleolen, die ich folgendermaßen beschrieben habe: „Die Nukleolen der Riesenkerne sind stets in der Mehrzahl in jedem Kern vertreten. Bei stark differenzierten Färbungen mit Eisenhämatoxylin erhält man eine fast isolierte Färbung der Nukleolen. An solchen Präparaten läßt sich leicht feststellen, daß die größeren Nukleolen sich in Teilung befinden. Entweder finden wir hantelförmige Bilder oder die Nukleolen zeigen ähnliche Figuren, wie die Amitosen der Riesenkerne.“

Der Reichtum an Nukleolarsubstanz bei den sich amitotisch teilenden Kernen steht im umgekehrten Verhältnis zu dem Gehalt der Kerne an nachweisbarer Chromatinsubstanz, also ist hier wiederum ein Beweis, daß enge Beziehungen zwischen Nukleolar- und Chromatinsubstanz bestehen. Durch Behandlung mit rauchender Salzsäure konnte Strasburger aus den Nitellakernen das Chromatin entfernen: „Das Linin des Gerüstwerkes ruhender Kerne war erhalten, so auch die Nukleolen. Zugleich konnte festgestellt werden, daß das Gerüstwerk der amitotischen Kerne keine merkliche Veränderung erfahren hatte, ebensowenig wie deren Nukleolen. Daraus konnte ich den für meine Aufgabe zunächst genügenden Schluß ziehen, daß in den zur Amitose übergehenden Kernen die Substanz, die man hergebrachterweise als Linin bezeichnet, dauernd zunimmt; und so auch die Nukleolarsubstanz, nicht aber das Chromatin. Die im Vergleich zu den mitotischen Kernen stärkere Tingierbarkeit des Gerüsts der amitotischen Kerne, die sich auch nach der geschilderten Salzsäurebehandlung erhält, dürfte somit auf einer Imprägnierung des Gerüsts dieser Kerne mit Nukleolarsubstanz beruhen.“

Ein weiterer Beweis für die Unabhängigkeit der Spindelfasern

---

1) Strasburger, Einiges über Charazeen und Amitose. Wiesner Festschrift 1908.

von den Kernkörperchen ergibt sich aus dem Verhalten der mit Chloralhydrat behandelten Kernteilungsbilder. Bekanntlich werden durch Chloralhydrat die Spindelfasern aufgelöst, so daß im Anschluß an die erfolgte Kernteilung die Zellteilung nicht durchgeführt wird; es entstehen auf diese Weise didiploide bzw. polydiploide Kerne. Diese Kerne, die also nach Zerstörung der Spindelfasern verschmolzen sind, bilden regelmäßige Nukleolen aus, und zwar kann man häufig feststellen, daß die Anzahl der Nukleolen der der verschmolzenen Kerne entspricht; doch kommt es auch öfter zu einer Verschmelzung der Nukleolen. Diese Nukleolen enthalten also jedenfalls keine Spindelfasersubstanz und doch sind diese Kerne imstande, sich in normaler Weise wieder zu teilen, wobei auch wieder normale Spindelfasern auftreten, die also auch nicht der Nukleolarsubstanz entstammen können.

Ein günstiges Objekt zur Beurteilung eines Zusammenhanges zwischen Kernkörperchen und Spindelfasern geben auch die Kerne im Endosperm ab. Es handelt sich hier bekanntlich um triploide Kerne und es ist wohl kein Zufall, daß wir in manchen Endospermen die Zahl von drei Kernkörperchen vorherrschend finden. Die Anlage der Zellwände erfolgt im Endosperm sehr spät und zwar ist hervorzuheben, daß die Spindelfasern zur Anlage der Membranen frisch angelegt werden. Nun haben sich die Kerne vorher vollkommen ausgebildet und es läßt sich feststellen, daß die Nukleolarsubstanz während der Ausbildung der Spindelfasern für die Membranbildung nicht verringert wird. Hieraus ergibt sich, daß der Phragmoplast unabhängig von den Nukleolen gebildet wird, daß er somit rein zytoplasmatischen Ursprungs ist.

Dies letzte Beispiel zeigt die zeitliche Unabhängigkeit der Zellwandbildung von der reinen Kernteilung in ausgesprochenem Maße; in ähnlicher Weise, wenn auch nicht so auffällig, läßt sich dieser Vorgang an weitlumigen Zellen beobachten, z. B. wenn ältere Parenchymzellen zur Teilung schreiten, wie dies u. a. bei der Bildung des Wundperiderms der Fall ist. Es bleibt unter diesen Umständen den Tochterkernen hinreichend Zeit zur Rekonstruktion, während die Anlage der Zellwand peripher weiter fortschreitet; wir können dann auch feststellen, daß die Tochterkerne bereits vollkommen den Typus des ruhenden Kerns erreicht haben, während die Zellwandbildung noch nicht beendet ist. Die endgültige Fertigstellung der Zellwand und damit das Verschwinden des Phragmoplasten hat auf die Kernkörperchen keine Wirkung mehr. Überhaupt stehen die Tochterkerne mit den Phragmoplasten in den älteren Stadien der Zellwandbildung nur in sehr geringer Verbindung, so daß eine Wanderung der Substanzmasse der Phragmoplasten

nach den Tochterkernen nicht anzunehmen ist; jedenfalls würden sich sonst hierfür morphologische Anzeichen finden lassen. Man kann sich ferner leicht überzeugen, daß die Masse der Spindelfasern bei der Zellwandbildung in weitlumigen Zellen andauernd zunimmt, während die Rückbildung der Tochterkerne und die Rekonstruktion der Nukleolen fortschreitet. Es läßt sich z. B. leicht durch Messen an den bisher veröffentlichten Bildern, die also jedenfalls in dieser Beziehung vollkommen objektiv sind, feststellen, daß der Inhalt der tonnenförmigen Spindelfasern nicht halb so groß ist, wie das Volumen der bei großlumigen Zellen gebildeten Spindelfaserkränze bei derselben Pflanze. Wir sehen also, daß sich die Substanz der Spindelfasern fortwährend vermehrt, während die Nukleolen in den Tochterzellen ausgebildet werden und ihre definitive Größe bekommen. Andererseits müßte mit der Beendigung der Zellwandbildung in weitlumigen Zellen eine plötzliche Vermehrung der Nukleolarsubstanz einsetzen, die der Spindelfasermasse in gewissen Grenzen äquivalent wäre. Es läßt sich aber feststellen, daß die Ausbildung der Nukleolen mit dem Verschwinden der Spindelfasern in embryonalen Zellen und mit dem Fortbestehen bzw. der Zunahme derselben in älteren Parenchymzellen in keiner Beziehung steht.

Daß aber die Beziehungen zwischen Kernkörperchen und Chromosomen sich nicht nur durch das reziproke Verhältnis ihrer Substanzmasse dokumentieren, sondern auch der unmittelbaren Beobachtung zugängig sind, dafür gelang es mir ein typisches Beispiel in den Kernen der Konnektive von Arum maculatum aufzufinden. Während die Pollenkörner in den Pollensäcken bereits ihr zweikerniges Stadium erreicht haben, und die Kerne des Periplasmodiums sich auflösen, kommt es in den Kernen des Konnektivs zu einer Aussonderung der Chromosomen, ohne daß jedoch die Kernwand aufgelöst wird, oder daß sich Spindelfasern im umgebenden Zytoplasma bilden. Es finden auch keine vereinzelten Teilungen während dieser Zeit im Konnektiv statt. Hier ist nun in deutlichster Weise zu beobachten, daß mit der Erhöhung der Färbbarkeit der Chromatinkomplexe eine Verminderung des Inhaltes des oder der Kernkörperchen Hand in Hand geht. Bei der von mir angewandten Doppelfärbung Safranin-Wasserblau findet man zuerst das Kernkörperchen intensiv rot gefärbt, während das Kernretikulum blau mit violetten Körnchen erscheint; je mehr sich aber das Chromatin zu den einzelnen Chromosomen konzentriert und dabei eine rote Färbung annimmt, um so mehr geht die Farbe des Kernkörperchens, das in diesem Stadium stets eine Vakuole zeigt, in ein zartes Violett über, bis es

endlich kaum noch sichtbar blaugrau gefärbt erscheint (Fig. 2). Eine Vakuole läßt sich nicht mehr erkennen, hingegen sind die Chromosomen jetzt leuchtend rot gefärbt.

In diesen Präparaten ließ sich ferner ein direkter Zusammenhang zwischen Kernkörperchen und Chromosomen beobachten. Das Kernkörperchen zeigt sich nach den ihm zunächst liegenden Chromosomen hin in spitze Vorsprünge ausgezogen, die mit den Chromosomen durch direkte Fortsätze verbunden sind. Zuerst sind die Kernkörperchen stärker gefärbt als die Chromosomen (Fig. 3) und zeigen nur eine kleine Vakuole; in späteren Stadien (Fig. 1) vergrößert sich die Vakuole und

Fig. 1—3. Arum maculatum. Kerne aus dem Konnektiv. *N* Kernkörperchen. Vergr. 1400fach.

die Chromosomen erscheinen stärker gefärbt als das Kernkörperchen. Die Färbung des Kernkörperchens, das in Fig. 1 dargestellt ist, war in der Mitte matt rötlich; diese Vakuole war von einem kräftigen roten Ring umzogen, der an der Peripherie des Kernkörperchens in ein mattes Blauviolett überging. Die Verbindungsfäden mit den Chromosomen waren rötlich-violett und die Chromosomen ebenfalls rötlich-violett. Die Fig. 2 stellt einen Kern dar, in dem die Chromosomen intensiv gefärbt sind, während das runde Kernkörperchen kaum noch zu erkennen ist. Jedenfalls ist es einleuchtend, daß dies Kernkörperchen keinen Reservebestand für Spindelfasern mehr enthält und es kann sich aus dem Verhalten des Kernkörperchens in diesen Kernen nur der Schluß ergeben, daß die ganze Substanz des Kernkörperchens bei der Aussonderung der Chromosomen verbraucht wurde. Auch ist klar, daß die direkte Verbindung zwischen Kernkörperchen und Chromosomen, wie sich aus der Form des Kernkörperchens und seinem färberischen Verhalten ergibt, dazu dient, um die Substanz des Kernkörperchens unmittelbar an die Chromosomen abzugeben.

Diese Bilder von Arum maculatum decken sich dem Wesen nach

ganz mit den Abbildungen, die Moll[1]) von den Kernen von Spirogyra crassa gibt, wo auch die einzelnen Chromosomen mit dem an dieser Stelle zugespitzten Nucleolus in Verbindung stehen.

Daß sich andererseits die Substanz der Spindelfasern bzw. des fädig differenzierten Kinoplasma auch in „extranuklearen Nukleolen", welcher Ausdruck mir hierfür jedoch völlig unzutreffend erscheint, verwandeln kann, dafür lassen sich verschiedene Beispiele bringen. Im besonderen finden wir derartige individualisierte Reservestoffkörper bei der Keimung des Pollenkorns; die generative Zelle zeigt z. B. bei den Liliaceen sich wie die kinoplasmatischen Bestandteile der Zellen gefärbt. „Schon vor, besonders deutlich aber bei der Keimung des Pollenkorns, treten in ihrem Inneren regelmäßig rundliche, meist aber in die Länge gezogene, stäbchenförmige, in der Färbung sich wie Nukleolen verhaltende Körperchen auf und zwar oft in großer Menge. Auch Mottier fielen diese auf. Er teilt darüber folgendes mit: Im Zytoplasma der generativen Zellen können oft ein oder mehrere Körper beobachtet werden, die sich ganz wie extranukleare Nukleolen färben, was sie in der Tat auch sind[2])."

Ebenso kann man beobachten, daß bei den bekannten Chloroformierungsversuchen bei Einstellung der Kernteilung an der Stelle der Spindelfasern sich derartige organisierte Reservestoffkörper bilden: „Die Spindelfasern sind körnig fixiert, und hier und da ist dies körnige Plasma zu dichteren klumpenförmigen Massen kondensiert[3])". Mir scheinen diese Tatsachen dafür zu sprechen, daß sich das Kinoplasma in Gestalt individualisierter Reservestoffkörper in den Zellen niederschlagen kann, daß aber eine Wanderung in den Kern hinein unter solchen Umständen höchst überflüssig sein müßte.

Wir finden demnach an unseren verschiedensten Beispielen, daß die Entwicklung der Chromosomen stets mit einer Reduktion der Nukleolarsubstanz verbunden ist, und daß gleichzeitig mit der Rückbildung der Chromosomen eine Neubildung des Kernkörperchens verläuft. Auch eine direkte Abgabe der Nukleolarsubstanz an die Chromosomen läßt sich beobachten.

Zwischen dem Verhalten der Spindelfasern und dem des Kernkörperchens bestehen keine Gesetzmäßigkeiten. Daß bei der Karyokinese mit der Abnahme der Nukleolarsubstanz die Spindelfasern auf-

1) Moll, Observations on Karyokinesis in Spirogyra (Verh. d. K. Akad. d. Wetdensch. te Amsterdam. Sekt. II D. I., 1893).

2) Koernicke, Centrosomen bei Angiospermen? Flora 1906, Heft 2.

3) Němec, Das Problem der Befruchtungsvorgänge. Berlin 1910.

treten, hat keine ursächliche Bedeutung, da gleichzeitig die Chromosomen sich aussondern und die Nukleolarsubstanz aufnehmen, wie sich aus solchen Beispielen ergibt, wo sich im „ruhenden" Kern die Chromosomen ausbilden unter gleichzeitigem Verbrauch der Nukleolarsubstanz.

Wir müssen daher annehmen, daß das Kernkörperchen einen Reservebestandteil für den Chromatinvorrat des Kerns darstellt; es ist aber ausgeschlossen, daß das Kernkörperchen zur Bildung der Spindelfasern bzw. des Phragmoplasten Verwendung findet. Wir müssen vielmehr die Spindelfasern als rein zytoplasmatische Gebilde auffassen, die ohne unmittelbare Substanzabgabe des Kerns sich jederzeit aus dem Zytoplasma differenzieren können.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: 110

Autor(en)/Author(s): Schürhoff Paul Norbert

Artikel/Article: Die Beziehungen des Kernkörperchens zu den Chromosomen und Spindelfasern 52-66