

(Aus der Estação Agronómica Nacional, Lissabon und dem Institut für allgemeine Botanik, Hamburg.)

## ÜBER DAS VERHALTEN DES SAT-FADENS.

Von  
FLÁVIO RESENDE.

Mit 3 Textabbildungen (19 Einzelbildern).

(Eingegangen am 7. Dezember 1938.)

### I.

In einer früheren Arbeit (1937a) beschrieb ich einen Fall von Asymmetrie in Bezug auf die Fadenlänge. Unter 151 von mir untersuchten *Aloinae* fand ich eine Varietät (*Al. brevifolia* [var ?])<sup>1</sup>, die eine sichere derartige Asymmetrie aufweist, und eine andere Varietät (*Al. mitri-formis* var. *Commelinii*), bei der ich das gleiche vermutete (l. c. S. 771 und 776). Hier wurden stets ein Nucleolus und sein legaler entsprechender Trabant beobachtet, außerdem in einem Prozentsatz von 2—10% noch ein kleiner Nucleolus, dessen zugehöriger kleinfädiger Trabant „trotz eingehender Untersuchung“ (l. c. S. 776) nie beobachtet werden konnte.

Da dieser Fall so bemerkenswert war, habe ich Individuen von verschiedener Herkunft gesammelt und untersucht (Hamburg, Botanischer Garten und Ausstellungsgelände „Planten und Blumen“; Berlin, Botanischer Garten; Coimbra, Botanischer Garten; Lissabon, Botanischer Garten der Universität, Kolonialbotanischer Garten und verschiedene private Gärten, und aus einem privaten Garten Pórtos).

Bei einem Individuum, das aus Pórtos stammt, fand ich den vermuteten kleinfädigen Trabanten (Abb. 1d und e), und zwar in einem Prozentsatz von etwa 7% (von 207 Mitosen zeigten ihn 14 — davon 3 Metaphasen). *Die Größenverhältnisse der beiden Nucleolen, sowohl an sich wie auch zueinander, bleiben hier jedoch die gleichen wie bei den normalen Individuen.* Es gelten also noch hierzu die Abb. 8b, 10d, e und h und 17g der früheren Arbeit.

Das wichtigste aber bei diesem Individuum ist das Verhalten des großen Fadens:

Die Länge dieses Fadens nimmt von der Metaphase zur Anaphase ungeheuer zu (s. Abb. 1 und 2), so, als ob der Faden sich bereits in der Anaphase anschickte, einen großen Nucleolus in der anschließenden Telophase zu kondensieren<sup>2</sup>. Während *in der Metaphase die Fadenlänge*

<sup>1</sup> Diese Varietät wurde (1937a) von mir als *Al. humilis* angegeben, siehe aber schon die Fußnote 2 S. 762.

<sup>2</sup> Daß der SAT-Faden des kleinen Trabanten nicht in gleichem Maße in Mitochondrien gezogen wird, ist zu beachten. Sein Sichtbarsein allein für dieses Individuum muß jedoch als eine Folge der Streckung seines SAT-Fadens betrachtet

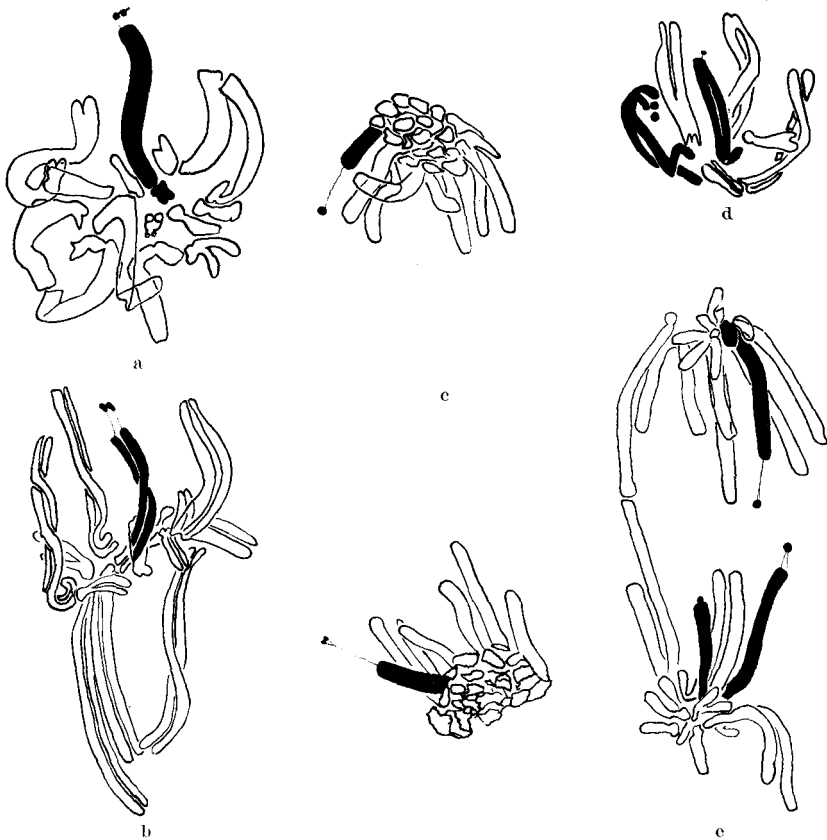


Abb. 1 a—c. *Aloc. nitrifomis* var. *Commelini* Bak. a, b und c Metaphase, Meta-Anaphase und Spät-Anaphase aus einer Wurzel, die durchgehends das anormale Verhalten des SAT-Fadens zeigt. Das Bild b zeigt eine Spät-Metaphase, bzw. Früh-Anaphase, wo bereits die Andeutung der in der Anaphase ausgesprochenen Streckung des SAT-Fadens sich zu zeigen beginnt. d Die Metaphase (unvollkommen gezeichnet), die, unter den drei beobachteten (s. S. 306), den kleinen Trabanten am deutlichsten zeigt. e Anaphase, an der bei einer Hälfte die beiden Trabanten zu sehen sind. Die asymmetrische Streckung der beiden großen einander gegenüberliegenden Fäden ist oft zu beobachten. Wieder ein sehr schöner Beweis der zellphysiologisch bedingten Länge des SAT-Fadens. (N. Q. M.). Vergr. Fluorit-Immersion. Ok. Mobimi  $\times 15$ . In Objektivehöhe mit dem Zeichenapparat gezeichnet. Für den Druck auf  $\frac{4}{5}$  verkleinert.

werden. Daß die Streckung hier viel weniger stark ausgeprägt ist, als bei dem großen, liegt begründet im Verhältnis seiner realen Länge — wahrscheinlich submikroskopisch — zu der realen Länge des Fadens des großen Trabanten.

Dieser allein in diesem Individuum beobachtungsfähige Trabant ist ein ausgezeichnetes Beispiel für die Auffassung, daß, wenn ein Nucleolus sich an einem bestimmten Punkt eines Chromosoms („Nucleoluschromosom“, HEITZ, 1931) bildet, dieses Chromosom normalerweise ein SAT-Chromosom sein muß, wenn auch manchmal der Faden so klein ist, daß der Trabant mikroskopisch nicht zu erkennen ist. Andere Umstände können aber seine Sichtbarkeit ermöglichen, ohne daß die Masse des betreffenden Nucleolus zuzunehmen braucht.

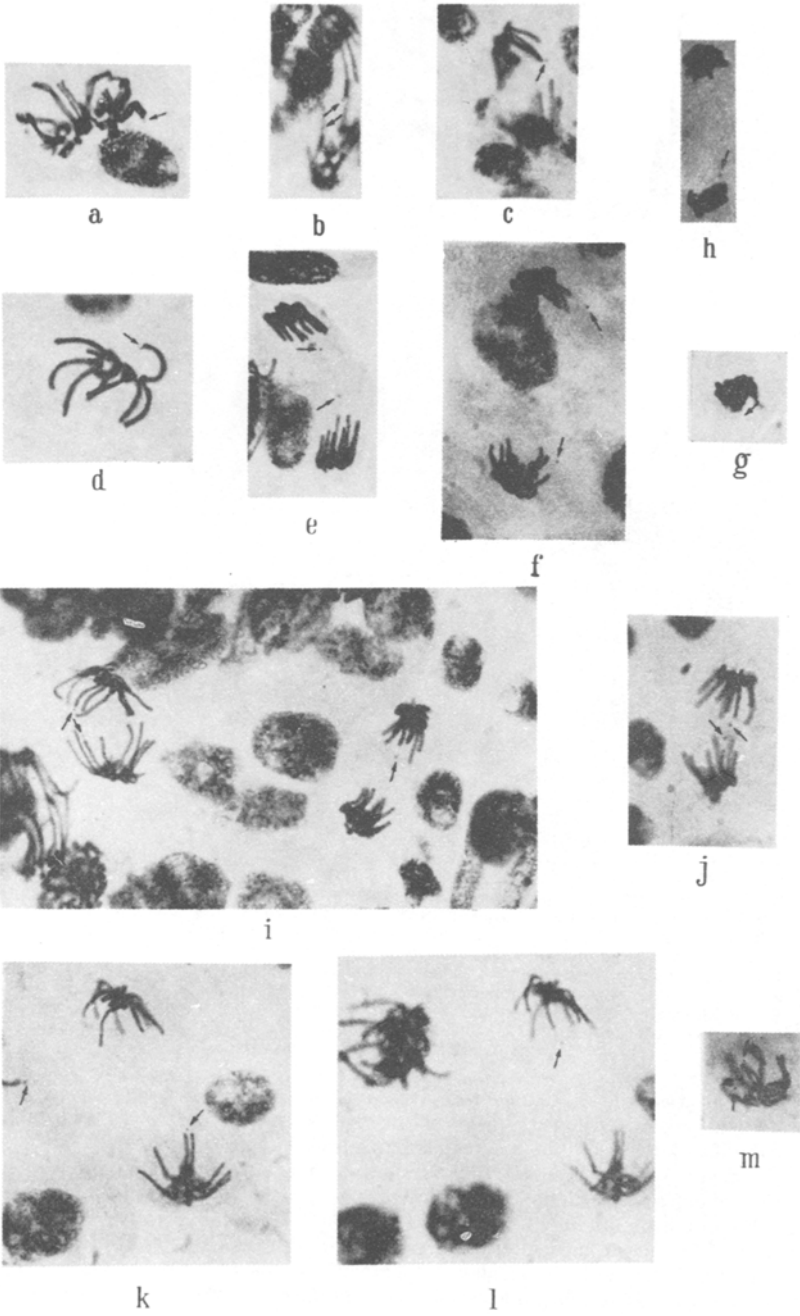


Abb. 2 a-m. Erklärung (s. S. 309).

bei diesem Individuum durchgehends in allen Zellen nichts Besonderes zeigt, sich also ganz so verhält, wie in den früher untersuchten Fällen (s. RESENDE, l. c. Abb. 17 f), wird die Fadenlänge dagegen gewaltig gestreckt, wenn die Chromosomen in die Anaphase übergehen. Diese Länge ist bis zur späten Anaphase leicht zu beobachten. In der Telophase wird, wie zu erwarten, die Beobachtung schwieriger, ist aber noch möglich (s. Abb. 2 g und h); ein guter Beweis für die primäre Natur des SAT-Fadens.

Bisher konnten 9 Wurzeln untersucht werden. Nicht bei allen Wurzeln ist dieses Verhalten regelmäßig zu beobachten, einige Wurzeln wurden gefunden, bei denen das Verhalten des SAT-Fadens in der Anaphase ein chimärisches Gewebe bildet. Hier zeigen bestimmte Wurzelzonen die ungewöhnliche Fadenstreckung in der Anaphase, während andere Zonen der gleichen Wurzeln das Aussehen des SAT-Fadens vollkommen normal zeigen. Bei anderen Wurzeln beobachtet man schließlich noch ein vollkommenes Durcheinander<sup>1</sup> von Mitosen mit langer und normaler Streckung des SAT-Fadens in der Anaphase.

Ob dieses merkwürdige Verhalten des Fadens genotypisch oder phänotypisch bedingt ist, bleibt zu entscheiden.

Für die ganze Untersuchung wurde die Nuclealquetschmethode (HEITZ, 1935 b) angewendet. Die Fixierung wurde mit Chromosmiumsäure (15 ccm Chromsäure, 1% + 4 ccm Osmiumtetroxyd 2%) ausgeführt. Die Pflanze, die immer im Freien lebte, wurde vor der Wurzelabnahme (Juni 1938) in ein Gewächshaus gebracht, in dem eine ziemlich hohe Temperatur (30—40°) herrschte.

<sup>1</sup> Hier wird meine Auffassung (RESENDE 1938) über die McCLINTOCKsche Beobachtung sowie die von FERNANDES und SATÔ in Bezug auf die Schwankungen der Fadenlänge in Geweben desselben Individuums, die ich auf chimärische Zustände zurückgeführt habe, bestätigt. Ähnliche Beobachtungen wie die genannten Autoren hatte ich (1937 a) in Geweben, die sich vorübergehend chimärisch verhielten, gemacht, wie die Abb. 8e und 13a zeigen.

Abb. 2 a—m. *Aloe mitriformis* var. *Commelinii* Bak. Fluorit-Immersion. LEITZ-MAKAM, Periplan. Okular 8fach, Punktlampe. Die Trabanten sind durch Pfeile kenntlich gemacht. a, b und c: Metaphase und Anaphasen der normalen Pflanzen. Das Bild b zeigt die in normalen Individuen beobachteten größten Entfernungen der Trabanten von den betreffenden Chromosomenköpfen. d bis m: Bilder aus dem Individuum, das sich in Bezug auf die Fadenlänge in der Anaphase anormal verhält. d, e, f, g und h: Diese Bilder zeigen das Verhalten des SAT-Fadens von der Metaphase durch die Anaphase und die frühe Telophase bis zur vollen Telophase. — Die Bilder der Telophase sind bemerkenswert, da sie zum ersten Male das Vorhandensein des SAT-Fadens in der Telophase vor der Kondensierung des Nucleolus zeigen. i: Zwei nebeneinanderliegende Anaphasen, die sich in Bezug auf die Anaphasenfadenstreckung verschieden verhalten (s. S. 309). j: Noch eine Anaphase aus derselben Wurzel. k, l: Ein weiteres Beispiel aus denselben Wurzeln mit einer Metaphase und einer Anaphase; die Anaphase zeigt in der oberen Hälfte eine anormale Streckung, in der unteren Hälfte dagegen eine normale Streckung des SAT-Fadens (das schönste gesehene Beispiel, das diese Asymmetrie aufweist — s. hierzu S. 307 den Text der Abb. 1c). Da die in Frage kommenden Trabanten in verschiedenen Ebenen liegen, mußten von dem Präparate 2 Aufnahmen angefertigt werden. — m: Photo der Zeichnung 1 d.

## II.

Seit 1934 wird von verschiedenen Autoren der SAT-Faden bzw. die SAT-Fadenlänge in der Meta- und Anaphase als Folge der Nucleolenbildung in der Telophase der vorhergehenden Mitose betrachtet (Mc CLINTOCK, 1934; FERNANDES, 1936; SATÔ, 1937; MATSUURA, 1938 u. a.). Die vorliegenden Beobachtungen sind ein schlüssiger Beweis dafür, daß diese Ansichten unzutreffend sind (vgl. auch RESENDE, 1938). Zwischen Meta- und Anaphase bildet sich kein Nucleolus, doch hat sich der SAT-Faden bereits in der Anaphase so weitgehend gestreckt, daß sogar in der anschließenden Telophase der zur Kondensierung des Nucleolus erforderliche Raum zwischen Chromosomenende und Trabant bereits vorhanden ist. Die Ursache dieser Streckung ist jetzt allein nur noch auf zellphysiologische Gründe zurückzuführen, die hier irgendwie abnormer Weise eine verfrühte Streckung des Fadens hervorgerufen haben.

*Das Auftreten des SAT-Fadens bzw. seine in der Meta- und Anaphase zu beobachtende Länge hat also mit dem Vorgang der Nucleolenbildung in der unmittelbar vorhergehenden Telophase nichts zu tun.*

Nach dieser beobachteten Tatsache kommt man zu der Überlegung, wie vorsichtig man sich ausdrücken muß, wenn man einen Vorgang deuten will, ohne daß man ihn unmittelbar beobachtet hat. Obgleich bisher gar keine unmittelbare Beobachtung vorlag, hat man den Vorgang des Verhaltens des Nucleolus von der frühen Telophase bis zur Prophase der nächsten Kernteilung nur durch theoretische Überlegungen in verschiedener Weise gedeutet: Nach früheren Autoren (S. NAVASCHIN u. a.) sind die Trabanten in den Ruhekernen von den entsprechenden Chromosomen getrennt, da sie von einem Abheben des Trabanten vom Nucleolus von den betreffenden SAT-Chromosomen in der Prophase sprechen. Später erklärte man, daß der Trabant in der Telophase allmählich durch die Zunahme des Nucleolus abgestoßen wird und in dieser Lage bis zur Endprophase verbleibt, ohne sich von dem betreffenden Chromosom zu trennen. Während NAVASCHIN also wahrscheinlich an einen Bruch des Fadens durch die Nucleolarsubstanz denkt, nimmt man später an, daß der Faden nur gestreckt wird (McCLINTOCK, 1934; RESENDE, 1937, 1938 u. a.). Nach der vorliegenden Untersuchung komme ich zu einer dritten Deutung, die mit allen bisher beobachteten Tatsachen am besten übereinstimmt. Die in der Anaphase einwandfrei beobachtete und allein aus inneren zellphysiologischen Gründen erklärbare verfrühte Streckung des SAT-Fadens bei einem einzigen Individuum von *Al. mitrififormis* var. *Commelinii* läßt vermuten, daß die in der Telophase während der Nucleolenkondensierung normale SAT-Fadenstreckung (im allgemeinen bei Pflanzen und Tieren) keineswegs sekundär ist — d. h. keine Folge der durch den emporwachsenden Nucleolus erfolgten Trabantenaustreibung —, sondern *ein physiologisches normales Verhalten*

des Fadens darstellt<sup>1</sup>. Wahrscheinlich wird gleichzeitig mit der Streckung die Nucleolarsubstanz allmählich auf dem Faden kondensiert. — Daß diese Streckung des SAT-Fadens in der Telophase nicht immer stattfindet, und daß sie auch für die Nucleolarkondensierung vielleicht gar nicht unbedingt notwendig ist, dafür liegen einige bisher nur schwer deutbare Beobachtungen vor (s. McCLINTOCK, 1934, Abb. 1, 6, 7, 8, 9 und 18; RESENDE, 1938, Abb. 5, u. a.).

Andere bisher rätselhafte Feststellungen<sup>2</sup> lassen sich jetzt befriedigend erklären. HEITZ, 1931 (Abb. 4) bei *Crepis*, FERNANDES, 1936 (Abb. 1 und 2) bei *Narcissus* und HEITZ und RESENDE, 1937 (unveröffentlicht) bei *Scandix*, fanden in ruhenden Kernen Fälle, wo die Trabanten nicht wie gewöhnlich unmittelbar auf dem Nucleolus sitzen, sondern vom Nucleolus durch einen Stiel getrennt sind<sup>3</sup>. Die Entstehung solcher Bilder können wir jetzt ungezwungen dadurch erklären, daß bei diesen Kernen die SAT-Fäden sich in der Telophase irgendwie ungewöhnlich weit gestreckt haben, so daß die an ihnen abgelagerte Nucleolarsubstanz sie nicht vollkommen bedeckt hat. Dieses kann sowohl distal (die eben erwähnten Fälle) wie proximal (s. GEITLER, 1934, Abb. 104c; RESENDE, 1937, Abb. 2d; 1938, Abb. 5 und hier Abb. 3) geschehen.

Diese Abbildungen (GEITLER, RESENDE) zeigen, was mir bereits auffällig vorkam, daß das distale Ende des Chromosoms den Nucleolus nicht berührt, obgleich der Nucleolus noch vollkommen zwischen Chromosomenende und Trabant liegt, also die Annahme einer Bewegung

<sup>1</sup> Diese Überlegung, bzw. die primäre Natur des SAT-Fadens, wird noch auf folgende Beobachtungen — wenn sie zu bestätigen sind — gestützt: BUSCHNELI (1936), OKUNO (1937) und WOODS (1937) fanden bei ihren Objekten, oder nur bei der Gamophase (WOODS), daß SAT-Fäden und Nucleolen vorhanden sind, ohne daß sich die Nucleolen auf die Fäden kondensieren. Diese abnormen Vorgänge sind durch irgendwelche zellphysiologische oder sogar genetische (vgl. hierzu McCLINTOCK, 1934) Störungen zu erklären. Dadurch wird restlos bestätigt, daß die SAT-Fäden existenzfähig sind, ohne daß in der Telophase eine Nucleolarkondensierung auf den betreffenden SAT-Chromosomen stattzufinden braucht.

<sup>2</sup> Bei den Fällen, wo in einer Wurzel oder Wurzelzone, im Gegensatz zu den übrigen Geweben desselben Individuums (RESENDE, 1937; SATÔ, 1937, 1938 und SINOTÔ, 1938) ein Trabant weniger zu beobachten ist, kann es sich um eine „deletion“ handeln, aber man kann das jetzt auch erklären durch eine irgendwie hervorgerufene zellphysiologische Auflösung der Fadendifferenzierung. Diese Deutung kann ebenfalls für die „differentielle Amphiplastie“ herangezogen werden (vgl. auch M. NAVASCHIN, 1934). Die McCLINTOCKSche Erklärung ist zwar sehr verlockend und einleuchtend, doch sprechen die Tatsachen gegen sie (vgl. RESENDE, 1938 und hier das Verhalten der var. *Commelinii*). Nach der jetzigen Feststellung, wie auch durch die Beobachtung der Entstehung von gelegentlichen Differenzierungen von SAT-Fäden (RESENDE, 1937 b) ist die HEITZSche Auffassung (1935 a), daß der SAT-Faden eine „zellphysiologische Längsdifferenzierung des Chromosoms“ ist, befriedigend bestätigt.

<sup>3</sup> Anmerkung während der Drucklegung: SOROKIN (Amer. J. Bot. 1929) bei *Ranunculaceae* und DEARING bei Tieren [J. Morph. a. Physiol. 56 (1934)] bilden ähnliches ab.

oder Auflösung des Nucleolus schwer zuläßt. Diese Beobachtungen stehen weder mit der Mc.CLINTOCKSchen Annahme, daß das Distalende des SAT-Chromosoms sehr stark an der Nucleolusbildung beteiligt ist, noch mit der GEITLERSchen Auffassung (1938) in Übereinstimmung, „daß der an die Einschnürung angrenzende Chromosomenteil an der Nucleolenbildung mitbeteiligt ist“.

### III.

Die Abb. 2 zeigt einen ruhenden Kern, den ich bereits früher einmal bei *Cyclanthera explodens* beobachtete. Die Abbildung ist seiner Zeit mangels Deutung zurückgestellt worden.

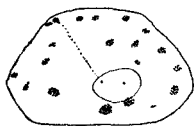


Abb. 3. *Cyclanthera explodens* NAUD. Ruhekern, welcher zahlreiche Chromozentren, Nucleolus mit 2 daraufsitzenden Trabanten sowie einen Faden zeigt, welcher ein Chromozentrum mit einem Trabanten verbindet. (N.R. in Schnittpräparaten.) Vergr. wie Abb. 1.

Hier sieht man eine ganz merkwürdige Streckung des Fadens im ruhenden Kern, die eine Differenzierung in nucleale und anucleale Zonen einwandfrei bei dem SAT-Faden erkennen läßt<sup>1</sup>. Über die Beurteilung des positiven oder negativen Ausfalls der N.R. muß man jedoch an sich schon immer sehr vorsichtig sein (ich komme später in einer anderen Untersuchung darauf zurück), besonders wenn es sich um SAT-Fäden

handelt. 1937 a habe ich bei den *Aloinae* selten<sup>2</sup> den positiven Ausfall der N.R. bei den SAT-Fäden beobachtet. Dagegen behaupten FERNANDES (1937), SCHAEDE (1937) und GATES und PATHAK (1938) durchgehend bei allen ihren Objekten positiven Ausfall der N.R. beobachtet zu haben. Wenn man bedenkt, wie gering die Chromatinmenge, wenn überhaupt vorhanden, in den SAT-Fäden sein muß, und, daß fast alle Beobachtungen des positiven Ausfalls der N.R. bei den SAT-Fäden nur an einem mit Chromsäure lange fixierten Material gemacht worden sind (vgl. FERNANDES, 1937, S. 152), kommt man zu der Vermutung, daß vielleicht die Färbung, die als eine positive N.R. gedeutet wird, einfach auf die Einwirkung von Chromsäure zurückzuführen ist.

Die vorliegende Untersuchung zeigt aber auch in den Anaphasen (wo die Fäden lang sind) einen wohl negativen<sup>3</sup> Ausfall der Nuclear-

<sup>1</sup> Diese Beobachtung ist in Bezug auf die Differenzierung der Chromonemata wichtig (über SAT-Fäden und Chromonemata vgl. HEITZ, 1935 a; BAUER, 1935; PÄTAU, 1937; KAUFMANN, 1937 und RESENDE, 1938).

<sup>2</sup> Der von FERNANDES (1937) aufgezeigte Widerspruch zwischen meinen Zeichnungen und der Fußnote (S. 764, l. c.) beruht nur darauf, daß ich aus rein praktischen Gründen die SAT-Fäden in allen den Fällen mitgezeichnet habe, wo sie zwar sichtbar waren, jedoch keine positive N.R. zeigten. Eine Wiedergabe meiner rund 200 mikroskopischen Bilder in der gleichen Ausführung wie in der Arbeit von HEITZ (1931) die Abb. 14, wäre aus rein finanziellen Gründen untragbar gewesen.

<sup>3</sup> Doch möchte ich die absolute Abwesenheit von Chromatin im SAT-Faden nicht behaupten, denn bei der äußerst geringen Masse dieser Fäden ist die Entscheidung auf Grund der Technik sehr schwer zu treffen (vgl. auch HEITZ, 1931 und 1935 a).

reaktion, obgleich in Benda fixiert wurde — die Fixierung dauerte allerdings nicht länger als 3 Stunden.

Bei den bisher vorhandenen, widersprechenden Beobachtungen ist eine mit reichlichem Material durchgeführte Untersuchung wünschenswert, bei der immer die Fixierung berücksichtigt werden muß. Die Ergebnisse werden für die Kenntnisse der Chromonemata-Differenzierung wichtiger sein als für die Kenntnis der Beziehung zwischen SAT-Chromosomen und Nucleolen.

Diese Arbeit wurde teils in Lissabon, teils in Hamburg ausgeführt. In Lissabon wurde mir von Herrn Prof. S. DA CÂMARA und in Hamburg von Herrn Prof. Dr. H. WINKLER in lebenswürdiger Weise ein Arbeitsplatz zur Verfügung gestellt. Ich danke diesen beiden Herren hierfür bestens.

Auch Herrn K. HOLTHUSEN aus dem Bot. Institut Hamburg spreche ich hierdurch meinen Dank aus für die Hilfe bei der deutschen Niederschrift des Manuskriptes.

---

#### Literaturverzeichnis,

- Bauer, H.:** Z. Zellforsch. **23** (1935). — **Buschnell, B.:** Bot. Gaz. **99** (1936). — **Fernandes, A.:** Bol. Soc. Broteriana, **11** (1936); **12** (1937). — **Gates, R. and C. Pathak:** Nature (Lond.) **142** (1938). — **Geitler, L. von:** Grundriß der Zytologie. Leipzig 1934. — Chromosomenbau (Protoplasma-Monographien). Leipzig 1938. — **Heitz, E.:** Planta (Berl.) **12** (1931). — Z. Abstammgslehre **70**, H. 3/4 (1935a). — Ber. dtsh. bot. Ges. **53** (1935b). — **Kaufmann, B.:** Cytologia Fujii Jub. II. 1937. — **MacClintock, B.:** Z. Zellforsch. **21** (1934). — **Matsuura, H.:** Cytologia **9**, No 1 (1938). — **Navaschin, M.:** Cytologia **5**, No 2 (1934). — **Navaschin, S.:** s. Angaben bei Resende 1937. (1912), (1913) u. (1927). — **Okuno, S.:** Cytologia Fujii Jub. II (1937). — **Pätau, K.:** Cytologia Fujii Jub. II (1937). — **Resende, F.:** Planta (Berl.) **26** (1937a). — Bol. Soc. Broteriana **12** (1937b); **13** (1938). — **Satô, D.:** Botanic. Mag. **51** (1937). — Cytologia **9**, No 2/3 (1938). — **Schaede, R.:** Ber. dtsh. bot. Ges. **55** (1937). — **Synotô, Y.:** Cytologia **9**, No 2/3 (1938). — **Woods, W.:** Amer. J. Bot. **24** (1937).
-