Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich.

Von **O. Rosenberg.**

Hierzu 7 Textfiguren.

In seinem neulich herausgegebenen Werke über die chromatische Substanz [1]) hat Boveri seine Ansicht über die sog. Chromosomenindividualität in folgender Weise formuliert: „Ich betrachte die sogenannten chromatischen Segmente oder Elemente als Individuen, ich möchte sagen elementarste Organismen, die in der Zelle ihre selbständige Existenz führen. Die Form derselben, wie wir sie in den Mitosen finden, als Fäden oder Stäbchen, ist ihre typische Gestalt, ihre Ruheform.“ „Im sogenannten ruhenden Kern sind diese Gebilde im Zustand ihrer Tätigkeit.“

Die Individualitätshypothese hat viele Anhänger erworben; eine grofse Menge Beweismaterial, besonders zoologischerseits, ist angehäuft worden. Über die Art und den Grad der „Individualität“ der Chromosomen sind wohl die Meinungen unter den Anhängern der Hypothese verschieden. Die meisten derselben meinen doch vorläufig nur, dafs die Chromosomen eines Kerns nicht nur während der Mitose vorhanden sind, sondern auch noch im Ruhestadium des Kerns fortbestehen, obwohl da nicht immer deutlich sichtbar; sie machen ein immerwährend vorhandenes Organ des Kerns aus. Häcker [2]) drückt dieses so aus, dafs er sagt, die Individualitätshypothese nimmt „eine individuelle, von Kerngeneration zu Kerngeneration sich forterhaltende Selbständigkeit der Chromosomen“ an.

Ich brauche nicht auf die verschiedenen Erscheinungen einzugehen, die als mehr oder weniger zwingende Beweise für obige Hypothese angeführt worden sind. Es scheint mir, dafs der sicherste Beweis für die Existenz einer Chromosomenindividualität dadurch gewonnen wird, dafs man die Persistenz der Chromosomen auch im Ruhestadium des Kerns feststellt. Es liegt nicht im Bereiche dieser Arbeit den zoologischen Teil unseres Problems zu behandeln, ich will mich nur auf dem pflanzlichen Gebiet bewegen um zu zeigen,

---

1) Boveri, Th., Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena 1904, pag. 9.

2) Häcker, V., Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena 1899, pag. 161.

wie auch hier gewisse Erscheinungen ganz bestimmt für die Persistenz der Chromosomen sprechen.

Zuerst wurde ich durch das Verhalten der Chromosomen in einem Bastarde von zwei *Drosera*arten mit verschiedener Chromosomenzahl veranlafst, hier einen Beweis für die Hypothese zu finden. Doch bei Untersuchung der Keimzellbildung fand ich[1]), dafs in den Pollenmutterzellen eine verschiedene Zahl von Chromosomen auftritt, nämlich die reduzierte Zahl der somatischen Kerne sowohl des Bastardes wie auch der Elternarten. Wenn die Individualitätshypothese richtig wäre, „so müfste das Zurückgehen zu der Zahl der Eltern durch eine abweichende Kernteilung geschehen, wobei der eine Tochterkern 20 und der andere 10 Chromosomen bekommen sollte". 10 und 20 waren die red. Chromosomenzahlen der Eltern. Eine solche Karyokinese konnte ich nicht finden. In einer neulich erschienenen Arbeit sagt Cannon[2]), betreffend der Chromosomenindividualität, dafs „it is difficult to reconcile Rosenberg's results with the idea, that the Chromosoms are distinct morphological entities". Es ist mir jedoch jetzt[3]) gelungen zu zeigen, dafs das genannte eigentümliche Verhalten der Chromosomen des *Drosera*bastardes bei der Keimzellbildung keineswegs gegen die Chromosomenindividualität spricht, sondern ganz gut damit in Einklang steht.

Indessen bin ich auf einem anderen Wege zu der Überzeugung geführt worden, dafs die Chromosomen in Wirklichkeit nicht nur zwischen zwei Kernteilungen, sondern auch später im eigentlichen Ruhestadium, in vollständig ausgewachsenen Zellen noch fortbestehen.

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 granulierte Grundmasse, die von den allgemeinen Kernfarben sehr schwach gefärbt wird; in dieser Grundmasse und besonders an deren Peripherie liegt eine Anzahl gröfserer und kleinerer Körnchen, die die Kernfarben stark aufspeichern (Fig. 1). Dafs die genannten Körner nicht etwa kleinere Nucleolen sind, zeigt der Umstand, dafs

---

1) Rosenberg, O., Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. Berichte d. Deutschen Botan. Gesellschaft, Bd. XXI, Berlin 1903.

2) Cannon, W. A., Studies in plant hybrids: The spermatogenesis of hybrid Peas. Contrib. New York Botanical Garden Nr. 45, 1903.

3) Rosenberg, O., Über die Tetradenteilung eines Droserabastardes. Ber. d. Deutschen Botan. Ges., Bd. XXII, 1904.

dieselben von dem bekannten Hof nicht umgeben sind, wie derselbe so oft für den echten Nucleolus beschrieben worden ist.

In der botanischen Literatur kommen oft Angaben über diese sog. Chromatinkörner vor. Rosen[1]) hat in seiner Arbeit über Chromatophilie gezeigt, dafs sich bei verschiedenen Farbmischungen die Körner in den Ruhekernen different färben und sich dabei als Eunucleolen und Pseudonucleolen unterscheiden lassen. Rosen hat auch nachgewiesen, dafs die Pseudonucleolen „ihrer Substanz nach für identisch mit dem chromatischen Kerngerüst“ zu halten sind und zwar auf Grund ihres Verhaltens während der Kernteilungen. Sie beteiligen sich an der Bildung der Kernfäden; „ja ihre Substanz macht die Hauptmasse der Kernfäden aus. Ganz anders die Eunucleolen.“



Fig. 1. *Capsella Bursa pastoris.* Kern aus dem Integument eines halbreifen Samens.

Zacharias[2]) hat die Struktur der ruhenden Kerne sehr eingehend untersucht. In *Cucurbita Pepo* beschreibt er die Kerne folgendermafsen: „Die Zellkerne zeigen in Alkohol eine gerüstartige Grundmasse, welcher ein Nucleolus und eine gröfsere Anzahl kleiner den ‚Nebennucleolen‘ oder ‚Pseudonucleolen‘ mancher Autoren entsprechender Körperchen eingebettet sind.“ „In manchen Fällen war festzustellen, dafs sie ausschliefslich in der Peripherie des Kerns lagen.“ „Im Leben liefsen sich die ‚Pseudonucleolen‘ in den Kernen von Haarzellen erkennen.“ Die Pseudonucleolen zeigten sich bei Anwendung verschiedener Reagentien (sowohl Farbstoffmischungen wie künstlicher Magensaft) als nucleinhaltig. Zacharias bezeichnet diese Körner als Nucleinkörper.

Wie schon bemerkt, zeigt sich die genannte Struktur der Ruhekerne nur bei gewissen Pflanzen; bei anderen dagegen kann man in den Ruhekernen keine solche Differenzierung des Kerngerüsts in einer chromatinarmen Grundmasse unterscheiden und nimmt keine an der Peripherie gelagerten, bestimmt abgegrenzten Körner wahr. Das Kerngerüst hat die Form dünner und dicker Fäden, die netzartig verzweigt und anastomosierend sind und zahl-

---

1) Rosen, Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. — Beiträge zur Biologie d. Pflanzen, herausg. von F. Cohn, Bd. V 1892.

2) Über das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen. Flora 1895, Ergänzungsband.

reiche, sehr kleine, fast unscheinbare Chromatinkörner haben, wodurch das Kerngerüst als gleichförmig gefärbt erscheint. Diese Struktur hat auch Rosen für die Kerne von *Hyacinthus* beschrieben, wo die Pseudonucleolen „aufserordentlich klein sind“. Solche Kerne kommen sehr oft z. B. unter den Liliaceen und Ranunculaceen vor. Oft kann man dabei dickere, mehr oder weniger verzweigte Fäden sehen, welche die Farben besonders aufspeichern. Ich möchte diesen Typus der Kürze halber als *Fritillaria*typus bezeichnen, die erstere dagegen als *Capsella*typus.

Gleichzeitig ist mir aufgefallen, dafs die Chromosomen der genannten Pflanzen eine bestimmte Verschiedenheit zeigen. Im *Fritillaria*typus sind dieselben in den Mitosen sehr langgestreckte, fadenförmige Segmente; im *Capsella*typus kurze, retanguläre oder kugelige Stäbchen, vorausgesetzt, dafs es sich um dasselbe Stadium handelt; bekanntlich ist nämlich die Chromosomenlänge oft während der verschiedenen Kernteilungsphasen verschieden.

Diese Erwägungen haben mich veranlafst, eine genauere Untersuchung der chromatischen Substanz im Ruhestadium des Kerns vorzunehmen. Zwar hat sich dabei gezeigt, dafs nicht immer Kerne mit kurzen Chromosomen im Ruhestadium zum *Capsella*typus gehören; doch im allgemeinen traf die Verschiedenheit zu und ich fand daraus meine Vermutung berechtigt, dafs eine direkte Beziehung zwischen den Chromosomen und den „Pseudonucleolen“ vorhanden sei. Es ist nicht nur so wie Rosen das ausdrückt, dafs „ihre Substanz die Hauptmasse der Kernfäden“ ausmachen soll, sondern es stellen diese Chromatinkörner selbst jedes für sich ein Chromosom dar. Ich werde im folgenden diese Annahme näher begründen.



Fig. 2. *Capsella.* Kern aus dem Embryoträger.

Capsella Bursa pastoris ist ein ausgezeichnetes Objekt dafür, die Chromosomen im Ruhestadium des Kerns zu demonstrieren. Fig. 2 stellt einen Kern in zwei naheliegenden Serienschnitten von einer voll ausgewachsenen Zelle des Embryoträgers vor. Das betreffende Objekt war in Carnoys Alkohol-Chloroform-Essigsäure fixiert und mit Fuchsin-Methylenblau gefärbt. Im Kern erkennt man den grofsen Nucleolus und ein feines, fast granuliertes Gerüstwerk, das die Kernfarben entweder gar nicht oder doch nur sehr schwach aufspeichert. An der Kernmembran liegt eine Anzahl von Methylenblau stark gefärbter, ziemlich gleich grofser Körner, die scharf vom

Gerüstwerk abgegrenzt sind. Es sind diese Körner ohne Zweifel mit den „Pseudonucleolen“ vergleichbar. Wie schon oben gesagt, bin ich der Meinung, dafs diese Körner die Chromosomen darstellen und zwar deshalb, weil die Zahl derselben genau mit der Chromosomenzahl in den Mitosen dieser Pflanze übereinstimmt.

Zuerst glaubte ich, wie wohl auch am meisten angenommen wird, dafs diese Körner in verschiedener und wechselnder Zahl in den Kernen auftreten. Zu meiner Verwunderung fand ich jedoch, dafs ihre Zahl im allgemeinen ziemlich genau mit der der Chromosomen zusammenfällt. Die Zahl der Chromosomen in *Capsella* ist 32, wie ich durch Zählungen während des Metaphasenstadiums der Kerne im Embryo gefunden habe. In unserer Figur 2 sind auch deutlich 32 Körner vorhanden. Durch diese Beobachtung, welche durch eine grofse Anzahl ähnlicher Fälle bekräftigt worden ist, finde ich mich berechtigt den Schlufs zu ziehen, dafs 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 Kerns ausmachen. Ich will nun noch weitere Belege für diesen Satz anführen.

Die Samenknospen von *Capsella* sind besonders geeignet alle möglichen Kernarten dieser Pflanzen vor Augen zu führen. Wie schon gesagt, zeigen die somatischen Kerne während der Mitosen 32 Chromosomen, die Spermakerne, der Eikern, sowie die Kerne des Embryosackes 16 Chromosomen. Bei der Befruchtung bekommt der Embryosack zwei Spermakerne von dem Pollenschlauch. Der eine Spermakern vereinigt sich mit dem Eikern, der Kopulationskern enthält also 32 Chromosomen. Der Mutterkern des Endosperms, der sog. Centralkern ist durch Vereinigung von zwei sog. Polkernen des Embryosackes entstanden, enthält demnach 32 Chromosomen; der zweite Spermakern des Pollenschlauches vereint sich mit dem Centralkern, der also in seinen folgenden Teilungen, wenn eine „Chromosomenindividualität“ besteht, 48 Chromosomen enthalten mufs. Bei den Kernteilungen im Wandbelege des Embryosacks habe ich auch ohne Schwierigkeit mehrmals 48 Chromosomen gezählt. Nach der Befruchtung bildet sich ein vielzelliges Endosperm aus. Nur im unteren Teil des Endosperms, an der Chalazaregion kommt eine dicke Plasmamasse vor, welche zahlreiche freie Kerne enthält. Es stellt diese Partie eine Art Haustorium oder Nährgewebe vor, welches

wahrscheinlich die aus der Chalazaregion kommenden Substanzen weiter umbildet. Die Eizelle entwickelt sich zuerst zu einem aus etwa acht Zellen gebildeten Embryoträger; die erste Zelle wird sehr grofs und schlauchförmig, die übrigen Zellen kurz, isodiametrisch; erst dann kommt der eigentliche Embryo.

Wenn wir jetzt die Ruhekerne der verschiedenen Gewebe nach ihrer Struktur untersuchen, so ergibt sich folgendes: Der grofse Kern der ersten Zelle des Embryoträgers zeigt fast ohne Ausnahme 32 Chromatinkörner. In den übrigen Zellen des Embryoträgers ist die Anzahl der Körner etwas verschieden. In den drei ersten Zellen beträgt sie fast immer 32, in den übrigen dagegen ist sie kleiner, mehr selten 32, für gewöhnlich ungefähr 20. In dem Embryo sind diese Körner im Ruhestadium des Kerns schwer zu finden. Dies stimmt ohne Zweifel mit den Angaben von Zacharias[1]) überein, wonach die Nucleinkörper in den Kambialzellen und in den Meristemzellen der Wurzelspitze „von aufserordentlicher Kleinheit sind".

In den Endospermzellen, besonders im „Haustorium" sind die Chromatinkörner sehr deutlich hervortretend (Fig. 3). Hier habe ich die interessante Beobachtung gemacht, dafs die Anzahl der Chromatinkörner etwa 48 betrug. Die Zahl derselben variierte zwischen 40 und 48, sehr oft fand ich die Zahlen 47 und 48. Es kann ja leicht vorkommen, dafs man einige dieser Körner, besonders wenn sie in grofser Zahl auftreten, übersieht, daher auch die abweichenden Zahlen. In den Zellen, die aufserhalb des Endosperms, aber doch direkt daran in der Chalazaregion liegen, konnte ich dagegen etwa 32 Körner zählen, wie ja auch zu erwarten war, da diese Zellen dem Nucellusgewebe gehören. Meiner Ansicht nach sind besonders diese letztangeführten Angaben ganz unzweideutige Beweise für die Richtigkeit der Hypothese von der Persistenz der Chromosomen. Die Gröfse der beiden letztgenannten Kernarten ist ungefähr dieselbe und doch ist die Zahl der Chromatinkörner verschieden. Alle die genannten Kerne befanden sich im „Ruhestadium"; sicher ist, dafs keine Spiremstadien zur Untersuchung gelangt sind.

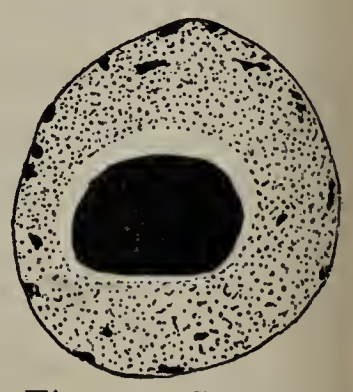


Fig. 3. *Capsella.* Ruhender Kern aus dem Endosperm.

---

1) l. c. pag. 221.

In den übrigen voll entwickelten Gewebezellen der Samenknospe owie in denjenigen der Fruchtwand ist die Zahl der Körner im allgemeinen etwa 20, seltener 32. Doch hiervon weiter unten.

Es schien mir nun notwendig zu sein, nachzusehen, ob diese Erscheinungen auch bei anderen Pflanzen vorkommen. Ich habe ahlreiche Pflanzen daraufhin untersucht, werde hier aber nur olgende Beispiele anführen.

Fig. 4 stellt einen Ruhekern einer fast ausgewachsenen Zelle ler Samenschale von *Zostera* vor. Im Kern lassen sich mit Leichtigeit 12 elliptische ziemlich gleichgrofse Körner zählen. Die Zahl der hromosomen in den Mitosen der Wurzelspitze ist 12.

Fig. 5 ist ein Kern aus dem Integument eines halbreifen Samens on *Calendula*. Hier kommen in einer fast homogen granulierten rundmasse etwa 30, zwar ungleich grofse, doch immer bestimmt herortretende Chromatinkörner vor. Beim Zählen der Chromosomen ler Pollenmutterzellen habe ich die Zahl 16 gefunden, in den somaischen Zellen fanden sich also 32.



ig. 4. *Zostera marina*. Kern aus der Samenschale.

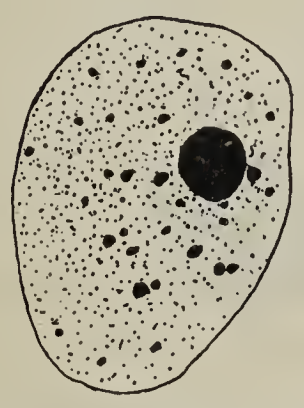


Fig. 5. *Calendula sp.*

Aus allen diesen Beispielen geht zur Genüge hervor, dafs in en Ruhestadien der Kerne vieler Pflanzen stark chromatische Körner orkommen, deren Zahl ziemlich genau mit der Zahl der Chromoomen der betreffenden Pflanzen übereinstimmt. Ich finde es daher ir richtig, diese Körner als Chromosomen aufzufassen.[1])

---

1) Als diese Arbeit schon druckfertig war, bekam ich die sehr interessante bhandlung von V. Häcker über „Bastardierung und Geschlechtszellenbildung, ool. Jahrb. 1904“ zu sehen. Ich werde in einer späteren Arbeit dieselbe näher erücksichtigen. Hier möchte ich nur bemerken, dafs, wenn Häckers sog. Sucessionshypothese auch auf pflanzlichem Gebiete zutreffen sollte, dieselbe jedoch it der obigen Annahme von der Chromosomennatur der „Pseudonucleolen“ verinbart ist.

In der genannten Arbeit von Boveri sagt dieser Forscher: „Im sog. ruhenden Kern sind diese Gebilde (die chromatischen Segmente) im Zustand ihrer Tätigkeit. Bei der Kernrekonstruktion werden sie aktiv, sie senden feine Fortsätze gleichsam Pseudopodien aus, die sich auf Kosten des Elements vergrößern und verästeln, bis das ganze Gebilde in dieses Gerüstwerk aufgelöst ist.“ Eine Pseudopodienform der Chromosomen im Ruhestadium des Kerns habe ich bei den genannten Pflanzen nicht gefunden. Vielleicht beruht dies darauf, daſs diese Chromosomen in den Mitosen sehr kurz und dick sind. In den Kernen vom *Fritillaria*typus dagegen ist wohl eine Pseudopodiumform der aktiven Chromosomen anzunehmen[1]) und vielleicht ist dies die Ursache dafür, daſs man hier nur mit Schwierigkeit das Vorhandensein der Chromosomen feststellen kann.



Fig. 6. *Capsella*. Endospermkern.



Fig. 7. *Capsella*. Zwei Kerne aus der „Schlauchzelle“ des Embryoträgers.

Es scheint mir berechtigt, den Chromosomen eine aktive Tätigkeit an der Umbildung der „Nahrungsstoffe“ zuzugestehen. Mit Sicherheit ist eine Korrelation zwischen der Nahrungsarbeit, der Zelle und der chromatischen Substanz des Kerns nachgewiesen worden [Zacharias[2]), Huie[3]), Rosenberg[4]), Magnus[5]) u. a.]. Zufolge den

---

1) durch Alveolisierung, vgl. Grégoire und Wygaerts, La Cellule, 1903.

2) Zacharias l. c.

3) Huie, Lily H., 1. Changes in the Cell-organes of Drosera rotundifolia . . . Quat. Journ. of Micr. Sc. 1897. 2. Further study of cytological changes . . . Ibidem. 1899.

4) Rosenberg, O., Physiologisch-cytologische Untersuchungen über Drosera rotundifolia L. Upsala 1899.

5) Magnus, W., Studien an der endotrophen Mycorrhiza von Neottia Nidus avis L. Jahrbücher für wiss. Botanik Band 35. 1900.

obigen Auseinandersetzungen sollte man also eine direkte Korrelation zwischen den Chromosomen und der Nahrungsarbeit annehmen können. Ich finde eine Bestätigung dieser Annahme im folgenden. In dem das Embryo zunächst umgebenden Teile des Endosperms von *Capsella* haben die Kerne eine eigentümliche Pseudopodienform; sie strecken ihre Pseudopodien in der Richtung nach dem Embryo aus, und in demselben liegen auch die meisten Chromosomen (Fig. 6).

In dem grofsen Kern der Schlauchzelle des Embryoträgers von *Capsella*, wo sicher ein reger Stoffaustausch stattfindet, kommt eine sehr interessante Erscheinung vor (Fig. 7). Hie und da sieht man nämlich die Chromosomen deutlich segmentiert, wodurch sie wie längsgeteilte Chromosomen im Spiremstadium der Mitosen aussehen. Vielleicht ist dies ein Ausdruck besonders reger Nahrungsarbeit. Tatsächlich habe ich, obwohl sehr selten, einige Kerne gefunden, in denen die Zahl der Chromatinkörner etwa 34 betrug. Vielleicht läfst sich hierdurch das eigentümliche Verhalten der Antipodenkerne in verschiedenen Pflanzen erklären. Diese führen nach den Angaben von Guignard, Strasburger u. a. nicht immer die reduzierte Zahl der Chromosomen, sondern können auch mehr Chromosomen haben. Dieser Umstand wurde als Beweis gegen die Richtigkeit der Individualitätshypothese angeführt.

Ich hoffe bald, weitere Resultate meiner Untersuchungen über das Ruhestadium des Kerns publizieren zu können. Besonders interessant haben sich in dieser Hinsicht die insektenfressenden Pflanzen (*Drosera*, *Pinguicula* u. a.) gezeigt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: 93

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

Artikel/Article: Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich 251-259