

# KERNWACHSTUM DURCH CHROMOSOMENVERMEHRUNG ALS REGELMÄSSIGER VORGANG BEI DER PFLANZLICHEN GEWEBEDIFFERENZIERUNG.

Von

INA GRAFL.

Mit 4 Textabbildungen (17 Einzelbildern).

(Eingegangen am 7. Juli 1939.)

## Einleitung.

An Pflanzen wurde echtes Kernwachstum, d. h. Vermehrung von Chromatin, schon gelegentlich festgestellt (Zusammenfassung bei GEITLER 1938), eine eingehendere Untersuchung darüber liegt aber bisher nur in der Arbeit von GEITLER über *Sauromatum guttatum* vor. Diese Pflanze ist insofern günstig, als sie erstens sehr verschiedene Kerngrößen besitzt und zweitens die Struktur ihrer Kerne — es sind Chromocentrenkerne — leicht analysierbar und mit dem Chromosomensatz in Verbindung zu bringen ist. Das Ergebnis der Untersuchung GETTLERS ist kurz folgendes: Die Ruhekerne bestehen aus entspiralisierten Chromosomen in pachynematischer Ausbildung. Sie liegen einzeln oder in Gruppen, wobei ihre heterochromatischen Mittelstücke die Chromocentren bilden. Das Wachstum des Kernes erfolgt unter vollständiger Aufrollung des Chromonemas durch Wachstum der Chromomeren und der Verbindungsfäden, wodurch auch die Gliederung in Eu- und Heterochromatin deutlich wird. Eine Vermehrung der Chromosomen, jedenfalls eine beträchtliche, ließ sich nicht wahrscheinlich machen.

Es wäre somit hier eine dritte Art des Kernwachstums festgestellt, anders als es bei den Schleifenkernen der Dipterenlarven erfolgt und anders als es bei den Riesenkernen der Wanzen geschieht. In den letzten beiden Fällen wird das Wachstum hauptsächlich durch eine „innere Teilung“ erreicht, wenn diese auch infolge der unterschiedlichen Chromosomenausbildung bei Wanzen und Dipteren ein verschiedenes Aussehen hat; der gesamte Ablauf der Endomitose läßt sich nur an Wanzen verfolgen (GEITLER 1939).

Nun gehört aber zu den Untersuchungen GETTLERS, wie der Verfasser selbst sagt, als Ergänzung die Beobachtung der Meiose, um pachynematische Chromosomen wirklich zu sehen, und außerdem auch der direkte Beweis durch die Teilung solcher herangewachsener Kerne. Dann müßte sich ihr Bau eindeutig klären lassen.

Es ist inzwischen gelungen, diese Beobachtungen zu machen.

## Material und Methode.

Die Meiose von *Sauromatum guttatum* wurde in den Antheren verfolgt, die Teilung der großen somatischen Kerne in den äußeren Zellschichten

der oberen Hälfte der Knolle. Letztere erfolgt erstens bei Beginn des Wurzelwachstums: das vor der Wurzelspitze liegende, ausdifferenzierte Gewebe teilt sich dann wieder und wächst eine Zeitlang mit, so daß eine Wurzeltasche entsteht; zweitens gelingt es, Teilungen hervorzurufen, indem man die Hüllblätter zur Zeit des Laubblattwachstums an ihrer Basis abreißt. Wir haben in diesem Fall also ein schönes Beispiel vor uns für die teilungsanregende Wirkung eines Wundreizes. Auch wenn man Knollen quer durchschneidet und mit Gewebepulver bedeckt, treten Teilungen auf, wie überhaupt an allen verletzten Stellen der oberen Knollenhälfte. Doch tritt die Wirkung an den Blattbasen schneller ein, vielleicht, weil diese Stellen zur Wundkorkbildung präformiert sind, da die Hüllblätter vor der Laubblattentfaltung zugrunde gehen.

An günstigen Stellen kann man deutlich erkennen, daß der Teilungsimpuls von der Wundfläche ausgeht. Die dem Wundrand näher liegenden Kerne sind nämlich den entfernter liegenden Kernen immer um einige Phasen in der Mitose voraus. Ist z. B. der eine Kern in später Prophase, so befindet sich der andere in Ruhe; einer Anaphase im ersten entspricht ein Zerstäubungsstadium im zweiten Kern, einer Telophase im ersten Kern eine Prophase im zweiten. Die Wandbildung erfolgt immer parallel zum Wundrand, die Spindel steht also senkrecht auf ihm.

Die Kerne dieser äußeren Zellschichten der Knolle erreichen annähernd die gleiche Größe wie die Kerne der ausgewachsenen Spatha und des Appendix (vgl. GEITLER 1938) und sind mit diesen auch ihrer Struktur nach durchaus zu vergleichen. Sie sind in der Nähe der untersten Hüllblätter am größten. Gegen das Innere der Knolle nehmen sie an Größe ab und werden schließlich in der Mitte auffallend klein, sie werden aber auch gegen die oberen Hüllblätter zu kleiner.

---

Das sporogene Gewebe wurde in 1 Teil Essigkarmin und 1 Teil Alkohol-Eisessig (3:1) fixiert und nach einigen Tagen in heißem Essigkarmin untersucht (vgl. H. ERNST 1938). Die Erfolge damit waren sehr gut; besonders für die Untersuchung der Leptotän- und frühen Pachytänstadien scheint dieses Verfahren empfehlenswert.

Die übrigen Untersuchungen fanden meist an Material statt, das unmittelbar oder nach vorheriger Fixierung in Alkohol-Eisessig in heiße Karmin-Essigsäure gelangte. Zum Vergleich wurden Mikrotomschnitte herangezogen von Gewebe, das mit dem Gemisch nach FLEMMING-BENDA fixiert und mit Safranin-Lichtgrün gefärbt worden war.

### Untersuchungen.

Die Mitosen der herangewachsenen Kerne brachten als unerwartetes Ergebnis die Feststellung, daß *diese Kerne polyploid sind*. Es konnten je nach Kerngröße diploide, tetraploide und octoploide Metaphaseplatten ausgezählt, d. h. 26, 52 und 104 Chromosomen beobachtet werden. Einige Kerne des Gewebes lassen auf eine noch höhere Stufe der Polyploidie schließen, in Teilung wurden sie jedoch nicht gesehen.

Besonders interessant und für das Verständnis der großen Kerne wesentlich ist es nun, den Ablauf der polyploiden Teilungen von Beginn an zu verfolgen.

Die erste Teilung nach der Verwundung zeigt sich damit an, daß die sonst mehr oder weniger deutlich voneinander getrennten Chromocentren ineinander übergehen (die Chromocentren dieser Kerne sind übrigens nie so deutlich getrennt wie z. B. in der Epidermis des Appendix). Die ganze Kernoberfläche ist dann mit Chromomeren (oder optischen Querschnitten durch Chromonemata) besetzt. Obwohl die Körnelung insgesamt bemerkenswert fein wird, bleiben die ursprünglichen Chromocentren als Ansammlungen von heterochromatischen Chromomeren erkennbar (Abb. 1a und 1b). Auch die großen Kerne durchlaufen also eine Art Zerstäubungsstadium, wie es GÄITLER schon für die normalen diploiden Mitosen bei *Sauromatum* nachgewiesen hat. Auffallend ist, daß der so klumpige, aus einem anderen Heterochromatin als die proximalen Abschnitte der übrigen Chromosomen bestehende Trabant die Zerstäubung mitmacht. Es bleiben nur die ersten, dem Nucleolus unmittelbar anliegenden Chromomeren als besonders große, heterochromatische Körper erkennbar. Oft aber ist es überhaupt unmöglich, die Trabantenchromosomen mit Sicherheit aufzufinden.

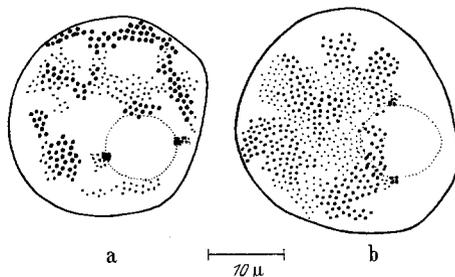


Abb. 1 a und b. Kerne aus den äußeren Zellschichten der oberen Knollenhälfte. a in Ruhe, b im Zerstäubungsstadium. Dargestellt sind Teile der Oberfläche und der Nucleolus; die Trabantengruppen liegen einander gegenüber (in a rechts und links, in b oben und unten). Alk.-Eisessig-Essigkarmin.

Weiterhin differenzieren sich deutliche Gruppen von Chromosomen heraus. Die heterochromatischen Mittelstücke liegen beisammen, die euchromatischen Enden strahlen davon aus. An den kleinsten Gruppen octoploider Kerne lassen sich bald je vier *gleiche* Chromosomen unterscheiden, die größeren Chromocentren werden von verschieden gestalteten Chromosomengruppen gebildet (Abb. 2a). Es sind also nicht einzelne Chromosomen, die sich herausdifferenzieren, sondern die aus einem Chromosom — bzw. in größeren Gruppen die aus mehreren Chromosomen — hervorgegangenen Tochterchromosomen. Daß nur Vierergruppen und keine Achtergruppen in octoploiden Kernen auftreten, liegt daran, daß die homologen Chromosomen der diploiden Ausgangskerne keinerlei nähere Lagebeziehung zueinander haben, wie ohne weiteres an den SAT.-Chromosomen ersichtlich ist. Die homologe Gruppe von vier als solche erkennbaren Tochterchromosomen kann auch mit einer anderen Chromosomengruppe in einem größeren Chromocentrum vereinigt sein.

Daraus ist es zu erklären, wenn im folgenden nur über Gruppen von vier bzw. im Fall tetraploider Kerne von zwei Chromosomen gesprochen wird.

Es verdient hervorgehoben zu werden, daß die *auseinander entstandenen Chromosomen beieinander liegen*. Dies ist wohl eine Folge ihrer heterochromatischen Beschaffenheit. Während des Übergangs zur Metaphase *entfernen sich die Chromosomen voneinander*. Dabei gehen die Enden

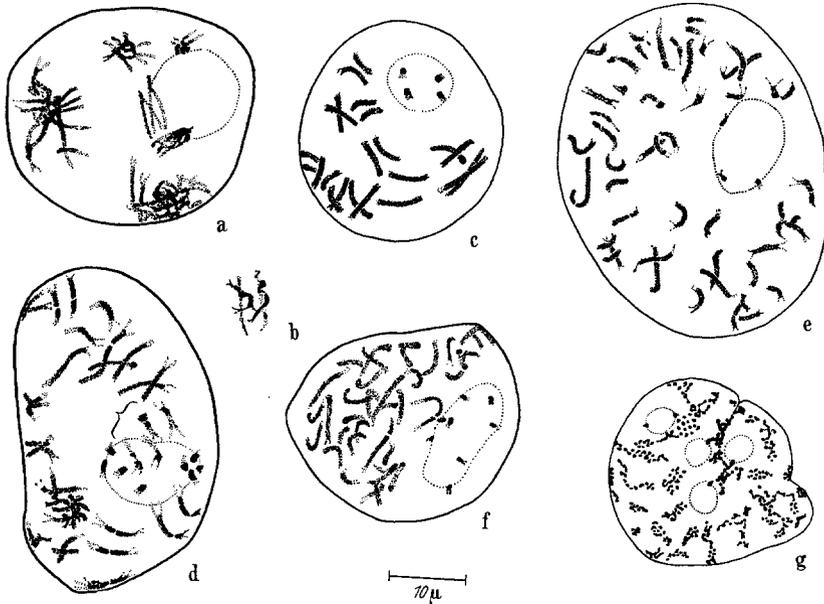


Abb. 2 a—g. Mitosen polyplorder Kerne. a—e aus einer ersten Teilung nach der Verletzung. a frühe Prophase eines 8 n-Kernes. Die Trabantengruppen (je 4 Chrom.) an gegenüber liegenden Stellen, in der Mitte oben und links am Nucleolus je eine Vierergruppe. b eine Vierergruppe früher als a. c mittlere Prophase eines 4 n-Kernes (Zweiergruppen!). d mittlere Prophase eines 8 n-Kernes. An gegenüberliegenden Seiten des Nucleolus je eine Gruppe von 4 Trabanten (die linke stärker gelockert als die rechte). Oberhalb des Nucleolus, durch die Klammer gekennzeichnet, 4 Tochterchromosomen. e späte Prophase eines 8 n-Kernes. Es sind nicht alle Trabanten gezeichnet. f Prophase aus einer zweiten Teilung (keine Gruppenbildung mehr!). g Ruhekern aus dem Wundkork.

Alk.-Eisessig-Essigkarmin.

voraus, die Spindelansatzstellen haften am längsten aneinander. Wir bekommen so die charakteristischen Kreuz- und Paarbilder, wie sie Abb. 2c veranschaulicht. Verfolgt man die Prophase octoploider Kerne, so zeigt sich weiter die interessante Tatsache, daß die Chromosomen einer Vierergruppe zu je zwei und zwei enger beisammen bleiben (Abb. 2b und d). Die Chromosomen führen also eine Trennungsbewegung aus, die verschieden stark und unabhängig von der Spindel ist. Der Zeitpunkt ihrer Entstehung, die Dauer ihrer Selbständigkeit also, scheint hier deutlich eine Rolle zu spielen. Beim Übergang zur Metaphase geht die

ursprüngliche Anordnung verloren, so daß in Metaphaseplatten überhaupt keine Gruppen von gleichartigen Chromosomen mehr vorhanden sind.

Es erschien nun wünschenswert, auch die weiteren Teilungen bis zur Ausbildung der endgültigen Ruhekerne des Wundkorkes anzusehen.

Die Bilder entsprechen ganz den Erwartungen. In der folgenden Prophase tritt nicht mehr die typische „Paarung“ der Chromosomen auf, sondern diese liegen anscheinend regellos wie in einer gewöhnlichen diploiden Mitose, jedoch in vermehrter Anzahl (Abb. 2f). Während in den ersten Mitosen ein kugeligere Nucleolus vorhanden ist, sind in den zweiten Mitosen zwei Nucleolen oder ein langgestreckter Nucleolus zu sehen. Dieser zeigt meist noch die Spuren seiner Entstehung aus mindestens zwei Nucleolen. Die Trabanten liegen den Nucleolen regellos verteilt an. Die Telophasen der dritten Teilung haben in der Regel drei Nucleolen mit ein, zwei oder drei Trabanten je Nucleolus. Der endgültige Ruhekerne hat meist vier Nucleolen; es können aber auch noch mehr vorhanden sein. Das charakteristische Bild großer Ruhekerne mit ihren schönen großen Chromocentren ist verschwunden. Statt dessen sind kleine, unzusammenhängende Chromozentren in großer Anzahl über die Kernoberfläche verteilt (Abb. 2g). Ihre Struktur ist nicht sehr körnig, was wohl daran liegt, daß die Kerne des Wundgewebes bald zugrunde gehen, während die Zellen verkorken.

So ergibt sich also folgendes: haben die Chromosomen einmal den mitotischen Zyklus durchlaufen, d. h. waren sie einmal in metaphasischem Zustand, so sind die Beziehungen zwischen den Tochterchromosomen gelockert. Es scheint, daß zuerst noch eine gewisse Lagebeziehung besteht, die sich jedoch im Laufe mehrerer Mitosen verliert. Es sind dann Gruppen gleichartiger Chromosomen nicht mehr zu sehen, wie ja schon die erhöhte Nucleolenzahl in den späteren Kernen auf eine gleichmäßigere Verteilung der SAT-Chromosomen im Kernraum schließen läßt. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß die Chromosomen nun willkürlich und dem Zufall überlassen in dem Kern verteilt sind.

Die *Trabanten* verdienen bei dem Teilungsablauf eine gesonderte Beachtung. Die großen Ruhekerne hatten zu der Vermutung Anlaß gegeben, daß die zwei an den Nucleolen sichtbaren, homogen bis körnig erscheinenden Trabanten mit ihren Ausstrahlungen je einem ganzen Chromosom entsprechen. Die Prophase zeigt aber, daß diese Gebilde je eine vollständige *Gruppe* von Tochter SAT-Chromosomen<sup>1</sup> darstellen. Die einzelnen SAT-Chromosomen lösen sich wie die anderen Chromosomen voneinander, bis man z. B. in octoploiden Kernen deutlich acht Trabanten zählen kann. Sie liegen dann zu je vier auf gegenüberliegenden Seiten, wobei wieder die Verbindung von je zweien enger ist.

<sup>1</sup> Wie die Angaben GENTLERS über den Bau der prophasischen SAT-Chromosomen in gewöhnlichen, diploiden Mitosen zu erklären sind, wird in einer späteren Arbeit erörtert werden.

Während der meiotischen Prophase zeigen die SAT-Chromosomen eindeutig, daß der Nucleolus nicht seiner ganzen Länge nach der sekundären Einschnürung eingeschaltet ist, sondern ihr seitlich anliegt. So günstig aber die Kerne von *Sauromatum* sonst für Untersuchungen sind, die Stadien des Leptotäns und Pachytäns sind infolge ihrer Kleinheit, Empfindlichkeit und Unübersichtlichkeit für exakte Bestimmungen wenig geeignet. Doch kann man erkennen, daß die Berührungsstelle des SAT-Chromosoms mit dem Nucleolus zwischen dem ersten und zweiten besonders stark gefärbten, heterochromatischen Chromomer liegt. Die Spindelansatzstelle liegt zwischen 2. und 3. Chromomer, wie es besonders die Diplotän-

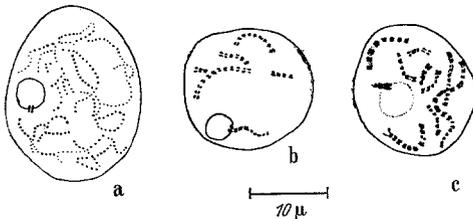


Abb. 3 a—c. Kerne der meiotischen Prophase. a Leptotän. Die SAT-Chrom. sind nicht in ihrer gesamten Länge dargestellt, da sie in diesem frühen Zustand im Gewirr der anderen Chromosomen sich nicht verfolgen lassen. b frühes Pachytän. Die beiden ersten Chromomeren des SAT-Chromosoms erscheinen als ein Chromomer, da sie in Deckung liegen. c spätes Pachytän. Fix.-Gemisch nach H. ERNST.

bilder annehmen lassen. Auf drei weitere heterochromatische Chromomeren folgen nach einem etwas größeren Abstand vier bis fünf euchromatische Chromomeren (Abb. 3 b).

Erwähnen möchte ich, daß die großen Kerne des äußeren Knollengewebes oft die Trabantenchromosomen als ausgestreckte Arme zeigen, an denen man die meiotische Struktur fast ablesen

kann, während sie z. B. bei Raphiden-, Spatha- oder Appendixkernen oft mehr oder weniger homogene Körper mit euchromatischen Austrahlungen nach allen Richtungen bilden. Ausnahmen kommen jedoch in beiden Fällen vor.

Wenn man die *Chromomerengröße* der meiotischen Chromosomen mit der Chromomerengröße der ausgewachsenen somatischen Kerne vergleicht, so ergibt sich, daß die Leptonemachromomeren kleiner sind und ihr Abstand voneinander geringer ist, als es in irgendeinem größeren Ruhekern der Fall ist. Mit den Chromomeren des Pachynemas lassen sich jedoch diejenigen mancher somatischen Ruhekern in Beziehung setzen (z. B. der Kerne der Spathaepidermis). Größe und Abstand der einzelnen Chromomeren ist hier ungefähr übereinstimmend. Sonst ist fast immer auch gegenüber dem Pachynema ein deutlicher Unterschied vorhanden, wie es der Vergleich von Abb. 1 b und 3 b veranschaulicht. Die Chromomeren in Appendixkernen sind aber z. B. noch viel größer. Es dürfte sich hier also um Sammelbildungen handeln oder es liegt wirkliches Wachstum von Chromomer und Fibrille vor, wie es GEITLER annimmt, oder es tritt beides im Verein auf.

Die Zahl der Chromomeren des kleinsten Chromocentrums ermittelte GEITLER mit ungefähr 15 heterochromatischen und ungefähr

15 euchromatischen Chromomeren. Leider konnte während der Meiose das entsprechende Chromosom nicht identifiziert werden. In Analogie zu dem ähnlichen SAT-Chromosom läßt sich aber annehmen, daß es aus etwa 8 Chromomeren aufgebaut ist. Dafür spricht auch, daß in der Diakinese immer ein kleines, dem SAT-Chromosom in Größe und Heterochromatinmenge ähnliches Chromosom zu beobachten ist. Wenn man nun die ausgewachsenen Appendixkerne durch einen einfachen Vergleich der Volumina als octoploid betrachtet, so entspricht den vier Tochterchromosomen, die dieses kleinste Chromocentrum bilden, die beobachtete Zahl von etwa 30 Chromomeren. Deren im Vergleich zum Pachynema gesteigerte Größe ist dann nur durch *Wachstum der Chromomeren* zu erklären.

Ein Indicium für diese Annahme bietet die Chromosomengröße in octoploiden Mitosen. Die Chromosomen sind *größer* und vor allem *dicker* als die Chromosomen in Wurzelspitzen oder anderen normalen diploiden Meristemen, also z. B. auch in einer jungen Tochterknolle. Die Chromosomengröße schwankt in all diesen Geweben überhaupt sehr (Abbildung 4).

Für diese Tatsachen kann man bis jetzt noch keine Erklärung geben, doch legen sie in Verbindung mit den größeren Chromomeren in den herangewachsenen Ruhekernen, wie schon gesagt, die Vermutung nahe, daß neben einer unterschiedlichen Spiralisierung eine Größenzunahme der Grundelemente dafür maßgebend ist. Es ist ausgeschlossen, daß die verschiedene Dicke nur eine Folge ungleicher Behandlung mit Karmin-essigsäure ist, denn auch Präparate, die mit Flemming-Benda fixiert worden waren, zeigen die gleichen Verhältnisse.

Anschließend an diese Überlegungen wurde versucht, die *Volumina der Kerne zu messen*, um eventuelle Beziehungen zwischen Volumen und Chromosomenzahl zu finden. Die Messungen gestalteten sich in den äußeren Teilen des Grundgewebes der Knolle verhältnismäßig leichter als in anderen Geweben. Die Kerne sind rund bis oval, die größeren abgeflacht. Die Zellen sind meist so angeordnet, daß je zwei Tochterzellen einen engeren Verband bilden, der von einer dickeren Zellwand umgeben ist. Bei Beginn der allgemeinen Teilung nach einer Verletzung ereignet

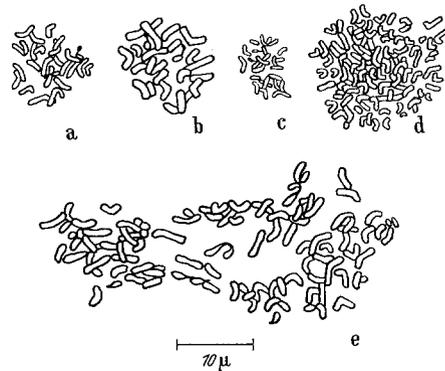


Abb. 4 a—e. Metaphaseplatten: diploide Platten aus der Wurzelspitze (a), aus der jungen Tochterknolle (b), aus der Mitte des wachsenden Appendix (c); d und e octoploide Platten aus dem Wundgewebe (in d sind nicht alle 104 Chromosomen dargestellt, e gezerrt). a, b, e Alk.-Eisessig-Essigkarmin, c, d FLEMMING-BENDA.

es sich, wie schon erwähnt, oft, daß der eine Kern eines solchen Zellpaares — nämlich der dem Wundrand näher liegende — sich schon in Teilung befindet, während der andere noch in Ruhe ist. Diese Ruhekerns oder ganz ähnliche aus der nächsten Umgebung wurden nun gemessen. Außerdem wurden auch Prophasen in morphologisch vergleichbarem Zustand den Messungen zugrunde gelegt. Das Ergebnis dieser Messungen ist trotz der ihnen anhaftenden Mängel und großen Schwankungen in der Kerngröße jeder Gruppe eindeutig: *das Volumen von Ruhekernen nimmt um etwas mehr als das Doppelte zu, wenn sich die Chromosomen verdoppeln*. Das Volumenverhältnis z. B. octoploider zu tetraploiden Kernen ist durchschnittlich 2,5 : 1. Dasselbe Verhalten zeigen die Prophasen. Bei Zunahme der Kerngröße nimmt auch der Betrag der prophasischen Kernvergrößerung prozentual zu. Der Vergleich läßt sich gut nur zwischen tetraploiden und octoploiden Kernen ausführen, da diploide Kerne in dem untersuchten Gewebe selten vorkommen.

Um jedoch das Material für die vergleichende Volummessung auch für diploide gegenüber tetraploiden Kernen zu vervollständigen, wurden Kerne aus einer jungen Tochterknolle herangezogen. Da die Chromosomengröße, wie ein Vergleich der Metaphaseplatten zeigt, sich etwa in der Größenordnung des Wundgewebes bewegt, ist ein Vergleich der Volumina wohl gestattet. Junge diploide Kerne aus der Wurzelspitze heranzuziehen, scheint wegen der verschiedenen Chromosomengröße nicht ratsam.

Die Messungen ergaben, daß auch zwischen tetra- und diploiden Kernen etwas das gleiche Verhältnis besteht. Der Mehrbetrag von 4 n-Kernen gegenüber 2 n-Kernen scheint jedoch regelmäßig etwas höher zu sein. Während die Volumina von 8 n- zu 4 n-Ruhekernen sich wie 2,5 : 1 verhalten, liegt hier das Verhältnis 2,7 : 1 vor.

GEITLER hat eine große Anzahl Messungen an den Kernen der Appendixepidermis ausgeführt. Sie brachten jedoch keine Werte, aus denen sich eine Gesetzmäßigkeit im Wachstum ablesen ließe. Der Unterschied gegenüber meinen Angaben erklärt sich daraus, daß damals *alle* Kerne eines Areals gemessen wurden, während für die obigen Messungen bestimmte, in ihrem Entwicklungszustand vergleichbare Kerne ausgewählt wurden.

Ein Vergleich der Kerngröße einwandfrei diploider Kerne in den verschiedenen ausgewachsenen Geweben zeigt auch, wie weit eine Differenzierung allein durch Kernsaftvermehrung bzw. Kernsaftabnahme ohne Vermehrung der Chromosomen gehen kann. Es müssen also ausgewählte, deutbare Kerne aus entsprechenden Gewebestellen während bestimmter Stadien miteinander verglichen werden, um über das Verhältnis von Volumen und Chromosomenzahl ein Bild zu erhalten.

### Besprechung.

Die Untersuchungen an *Sauromatum guttatum* haben ergeben, daß auch im Pflanzenreich bei der normalen Gewebedifferenzierung ein Kernwachstum durch „innere Teilung“, also durch Polyploidie, erreicht werden kann. Das Auftreten von Polyploidie nach Einwirkung von Colchicin oder wachstumsfördernden Substanzen, wie sie z. B. LEVAN beschreibt, ist hier nur insofern von Interesse, als man den Ablauf der Teilung vergleichen kann.

Die Polyploidie wurde in den vorliegenden Untersuchungen erst beim Auftreten von Mitosen als solche erkannt. In den heranwachsenden Kernen konnten trotz fortlaufender Untersuchungen an *Spatha* und *Appendix* keine Beobachtungen gemacht werden, die den Zeitpunkt und die Entstehungsweise der verschiedenen Polyploidiestufen anzeigen. Diese Untersuchungen schließen aber andererseits aus, daß die Kerne durch Verschmelzung oder Restitutionskernbildung entstanden sind. Dagegen spricht auch eindeutig das ganze Verhalten der Chromosomen während der Prophase. Nie wäre zu verstehen, warum sich Gruppen von 4 bzw. 2 gleichartigen Chromosomen aus den Chromocentren herausdifferenzieren, wenn doch die homologen Chromosomen, wie die diploiden Mitosen zeigen, keinerlei Bindung untereinander aufweisen. Auch Bilder, wie sie die Weiterverfolgung der Mitosen großer Kerne ergeben, wären nicht verständlich. Da aber auch keine Endomitose, wie sie GETTLER (1939) für die Entstehung der polyploiden Kerne bei Wanzen aufzeigen konnte, beobachtet wurde, ist es wahrscheinlich, daß die Spaltung in Tochterchromosomen während des entspiralisierten Zustandes erfolgt.

Hier sind die Beobachtungen an *Spinacia* zu erwähnen, wo auch normalerweise bei der Ausdifferenzierung der Gewebe in der Wurzelspitze polyploide Teilungen auftreten (zuletzt GENTCHEFF und GUSTAFSSON). Denn auch hier muß nach allem die Spaltung in die zwei Tochterchromosomen in die Zeit des Ruhekerns oder spätestens in den Zeitpunkt vor seinem Übergang zur Prophase gelegt werden. Daß die Tochterchromosomen oft noch während der Metaphase die „Paarung“ zeigen, deuten die Autoren so, daß die Spaltung erst verhältnismäßig spät erfolgt ist, die Chromosomen sich also infolge der kurzen Zeit noch nicht voneinander getrennt haben. Bemerkenswert ist, daß, wie bei *Sauromatum*, nach Ablauf einer Teilung keine Bindung zwischen gleichartigen, ehemals beieinanderliegenden Chromosomen mehr vorhanden ist; auch in octoploiden Kernen gibt es keine Gruppen von mehr als zwei gleichen Chromosomen.

Bei *Sauromatum* erfolgt die Spaltung, wie erwähnt, im entspiralisierten Zustand. Infolge der Heterochromasie der Mittelstücke bleiben die Chromosomen beisammen; man sieht daher nur, daß die Chromo-

centren wachsen. Wäre kein Heterochromatin vorhanden, so würden die Chromosomen wohl wie ihre Enden auseinanderweichen und den ganzen Kernraum erfüllen. Dieser Art ist vielleicht der Vorgang, der zu den von JACHIMSKY beschriebenen großen Antipodenkernen von *Aconitum* führt, wo „ein fädiges Gerüst und auf den Fäden kleine Chromatinkügelchen“ vorhanden sind.

Ob die wachsenden Chromocentren, die YAMPOLSKY in den Kernen der Haarzellen von *Mercurialis annua* findet, auf ähnliche Weise zu erklären sind — daß nämlich die fast ganz aus Heterochromatin bestehenden Chromosomen infolge der Trägheit des Heterochromatins sich wenig trennen oder überhaupt in großen Klumpen beisammen bleiben — ist nicht zu beantworten, ehe diese Kerne einer feineren Untersuchung, z. B. mit Karminessigsäure, unterzogen worden sind. Übrigens entspricht dieses Heterochromatin offenbar dem Heterochromatin der Trabanten von *Sauromatum* und nicht dem mehr aufgelockerten Heterochromatin der proximalen Chromosomenstücke.

Die Höhe der beobachteten Polyploidie ist sehr gering im Vergleich zu der z. B. bei Wanzen vorkommenden, wo es Kerne gibt, die sicherlich 1028-ploid sind. Dies sind jedoch Kerne von Drüsenzellen, während die polyploiden Kerne, die bei *Sauromatum* festgestellt wurden, einem „gewöhnlichen“ Gewebe angehören. Aber auch bei *Sauromatum* und bei dem ihm auch im Kernbau verwandten *Arum maculatum* gibt es Kerne, deren Bau auf eine wesentlich höhere Polyploidie schließen läßt. Das sind die Kerne der Raphidenzellen und der Kern des Endospermhaustoriums von *Arum*, dem JACOBSON-PALEY schon 1920 eine Besprechung gewidmet hat<sup>1</sup>. Sie gibt, wie es auch für die Raphidenkerne von *Sauromatum* zutrifft, an, daß zu Beginn des Wachstums eine erhebliche Chromatinzunahme erfolgt, erst später scheint sich auch der Kernsaft zu vermehren. Der oft ungeheure Nucleolus und das spätere Auftreten von zahlreichen Nucleolen sprechen ebenfalls für eine ungleich höhere Stufe der Polyploidie. Diese Vermutung wird bekräftigt durch die Tatsache, daß sich der Schwesterkern des Haustoriakernes bei stetig klein bleibender Kerngröße oft teilt, wodurch das Endosperm gebildet wird. Die Raphidenkerne lassen sich in jungen Stadien, solange ihre Größe noch nicht die gewöhnlicher großer Kerne überschritten hat, sehr gut mit diesen vergleichen und zeigen dabei deutlich, daß sie viel chromatinreicher sind. Dies ist nebenbei wieder ein Beispiel dafür, auf welche verschiedene Weise gleich große Kerne gebaut sein können. Wenn man auch aus dem Bau dieser Kerne nicht die Höhe der Polyploidie ablesen kann und ein unmittelbarer Beweis durch die Chromosomenzählung in der Mitose nicht erreicht werden wird, so kann man nach den vorliegenden Beobachtungen doch sagen, daß auch bei Pflanzen in

<sup>1</sup> *Sauromatum* selbst konnte daraufhin noch nicht untersucht werden.

bestimmten Kernen hohe Polyploidie vorkommt. Daß dies gerade für ausgesprochene Drüsenzellen der Fall ist, unterstreicht die Vorstellungen über die aktive Teilnahme der Kerne am physiologischen Geschehen, wie sie die Beobachtungen aus dem Tierreich geweckt haben.

### Zusammenfassung.

1. In normalen, ausdifferenzierten Geweben von *Sauromatum guttatum* sind die herangewachsenen, großen Kerne polyploid. Es wurden tetraploide und octoploide Kerne in Teilung gesehen<sup>1</sup>, doch sind in ausgesprochenen Drüsenzellen auch viel höhere Stufen der Polyploidie wahrscheinlich.

2. Die Vervielfachung der Chromosomen erfolgt im entspiralisierten Zustand während des Wachstums der Ruhekerne durch „innere Teilung“.

3. Die Prophasen der polyploiden Kerne zeigen, daß auseinander entstandene Tochterchromosomen im Ruhekerne beisammen liegen; während der Mitose weichen die Tochterchromosomen auseinander, bis in der Metaphase keine Gruppen mehr vorhanden sind.

4. Obwohl bei *Sauromatum* die Polyploidie ausschlaggebend für das echte Kernwachstum ist, spielen beim Zustandekommen der endgültigen Größe des Kernes noch das Wachstum der Chromosomen und die Kernsaftvermehrung eine Rolle.

---

Die Untersuchungen wurden auf Anregung und unter Leitung Herrn Prof. L. GETTLERS im Botanischen Institut der Universität Wien bei Herrn Prof. F. KNOLL ausgeführt. Ihm und Herrn Prof. GETTLER im besonderen gilt mein Dank.

### Schriftenverzeichnis.

Beasley, J. O.: Nuclear size in relation to meiosis. Bot. Gaz. 99 (1938). — Ernst, H.: Meiosis and crossing over. Z. Bot. 33 (1938). — Geitler, L.: Über das Wachstum der Chromozentrenkerne und zweierlei Heterochromatin bei Blütenpflanzen. Z. Zellforsch. 28 (1938). — Die Entstehung der polyploiden Somakerne der Heteropteren durch Chromosomenteilung ohne Kernteilung. Chromosoma 1 (1939). — Gentscheff, G. u. Gustafsson, A.: The double chromosome reproduction in *Spinacia* and its causes. Hereditas (Lund) 25 (1939). — Jachimsky, H.: Zur Zytologie der Antipodenkerne. Planta (Berl.) 26 (1937). — Jacobson-Paley, R.: Sur le Haustorium et la formation de l'Albumen dans *l'Arum maculatum*. Bull. Soc. bot. Gen. 12 (1920). — Levan, A.: The effect of colchicin on root mitosis in *Allium*. Hereditas (Lund) 24 (1938). — Cytological phenomena connected with the root swelling caused by growth substances. Hereditas (Lund) 25 (1939). — Yampolsky, C.: The cytology of the ovarial trichomes of *Mercurialis annua*. Cytologia 8 (1937).

---

<sup>1</sup> Anmerkung bei der Korrektur: Seither fand ich im Wundgewebe auch 16-ploide Mitosen.