Bemerkungen zur meiotischen und somatischen Kernteilung bei einigen Monokotylen.

Von Karl Suessenguth.

Mit 21 Abbildungen im Text.

I. Die meiotische Teilung bei Rhoeo discolor.

Von jeher haben die Commelinaceen die Aufmerksamkeit der Zytologen auf sich gelenkt, und zwar war es die Gattung Tradescantia, an deren männlichen Gonotokonten und Gonen man des öfteren das Problem der Reduktionsteilung zu klären suchte.

Die bisher untersuchten Arten besitzen haploid 12 Chromosomen. In Rhoeo discolor entdeckte ich nun ein Objekt, an dem die Klarheit der Bilder, welche Tradescantia auszeichnet, mit einer geringeren Chromosomenzahl vereinigt ist.

In der Haplophase ließen sich nämlich sechs, in den Teilungen von Kernen der Wurzelspitzen und der Antherenwandung 12 Chromosomen feststellen.

Die Färbung erfolgte bei den Mikrotomschnitten mit Heidenhain-Hämatoxylin, die Fixierung mit dem Gemisch nach Gilson-Petrunkewitsch. Für den Verfolg der heterotypischen Teilung, insbesondere die Beobachtung der späteren Prophasen lieferte die einfache Färbung mit Methylgrün-Essigsäure sehr gute Bilder. Sie ermöglichte es auch in der heterotypischen Telophase mühelos das Vorhandensein von sechs Chromosomen festzustellen.

Die Untersuchung der prosynaptischen Stadien bot nichts wesentlich Neues. Das Leptonema und Diplonema entspricht dem Typus wie er von vielen Liliifloren her bekannt ist. Im Diplonemastadium beginnt der Kernfaden sich gliederweise zu kontrahieren. Er muß zweifellos als „kontinuierlich" bezeichnet werden. (Ein wenigstens zeitweise „kontinuierliches" Spirem beobachtete ich ferner im Embryosack-Mutterkern von Hydrocleis nymphoides und in den Kernen der Wurzelspitze von

Rhoeo discolor. Für die Kerne der Wurzelspitzen von Galtonia candicans und die der Pollenmutterzellen von Dioscorea nipponica kann ich die „Kontinuität" nicht mit gleicher Sicherheit behaupten. Doch entspricht auch hier ein länger verfolgbares Band stets mehreren bzw. vielen Chromosomen.) Ob sich das Spirem zuerst unter Fortdauer der Kontraktion in die haploide Anzahl bivalenter Einheiten quersegmentiert, wie Strasburger 1904 für Galtonia angab, konnte ich nicht feststellen.

Dagegen ließ sich zweifelsfrei konstatieren, daß das Spirem im Gegensatz zu dem mancher zoologischer Objekte zum Schluß in zwölf — also die Diploidzahl — deutlich gesonderter chromatischer Einheiten zerfällt (Fig. 1). Diese liegen, der früheren Anordnung im Spiralband entsprechend hintereinander und lassen im günstigsten Fall die in Fig. 1 *a* angegebene Struktur erkennen. Das heißt, es ist eine Längslinie zu erkennen und eine quere hellere Stelle, die man als „Querkerbe" deuten kann. Das Chromosom stellt also einen vierfach gegliederten Körper dar.

War der Verlauf der Prophasen schon relativ wenig kompliziert, so stellt die anschließende heterotypische Teilung erst recht einen sehr einfachen Vorgang dar. Die 12 Chromosomen vereinigen sich nämlich nicht als Gemini, die Diakinese fehlt also, vielmehr setzt die Spindel direkt an das spiralige Konvolut an. Von je zwei Chromosomen, die in einer geraden, in S-Form oder typischer Schleife hintereinander liegen, gelangt jedes an einen anderen Spindelpol. (Fig. 3 stellt den einen Chromosomensatz in der Anaphase dar.) Schon in der Anaphase tritt der Längsspalt der Chromosomen mit größerer Deutlichkeit hervor, die Telophase läßt Bilder erkennen, wie sie die Figuren 1 *b*, 1 *c*, 2 und 4 wiedergeben.

Dabei ist es am häufigsten der Fall, daß die vier Enden des Chromosoms auseinanderspreizen, mitunter entstehen jedoch auch Figuren von der Art, wie in 1 *b* dargestellt, deren drei Querkerben jedoch deutlich darauf hinweisen, daß man es nicht etwa mit einem in vier Längsteile segmentierten Chromosom zu tun hat, sondern mit einem, dessen Längsspalt sich anomal über die Mitte hinaus fortgesetzt hat.

In der Telophase sind die Chromosomen am leichtesten und mit absoluter Sicherheit zählbar. Nicht immer gelangen sechs an jeden Pol; mehrmals zählte ich nur fünf, in einem Falle sieben (Fig. 4).

Ähnliche, auf die gleiche Weise zu deutende Figuren erhielt ich in der heterotypischen Telophase bei Thalia dealbata (Marantaceae) und einer Palme, Chamaedorea Karwinskiana (Fig. 5). Im letzteren Fall

trennen sich die Chromosomen H-förmig in Längshälften; in der Mitte verbindet sie noch eine zarte Brücke (Fig. 6), dann schwindet auch

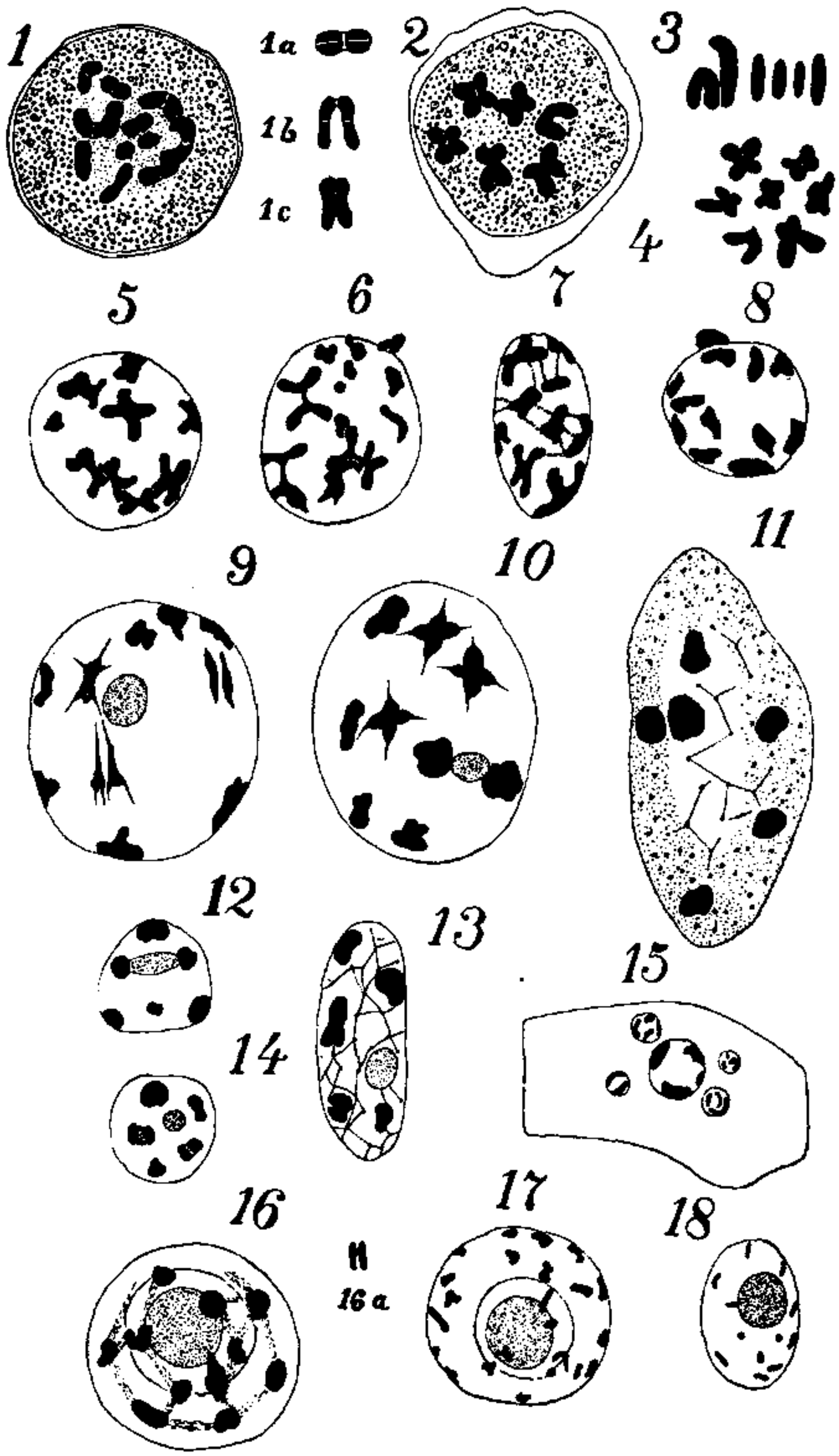

Fig. 1—18.

Fig. 1, 2, 4, 9—14, 16—18 gezeichnet bei Vergr. 2050. Fig. 5—8 gezeichnet bei Verg. 2000. Fig. 15 schwächer, 1 *a*, *b*, *c*, 3 und 16 *a* stärker vergr. Im Druck auf ca. $^2/_3$ verkleinert. Erklärung im Text.

diese (Fig. 7, Mitte), so daß aus x chromatischen Einheiten durch Längsspaltung 2 x in ± großer Regelmäßigkeit hervorgehen. In der Pro- und Metaphase der homoeotypischen Teilung sind wiederum nur x Einheiten vorhanden, von denen ich annehme, daß sie durch Wiedervereinigung der temporär getrennten Längshälften zustande kommen. Man sieht also, daß die Parallellagerung chromatischer Elemente in diesem Falle mit einer „Parasyndese" gar nichts zu tun hat.

Fig. 8 zeigt einen Kern in der Telophase der homoeotypischen Teilung mit einfachen Chromosomen (ebenfalls von Chamaedorea Karwinskiana).

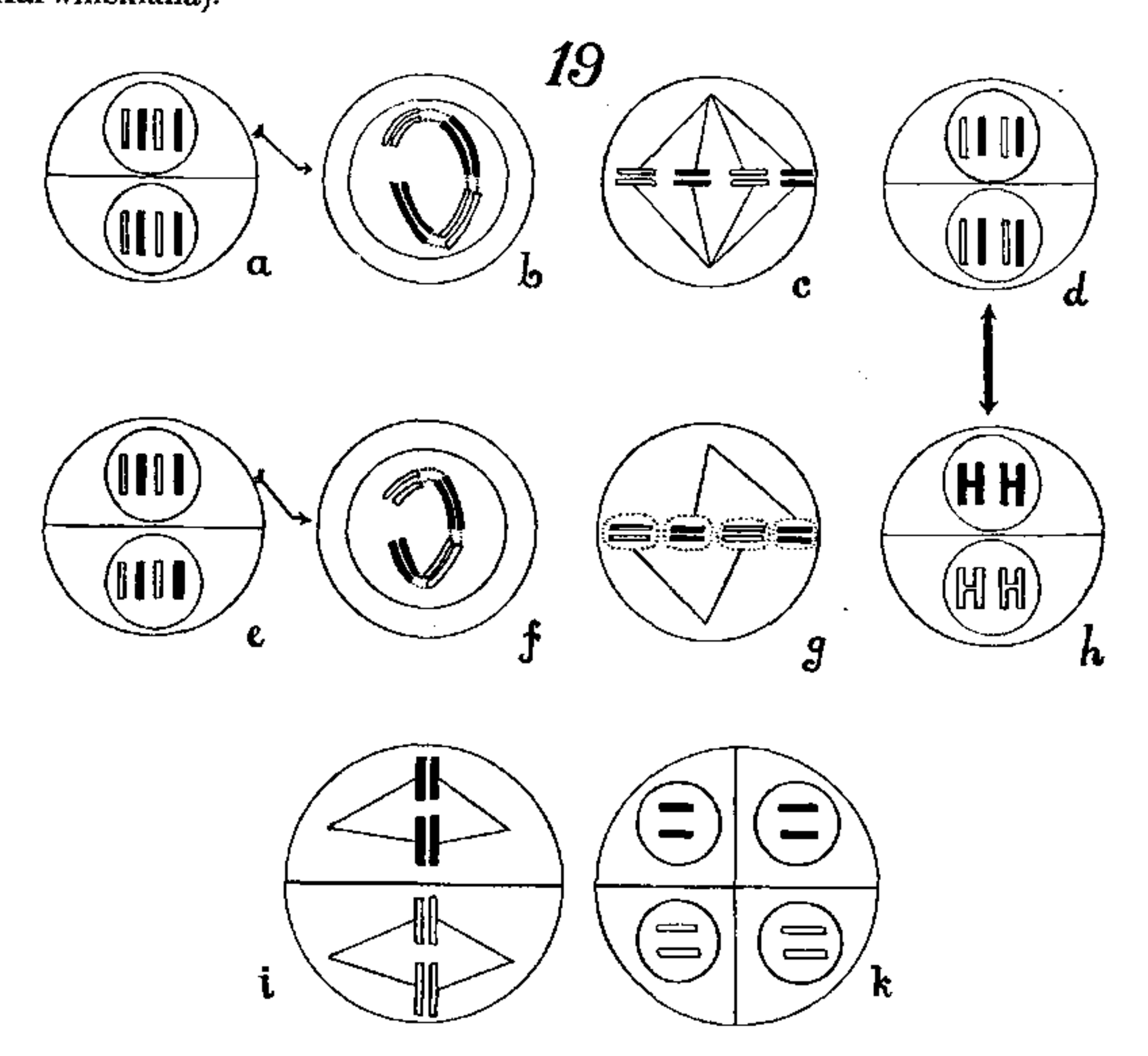

Fig. 19.

Das Resultat der Untersuchung bei Rhoeo ist folgendes: in der heterotypischen Metaphase ist die Diploidzahl hintereinander liegender, vierteiliger Chromosomen vorhanden. In die beiden Tochterkerne gelangen je sechs vierteilige Chromosomen. Das bedeutet, die heterotypische Teilung führt nur zu einer numerischen Scheinreduktion.

Die Abb. 19 stellt diese Behauptung im einzelnen schematisch klar. Die Figuren *a—d* entsprechen der somatischen Teilung bei Rhoeo discolor. In der Telophase a sind im Einzelkern vier Chromosomen angenommen. Bezeichnen wir das chromatische Individuum mit c, so wird der Kerninhalt repräsentiert durch die Formel $2x \cdot c$. Das somatische Diplonema (b) und ebenso die Metaphase (c) enthalten acht Chromatinindividuen, der Anordnung entsprechend durch die Formel $2x(c+c)$ ausgedrückt. Man kann sagen, der Kern ist transitorisch tetraploid. Die vollzogene Teilung (d) reduziert den Chromosomensatz pro Kern auf die 2 x-Zahl. ($2x \cdot c$ für jeden Tochterkern.) — Fig. *e—k* erläutern den Vorgang für die meiotische Teilung. In e, der Telophase der vorausgehenden somatischen Teilung ist der Kerninhalt wiederum $2x \cdot c$, im Diplonema (f) und in der Metaphase (g) der heterotypischen Teilung $2x(c+c)$. Die Telophase der heterotypischen Teilung (h) spaltet für die zwei Kerne in $x \cdot (c+c) + x \cdot (c+c)$. Für die Telophase der homoeotypischen Teilung ergibt sich, da vier Kerne vorhanden sind, die Formel $x \cdot c + x \cdot c + x \cdot c + x \cdot c$. Daraus folgt: die somatische Telophase (d) ist der Individualqualität nach gleich der Telophase der heterotypischen Teilung, denn $2x \cdot c = x \cdot (c+c)$.

Die Kerne der heterotypischen Telophase sind noch als qualitativ diploid zu bezeichnen. Die Bildung des eigentlichen Haplonten, der tatsächlich die halbe Zahl an Chromatinindividuen enthält, erfolgt erst im zweiten (homoeotypischen) Teilungsschritt.

Durch die gegebene Schlußfolgerung ist auch die Notwendigkeit der Entstehung von vier Gonen erklärt.

Es besteht — für das Beispiel von Rhoeo — keine Veranlassung, die 12 hintereinanderliegenden Chromosomen des heterotypischen Pachynemas nicht als homolog anzunehmen den 12, die aus dem kontinuierlichen „Diplonema" der somatischen Prophase hervorgehen. Dafür spricht außer der Zahl die Form der „chromosomes entrelacés", wie sie Grégoire (La Cellule, Bd. XVI) für somatische Kerne von Trillium abgebildet hat.

Der prinzipielle Unterschied zwischen somatischer und heterotypischer Teilung liegt für Rhoeo darin, daß letzterenfalls die Chromosomenlängstrennung unterbleibt. Was bei der somatischen Teilung auf einmal erreicht wird, ist bei der meiotischen auf zwei Schritte verteilt. Auf Grund der Betrachtung der Endstadien sind wir zu den Schluß berechtigt, daß die Prophasen der somatischen und heterotypischen Teilung gleich verlaufen, in diesem Falle metasyndetisch.

II. Über die Paarung chromatischer Einheiten in somatischen Kernen.

Die Angaben über das Vorkommen gepaarter chromatischer Einheiten in somatischen Kernen lassen sich in zwei Gruppen teilen: solche, die sich auf Ruhekerne beziehen und solche, welche die paarige Zusammengehörigkeit der Chromosomen in der Metaphase behandeln.

Für die Beobachtung der Chromosomenpaarung in den „Ruhestadien" eignen sich vornehmlich Kerne des Capsellatyps (Rosenberg), also solche, die die chromatischen Individuen jederzeit zählbar erkennen lassen. Die Kerne des Fritillariatyps usw. fallen daher von vornherein weg. Kerne der ersten Art findet man vor allem bei den Cruciferen und hier machte Laibach an Sisymbrium strictissimum die Beobachtung, daß ein Teil der Chromosomen sich im Ruhekern paarweise nähert. Als günstiges Material für die vorliegende Untersuchung können die Cruciferen indes nicht gelten. Allyssum saxatile und Iberis amara wenigstens, die ich untersuchte, weisen allzu kleine Kerne auf. Die gleiche Angabe wie bei Laibach findet man bei Strasburger 1909 für Kerne der Samenanlagen und sonstiger junger Blütenteile der Thymelaeacee Wikstroemia indica. (Weiteres unten.)

Eine deutlichere paarweise Näherung eventuell bis zur Vereinigung beschreibt der gleiche Autor für die „Prophase" der Nucellarzellen von Daphne Mezereum und anderen Daphne-Arten (mit 9 bivalenten Chromosomen statt 18) und bei Gnidia, ebenfalls einer Thymelaeacee. — Rosenberg wiederum zählte (Svensk Botanisk Tidskrift, Bd. III) in Ruhekernen von Crepis virens sechs und drei Chromosomen: ein weiterer Fall durch paarweise Näherung entstandener Plurivalenz.

Schiller fand in somatischen Kernen tetradenförmige Prochromosomen bei Copepoden nach Behandlung der Zellen mit einem Narkotikum in x-Zahl, Krimmel beobachtete das Zusammenlegen zweier chromatischer Einheiten zu einer auch ohne diese Beeinflussung (vgl. Tischler 1910).

Für die ruhenden Kerne von Pollenmutterzellen von Thalictrum purpurascens und Calycanthus floridus beschrieb Overton 1906 paarweise genäherte Prochromosomen. 1909 dehnte er seine Angaben auf die somatischen Ruhekerne derselben Pflanzen und die von Campanula grandis und Helleborus foetidus aus. Hervorzuheben ist aus Overtons Darstellung, daß diese prosynaptische Paarung als deutliche Parasyndese abgebildet und beschrieben wird. Während es sich hier um dikotyle Pflanzen handelte, bemerkte Miyake 1906 bei seiner Untersuchung

der Monokotylen nur in den Kernen der Pollenmutterzellen von Galtonia candicans eine paarweise Vereinigung der Prochromosomen. Er ist geneigt dieselbe als Metasyndese zu deuten.

Weitere Fälle paarweiser Näherung beobachtete Rosenberg 1908 in Tapetenkernen, Lagerberg 1909 „sehr deutlich" an Kernen der Früchte von Adoxa Moschatellina, Tischler 1910 an somatischen Kernen von Musa sapientum var. Dole u. Cladi. Tischler sagt: „Während in einigen Fällen sich die Übereinstimmung der Prochromosomenzahl mit der diploiden sicher konstatieren ließ, bestand andererseits eine ziemlich ausgeprägte Tendenz je zwei, manchmal auch mehr Chromosomen zu einem Mittelpunkt zusammentreten zu lassen." Dieses öftere Zutagetreten der haploiden Zahl nennt Tischler pseudohaploid, weil keine Reduktionsteilung durch solch einfaches Aneinanderlegen ausgelöst werde.

Meine Beobachtungen an Dioscorea sinuata, die ich an mit den Fixierflüssigkeiten nach Gilson-Petrunkewitsch und Juel fixiertem Material ausführte, zeitigten nachstehende Resultate: die diploide Zahl der Chromosomen in den Kernplatten der Wurzelspitzen beträgt angenähert 24. Die ganz genaue Zahl kann ich auch nach der Prüfung einer großen Anzahl von Kernplatten nicht angeben, da einige Chromosomen häufig mit den Enden aneinanderhängen. Die Pollenmutterzellkerne im Diakinesestadium weisen etwa 12 Gemini auf (vgl. Fig. 10). Fig. 9, die eine frühe Diakinese darstellt, läßt an zwei Stellen eine Parasyndese annehmen. In ruhenden Kernen der Wurzelspitzen finden sich vielfach ungefähr 20—25 chromatische Körper (Fig. 17), und zwar bleiben diese wie beim Capsellatyp stets scharf konturiert. Gleichzeitig treten aber auch zahlreiche Kerne auf — vielleicht 50 % der gesamten —, welche nur etwa halb so viel, dafür aber größere chromatische Einheiten enthalten, die durch ein ziemlich grobes Liningerüst verbunden sind (Fig. 16). Daß diese pseudohaploide Zahl durch paarweise Vereinigung der Chromosomen entsteht, ist außer Zweifel. Bei der außerordentlichen Kleinheit des Objektes ist die Art der Aneinanderlagerung nur in seltenen Fällen festzustellen. Mitunter sah ich Figuren, wie sie Abbildung 16*a* widergibt, die auf eine Parasyndese schließen lassen.

Natürlich findet man auch häufig Kerne mit Zahlen, die zwischen der angegebenen Haploid- und Diploidzahl schwanken. Schärfe der Konturen und gleichmäßige Größe der chromatischen Einheiten lassen jedoch die Annahme einer beliebigen Agglutination hinfällig erscheinen.

Unter 10 Einheiten treten erst in Kernen älterer Partien der Wurzelspitzen auf, und zwar besteht hier eine ziemlich ausgeprägte Tendenz, 5—6 Komplexe zu bilden. In Kernplatten habe ich selten weniger als 20 Chromosomen gezählt, so daß die Paarung sich also im allgemeinen nur auf die Ruhestadien erstreckt.

Das häufig zu beobachtende Auftreten von zwei eventuell drei Kernen in den Zellen der Wurzelspitzen wurde bereits 1898 von Pirotta und Buscalioni, später von Nemeč konstatiert. In den Primordialzellen, welche später durch Fusion die großen Gefäße bilden, zählte ich bis neun Kerne, die aus normalen Mitosen hervorgehen. Ein Einfluß auf die Zahl der enthaltenen chromatischen Einheiten tritt in keiner Weise zutage. Auch bei Allyssum saxatile, Asphodelus albus und Thalia dealbata sind mitunter mehrere Kerne in den Periblemzellen der Wurzelspitzen vorhanden. In den Tapetenzellen von Dioscorea sinuata zählte ich bis zu fünf, die hier offenbar durch Fragmentation entstehen (Fig. 15).

Kerne aus anderen jungen Organen von Dioscorea sinuata in der Nähe des Vegetationspunktes, jungen Samenanlagen (Integumente, Chalaza), Placenta, jungen Fruchtknoten und Blütenstielen weisen fast immer eine Prochromosomenzahl auf, die zwischen 5 und 14 schwankt und einesteils nach 12, anderenteils nach 6 hinzuneigen scheint (Fig. 12, 13, 14). Die Prochromosomenpaare unterscheiden sich durch ihre Färbung deutlich von den schwächer getönten, vielfach im Anschluß an sie auftretenden Nukleolen (Fig. 12). Auch hier erfolgt die Teilung sicher fast stets mit der vollen Diploidzahl. Häufig läßt sich feststellen, daß ein Komplex aus mehreren zusammengesetzt ist, eine Tatsache, welche die Zählung natürlich beeinträchtigt.

Über die Sexualkerne derselben Pflanze ist anzuführen: der ruhende Embryosackmutterkern läßt die haploide Zahl tetradenförmiger Prochromosomen erkennen. Die kleineren Kerne der später verdrängten Megasporen enthalten meist etwa die Hälfte dieser Zahl.

Die Kerne des nach dem nukleären Typ sich gestaltenden Endosperms endlich besitzen in der Telophase zuerst ungefähr 12 chromatische Einheiten (statt 36 triploid), die dann weiterhin ± paarweise zusammenschließen, so daß man schließlich, während noch die Phragmoblasten bestehen, meist etwa sechs Karyosomen antrifft, die ihre Zusammensetzung aus mehreren vielfach deutlich erkennen lassen (Fig. 11). Natürlich kommt auch hier nicht immer eine reguläre Konjugation zustande. Man hat dann, wie auch in den somatischen Kernen, oft den Eindruck, wenn z. B. fünf große Komplexe vorliegen und zwei kleine,

daß die letzteren durch irgendeine Störung an ihrer Vereinigung gehindert wurden. Dieselbe Vermutung hat Tischler 1910 für Musa Dole ausgesprochen. Außerdem ist wahrscheinlich, daß die Paarungen, die in allen angeführten Fällen zur Verschmelzung führen, nicht ganz synchron erfolgen.

Kommt die Haploidzahl chromatischer Einheiten zustande, so hat jeder Komplex als bivalent, bei Vorliegen der hemiploiden Zahl als tetravalent zu gelten.

	Zahl der chromatischen Einheiten	Kerndurchmesser
Kerne der Wurzelspitze	2 x	11—12 μ
Kerne der Wurzelspitze	x	11—12 μ
Kerne älterer Partien der Achsenorgane	$\frac{x}{2}$	Länge 7—10 μ, Breite 5—6,5 μ
Kerne aus jungen Blütenteilen	$\frac{x}{2}$	5,6—7 μ oder Länge 8—10 μ, Breite 4—7 μ
Kerne aus jungen Blütenteilen	x	7,2 μ oder Länge 7—17 μ, Breite 5,7 μ
Kern der Pollenmutterzelle (Prophase)	x	11,5—13,5 μ
Kern der persistierenden Megaspore	x	Länge 8 μ, Breite 6 μ
Kern der verdrängten Megasporen	$\frac{x}{2}$	5,5—6 μ
Endospermkerne (Telophase)	$\frac{x}{2}$	Länge 15,5 μ, Breite 6 μ

Wir folgern aus der gegebenen Übersicht — allerdings nur für die vegetativen Organe — eine relative Gesetzmäßigkeit, indem höheren Karyosomenzahlen ein größerer Kerninhalt entspricht.

Die männlichen Pflanzen von Dioscorea sinuata und nipponica erwiesen sich wegen der noch kleineren Kerne als ungeeignet für die Untersuchung. Doch liegen auch hier anscheinend ganz ähnliche Verhältnisse vor.

Sehr deutliche Prochromosomen fand ich auch noch in den Kernen von Thalia dealbata (Fig. 18). Auch hier wechselt ihre Zahl. In Kernen der Wurzelspitzen und der Epidermis der Blütenstiele zählte ich 12 im Grundgewebe der Blütenstiele mitunter 6—7 Karyosomen. Die diploide Zahl, deren Feststellung in der Metaphase wegen der enormen Kleinheit schwierig ist, beträgt meines Erachtens 12. Eine Paarung der Prochromosomen in den Ruhestadien ist für die Kerne der Wurzelspitzen in diesem Falle also nicht zu konstatieren. In

kleinen Pleromkernen von Rhoeo discolor ($2x = 12$) und Tapetenkernen und Kernen aus jungen Carpellen von Chamaedorea Karwinskiana ($2x = 26$) ebenfalls hie und da 6—7 chromatische Einheiten.

Die wahrscheinlich gemachte „Parasyndese" der Prochromosomen in somatischen Kernen läßt bereits vermuten, daß die Dioscoreakerne zu denen der Dipteren ein Analogon bieten. Bei diesen hat man es nach den Arbeiten von Stevens, Metz u. a. mit einer Parasyndese zu tun, und zwar lassen auch die Prochromosomen somatischer Kerne eine „side by side approximation" erkennen. Es handelt sich hierbei nicht um gelegentliche, ± zufällige Anordnungen, sondern um eine bei allen Dipteren charakteristische Erscheinung. In allen diploiden Kernen dauert die generelle paarweise Vereinigung während der ganzen Teilung an. In den frühen und späten Stadien ist sie am innigsten, in der Metaphase am lockersten. In der Prophase zeigt das Verhalten der Paare auffallende Ähnlichkeit mit den synaptischen Phänomenen. Später ergibt sich die Parasyndese gleichgroßer Chromosomenpaarlinge. Bei der heterotypischen Teilung werden die beiden Paarlinge getrennt und direkt den Spindelpolen zugeführt, bei der somatischen weichen sie erst noch auseinander und der Längsspalt tritt in Funktion. Ich sehe in diesem ganzen Prozeß ein weiteres Beispiel, daß sich somatische und heterotypische Teilung nicht von Anfang an prinzipiell zu unterscheiden brauchen. Es bleibt aber einstweilen noch die Frage offen, ob bei botanischen Objekten die gleichgroßen Chromosomenpaarlinge der Metaphasen auch aus einer rückgängig gemachten „Parasyndese" hervorgehen.

Für das Auftreten solcher Paare in den Kernplatten somatischer Teilungen bei Objekten mit verschieden großen Chromosomen sind so viele Zytologen, sowohl auf zoologischem wie botanischem Gebiet eingetreten, daß darüber heute kein Zweifel mehr bestehen kann. An Botanikern nenne ich Strasburger, Nemeč, Clemens Müller, Sykes, Geerts, Gates, Stomps, Kuwada, Tahara und Ishikawa. In haploiden oder Sexualkernen, um dies vorauszunehmen, ließen sie sich an botanischen Objekten nur selten nachweisen. Nemeč fand 1910 im Endosperm von Ranunculus Ficaria nebeneinander Gruppen von zwei und allerdings seltener, auch solche von drei, Marchal 1912 in der Diakinese seiner aposporen Amblystegium serpens-Rassen solche zu je vier Chromosomen. In der Diakinese der bivalenten Rasse (24 Chr.) soll in sehr charakteristischer Weise die Mehrzahl der Chromosomen zu Vierergruppen zusammentreten. Der vorliegende Fall bestimmte Tischler zu der Annahme, hier liege ein „Spezialfall einer offenbar weitgehenden Gesetzmäßigkeit" vor.

Ob einige andere Fälle, in denen eine auffallende Verringerung in der Chromosomenzahl der Metaphase angegeben wird, als Beispiel durch Verschmelzung bedingter Plurivalenz zu deuten sind, ist noch fraglich. Ich meine hier z. B. die Angabe von Samuelsson 1913, daß in Embryosackmutterzellen von Empetrum nigrum 7—8 (in Pollenmutterzellen ca. 30) Chromosomen zu beobachten sein sollen, ferner daß die Endosperm-Kernplatten von Clematis recta nur 16 (Guignard), die von Hippophaë rhamnoides 7—8 chromatische Elemente (Servettaz 1909) enthalten. Tischler hält beide Zahlen für zu niedrig, weil 16 und 18 als Triploidzahlen nicht denkbar seien.

Ein anderer Fall aber ist genauer geprüft, nämlich der von Wikstroemia indica (Strasburger und Winkler), bei der die x-Zahl (Pollenmutterkern-Diakinese) 26 beträgt.

Die Ruhekerne junger Blüten und Samenanlagen besitzen 6—12 chromatische Körper, in der Metaphase liegen 20—24 vor, also immer weniger als theoretisch nach $2x = 52$ zu fordern sind. Wikstroemia zeigt also in den Mitosen einen extremen Fall des Unterbleibens der Chromosomentrennung. Auffallend ist die Übereinstimmung dieses Objekts mit Dioscorea, was die Reduktion auf die x- und halb-x-Zahl anlangt:

	Diploid	Haploid	Ruhekerne der Wurzelspitzen	Kerne der jungen vegetativen Organe	
				Metaphase	Interphase
Wikstroemia . .	2 x	x	—	x	$< \frac{x}{2}$
Dioscorea . . .	2 x	x	x	2 x, selten x	$\frac{x}{2}$

An botanischen Objekten ist das Unterbleiben der Chromosomentrennung in der Metaphase nur noch von Nemeč an Ricinus zanzebariensis nachgewiesen worden. Hier treten im Wurzelmeristem neben typischen Kernplatten mit 20, atypische, bivalentpaarige mit 10 Chromosomen auf. Die Angaben von Nemeč konnte ich an Ricinus communis durchaus bestätigen. (Keimlinge aus Samen von Ricinus communis, die nur halb so groß waren wie die normalen, wiesen ebenfalls 20 Chromosomen diploid auf.) Vereinzelt trifft man den analogen Fall auch bei Dioscorea. Hier fand ich in der Metaphase mitunter 12 chromatische Elemente, oder es waren auch diese wieder paarweise genähert, so daß nur 6—7 „Chromosomen" zu zählen waren. Immerhin sind das seltene Ausnahmefälle. Sowohl bei Ricinus wie bei Dioscorea ge-

wann ich den Eindruck, daß die Pseudoreduktion auf die Haploidzahl dadurch entsteht, daß die Parasyndese der Prochromosomen bis in die Metaphase hinein nicht rückgängig gemacht wird. Wird sie rückgängig, so erhalten wir die Diploidzahl, wobei die ehemals gepaarten Chromosomen noch deutlich zu erkennen sind. Die Art des Rückgangs kann bei Dioscorea als Auseinanderklappen bezeichnet werden. (Ähnliche Fälle von diminutiver Plurivalenz sind aus verschiedenen Tiergruppen bekannt geworden: von Ascidien, Planarien, Seeigeln, Schnecken und Copepoden, bei denen die bivalenten Chromosomen auch während der Metaphase in den somatischen Kernen vereinigt bleiben und erst in der Anaphase ihren zwei Komponenten nach zerfallen.)

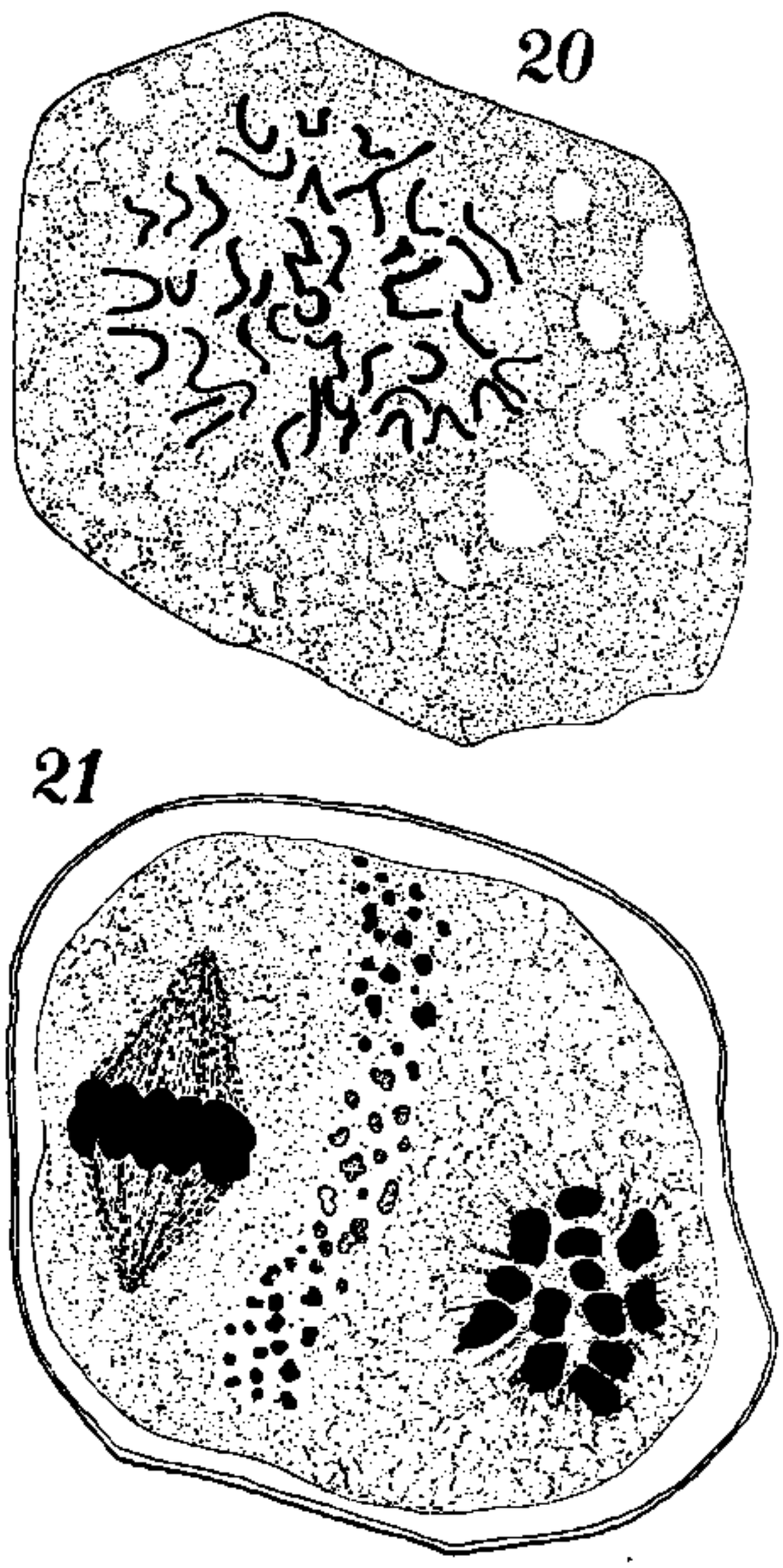

Fig. 20 gezeichnet bei Verg. 2050, Fig. 21 bei Vergr. 2085. Im Druck auf $^2/_3$ verkleinert. Fig. 20. Kernplatte aus der Wurzelspitze von Asphodelus albus. Die randständigen Chromosomen paarig angeordnet. — Erklärung zu Fig. 21 im Text.

Für eine Parasyndese somatischer wie heterotypischer Prochromosomen trat schon früher Overton für einige dikotyle Pflanzen ein, während Müller 1912 und Strasburger 1907 (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, S. 429), die ihre Studien an somatischen Kernen von Monokotylen machten, die Paarung erst in der Metaphase beginnen lassen. Strasburger sagt l. c.: „Tatsächlich folgen die homologen (= gleichgroßen) Chromosomen in dem den Knäuel bildenden, aus dem Gerüstwerk des Kerns herausgesonderten Faden fortlaufend aufeinander und erst eine später stattfindende Gruppierung bringt sie in eine ± parallele, sie als Paare kennzeichnende Lage.“ Miyake, der die Paarung der heterotypischen Prochromosomen

nur bei Galtonia candicans beobachtete, ist gleichfalls geneigt, sie als Metasyndese zu deuten.

Nach meinen eigenen Untersuchungen, die sich auf somatische Prophasen von Rhoeo, Hydrocleis, Galtonia und Asphodelus (vgl. auch Fig. 20), also ebenfalls Monokotyle erstreckten, hat Strasburger völlig recht mit dieser Angabe. Demnach würden sich die untersuchten Dikotylen, wie auch Dioscorea prinzipiell anders verhalten.

Diskussion.

Es wurde im Vorausgehenden für zwei Fälle die Anschauung vertreten, die heterotypische Teilung unterscheide sich nur in ihrem Schlußstadium prinzipiell von der somatischen. Daß die Entscheidung, ob eine angebahnte Teilung heterotypisch oder somatisch hinausgehen soll, tatsächlich erst sehr spät fällt, wird durch folgende Tatsachen wahrscheinlich gemacht: Vielfach beginnen Sexualkerne scheinbar mit den Vorstadien der Reduktionsteilung, ohne daß hernach eine solche einsetzt. Auf diesen Fall haben Häcker und Goldschmidt zoologischerseits aufmerksam gemacht, an botanischen Beispielen wären etwa zu nennen die Archesporkerne von Taraxacum (nach Juel, Svensk. Akad. Handl., Bd. XXXIX, Nr. 4, 1905), die Synapsis mit Diplonema und Diakinese erkennen lassen. Die kurzklumpigen Diakinese-Chromosomen spalten sich dann und die Spalthälften strecken sich zu Fäden. Erst nach der Diakinese geht der Kern also zur somatischen Teilung über. Als ähnlichen Fall nennt Ernst („Bastardierung als Ursache der Apogamie, S. 243) Antennaria alpina, die bis zur Synapsis geht, beides Beispiele diploider Parthenogenesis. Lagerberg (Svensk. Akad. Handl., Bd. XLIV, 1909) fand im spezifisch leitenden Gewebe der Griffelbasen von Sambucus der Synapsis und Diakinese gleichkommende Stadien. Daß sich hier eine Reduktionsteilung ergeben sollte — was L. nicht angibt — ist zum mindesten unwahrscheinlich. Den Zustand der Synapsis als prinzipiell unterscheidendes Kriterium zu betrachten, ist nicht angebracht, nachdem sie z. B. Tröndle (Zeitschr. f. Bot. 1911, Bd. III) in den beiden Gametenkernen junger Zygoten von Spirogyra nachgewiesen hat und auch sonst in somatischen Kernen öfters ähnliche Stadien beobachtet wurden (vgl. auch Metz, Arbeiten über Dipterenkerne), während umgekehrt den Gonotokonten vieler zoologischer Objekte ein typisches Synapsisstadium fehlt.

Für das Beispiel von Rhoeo folgere ich also, daß erst im Stadium des diploidzähligen Pachynema es sich entscheidet, ob eine Reduktions-

teilung (reine Querkerbenteilung) oder eine somatische (Querkerben- plus Längsteilung) erfolgen soll. Diakinetische Gemini werden bei Rhoeo nicht gebildet. Aber auch bei deren Auftreten durch Umklappen und eventuelle Umschlingung würde an dem Sachverhalt in toto nichts geändert. Maßgeblich ist nur die stattfindende oder ausbleibende prochromosomale Paarung.

Die Erklärung, in somatischen Kernen träten vereinzelt essentiell unwichtige Aneinanderlagerungen auf, dürfte bei der Verbreitung der behandelten Erscheinung unstatthaft sein.

Für die vorliegenden Vorgänge wird man im Einklang mit der Individualitätstheorie den Zellkern nicht als strukturiertes Organ, sondern als ein Cönobium äquidistant angeordneter Elementarorganismen (der Chromosomen) aufzufassen haben, als einen Chromosomenstaat im Zellenstaate. Die paarweise Konjugation der Chromosomen bildet in manchen Fällen einen integrierenden Bestandteil sämtlicher Mitosen. Gehen wir, entsprechend der Hypothese vom Vorhandensein eines väterlichen und eines mütterlichen Chromosomensatzes im somatischen Kern noch einen Schritt weiter, so ergibt sich für eben diese Fälle vom rein zytologischen Standpunkte ausgehend, daß der Kern eine Zönospore oder Zönozygote, und zwar heterozygotischer Natur (heterozygotisch natürlich nicht im Sinne der Vererbungstheorie) darstellt. Sein Inhalt wird von zwei Isogametensätzen gebildet. Die paarweise Konjugation homologer Gameten ermöglicht erst die Aufspaltung in Tochterchromosomen. Oder anders ausgedrückt: vor jeder Teilung erfolgt eine Neukonjugation, infolge deren die Zahl der chromatischen Individuen sich auf das Doppelte vermehrt.

Die beiden Ruhekerntypen von Fritillaria (Asphodelus, Rhoeo) und Dioscorea lassen sich etwa vergleichen: der erste einem Zönobium von Hydrodictyon, der zweite einer Gregarinenzygote mit zwei Sätzen von Gameten, die paarweise, und zwar je zwei aus verschiedenem Satze konjugieren, um dann in Teilung (Vermehrung) überzugehen.

Vererbungstheoretisch ist bei der Paarung (Parasyndese) somatischer Prochromosomen die Möglichkeit des Substanzaustausches ebenso gegeben wie in der Prosynapsis usw. der Reduktionsteilung, speziell könnte vielleicht das Auftreten der vegetativen Bastardspaltung damit in Beziehung gebracht werden.

Das Auftreten der großen Sexualkerne innerhalb der am Achsenende sehr kleinen somatischen dürfte der Auxosporenbildung bei Diatomeen zu vergleichen sein. Auf allzubedeutende Volumenverminderung folgt selbstregulativ eine plötzliche Vergrößerung.

Zu der Frage betreffend die Konstanz der Größe und Form der Chromosomenpaarlinge in den Metaphasen will ich bemerken: meine Beobachtungen an Galtonia, als dem günstigsten botanischen Objekt, sprechen nicht eben für das Auftreten konstanter Größenverhältnisse, desgleichen nicht die in vielen Fällen - nicht in allen — völllge Veränderung der Chromosomenform in der heterotypischen Metaphase. Es bleibt zu erwägen, ob nicht die längeren Chromosomenpaare den äquatorialen Spiremschlingen (als den weiteren), die kürzeren den polaren (als den engeren, stärker gekrümmten) entsprechen und der Faden durch gliederweise Kontraktion zerfällt, wobei — wie es tatsächlich fast immer der Fall ist — die kurzen Chromosomenpaare in die Mitte der Kernplatte gelangen, die langen in die Peripherie.

Nachtrag.

In den weniger stark ausdifferenzierten homöotypischen Telophasen der männlichen Gonotokonten von Chamaedorea Karwinskiana finden sich sehr zahlreiche dunkelgefärbte Körperchen, die, in einem Ring angeordnet, den Äquator der ehemals vorhandenen, heterotypischen Kerntonne umgeben (Fig. 21). Es handelt sich hier jedenfalls um Allin-Ante (vgl. A. Meyer, Analyse der Zelle, pag. 161). Die Bilder erinnern lebhaft an die, welche zoologischerseits Mewes von der Verteilung der Chondriosomen in den männlichen Sexualzellen von Pygaera gegeben hat. Zur Zeit der heterotypischen Teilung treten die genannten Körperchen weniger scharf hervor. Sie besitzen 2—4 lappige Struktur und werden schließlich gleichmäßig auf die vier Gonen verteilt. Zur Bildung eines Nebenkernes wie etwa bei Spermatozoen kommt es nicht.

Die heterotypischen Kernplatten von Chamaedorea Karwinskiana eignen sich wegen ihrer kurzgedrungenen Chromosomen (vgl. Fig. 21) vorzüglich zur Zählung. Diese ergab in 35 Fällen die Zahl 13, in zwei Fällen 12, in zwei Fällen 14, so daß also 13 als x-Zahl zu gelten hat. Es wurden nur ganz einwandfreie Kernplatten herangezogen.

Geschlechtschromosomen sind, wie aus der Zählung der homoeotypischen Metaphasen hervorgeht, auch bei dieser dioezischen Pflanze nicht vorhanden.

Die Angabe von Nemeč, daß in älteren Geweben die Chromosomenzahl sich verringere (z. B. in Epidermiszellen von Alium cepa 8 statt 16. Vgl. „Über abnorme Kernteilungen in der Wurzelspitze von Alium cepa“, Prag 1898, Sitz.-Ber. Böhm. Ges. d. Wiss.) scheint in neuerer Zeit nicht auf andere Objekte Ausdehnung erfahren zu

haben. An Hydrocleis nymphoides untersuchte ich Kernplatten der Wurzelspitze, der jungen Perigonblätter, Antheren, Fruchtblätter, Integumente und des Nucellus. Die Zählung der Aster- und Diasterplatten ergab jedoch immer ungefähr 12 Chromosomen, die oft deutlich paarweise angeordnet waren.

In kleineren Pleromzellen der Wurzeln von Galtonia candicans dagegen, die normal 16 Chromosomen hat, fand ich mitunter 8 oder 9, so daß Strasburgers Angabe, es kämen gelegentlich 8 und 12 vor, gerechtfertigt erscheint.

In Präparaten der Wurzelspitzen von Alium cepa, die mit der Lösung nach Gilson-Petrunkewitsch fixiert waren, besaßen die Chromosomen schon im Spirem, besonders aber in der Metaphase moniliforme Struktur. Die Zahl der hintereinander liegenden Chromomere konnte pro Chromosom bei ziemlicher Konstanz auf zehn geschätzt werden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: 114

Autor(en)/Author(s): Suessenguth Karl

Artikel/Article: Bemerkungen zur meiotischen und somatischen Kernteilung bei einigen Monokotylen 313-328