

DAS VERHALTEN DES NUCLEOLUS UND DER TRABANTEN
WÄHREND DER SOMATISCHEN MITOSEN UND DEN REIFE-
TEILUNGEN BEI *RANUNCULUS ACER* L.

Von

M. SENJANINOVA.

(Laboratorium des Botan. Gartens der I. Moskauer Universität.)

Mit 20 Textabbildungen.

(Eingegangen am 24. November 1925.)

Die im Jahre 1924 veröffentlichte Arbeit von HELENE SOROKINA veranlaßte mich, *Ranunculus acer* als Objekt für mein caryologisches Studium zu wählen. SOROKINAS Arbeit ist äußerst interessant und berührt eine Reihe von Fragen, die auf dem Wege der Morphologie und vergleichenden Caryologie gelöst werden können. Meine Aufmerksamkeit wurde hauptsächlich auf den Nucleolus und seine angeblichen Umwandlungen in Chromosomen gelenkt. Mich drängte es, selbst eine solch ungewöhnliche Metamorphose zu beobachten, um so mehr, als diese mit den üblichen Vorstellungen und mit eigenen caryologischen Beobachtungen schwer zu vereinigen ist. Später habe ich die mir gestellte Aufgabe erweitert und habe versucht, außerdem das Verhalten der mit dem Nucleolus eng verbundenen Trabanten während der somatischen Mitosen und der Reifeteilungen zu verfolgen.

Bevor ich zu den Resultaten meiner Untersuchung übergehe ist es notwendig, kurz die Arbeit von SOROKINA zu besprechen. Der Verfasser der genannten Arbeit fand in der Gegend von Petrograd auf einer Wiese außer normalen *R. acris*-Individuen auch eine gynodimorphe Rasse, die sich von der normalen *R. acris* durch sehr kleine Blüten und die vollständig reduzierten Antheren auszeichnete, auch konnte eine ganze Reihe intermediärer Formen mit allen Stufen der Reduktion der Antheren gefunden werden. In ihrer Größe variierten diese Blüten zwischen den zwei extremen Typen. Alle erwähnten Pflanzen produzierten normale Samen, welche gesammelt und später im Botanischen Garten der Universität Prag ausgesät wurden, um die Nachkommen für vergleichend-morphologische und cytologische Untersuchungen zu benutzen. Die Untersuchung der Caryokinese in den Wurzelspitzen zeigte, daß die normale Rasse von *Ran. acris* 12 Chromosomen besitzt; die extrem abnormale Rasse ist triploid, und die Zahl der Chromosomen

ist hier 18. Rassen mit intermediären morphologischen Merkmalen besitzen 13, 14 und 15 Chromosomen. In der frühen Prophase enthalten die Kerne des Wurzelmeristems einer normalen diploiden Rasse einen großen, stark in der Farbe des Chromatins gefärbten Nucleolus; an diesen Nucleolus sind mit dünnen Fäden zwei rundliche Gebilde — zwei Trabanten — befestigt. Dasselbe wird auch in der triploiden Rasse beobachtet; doch sind hier drei Trabanten vorhanden. Während das Chromatinnetz allmählich in ein Chromatinband verwandelt wird, welches letzteres in Chromosomen zerfällt, teilt sich der Nucleolus in zwei Tochter-nucleolen. Bei der diploiden Rasse sind diese beiden Nucleolen gleich und führen je einen Trabanten von ungleicher Größe. Bei der triploiden Rasse ist ein Nucleolus größer als der andere; der größere Nucleolus führt zwei Trabanten, wogegen der kleinere nur einen Trabanten mitführt. Bei der endgültigen Bildung von Chromosomen werden die Nucleolen scharf ausgezogen und verwandeln sich in zwei Chromosomen. Diese beiden Chromosomen sind Heterochromosomen, denn sie führen Trabanten von ungleicher Größe. Die Heterochromosomen spalten sich wie gewöhnliche Chromosomen und rücken zu den Polen auseinander. 10 Chromosomen der diploiden Form und 16 der triploiden besitzen eine gleiche V-förmige Gestalt; diejenigen Chromosomen, welche Trabanten führen, sind stäbchenförmig. Wenn man die Zeichnungen von SOROKINA betrachtet, so gewinnt man den Eindruck, daß der Autor es mit Kernen zu tun hatte, die infolge schlechter Fixierung etwas deformiert waren; die ungenügende Differenzierung der Präparate bei der Färbung veranlaßte wahrscheinlich zur falschen Beurteilung des Verhaltens vom Nucleolus und der mit ihm verbundenen Trabanten. Bis jetzt wird wenigstens angenommen, daß das Chromosom aus dem Kernnetz und nicht aus dem Nucleolus hervorgeht. Der Nucleolus tritt in der Telophase ganz unabhängig vom Kernnetz in Form eines kleinen Tropfens hervor, welcher sich zu teilen und wieder zu verschmelzen vermag; bei der nächsten Teilung, wenn die Chromosomen schon aus dem Kernnetz geformt sind und die Kernmembran verschwunden ist, löst sich der Nucleolus in der plasmatischen Flüssigkeit auf. Wohl sind in der Literatur Angaben vorhanden, daß der Nucleolus im ruhenden Kern den größten Teil der Chromatins beherbergt; derselbe geht in der Prophase in die Chromosomen über, um in der Telophase wieder aus den Chromosomen in den Nucleolus zurückzukehren, wie das STRASBURGER und BERGS bei *Marsilia drummondii* beobachtet hatten. Für Pilze und Algen wurde sogar die Umwandlung vom Nucleolus in Chromosomen beschrieben. So entstehen z. B. die Chromosomen bei *Spirogyra* aus dem Nucleolus. Doch erwies sich bei der Verbesserung der mikroskopischen Technik die Auffassung der Chromosomen als eine Anhäufung von Chromatin als falsch (TISCHLER).

Da ich nicht beabsichtigte mich mit vergleichender Caryologie zu beschäftigen, so war ich bestrebt, bei der Fixierung von Wurzelspitzen und Blütenknospen von *R. acer* normal entwickelte Pflanzen herauszusuchen; Pflanzen, die keine Spuren einer Reduktion von Blüten aufwiesen. Das ganze Material wurde im Botanischen Garten der Universität Moskau im Mai und Juni 1925 gesammelt. Bei der Fixierung von Wurzelspitzen brauchte ich das Gemisch von NAWASCHIN, Blütenknospen wurden mit den Gemischen von NAWASCHIN, JUEL und CARNOY fixiert. Das Gemisch von NAWASCHIN erwies sich für die Wurzelspitzen als sehr geeignet, das Gemisch von CARNOY für die Blütenknospen. Die 6—8 μ dicken Schnitte wurden mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt.

Somatische Caryokinese in den Wurzeln von *R. acer* L.

Im Wurzelmeristem ist das Chromatin in den ruhenden Kernen ziemlich gleichmäßig in Form von sehr kleinen Körnchen verteilt. In der körnigen Chromatinmasse ist ein großer Nucleolus von meist kugelförmiger Gestalt eingebettet; der Nucleolus ist blaßgrau gefärbt. Gewöhnlich ist er vom Kernnetz dicht umgeben, so daß um denselben kein Hof gebildet wird. An der Peripherie des Nucleolus sind vermittelt dünner Fäden zwei rundliche Körperchen von verschiedener Größe befestigt (Abb. 1). Die Fäden, an denen diese Körperchen befestigt sind, erscheinen anfänglich als sehr lang, doch werden sie später allmählich kürzer, bis die erwähnten Gebilde dem Nucleolus direkt aufsitzen. Man gewinnt den Eindruck, daß sie durch die Fäden zum Nucleolus herangezogen werden (Abb. 2). Ungefähr $\frac{3}{4}$ der durchgesehenen Kerne enthalten nur einen Nucleolus, nur ein kleiner Teil enthält zwei Nucleolen, und noch seltener findet man drei. Zwei Nucleolen werden aus einem durch eine Abschnürung gebildet. Vor der Teilung des Nucleolus, die ziemlich selten auftritt, streckt sich der Nucleolus und schnürt sich in der Mitte ein (Abb. 3), wobei er eine biskuitähnliche Gestalt annimmt; wird die Einschnürung enger so entstehen zwei Nucleolen. Die Tochter-nucleolen sind entweder von derselben Größe oder es ist der eine Nucleolus viel größer als der andere (Abb. 4). Das rundliche Chromatinkörperchen, das dem Nucleolus während der Teilung aufsitzt, bleibt meistens an einem der Tochter-nucleolen befestigt. Auf allen Teilungsstadien des Kernes, vom Ruhekern bis zur Metaphase, bewahrt der Nucleolus ein gleiches Aussehen, wobei er durch die blasse, graue Farbe und die rundliche oder ovale Form sich von den Chromatinelementen des Kernes scharf unterscheidet. Während der Prophase enthält der Kern gewöhnlich nur einen Nucleolus. Sind anfänglich zwei vorhanden, so scheint es, als ob dieselben in der späten Prophase zu einem Nucleolus verschmelzen. Schon im Anfang der Segmentation des Chromatinbandes

in Chromosomen kann man auf dem hellen Nucleolus zwei Gebilde von verschiedener Größe wahrnehmen (Abb. 5). Diese Gebilde werden später von Chromosomen vermittelt dünner Fäden abgehoben und bilden die Trabanten der letzteren (Abb. 6).

Zu dieser Zeit liegt das eine oder das andere Chromosom dem Nucleolus eng an. Sind die Chromosomen endgültig formiert, so löst sich die Kernmembran auf und die Chromosomen gruppieren sich in die Äquatorialplatte. In diesem Stadium verschwindet der Nucleolus spurlos.

In den Äquatorialplatten sind die Chromosomen sehr gut orientiert und können gut gezählt und in ihrer Form unterschieden werden. Die diploide Zahl der Chromosomen ist 14 (Abb. 7). Der Durchmesser aller Chromosomen ist fast gleich. Zwölf Chromosomen sind zweischenklig, dabei können beide Schenkel als gleich betrachtet werden (bei sechs Chromosomen), oder der eine Schenkel ist etwa zweimal kürzer als der andere. Schließlich sind noch zwei Chromosomen stäbchenförmig, wobei sie mehr oder weniger gebogen erscheinen. In der Abb. 7 ist das eine stäbchenförmige Chromosom mit einem Faden versehen; allgemein tragen diese Chromosomen je einen Trabanten (Abb. 9).

Beide Trabanten unterscheiden sich voneinander durch ihre Größe, ein Trabant ist etwas größer als der andere. Sie sitzen an den distalen Enden der Chromosomen und werden gleichzeitig mit den Chromosomen gespalten und gleichzeitig mit ihnen zu den Polen abgeschoben.

So sehen wir denn, daß die Untersuchung der Caryokinese in den Wurzelspitzen von *R. acer* gezeigt hat, daß der Nucleolus sich in üblicher Weise verhält. Er unterscheidet sich scharf von den Chromatinelementen durch seine Farbe und Form, verwandelt sich nicht in Chromosomen und verschwindet unmittelbar vor der Metaphase zusammen mit der Kernmembran, sobald er mit dem Protoplasma in Berührung tritt. Was die Trabanten, welche in der Prophase dem Nucleolus aufsitzen, anbetrifft, so werden dieselben durch die Chromosomen passiv in die Tochterkerne übertragen. Diese ihre Abhängigkeit vom Nucleolus oder von den Chromosomen wird wahrscheinlich durch ihre unbedeutende Masse erklärt. Trabanten wurden zuerst von S. G. NAWASCHIN in den somatischen Kernen von *Galtonia candicans* entdeckt. Sie können auf Grund ihrer Reaktionen für Chromosomen gehalten werden, welche teilweise ihre Selbständigkeit eingebüßt haben. In der Prophase, so meint NAWASCHIN, werden sie vom Nucleolus ernährt. Sie spalten sich mit dem Chromosom zusammen in zwei Tochtertrabanten und sind nach NAWASCHIN während der Reifeteilungen mit ihren Chromosomen verschmolzen und treten im Pollenkorn bei der Teilung des primären Kernes wieder auf. Leider ist es bis jetzt unbekannt, zu welcher Zeit und wie die Verschmelzung des Trabanten mit dem Chro-

mosom erfolgt. Diese Fragen haben eine wichtige theoretische Bedeutung.

Die Individuen der Art *G. candicans* gehören nach der Meinung von S. G. NAWASCHIN zu zwei Rassen. Eine von diesen Rassen, die symmetrische, besitzt zwei gleiche Trabanten; bei der zweiten Rasse, der asymmetrischen, ist ein Trabant größer als das andere. Infolgedessen sind beide Chromosomen, welche Trabanten führen, verschieden, es sind Heterochromosomen. Diese Tatsache, so meint NAWASCHIN, bedingt nur den Kerndimorphismus und hat gar keinen Bezug zur Geschlechtsbestimmung.

Bei der asymmetrischen Rasse müssen nach der Reduktionsteilung zwei Gametenpaare gebildet werden, ein Paar mit großen Trabanten und ein Paar mit kleinen; als Resultat der Verschmelzung von Geschlechtszellen mit gleichen Trabanten ergibt sich eine homogamete oder symmetrische Rasse; hingegen geben zwei Geschlechtszellen mit ungleichen Trabanten eine asymmetrische Rasse. Theoretisch kann man die Bildung von zwei homogameten Rassen erwarten, eine mit zwei großen Trabanten und eine zweite mit zwei kleinen Trabanten. In Wirklichkeit wird die letztere gar nicht vorgefunden, und eine homogamete Rasse mit zwei Trabanten wird nur sehr selten beobachtet; es herrscht ausschließlich die heterogamete Rasse vor. Daraus schließt S. G. NAWASCHIN, daß alle diese Rassen durch ihre Lebensfähigkeit sich voneinander unterscheiden.

Da *R. acer* sich auch als eine asymmetrische Rasse erwies, so war es interessant, zu sehen, wie hier sich die Trabanten bei den Reifeteilungen verhalten und wie sich die Heterochromosomen auf die Gametenkerne verteilen. Zu diesem Zwecke habe ich die Entwicklung des Pollens verfolgt.

Reifeteilungen in den Antheren von *R. acer* L.

a) Heterotype Teilung.

Der Pollen entwickelt sich vollkommen normal, und eingeschrumpfte, unentwickelte Pollenkörner kommen nur als seltene Ausnahmen vor.

Im Stadium der Syncinesis, in welchem der perlschnurartige, dünne Chromatinfaden zu einem dichten Knäuel verwickelt wird, nimmt der Nucleolus eine ziemlich eigentümliche, bikonvexe Form an (Abb. 11). Solch eine Form des Nucleolus wurde von LEVITZKY beschrieben. Zuerst schien es, daß diese Form durch den Druck von Chromatinknäuel und Kernmembran auf den Nucleolus entsteht; doch kommt es oft vor, daß der Nucleolus weit vom Knäuel zu liegen kommt und doch diese Form beibehält. Sie hängt auch nicht vom verwendeten Fixator ab und wird bis zur Diakinese beibehalten. In diesem Stadium nimmt der

Nucleolus wieder die Form einer Kugel an. Fast jeder Nucleolus besitzt eine oder zwei Vacuolen. Ist der Chromatinknäuel genügend weit vom Nucleolus abgerückt, so kann man auf dem letzteren zwei Trabanten, die an Fäden befestigt sind, bemerken (Abb. 11). In diesem Moment war es sehr schwer, den Unterschied in der Größe der Trabanten wahrzunehmen; dieser Unterschied tritt schärfer in späteren Stadien hervor. Die Trabanten sitzen immer der dem Knäuel zugewandten Seite des Nucleolus auf. Noch in der Synicesis schwillt der Chromatinfaden sehr an; beim Aufwickeln wird er dick und deutlich gegliedert. Zu dieser Zeit ist es schwer, den Nucleolus und besonders die Trabanten immer im Auge zu behalten. Es gelang nicht, die allmähliche Verkürzung der Fäden, an denen die Trabanten befestigt sind, zu verfolgen. In dem Moment aber, wo die Chromatinbänder regelmäßig an der Peripherie des Kernes orientiert erscheinen, sitzen die Trabanten, ein großer und ein kleiner, unmittelbar dem Nucleolus auf, wie das auf der Abb. 12 abgebildet ist. Nach diesem Stadium erfolgt wahrscheinlich eine weitere Verkürzung und Verdickung der Chromatinbänder. Dieselben ballen sich zu einem Knäuel zusammen und verlassen ihn als fertige Chromosomen. Dieses Stadium gibt Abb. 13. Das Chromatinband ist noch nicht überall homogen; es erscheint gegliedert, körnig und in einen Knoten verwickelt. Zum Teil wird dieser Knoten auseinandergewickelt, indem sich von ihm paarige gekreuzte Chromosomen herauslösen. Am Nucleolus ist auch ein Trabant zu sehen, welcher durch einen dünnen Faden des ausgebildeten homogenen Chromosoms abgehoben wird. Das Abheben des Trabanten ist auch auf Abb. 14 abgebildet. Hier ist der große Trabant abgehoben und ist im Chromosom im Kernzentrum zu sehen; der zweite, kleinere, Trabant wird vom anderen Chromosom vom Nucleolus abgehoben. Das endgültige Bild der Diakinese ist in Abb. 15 zu sehen. An der Peripherie des Kernes liegen sieben Paar überkreuzte Chromosomen und der runde helle Nucleolus. In diesem Stadium treten die individuellen Unterschiede des Chromosomen deutlich hervor: Ein Chromosomenpaar liegt im Centrum der Abbildung; es führt zwei Trabanten, wobei der eine Trabant größer als der andere erscheint. Drei andere Chromosomenpaare bestehen aus zwihschenkeligen Chromosomen mit gleichen; Schenkeln weitere drei Chromosomenpaare sind ungleichschenkelig. Dieselbe Chromosomenform wird auch in der Metaphase der heterotypischen Teilung beibehalten. Hier ist die Kernmembran aufgelöst, der Nucleolus spurlos verschwunden, und die sieben Chromosomen liegen im Plasma der Pollenmutterzelle, wenn man dieselben vom Pol aus betrachtet (Abb. 16); die übrigen sieben Chromosomen liegen unter den abgebildeten. Im Stadium der Metaphase ist es ziemlich schwer, eine gut orientierte Platte herauszusuchen. Die Zwihschenkeligkeit der Chromosomen tritt hier deutlich hervor; doch

gelang es nicht die Trabanten zu beobachten. Vielleicht geschieht das infolge der Verkürzung und der Verdickung der Chromosomen. Diese Erscheinung erreicht in diesem Moment ihr Maximum, und deshalb fließen die Trabanten mit ihren Chromosomen zusammen. Andererseits aber wurden die Trabanten von mir auf den frühesten Stadien der Anaphase der heterotypischen Teilung nicht selten wahrgenommen. In Abb. 17 sieht man zwei stäbchenförmige Chromosomen zu den entgegengesetzten Polen auseinanderweichen, wobei ein Chromosom mit einem größeren und das andere mit einem kleineren Trabanten versehen ist. Auf Abb. 18 ist der Moment der Ankunft der Chromosomen an den Polen abgebildet; hier führt ein Chromosom des oberen Pols auf seinem distalen Ende zwei kleine Trabanten, die an dünnen Fäden hängen. Es hat also den Anschein, daß die Trabanten sich schon in der Anaphase für die nächste Teilung gespalten haben, was bei den Chromosomen oft beobachtet wird.

b) Homeotype Teilung bei *R. acer* L.

In der homeotypischen Teilung ist es viel schwerer, die Trabanten und ihr Verhalten zu verfolgen, weil die Kerne in der Prophase sehr klein sind. Klare Bilder gewinnt man erst in der Metaphase. Auf Abb. 19 sind zwei Platten von zwei Tochterkernen der heterotypischen Teilung im Profil abgebildet. Diese Kernplatten sind zueinander fast rechtwinklig orientiert. An einem Chromosom der oberen Platte sind zwei große Trabanten infolge der eingetretenen Spaltung zu sehen; in der unteren Platte sind zwei kleine Trabanten wahrzunehmen. Daß die beiden Platten durch die Größe ihrer Trabanten sich voneinander unterscheiden, ist ganz verständlich, da in der Anaphase der heterotypischen Teilung die Heterochromosomen schon zu beiden entgegengesetzten Polen auseinandergewichen sind (Abb. 17). Wenn die Chromosomen dieser beiden Platten sich spalten und zu beiden Polen auseinanderweichen, so entsteht eine tetraedrische Figur, wobei die Gruppen der Chromosomen in den Ecken des Tetraeders zu liegen kommen. Es ist fast unmöglich gleichzeitig bei allen Chromosomengruppen die Trabanten zu sehen; doch erklärt Abb. 20 die Verteilung der Heterochromosomen nach den stattgefundenen Reifeteilungen in den künftigen männlichen generativen Kernen. Die Gruppe der Chromosomen in der unteren Ecke des Tetraeders enthält ein Heterochromosom mit einem kleinen Trabanten; ein ebensolches Heterochromosom muß auch in der oberen Gruppe enthalten sein. Die Gruppe der Chromosomen in der rechten Ecke des Tetraeders (Abb. 20) enthält ein Heterochromosom mit einem großen Trabanten; folglich muß auch die Gruppe der Chromosomen in der entgegengesetzten Ecke des Tetraeders, die im Gesichtsfeld nicht

zu sehen ist, einen ebensolchen Trabanten enthalten. Auf diese Weise entstehen bei der asymmetrischen Rasse von *R. acer* als Resultat der Reifeteilungen zwei Paar verschiedener Gameten.

Tetraploide Rasse von *R. acer* L.

Unter den Wurzeln, die in somatischen Kernen 14 Chromosomen enthalten, wurden zwei oder drei Wurzeln gefunden, die, wie es scheint, einer anderen Rasse gehörten. Diese scheint tetraploid zu sein. Zwar ergab die Nachzählung in dieser Rasse 29—32 Chromosomen, statt 28; doch könnten die überzähligen Chromosomen infolge einer früher eingetretenen Spaltung von einigen Chromosomen entstanden sein. Bei der Fixierung von Wurzeln konnte ich keinen äußeren Unterschied zwischen diesen zwei Rassen beobachten; darum fand ich diese Rasse auch ganz zufällig in meinem Material und zwar in so geringen Mengen, daß ich nicht in der Lage bin, sie so gut caryologisch zu charakterisieren, wie ich es bei der ersten von mir untersuchten Rasse tun konnte. Die Chromosomen liegen in den Platten sehr gedrängt und verwickelt und geben nicht so deutliche Idiogramme, wie es bei der diploiden Rasse der Fall war. Doch können unter diesen Chromosomen leicht 12 zweischenkelige Chromosomen mit gleichen Schenkeln, eine ebensolche Zahl von Chromosomen besitzt einen längeren und einen kürzeren Schenkel, und schließlich sind vier Chromosomen stäbchenförmig. Der Mangel des Materials und die schlechte Orientierung der Chromosomen erlaubten nicht, die Zahl der Trabanten, die den stäbchenförmigen Chromosomen aufsaßen, festzustellen. Theoretisch muß die Zahl der Trabanten vier sein; in der Platte der Abb. 10 führt ein Chromosom einen kleinen Trabanten und ein anderes Chromosom zwei Trabanten. Alle Chromosomen der tetraploiden Rasse sind fast halb so dünn, als die Chromosomen der diploiden. Da ich andere Ziele verfolgte, hatte ich nicht die Absicht, eine vergleichende Caryologie von *R. acer* durchzuführen, obwohl die Möglichkeit, einen Zusammenhang von äußerlichen morphologischen Eigentümlichkeiten der in der Arbeit von SOROKINA erwähnten Rassen von *R. acer* mit den caryologischen Verschiedenheiten¹⁾ festzustellen, äußerst verlockend erschien. Bei einer und derselben Art schwankt die Chromosomenzahl nach den Angaben dieses Autors zwischen 12, 13, 14, 15, 18, was sich auch am äußeren Anblick der Pflanzen, d. h. in der Reduktion der Antheren und in der Abnahme der Blütengröße wahrzunehmen ist. Die von mir gefundene tetraploide Rasse vergrößert noch die Amplitude der Schwankungen der Chromosomenzahlen. Die vergleichend-caryologische Richtung wird in letzter Zeit

¹⁾ Die caryologischen Verschiedenheiten äußern sich in diesem Fall in der verschiedenen Zahl von Chromosomen.

von vielen Cytologen gepflegt. Es ist schon eine Reihe von solchen Arbeiten bekannt (BLAKESLEE, DELAUNAY), doch sind die Resultate dieser Arbeiten bis heute noch nicht durch Genetiker nachgeprüft und bleiben nicht sehr beweisend. Sicher ist infolge der morphologischen Eigentümlichkeiten der Chromosomen das Idiogramm einer Art oder Rasse derart charakteristisch, daß es als ein sehr gutes systematisches Merkmal benutzt werden kann; doch ist die Feststellung einer Parallele zwischen den äußerlichen morphologischen Merkmalen einerseits und caryologischen Verhältnissen andererseits oft nur ein grober Schemavergleich.

An dieser Stelle möchte ich meinen innigen Dank Herrn Professor M. J. GOLENKIN für seine Ratschläge und Anweisungen, die er mir während meiner Arbeit erteilte, aussprechen.

Zusammenfassung.

Somatische Teilung in den Wurzeln der diploiden Rasse von *R. acer* L.

1. In den Kernen des Wurzelmeristems ist meistens ein Nucleolus vorhanden, welcher nur in seltenen Fällen in zwei Tochter-nucleolen geteilt wird, um in späteren Stadien der Prophase wieder zu einem Nucleolus zu verschmelzen.

2. Bis zu seinem Verschwinden in der Metaphase erscheint der Nucleolus immer als hellgraues, rundliches oder ovales Gebilde und unterscheidet sich scharf von den Chromatinelementen des Kernes.

3. Der Nucleolus verwandelt sich niemals in Chromosomen, wie dies E. SOROKINA in ihrer Arbeit irrig behauptet. Im Anfang der Metaphase verschwindet der Nucleolus spurlos, wie es auch sonst für den Nucleolus üblich ist.

4. In der Prophase der Kernteilung sitzen dem Nucleolus zwei Trabanten von ungleicher Größe auf; diese Trabanten sind anfänglich an den Nucleolus mit Fäden befestigt und werden später fest an die Peripherie des Nucleolus gezogen. In der späten Prophase werden die Trabanten vor dem Verschwinden des Nucleolus vom letzteren von Chromosomen durch dünne Fäden abgehoben.

5. Die diploide Chromosomenzahl bei *R. acer* ist 14. Die Chromosomen besitzen nicht eine gleiche V-förmige Gestalt, wie das von SOROKINA festgestellt wurde, sondern verteilen sich in Gruppen. Sechs Chromosomen sind zweiseitenklig und haben gleiche Schenkel, sechs andere sind auch zweiseitenklig, doch ist hier ein Schenkel fast zweimal kürzer als der andere; zwei Chromosomen sind stäbchenförmig. Diese letzten Chromosomen führen an ihrem distalen Ende je einen Trabanten von verschiedener Größe, darum können sie als Heterochromosomen bezeichnet und *R. acer* als heterogamete oder asymmetrische Rasse angesehen werden.

Reduktionsteilung in den Antheren der diploiden Rasse von *R. acer*.

1. In den Kernen der Pollenmutterzellen ist im Stadium der Synicesis ein bikonvexer Nucleolus enthalten. Diese Form wird bis zum Anfang der Diakinese beibehalten; in diesem Stadium nimmt der Nucleolus wieder eine rundliche Gestalt an.

2. Zwei Trabanten ungleicher Größe sitzen dem Nucleolus auf; sie sind in der Synicesis an den Nucleolus zuerst mit dünnen Fäden befestigt, später sitzen sie unmittelbar der Oberfläche des Nucleolus auf.

3. Im Anfang der Diakinese werden die Trabanten vom Nucleolus durch die Chromosomen vermittelt dünner Fäden abgehoben.

4. Beim Auflösen der Kernmembran verschwindet der Nucleolus.

5. Im Stadium der Metaphase konnte man bei der Betrachtung der Kernplatte vom Pol aus keine Trabanten beobachten, doch konnte man dieselben leicht in der frühen Anaphase und Telophase der heterotypischen Teilung feststellen.

6. Die reduzierte Zahl der Chromosomen ist 7. Die Chromosomen behalten bei der heterotypischen Teilung ihr individuelles Aussehen bei: Drei zweischenklige Chromosomen haben gleiche Schenkel, drei andere Chromosomen haben einen Schenkel kürzer als den anderen. Das siebente Chromosom, das Heterochromosom, ist stäbchenförmig und führt am distalen Ende entweder einen kleinen oder einen großen Trabanten.

7. Beim Auseinanderweichen der Chromosomen in der Anaphase der heterotypischen Teilung begibt sich das Heterochromosom mit dem großen Trabanten zu einem Pol, während das Heterochromosom mit dem kleinen Trabanten zum entgegengesetzten Pol abgeschoben wird; dadurch entsteht der Dimorphismus der Tochterkerne.

8. In der Tetrade haben zwei Kerne die aus der homeotypischen Teilung hervorgehen, je einen großen Trabanten und zwei andere Kerne je einen kleinen.

Tetraploide Rasse von *R. acer* L.

1. Außer der Rasse mit 14 Chromosomen wurde eine tetraploide Rasse mit einer Chromosomenzahl 29—32 festgestellt.

2. Im Chromosomensatz dieser Rasse wird der Chromosomensatz der normalen Rasse zweimal wiederholt; wir haben hier 12 zweischenkelige Chromosomen mit gleichen Schenkeln, noch 12 zweischenkelige Chromosomen, bei denen ein Schenkel zweimal länger ist als das andere und vier stäbchenförmige Chromosomen mit Trabanten. Überzählige Chromosomen konnten als Resultat einer frühen Spaltung einiger Chromosomen entstanden sein.

3. Die Zahl der Trabanten konnte nicht genau festgestellt werden.
4. Die Chromosomen der tetraploiden Rasse sind fast halb so dünn als solche der diploiden.
5. Morphologisch konnten beide Rassen äußerlich nicht unterschieden werden.

Literaturverzeichnis.

- Blakeslee (1922): Variation in *Datura* due to the changes in chromosome number. *Americ. naturalist* **56**. — Delannay, L. (1915): Etude comparée caryologique de quelques espèces du genre *Muscari* Mill. *Mém. de la soc. natur. de Kiew* **25**. (Russisch mit französischem Resümee). — Ders. (1922a): Vergleichende caryologische Untersuchungen einiger *Muscari* Mill.- und *Bellevalia* Lapeyer-Arten. *Moniteur du jardin botan. de Tiflis, sér. 2, livre 1*. (Russisch.) — Ders. (1925): Chromosomen S bei *Ornithogalum* L. *Bull. d. botan. Gart. zu Kiew, Ser. 2*. — Levitzky, G. (1924): Materielle Grundlagen der Erbllichkeit. *Kiew* 1924. — Meyer, E. (1925): Über die Entwicklung des Pollens bei *Leontodon autumnalis* L. *Sonderabdr. a. d. Ber. d. dtsh. botan. Ges.* **43**, H. 3. — Nawaschin, S. 1912): Über den Dimorphismus der Kerne in den somatischen Zellen bei *Galtonia candicans*. *Bull. de l'acad.* **22**, Nr. 4. (Russisch.) — Ders. (1913): Hetero- und Idiochromosomen der Pflanzen in bezug auf die Frage nach der Geschlechtsbestimmung. *Sitzungsber. d. naturforsch. Ges., Kiew, Okt. 1913*. (Russisch.) — Ders. (1915): Hetero- und Idiochromosomen des pflanzlichen Zellkerns als Ursache des Kerndimorphismus einiger Pflanzenarten und die Bedeutung des Kerndimorphismus im Prozeß der Artbildung. *Bull. de l'acad.* (Russisch.) — Nawaschin, M. (1925): Morphologische Kernstudien der *Crepis*-Arten in bezug auf die Artbildung. *Sonderabdr. a. d. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikroskop. Anat.* **2**, H. 1. — Sharp, L. W. (1921): *An introduction to Cytology*. New York. — Sorokina, Helen (1924): The satellites in the somatic mitoses in *Ranunculus acris* L. *Publ. de la fac. des sciences de l'univ. Prague* Nr. 13. — Tischler, G. (1921—22): Allgemeine Caryologie. — Tschernoyarow, M. (1914): Über die Chromosomenzahl und besonders beschaffene Chromosomen im Zellkerne von *Najas major*. *Ber. d. dtsh. botan. Ges.* **32**.
-

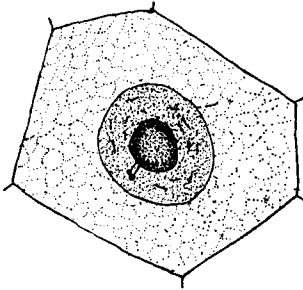


Abb. 1.

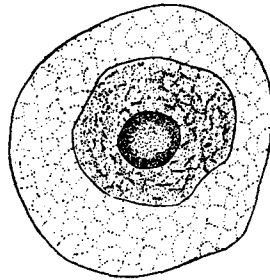


Abb. 2.

Abb. 1–10. Somatische Teilung in den Wurzeln von *R. acer*. Zeichnungen wurden mit dem Zeichenapparat von ABBE auf der Höhe des Arbeitstisches ausgeführt. Apochromat 2 mm Ap. 1,4 (K. ZEISS) und Compens.-Ocular 18. Bei der Reproduction auf $\frac{3}{4}$ verkleinert.

Abb. 1. Ruhender Kern. Am Nucleolus zwei Trabanten von ungleicher Größe mit dünnen Fäden befestigt.

Abb. 2. Frühe Prophase des Kernes. Zwei Trabanten sitzen unmittelbar der Oberfläche des Nucleolus auf.

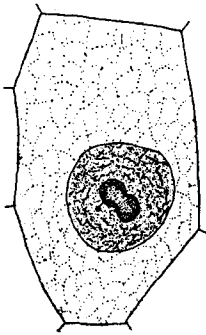


Abb. 3. Frühe Prophase. Biskuitförmiger Nucleolus schickt sich zur Teilung an; ein Trabant ist an einem dünnen Faden zu sehen.

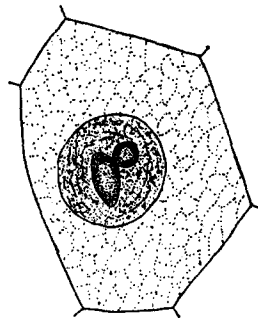


Abb. 4. Prophase. Kern mit zwei Nucleolen von ungleicher Größe, an einem derselben sind zwei Trabanten zu sehen.



Abb. 5. Späte Prophase. Anfang der Segmentierung von Chromosomen. Am Nucleolus sind zwei Trabanten von ungleicher Größe zu sehen.

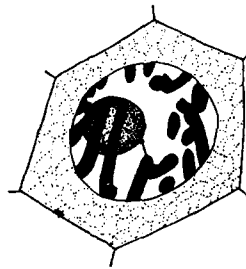


Abb. 6. Späte Prophase. Gliederung der Chromosomen und Abheben des Trabanten vom Nucleolus durch ein Chromosom vermittelt eines dünnen Fadens.



Abb. 7.



Abb. 8.



Abb. 9.

Abb. 7. Metaphase. Kernplatte mit 14 Chromosomen. Ein Chromosom mit einem dünnen Faden an einem Ende. Sechs Chromosomen sind gleichschenkelig und sechs ungleichschenkelig, zwei Chromosomen sind stäbchenförmig.

Abb. 8. Metaphase. Kernplatte mit 14 Chromosomen. Ein Chromosom mit einem großen Trabanten.

Abb. 9. Metaphase. Kernplatte mit zwei Heterochromosomen.



Abb. 10. Metaphase. Kernplatte der tetraploiden Rasse von *R. acer*, ein Chromosom mit einem kleinen Trabanten, ein anderes mit zwei Trabanten.

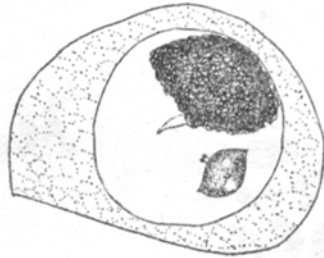


Abb. 11–20. Reduktionsteilung in den Antheren von *R. acer* L.

Abb. 11. Synicesis. Dem Nucleolus, welcher die Gestalt einer bikonvexen Linse hat, sitzen zwei Trabanten vermittelst dünner Fäden auf.

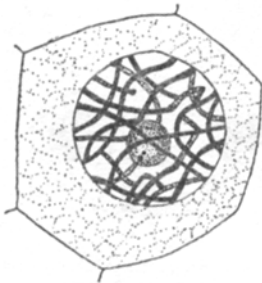


Abb. 12. Pachynema. Am Nucleolus sind zwei Trabanten ungleicher Größe, die unmittelbar an seine Peripherie angeedrückt sind, zu sehen.



Abb. 13. Anfang der Diakinesis. Bildung von Gemini und Abheben des Trabanten von der Peripherie des Nucleolus durch ein Chromosom.

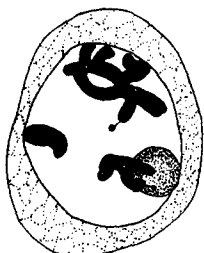


Abb. 14. Nicht ganz fertige Diakinesis. Im Centrum ist ein Chromosom mit einem großen Trabanten zu sehen, ein kleiner Trabant wird vom Nucleolus durch ein anderes Chromosom abgehoben.



Abb. 15. Diakinesis. Sieben Chromosomenpaare. Bei einem dieser Paare sind die Trabanten von ungleicher Größe.



Abb. 16.

Abb. 16. Metaphase. Kernplatte mit sieben Chromosomen.

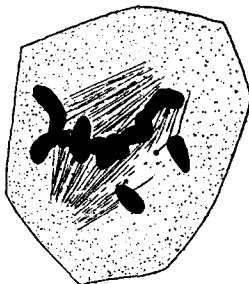


Abb. 17.

Abb. 17. Frühe Anaphase. Auseinanderweichen der zwei Chromosomen zu entgegengesetzten Polen.

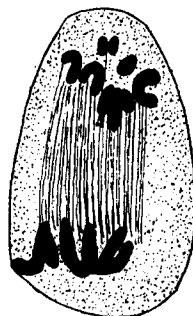


Abb. 18.

Abb. 18. Telophase der heterotypischen Teilung. Am oberen Pol ist das Heterochromosom mit zwei kleinen Trabanten zu sehen.

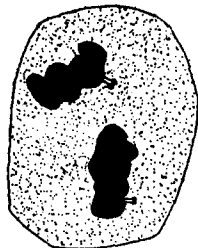


Abb. 19. Metaphase. Die Platten der homotypischen Teilung sind im Profil zu sehen. In beiden Platten sind Heterochromosomen mit ungleichen Trabanten zu sehen.

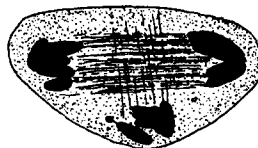


Abb. 20. Telophase der homeotypischen Teilung. In der unteren Tetraederecke ist ein Heterochromosom mit einem kleinen Trabanten zu sehen, in der rechten Ecke sieht man ein Heterochromosom mit einem großen Trabanten.