Chromosomenzahl.

Von **Eduard Strasburger.**

(Mit Tafel VI.)

In Alkohol eingelegte Blütenstände von Wikstroemia canescens Meissn., einer Pflanze, von deren Untersuchung ich hier ausgehen werde, verdanke ich Mian Birbal, dem einstigen Campmanager von Dietrich Brandis in Britisch-Indien. Mian Birbal sammelte sie im Forest District Chakrata, an den südlichen Abhängen des Himalaya, nicht allzufern von Mussoorie. Die Sendung wurde durch den Superintendenten des botanischen Gartens zu Sibpur bei Kalkutta, Andrew Tomas Gage, gütigst übermittelt.

In der zweiten Auflage des umfangreichen Werkes „Indian Trees", die der unermüdliche, um die indische Forstwirtschaft so hochverdiente Dietrich Brandis im 83. Lebensjahre, kurz vor seinem Tode, die Freude hatte, noch zu vollenden, finden sich zwei Arten von Wikstroemia angeführt[1]), W. canescens Meissn. und W. indica C. A. Mey.

Ich hatte gefunden[2]), daß die apogame Wikstroemia indica, im Verhältnis zu anderen von mir untersuchten normalgeschlechtlichen Thymeläaceen, sich durch Chromosomenreichtum auszeichnet, und schloß daraus, daß sie ein neues Beispiel für die Zunahme der Chromosomenzahl bei Geschlechtsverlust abgebe. Die von mir studierten normalgeschlechtlichen Thymeläaceen gehörten aber anderen Gattungen der genannten Familie an. Daher mußte ich es mir sehr wünschen, auch eine normalgeschlechtliche Art der Gattung Wikstroemia untersuchen zu können, und eine solche war, soweit ich das an Herbar-Material hatte feststellen können, die indische Wikstroemia canescens.

Ich nahm daher mit großem Dank das Anerbieten von Lady Brandis, der Witwe meines verehrten Freundes, den ich wegen seines hohen Idealismus und uneingeschränkten Wohlwollens überaus schätzte, an, ihre alten indischen Beziehungen in den Dienst meines Wunsches zu stellen. Das war der Weg, der zu dem im britisch-indischen Forstdienst noch tätigen Hindu Mian Birbal führte.

---

1) Auf pag. 545 des 1906 erschienenen Werkes.

2) Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Histol. Beiträge 1909, Heft VII. pag. 74.

Wikstroemia canescens wird in den „Indian Trees" als kleiner Strauch geschildert, mit schlanken, seidenhaarigen Ästen, länglich lanzettlichen, abwechselnd gegenständigen Blättern, gelben, zu Rispen vereinigten Blüten. Mein Alkoholmaterial von Wikstroemia canescens, verglichen mit jenem der W. indica, zeigt, daß die Blüten der ersten Art schlanker und etwas länger als jene der letzteren sind, zudem auch Behaarung besitzen. Während meine aus dem Buitenzorger botanischen Garten stammende W. indica-Blüten am Grunde ihres Fruchtknotens meist zwei lanzettliche, mehr oder weniger median inserierte Schüppchen „squamulae hypogynae" aufzuweisen hatten[1]), war in den Blüten der W. canescens nur ein solches, median nach außen stehendes, dafür aber kräftiger entwickeltes Schüppchen vorhanden. Aufwärts spaltete es sich meist in mehrere lanzettliche Lappen und reichte mit diesen bis über die halbe Höhe des Fruchtknotens hinauf. Ein drüsiger Bau kam diesem Schüppchen ebensowenig wie jenen von W. indica zu.

Die beiden in Betracht kommenden Spezies der Wikstroemia hat C. F. Meissner, in de Candolle's „Prodromus"[2]), vornehmlich wegen der abweichenden Ausbildung ihrer Frucht in zwei verschiedenen Sektionen der Gattung untergebracht. Wie übereinstimmend bei alledem der Blütenbau beider Arten ist, das lehrt am besten ein Vergleich der medianen Längsschnitte ihres Fruchtknotens. Ich reproduziere zu diesem Zweck hier, als Fig. 1, Taf. VI, das entsprechende Bild der Wikstroemia indica aus dem VII. Heft meiner histologischen Beiträge, und stelle ihm zur Seite, als Fig. 2, das gleiche Bild der W. canescens. Der Bau der Samenanlage und ihre Einfügung stimmen in beiden Fällen überein. Auch bei der normalgeschlechtlichen W. canescens ist der Griffelkanal eng, und es dringt von seiner Mündungsstelle ein zapfenförmiger Obturator, aus gestreckten Zellen, in die von dem inneren Integument gebildete Mikropyle ein. Doch ist dieser Obturator merklich schwächer als bei der apogamen W. indica ausgebildet. Die kopfförmigen, mit einzelligen Papillen reich besetzten Narben und kurzen Griffel zeigen den gleichen Bau. Andererseits ist der Fruchtknoten schlanker, und ein wesentlich größerer Zwischenraum trennt die Basis der Samenanlage von dem Boden der Fruchtknotenhöhlung. An seiner Insertionsstelle ist der Fruchtknoten stielförmig gestreckt, auch, zum Unterschied von W. indica, auf seiner Oberfläche mit einzelligen, borstenförmigen Haaren besetzt.

---

1) A. a. O. pag. 84.

2) 1856, Vol. XIV, pag. 543 u. 547.

So nahe nun auch W. canescens in allen wesentlichen Teilen ihres Blütenbaues mit W. indica übereinstimmt, so abweichend sind in mancher Beziehung die Vorgänge, die sich in ihren Gonotokonten abspielen. Denn die Untersuchung lehrt, daß W. canescens in diesen Vorgängen den früher von mir untersuchten normalgeschlechtlichen Thymeläaceen, aus den Gattungen Daphne und Gnidia, völlig gleicht. Die in ihre Reduktionsteilung eintretenden Pollenmutterzellen sondern neun Gemini aus dem Gerüstwerk ihres Mutterkerns aus. Diese sind, ebenso wie bei Daphne und Gnidia, an der Kernwandung während der Diakinese verteilt und werden dann, in genau übereinstimmender Weise, in die Spindel eingeordnet. Man wolle die Bilder Fig. 3 und 4, die ich hier beifüge, mit den früher publizierten[1]) von Daphne und Gnidia vergleichen[2]). — Eine diploid-somatische Kernspindel aus dem Nucellus von W. canescens, Fig. 5, lehrt, daß die Chromosomenzahl in den Zellen des Sporophyts entsprechend größer als in jenen des Gametophyts ist. Die Sonderung der Chromosomen während der Karyokinese ist im Sporophyt vorwiegend eine gute, so daß man die zu erwartenden 18 Elemente meist unschwer abzählen kann. — In der Embryosackmutterzelle, deren Anlage sich wie bei Daphne und Gnidia vollzieht, führt der Mutterkern in typischer Weise seine Reduktionsteilung aus. Die zwei Zellen, die aus der Embryosackmutterzelle hervorgehen, wiederholen die Teilung, wobei die Teilungsachse der oberen Zelle zur Längsachse des Nucellus geneigt zu sein pflegt oder sie sogar rechtwinklig schneidet. Das gibt Anordnungen, die an Tetraden erinnern, in Übereinstimmung mit dem, was ich für Daphne und Gnidia früher geschildert habe[3]). Die untere, sich durch ihre Größe von Anfang an markierende Zelle dieser Tetrade wächst nun zum Embryosack aus, unter Einhaltung der für typische Angiospermen üblichen Entwicklungsvorgänge.

Und nun kehren wir zu der apogamen Wikstroemia indica zurück. Ihre Pollenmutterzellen führen, sofern nicht Hemmungen sich zuvor schon geltend machten, ihre Reduktionsteilung regelrecht aus. Man sieht die Gemini während der Diakinese gleichmäßig an der Kernwandung verteilt, und ohne Störung werden sie dann auch in die Kernspindel eingereiht. Doch die Zahl dieser Gemini ist weit größer als bei W. canescens. Hans Winkler hatte 26 Elemente in Polansichten

1) A. a. O. Taf. III, Fig. 70 u. 71.

2) Auch die weiteren Vorgänge in den Pollenmutterzellen stimmen überein.

3) A. a. O. pag. 77.

der Reduktionskernplatte gezählt[1]), mich führten meine Bestimmungen durchschnittlich zu derselben Zahl[2]). Auch jetzt, wo ich über weit mehr Beobachtungen verfüge, muß ich bei dieser Zahl als der häufigsten bleiben, doch betonen, daß sie nicht die einzig vorkommende ist. Es kann eine Anzahl von Gemini fehlen und ihre Gesamtmenge bis auf 23, ja selbst 22, zurückgehen, andererseits bis auf 29 steigen. Eine Kernplatte der Reduktionsspindel in Polansicht, welche die früher schon angegebenen 26 Gemini zeigt, bilde ich in Fig. 6 ab, füge aber eine andere in Fig. 7 mit 28 Gemini hinzu. Einen ganz sicheren Fall von 23 Chromosomen gibt die Fig. 9 in a und b wieder. Sie stellt eine zeitige Anaphase des Reduktionsteilungschrittes vor, die so orientiert war, daß man beide Tochterkernanlagen in Flächenansicht studieren konnte. Ein Wechsel der Einstellung ließ die genaue Zählung der Tochterchromosomen des höher gelegenen Kerns a und des tiefer gelegenen b zu, und beide Zählungen kontrollierten sich gegenseitig.

Wie ein Vergleich der die Reduktionsspindel führenden Pollenmutterzellen der Wikstroemia canescens (Fig. 3 u. 4) mit jenen der W. indica (Fig. 6 u. 7) lehrt, hat die Vermehrung, welche die Chromosomen bei W. indica erfuhren, nicht etwa zugleich eine Abnahme ihrer Größe veranlaßt. Die Gemini der W. indica sind vielmehr sogar größer als die von W. canescens. Zudem ist entsprechend der Zunahme der Chromosomenzahl der Durchmesser des ganzen Kernes gewachsen. Die Zahl 9 der Gemini kann nicht als Eigentümlichkeit der Wikstroemia canescens gelten. Letztere stimmt vielmehr in dieser Zahl mit den andern bisher untersuchten Thymeläaceen überein. Aus diesem Grunde muß die haploide Chromosomenzahl 9, die diploide 18 den Ausgangspunkt für etwaige Deutungsversuche anderer in der Gattung Wikstroemia vorkommenden Chromosomenzahlen bilden. Für die chromosomenreiche Wikstroemia indica erscheint diese Annahme um so berechtigter, als diese Wikstroemia trotz Chromosomenreichtums mit der chromosomenarmen W. canescens in ihren spezifischen Merkmalen recht nahe übereinstimmt.

Wollte man annehmen, daß jedes Chromosom der W. canescens durch quere Teilungen in drei aufeinanderfolgende Stücke zerfallen sei, so würde das für den Sporophyt der W. indica 54 Chromosomen, für die Reduktionsteilung in seinen Pollenmutterzellen somit 27 Gemini ergeben, also Zahlen, die mit den beobachteten annähernd überein-

1) Über Parthenogenesis bei Wikstroemia indica. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, 2. sér., Vol. V, 1906, pag. 225.

2) A. a. O. pag. 56.

stimmen. Doch gegen die Wahrscheinlichkeit einer derartigen Querteilung sprechen die beobachteten Größenverhältnisse der Chromosomen, sowie die Größe der Kerne, welche gebieterisch die Annahme verlangen, daß sich bei W. indica die Zahl ganzer Chromosomen vermehrt habe.

Daher erscheint mir nur die Vorstellung zulässig, daß eine Vermehrung der Chromosomen bei Wikstroemia indica auf dem Wege von Längsspaltungen erfolgt sei.

Längsspaltungen von Chromosomen liefern aber übereinstimmende Produkte, die, zu einem Kern vereinigt, eine Verdoppelung bzw. noch stärkere Vervielfältigung seiner Erbeinheiten bedingen müssen. Zwei Wege aus dem Bereich unserer Erfahrungen könnten ein solches Ergebnis zeitigen: eine mitotische Kernteilung, die von einer Wiedervereinigung der Tochterkerne gefolgt wird, oder überzählige Längsspaltungen der Chromosomen in den Prophasen einer Kernteilung. — Für mitotische Kernteilungen innerhalb eines Zelleibes, der seinerseits ungeteilt bleibt und in dem dann Kernverschmelzungen erfolgen oder doch erfolgen können, bieten uns die Tapetenzellen von Antherenfächern ein geläufiges Beispiel. Wir vermögen ähnliche Erscheinungen auch durch entsprechende Beeinflussung sich teilender Zellen künstlich zu bewirken. In den Tapetenzellen bestimmter Pflanzen, um bei diesem Objekt zuerst zu verweilen, können Kerne, deren Chromosomenzahl durch einen Verschmelzungsvorgang vermehrt wurde, sich weiter normal teilen. Die Produkte künstlicher, durch Chloralhydrat bewirkter Kernverschmelzungen in Wurzelspitzen gehen ebenfalls, bei richtiger Versuchsanstellung, mit ihrer vermehrten Chromosomenzahl eine normale Teilung ein, die von Zellteilung begleitet wird[1]). — Den Fall einer Vermehrung der Chromosomen durch überzählige Längsspaltungen konnte ich im unteren Kern der Embryosackanlage von Lilium sicherstellen[2]), der seine Nachkommen nicht mit 12 Chromosomen, wie es sich normalerweise gebührt, sondern meist mit 24, doch unter Umständen auch mit etwas weniger oder mehr Chromosomen ausstattet. Besonders kräftige Ernährung regt ihn, allem Anschein nach, zu solcher Überproduktion von Chromosomen an. Führen nicht alle seine Ursprungschromosomen die überzählige Längsspaltung aus, so weisen seine Tochter-

1) Vgl. die Aufsätze von B. Němec, Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. XXXIX, pag. 668, und von mir, Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Ebenda, 1907, Bd. XLIV, pag. 482.

2) Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1908, Bd. XLV, pag. 485.

kerne weniger als die Doppelzahl von Chromosomen auf; wiederholt sich an einzelnen Chromosomen die überzählige Längsspaltung zum zweiten Male, so steigt dementsprechend ihre Gesamtzahl.

Will man es gelten lassen, daß die hohe Chromosomenzahl der Wikstroemia indica auf einer erblich fixierten Vermehrung ihrer Chromosomen durch Längsspaltung beruht, so würde diese Pflanze mit einem mehrfachen Satz homologer Chromosomen in ihren Kernen ausgestattet sein. Auf einen ähnlichen Gedankengang ist Hugo de Vries[1]) und im Anschluß an ihn Reginald Ruggles Gates[2]) durch die Verdoppelung, welche die Chromosomenzahl bei Oenothera gigas erfahren hat, gelenkt worden. Ich komme weiterhin darauf zurück. Bei W. indica könnte es sich nicht um eine einzige Verdoppelung jener Chromosomenzahl, die der W. canescens zukommt, handeln; das Ergebnis wäre zu klein: der Vorgang müßte sich wiederholen. Ich weiß mir den phylogenetischen Weg, den die Vermehrung der Chromosomenzahl in der Gattung Wikstroemia zurücklegte, um zu W. indica zu gelangen, kaum anders vorzustellen, als daß ich annahm, es sei, aus gegebenen Gründen, in einem befruchteten Wikstroemia-Ei, das die ursprünglichen 2×9 Chromosomen im Keimkern führte, einer Verdoppelung dieser 18 Chromosomen nicht die Zellteilung gefolgt, was die Entstehung eines Kerns mit 36 Chromosomen veranlaßte. Erst dieser Kern hätte dann als Ausgangspunkt für die Keimbildung gedient, um ein tetraploides Individuum zu erzeugen, das diploide Sporophyten und damit auch diploide Geschlechtsprodukte liefern mußte. Aus letzteren wären bei der Befruchtung weitere tetraploide Individuen hervorgegangen. Was die angenommene Chromosomenverdoppelung im Keimkern anbetrifft, so kann man sich diese sowohl als Folge einer unvollendeten Kernteilung denken, die nach vollzogener Trennung der Tochterchromosomen in der Anaphase rückläufig wird und ein Verschmelzungsprodukt mit doppelter Chromosomenzahl liefert, oder auch als verursacht durch die Vereinigung der schon getrennten ersten beiden Kerne der Keimanlage, auf deren Bildung eine Zellteilung nicht folgte. Die beiden Vorgänge können wir uns künstlich in chloralisierten Erbsenwurzeln vorführen. Ihnen können auch analoge Beobachtungen aus dem Tierreich angeknüpft

1) Bastarde von Oenothera gigas. Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch. 1908, Bd. XXVI a, pag. 756, Anm. 2.

2) The Behavior of the Chromosomes in Oenothera lata × gigas. Bot. Gazette 1909, Vol. XLVIII, pag. 180, Anm. 1, sowie in der soeben im III. Band des Archivs für Zellforschung 1909, pag. 525 erschienenen Arbeit: The Stature and Chromosomes of Oenothera gigas, De Vries'.

werden. In Eiern der Molluske Mactra, die K. Kostanecki mit KCl-Gemischen zu künstlicher Parthenogenesis anregte[1]), führte der Eikern, und zwar in diesem Falle, um den durch die nicht erfolgte Befruchtung verursachten Ausfall an Chromosomen zu decken, eine „intranukleare Mitose" aus. Die beiden dadurch erzeugten Kerne kamen zur Vereinigung, um eine Kernspindel mit der der Furchungsspindel eines befruchteten Eies zukommenden Chromosomenzahl zu bilden[2]). — Durch Schütteln von Seeigeleiern kurz nach der Befruchtung konnten Marcella Boveri[3]) und Th. Boveri[4]) es erreichen, daß sich das Spermatozoencentrosom nicht teilt und im Ei anstelle des Amphiasters sich ein großer Monaster bildet. Die durch Längsspaltung verdoppelten Chromosomen werden nicht auf zwei Tochterkerne verteilt, bilden vielmehr einen entsprechend großen Kern. Die aus diesem Kern entstehenden Tochterkerne sind dementsprechend mit einer doppelten Chromosomenzahl ausgestattet. Auch durch Einwirkung von CO_2-haltigem Seewasser vermochte Emil Godlewski jun. bei Echiniden die Zellteilungen zu hemmen und Kernverschmelzungen zu veranlassen, deren Produkte sich durch entsprechend hohe Chromosomenzahlen auszeichneten[5]). Ein solcher Vorgang, meint er[6]), könnte auch unter dem Einfluß von Agentien, welche künstliche Parthenogenesis hervorrufen und die Zellteilung hindern, einen ähnlichen Effekt haben. Für unseren Zweck hat man sich Bedingungen vorzustellen, die auch im befruchteten Ei die Teilung des Cytoplasten, nicht aber des Keimkerns unmöglich machten und zur Wiedervereinigung der Kernteilungsprodukte führten. Die von M. und Th. Boveri durch Schütteln erreichte Chromosomenverdoppelung ohne Zellteilung, über die zuvor berichtet wurde, bezog sich ja auch auf befruchtete Seeigeleier.

---

1) Cytologische Studien an künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Mactra. Archiv f. mikroskop. Anat. 1904, Bd. LXIV, pag. 1.

2) Ebenda, pag. 20 ff., 89.

3) Über Mitosen bei einseitiger Chromosomenbindung. Jenaer Zeitschr. f. Naturwissensch. 1903, Bd. XXXVII, pag. 401, 442.

4) Über das Verhalten des Protoplasmas bei monozentrischen Mitosen. Sitzungsber. d. Physik.-med. Gesellsch. zu Würzburg 1903, Bd. XXXVI, Sonderabdruck, pag. 1.

5) Plasma und Kernsubstanz in der normalen und durch äußere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden. Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen 1908, Bd. XXVI, pag. 320.

6) Das Vererbungsproblem, im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet, 1909, pag. 137.

Daß Pflanzen unter der plötzlichen Vermehrung ihrer Chromosomenzahl nicht zu leiden brauchen, das zeigen Prothallien von Farnen, Marsilien, Phanerogamen, die durch Sprossung aus dem Sporophyt oder durch Ausschaltung der Reduktionsteilung doppelchromosomig werden. Denn in beiden Fällen werden ihrem Körper ganz unvermittelt zweimal soviel Chromosomen, als sie normalerweise haben sollten, zugeteilt. Selbst eine ganz künstlich veranlaßte Verdoppelung ihrer Chromosomenzahl lassen sie sich gefallen, wie das Élie und Émile Marchal durch Erziehung von diploiden Gametophyten bei Laubmoosen bewiesen haben[1]). Andererseits ist kein Fall, mit Ausnahme eines einzigen, der später erörtert werden soll, bei höher organisierten Pflanzen bekannt geworden, wo ein Ei sich zum Aufbau eines auf die halbe Chromosomenzahl reduzierten Sporophyten entschlossen hätte.

Wir betonten es bereits, daß zur Schaffung der Chromosomenzahlen von Wikstroemia indica die einmalige Kernverschmelzung im befruchteten Ei einer mit 18 Chromosomen im diploiden Kern ausgestatteten Wikstroemia-Spezies nicht genügen würde. Der Vorgang müßte sich somit noch einmal bei einem der bereits tetraploid gewordenen Individuen wiederholen. Das würde aber octoploide, also noch chromosomenreichere Sporophyten liefern, als sie der W. indica zukommen. Allein, schließt das die gemachten Annahmen einer zweimaligen Kernverschmelzung wirklich aus? Vielleicht nicht, wenn wir alle unsere an den Pollenmutterzellen der W. indica gesammelten Erfahrungen gleichmäßig berücksichtigen. Tatsächlich haben uns die Zählungen der Gemini in den Kernplatten der Reduktionsspindeln dort Schwankungen zwischen 22 und 29 ergeben. An der vollen Sicherheit der Zählung war vielfach nicht zu zweifeln und aus ihr somit zu entnehmen, daß eine Verminderung der Zahl der Gemini innerhalb der beobachteten Grenzen möglich ist. Seitliche Verschmelzungen unter den Gemini konnten das Ergebnis beeinflussen, doch nicht die extremen Unterschiede decken. Die annähernd übereinstimmende Größe der Gemini, wie sie sich aus dem Aussehen der Gemini, im besonderen jener unserer Fig. 7 ergibt, sprach zudem gegen eine solche Annahme. Das zugängliche Beobachtungsgebiet wies vielmehr auf Vorgänge hin, die zu einer Verminderung der Chromosomenzahl führen. Es könnte somit bereits die Zahl 36, die sich für die Gemini aus den phylogenetisch

---

1) Aposporie et sexualité chez les Mousses. Bull. de l'Acad. royale de Belgique 1907, pag. 765. Vgl. auch dazu meine Histol. Beiträge 1909, Heft VII: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw., pag. 109 u. 110.

vorausgesetzten zweimaligen Kernverschmelzungen ergibt, im Laufe der Zeiten auf die jetzt zu beobachtenden Zahlen zurückgegangen sein.

Eine solche Annahme scheint zunächst jenen Anschauungen über Chromosomenindividualität und konkrete Erbeinheiten zu widersprechen, die ich sonst vertrete. In Wirklichkeit tut sie es aber nicht, wenn sie mit der Voraussetzung von Polyploidie verknüpft wird. Ist jede Erbeinheit und jede Chromosomenart mehrfach im Kern vertreten, so mögen diese Wiederholungen Bedingungen schaffen, die zu einer Verminderung der überzähligen Chromosomen führen. Vielleicht werden derartige Ausschaltungen von Chromosomen bei W. indica in den Pollenmutterzellen während der Prophasen der Reduktionsteilung an den Anlagen der Gemini vollzogen, und daraus könnte sich die etwas schwankende Zahl der Gemini erklären. Die Reduktion trifft im allgemeinen wohl übereinstimmend je zwei schon frühzeitig vereinte Chromosomen, so daß unpaarige Chromosomen nicht in die Erscheinung zu treten brauchen und das regelrechte Aussehen der Kernplatte daher nicht stören. Wohl aber fällt unter Umständen in einer solchen Kernplatte der eine oder der andere Geminus durch seine geringe Größe auf. Das gilt beispielsweise für den einen Geminus rechts in der mit 28 Gemini versehenen Kernplatte, welche die Fig. 7 in Polansicht uns vorführt. Er mag bis auf diesen Rest rückgebildet sein.

Von den Erörterungen anderer Möglichkeiten, die zu einer Vermehrung des Chromosomensatzes in den Kernen der W. indica hätten führen können, sehe ich zunächst ab und bemerke nur, daß ich bei dem Versuch, sie anzuwenden, auf wesentlich größere theoretische Schwierigkeiten stieß, als auf dem hier eingeschlagenen Wege, der allerdings auch nicht immer eben war.

Ich schränke damit den von mir eingenommenen Standpunkt zunächst absichtlich ein und mache vor allem den Versuch, ihn durch weitere Tatsachen zu stützen.

Die apogamen Eualchimillen, die ich seinerzeit untersuchte[1]), ergaben mir 32 Gemini für ihre Pollenmutterzellen. Nur 16 Gemini hatten Sv. Murbeck[2]) und dann ich[3]) in den Gonotokonten der normalgeschlechtlichen, zu dem Subgenus Aphanes gehörenden Alchimilla

1) Die Apogamie der Eualchimillen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. XLI, pag. 94.

2) Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchimilla. Lund's Univers. Arsskrift, Bd. XXXVI, Afdeln. 2, Nr. 7. Kongl. Fysiografiska Sällskapets Handlingar 1903, Bd. XI, Nr. 7.

3) A. a. O. pag. 95.

arvensis gefunden. Vergleicht man die Gemini der Eualchimillen mit jenen der Alchimilla arvensis, so findet man sie gleich groß. Ein Blick auf die Figuren 1, 4 und 11, 13 der Tafel I meiner unten zitierten Arbeit genügt, um das festzustellen. Das nämliche lehrt der Vergleich der Gemini der A. arvensis mit jenen der eine besondere Unterabteilung der Eualchimillen bildenden A. pentaphylla, die zwar normalgeschlechtlich ist, sich dessenungeachtet aber mit 32 Gemini, wie die anderen Eualchimillen, ausgestattet zeigt[1]). Entsprechend dem Umstande, daß den Gemini der Eualchimillen dieselbe Größe wie jenen der A. arvensis zukommt, sie aber in doppelter Zahl vertreten sind, weisen die Reduktionskerne der Eualchimillen eine entsprechende Größenzunahme auf. Auch hier also deuten sichtbare Merkmale darauf hin, daß die Zahl ganzer Chromosomen bei Eualchimillen, gegen A. arvensis, verdoppelt ist. Die Sporophyten der Eualchimillen müßten, hiernach zu urteilen, mindestens tetraploid sein. Möglicherweise verfügen sie aber über eine noch höhere Zahl homologer Chromosomensätze, denn die Untersuchung anderer Gattungen der Rosifloren ergab für diese weit niedrigere Chromosomenzahlen[2]). Bei den Rubus-Arten fand ich nur 6 Gemini in den Gonotokonten, bei den in Untersuchung genommenen Rosen 8. Sollte die Zahl 16 der Gemini im Subgenus Aphanes der Gattung Alchimilla etwa schon die Verdoppelung einer Ursprungszahl 8 darstellen, so wären die Aphanes bereits tetraploid, die Eualchimillen oktoploid in ihrem Sporophyt. Aus einer einzigen Ursprungszahl alle die in einer Pflanzenfamilie vorkommenden Chromosomenzahlen abzuleiten, geht aber, wie schon der Vergleich von Rubus und Rosa lehren, nicht an, daher mögen auf Vergleiche gestützte Schlußfolgerungen solcher Art nur in eng gezogenem Verwandtschaftskreis berechtigt erscheinen.

Ein Fall, der in hohem Maße diese Bedingung erfüllt, ist der, den O. Rosenberg so eingehend und sorgfältig studierte in der Gattung Drosera. Dort führt Drosera rotundifolia 10, die nächst verwandte Drosera longifolia 20 Gemini in ihren Gonotokonten[3]). Die früheren Publikationen O. Rosenberg's ließen die Annahme zu, daß die Doppelzahl der Chromosomen bei der zweiten Art aus einer Querteilung jener der ersten Art hervorgegangen sei. Eine soeben erschienene Arbeit von O. Rosenberg zeigt aber, daß der Größenunterschied zwischen den Chromosomen von D. longifolia und D. rotundifolia

1) Vgl. Fig. 43, 44 Taf. IV der zitierten Arbeit.

2) Meine zuvor zitierte Arbeit, pag. 146 ff.

3) Cytologische und morphologische Studien an Drosera longifolia × rotundifolia. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar 1909, Bd. XLIII, No. 15.

kaum merklich ist, so daß es ausgeschlossen erscheint, daß ein Drosera rotundifolia-Chromosom durch Querteilung zwei D. longifolia-Chromosomen hätte liefern können[1]). Der Vergleich der O. Rosenberg'schen Figuren (seiner Taf. 3) lehrt zudem, daß die Reduktionskerne in den Pollenmutterzellen der D. longifolia bedeutend größer als in jenen der D. rotundifolia sind, so wie es die Verdoppelung des Chromosamensatzes eben verlangt. Ich stehe somit nicht an, die D. longifolia für tetraploid in ihrem Sporophyt, für diploid in ihrem Gametophyt zu halten. Weiteres Beweismaterial hierfür soll weiterhin folgen.

Wohl die wichtigste, weil bis zu einem gewissen Maße kontrollierbare Stütze für die hier vertretene Auffassung gibt die in den Hugo de Vries'schen Kulturen[2]) aufgetretene Oenothera gigas ab, die sich ihrer Ursprungsart gegenüber durch eine doppelte Chromosomenzahl auszeichnet. Das stellte zuerst Miß A. Lutz[3]) fest, als sie die Wurzelspitzen von Keimpflanzen der O. Lamarckiana und O. gigas untersuchte. Ihre Angabe konnte Reginald Ruggles Gates, der 1905 die Hugo de Vries'schen Oenotheren cytologisch zu untersuchen begonnen hatte, alsbald bestätigen[4]). Die Zahl 14 für den Sporophyten von O. Lamarckiana hatte er zuvor schon gefunden; bei O. gigas konnte er nun auch die Zahl 28 konstatieren. Oenothera gigas ist in den Kulturen von Hugo de Vries dreimal aufgetreten. Das erste Mal im Jahre 1895 in den Kulturen der O. Lamarckiana, und zwar in einem einzigen Exemplar. Dann stellte sie sich 1898 ein, aus den Samen einer Pflanze von O. sublinearis, die ihrerseits unmittelbar aus der Lamarckiana-Familie hervorgegangen war, und endlich auch 1899 aus einer Kreuzung von O. lata mit O. hirtella. Die aus dem Jahre 1898 stammende Pflanze lieferte keine reifen Samen; die vom Jahre 1899 starb als Rosette, ohne einen Stengel zu treiben. Wie es um die Chromosomenzahl dieser beiden Pflanzen bestellt sein mochte, wird man somit nie erfahren[5]). Alle die cytologisch untersuchten O. gigas-Individuen stammen

---

1) Textfigur 13 pag. 26 der genannten Arbeit von O. Rosenberg, welche in *C* eine Kernplatte aus dem Sporophyt des Bastards D. longifolia × rotundifolia zeigt, in der die Chromosomen der beiden Eltern vertreten sind. Man kann sie nach ihrer Größe kaum unterscheiden. Um den Vergleich zu erleichtern, nahm ich dieses Bild als Fig. 12 in meine Tafel auf.

2) Die Mutationstheorie, 1901, Bd. I, pag. 225.

3) A Preliminary Note on the Chromosomes of Oenothera Lamarckiana and one of its Mutants, O. gigas. Science, N. S., 1907, Vol. XXVI, pag. 151.

4) The Chromosomes of Oenothera. Science, N. S., 1908, Vol. XXVII, pag. 193.

5) Ebensowenig ist die Chromosomenzahl festgestellt worden für die O. gigas, die einmal in D. T. Mac Dougal'schen und dreimal in A. R. Schouten'schen

von der 1895 in nur einem Individuum entstandenen neuen Art ab. Die Feststellung der doppelten Chromosomenzahl bei O. gigas, deren Tragweite Hugo de Vries gleich erkannte, veranlaßte ihn. in dem schon zitierten Aufsatz über Bastarde von Oenothera gigas, zu der Anmerkung[1]): „Es ist eine sehr wichtige Frage, ob die Verdoppelung bei dieser Mutation durch eine Längsspaltung oder durch Querteilungen erreicht worden ist. Im ersteren Fall würde die O. gigas zwei vollständige Sätze von je 14 Chromosomen führen und dürfte jeder einzelne Satz für die Vertretung aller erblichen Eigenschaften genügen. Es würde dieses auf eine ähnliche Erklärung auch für anderweitig beobachtete hohe Chromosomenzahlen hinweisen.“ Diesen Gedanken nahm R. R. Gates in seiner Arbeit: The Behavior of the Chromosomes in Oenothera lata × O. gigas auf[2]). Die O. gigas verfüge aller Wahrscheinlichkeit nach, meint er, über eine tetraploide Anzahl von Chromosomen, die durch Verdoppelung des Chromosomensatzes der O. Lamarckiana entstanden seien. Näher geht R. R. Gates auf dieses Problem in: „The Stature and Chromosomes of Oenothera gigas“, de Vries ein[3]), einem Aufsatz, der soeben in meine Hände gelangt. Er kommt zu dem Ergebnis, das ich auch für das wahrscheinlichste halte, daß die Doppelzahl der Chromosomen von Oenothera gigas ihren Ursprung hatte „in einer Teilung der Chromosomen, die nicht von Zellteilung begleitet war, bald nach der Befruchtung“[4]). Daß „germ cells“ mit unreduzierter Chromosomenzahl unter Umständen erzeugt werden, sei bekannt, doch wie gering, meint R. R. Gates, sei die Wahrscheinlichkeit, daß der Zufall gerade zwei solcher Zellen im Befruchtungsakt zusammengeführt hätte. Aus der Vereinigung einer 7 chromosomigen germ cell mit einer 14 chromosomigen wäre aber nur ein 21 chromosomiges Produkt hervorgegangen. Da könnte man freilich, wie ich hinzufügen möchte, die Möglichkeit auch in Betracht ziehen, ob nicht an einer O. Lamarckiana-Pflanze eine Knospe entstanden sei, die auf dem Wege von Kernverschmelzung einen tetraploiden Vegetationspunkt erhalten hätte. Einem solchen Vegetationspunkt entstammende Blüten würden diploide Geschlechtsprodukte, männliche wie weibliche, führen.

Kulturen aufgetreten sein soll, hier uns also auch nicht weiter zu beschäftigen hat. Die Literatur vgl. in dem gleich zu zitierenden Aufsatze von R. R. Gates im Archiv für Zellforschung.

1) A. a. O. Anm. 2, pag. 756.

2) Botanical Gazette 1909, Vol. XLVIII, pag. 179.

3) Archiv für Zellforschung 1909, Bd. III.

4) A. a. O. pag. 544.

Doch für den Ursprung der Oenothera gigas erscheint eine solche Annahme ausgeschlossen, da Hugo de Vries, wie ich auch aus seinen persönlichen Mitteilungen weiß, niemals Knospenvariationen bei Oenotheren beobachtet hat, seine Erfahrungen in dieser Materie aber durchaus maßgebend sind. Da wir mit unseren Spekulationen von vorhandenen Beobachtungen auszugehen haben, dürfen wir somit die Knospenvariation als Erklärungsgrund für hohe Chromosomenzahlen hier zunächst nicht mit heranziehen. — Die Möglichkeit, daß vier haploide Kerne in der Embryosackanlage einer O. Lamarckiana verschmolzen seien, um einen tetraploiden „Pseudembryo" zu liefern, weist R. R. Gates mit Recht als recht unwahrscheinlich zurück[1]). Fehlt also auch der direkte Nachweis, daß es eine Verdoppelung der Chromosomenzahl in einzelligen Keimanlagen von Oenothera Lamarckiana gewesen sei, die bereits in sieben Fällen zur Bildung der O. gigas Veranlassung gab, so hat doch diese Annahme unter den vorauszusehenden Möglichkeiten mehr Aussicht, das Richtige getroffen zu haben als andere. Sicher ist, daß die O. gigas gleich bei der Keimung des Samens, aus dem sie hervorgeht, sich durch die Merkmale, die Hugo de Vries veranlaßten, sie „gigas" zu nennen, als solche zu erkennen gibt.

An dieser Stelle sei nun hervorgehoben, daß auch bei Otto Rosenberg, und zwar schon 1907 in einem Aufsatz über die Apogamie der Hieracien[2]), der Satz zu lesen ist, es könne wohl die Doppelzahl von Chromosomen, die apogame Arten im Vergleich zu normalgeschlechtlichen aufwiesen, die Folge einer Längsspaltung von Chromosomen ohne nachfolgende Kernteilung sein. Auf diese Möglichkeit ist O. Rosenberg auch in einem neuerdings veröffentlichten Aufsatz über Chromosomenzahlen bei Taraxacum und Rosa[3]) wieder eingegangen, um sie in Beziehung zur Apogamie zu bringen. Ich komme auf diese O. Rosenbergschen Arbeiten später zurück.

R. R. Gates knüpft[4]), wie Hugo de Vries, an die vermeintliche Tetraploidie der Oenothera gigas die Frage an, ob nicht unter anderen Pflanzen, die sich durch doppelte Chromosomenzahl von ihren Verwandten auszeichnen, auch solche von ähnlichem Ursprung wie O. gigas vertreten seien. Es sei, meint R. R. Gates, zudem von Interesse, daß

1) Ebenda.

2) Cytological Studies on the Apogamy in Hieracium. Botanisk Tidsskrift, København 1907, Bd. XXVIII, pag. 168.

3) Über die Chromosomenzahlen bei Taraxacum und Rosa. Svensk Botanisk Tidsskrift 1909, Bd. III, pag. 161.

4) A. a. O. pag. 546.

in manchen Fällen Spezies, die eine höhere Zahl von Chromosomen aufwiesen, Apogamie oder Aposporie zeigen. Es würde von Wert sein zu wissen, ob die Größenverhältnisse bei diesen Arten ebenso seien wie in dem Falle von gigas und Lamarckiana. R. R. Gates weist darauf hin, daß in den Gattungen Alchimilla, Antennaria und Hieracium die Chromosomenzahl in den apogamen Arten annähernd doppelt so groß ist als in denen, die normal befruchtet werden. Bei Marsilia wäre das freilich nicht der Fall. Bei den Polypodiaceen sei die gewohnte Zahl der Chromosomen im Sporophyt 64, in den apogamen Arten aber stets höher, wenn auch nicht immer doppelt so groß. Das von Yamanouchi untersuchte Nephrodium molle weise 128 oder 132 Chromosomen in seinem Sporophyt auf. Da nun von anderer Seite halb so viel Chromosomen für den Sporophyt vieler Polypodiaceen nachgewiesen worden sind, so könne es wohl sein, daß es sich bei Nephrodium molle um einen ähnlichen Fall wie bei Oenothera gigas handle. Aus solcher Annahme ließe es sich erklären, daß ein mit 64 oder 66 Chromosomen ausgestattetes Prothallium von Nephrodium molle apogam einem Sporophyten mit ebenso reduzierter Chromosomenzahl den Ursprung geben könne. Diese reduzierte Zahl würde ja noch immer eine diploide sein. Messungen der Zellgrößen müßten zur Klärung dieser Sache beitragen. Die häufige Vereinigung der Apogamie mit tetraploider Chromosomenzahl erweckt die Vorstellung irgendwelcher kausaler Beziehungen zwischen beiden. Es wäre nicht unmöglich, daß auch Oenothera gigas Zeichen von Apogamie ausbilde.

Der R. R. Gatessche Gedankengang berührt vielfach die Anschauungen, die ich in diesem Aufsatze entwickle. Daher habe ich R. R. Gates' Erörterungen in extenso wiedergegeben, damit ihm jegliche Priorität der Gedanken, die etwa in Betracht kommen könnte, gewahrt bleibe.

Oenothera gigas zeichnet sich also durch ihre Größe von allen anderen Mutanten der O. Lamarckiana aus. Das erstreckt sich auf alle Glieder ihres Körpers, beispielsweise auch auf die Antheren, die annähernd doppelt so lang wie sonst sind. Die an Kernen und Zellen der O. gigas von R. R. Gates vorgenommenen Messungen[1]) haben für diese eine entsprechende Zunahme des Volumens ergeben. Das Verhältnis schwankte je nach den verglichenen Geweben. Das Volumen der Pollenmutterzellkerne im Synapsisstadium stellte sich auf 2 : 1.

Den Schwerpunkt meiner Vergleiche der cytologischen Größenverhältnisse in Fällen, die mir auf eine Vervielfältigung der Chromosomensätze hinzuweisen schienen, habe ich in die Pollenmutterzellen

1) A. a. O. pag. 529.

gleicher Entwicklungszustände verlegt. Weiter habe ich gleichalterige Samenanlagen junger Entwicklungsstadien berücksichtigt, stets solche, die ihre Zellen mit Protoplasma noch völlig ausgefüllt zeigten. Denn sichere Vergleichungspunkte sind nicht mehr denjenigen pflanzlichen Zellen abzugewinnen, die ihren Saftraum auszubilden begonnen haben. Daraus erklären sich die Unterschiede in den Größenverhältnissen, die R. R. Gates beim Vergleich verschiedener fertiger Gewebe seiner beiden Oenotheren erhielt[1]). Doch selbst bei der Gegenüberstellung embryonaler Gewebe, etwa der von jungen Samenanlagen, gilt es, sich an solche zu halten, die einander morphologisch entsprechen und beispielsweise zu berücksichtigen, daß die Ausbildung des Archespors mit einer Größenzunahme der Kerne und Zellen verbunden ist. Diese Größenzunahme kann, nach der mich beherrschenden Auffassung, keinesfalls durch eine Zahlenänderung der Erbeinheiten bedingt sein, vielmehr auf Mehrung der tingierbaren Substanzen im Kern beruhen. Auch diese kommt in der Volumenzunahme der Kernmasse und des Zelleibes korrelativ zur Geltung. Vorhandene Größenunterschiede embryonaler Kerne und Zellen innerhalb der nämlichen Generation eines mit Generationswechsel begabten Organismus können nicht durch Änderung der Chromosomenzahl bedingt sein, sondern durch die wechselnde Menge eben jener färbbaren Substanz, welche den Kernen, je nach der Entwicklungsaufgabe, in die sie eintreten sollen, zugeteilt wird. Man hat solche mit den üblichen Kernfärbungsmitteln sich besonders stark tingierende Substanzen als „Chromatin“ vielfach zusammengefaßt. Je nachdem solche Substanzen in größerer oder geringerer Menge in die Chromosomen während der Karyokinese eintreten, beeinflussen sie auch deren Größe. Bei rascher Zerlegung inhaltsreicher Eier, Sporen, Antheridien in kleinere Protoplasten, wird dieses „Chromatin“ auf die einander folgenden Zellgenerationen verteilt, ohne entsprechende Vermehrung zu erfahren, so daß seine Menge zu der abnehmenden Kern- und Zellgröße in einem bestimmten Verhältnis steht. Das führt zu jenem quantitativen Massenverhältnis von Kern und Zelle, das R. Hertwig[2]) als Kernplasmarelation bezeichnete. — Ähnliche tingierbare Substanzen wie jene, die zur Zeit der Karyokinese in die Chromosomen eintreten,

1) A. a. O. pag. 533.

2) Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biolog. Zentralbl. 1903, Bd. XXIII, pag. 56. — Wegen der sonstigen an diese Probleme anknüpfenden, umfangreichen Literatur verweise ich auf das eben erschienene Buch von Emil Godlewski jun.: Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet, 1909, pag. 142 ff., 240 ff.

zur Zeit der Kernruhe sich in den Nukleolen sammeln, sind es auch, welche die extranuklearen „Chromidialapparate“ bilden, die in Gestalt von Fäden und Strängen, besonders von tierischen Histologen im Cytoplasma nicht nur von Protozoen, sondern auch von Metazoen beschrieben wurden[1]) und zur Annahme eines Dualismus der Kernsubstanz Veranassung gaben. Einige Forscher wollen solchen Chromidialapparaten auch die Befähigung zur Übertragung elterlicher Merkmale auf die Nachkommen zusprechen[2]). Dazu wäre unserer Ansicht nach erforderlich, daß diese Apparate, wie die Chromosomen, Erbeinheiten einschlössen, eine Hypothese, für welche jede Stütze fehlt. Eine solche Annahme scheint mir geradezu im Widerspruch zu stehen mit der groben Art und Weise, in der sich der cytoplasmatische Zellkörper teilt. Würde er Erbeinheiten verschiedener Qualität enthalten, so müßte seine Teilung an ähnlich subtile Sonderungen wie die Kernteilung geknüpft sein. Was mich zwingt, die eigentliche Erbmasse auch in den Kernen stets als sehr gering anzunehmen, habe ich in meinem neulich veröffentlichten Aufsatz über sexuelle und apogame Fortpflanzung der Urticaceen entwickelt[3]), im Anblick eines Bildes, das mir den Augenblick der Befruchtung bei Urtica dioica vorführte. Nach solcher Einschränkung kann ich hier dann mit der Angabe fortfahren, daß der Größenunterschied der Zellen und Kerne gleichalteriger Samenanlagen von Wikstroemia canescens und W. indica und von Alchimilla arvensis und A. speciosa ein so auffälliger ist, daß er schon bei schwacher Vergrößerung in die Augen fällt[4]). Und lehrreich ist es vielleicht weiter, einen Blick auf die beiden Figuren 1 und 2, Tafel VI dieser Arbeit zu werfen, welche zeigen, wie wesentlich auch die Größenunterschiede der fertigen Samenanlagen, bzw. selbst der Fruchtknoten von Wikstroemia indica und Wikstroemia canescens sind.

1) Ich beschränke mich hier darauf, die eine Arbeit von Richard Goldschmidt zu zitieren: Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen (Histologische Untersuchungen an Nematoden II). Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. und Ontog. 1904, Bd. XXI, pag. 49 ff.

2) F. Meves, Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen, Cytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. 1908, Bd. LXXII, pag. 816.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, Bd. XLVII, pag. 259.

4) Für Alchimillen wolle man inzwischen hierfür die Abbildungen bei Sv. Murbeck, Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchimilla, Lund's Univ. Årsskr. 1901, Bd. XXXVI, Nr. 7, vergleichen. Man wird finden, daß die bei 500facher Vergrößerung dargestellten jungen Samenanlagen der Alchimilla arvensis (Fig. 62—65, Taf. VI) nicht größere Zellen und Kerne in der Abbildung zeigen, als die Figuren entsprechendalteriger Samenanlagen apogamer Alchimillen, die aber nur 200mal vergrößert sind, auf Taf. I.

Für die Annahme, daß bei Drosera longifolia und bei Oenothera gigas ein doppelter Chromosomensatz vorliegt, fällt meiner Ansicht nach das Verhalten der Bastarde Drosera longifolia × rotundifolia und Oenothera lata × gigas sehr ins Gewicht.

Die Drosera longifolia verfügt, wie ich das zuvor wahrscheinlich zu machen suchte, über zwei Sätze von Chromosomen. In ihren mit 10 Gemini ausgestatteten Gonotokonten wäre demgemäß jede Chromosomenart zweimal vertreten. Diesem doppelten Chromosomensatz steht der einfache der D. rotundifolia gegenüber, wenn beide Pflanzen sich geschlechtlich vereinigen. Die somatischen Kerne des Bastards Drosera longifolia × rotundifolia werden dadurch triploid.

An einer größeren Anzahl von Pflanzen habe ich bereits zu zeigen vermocht, daß die diploiden Kerne des Sporophyts während der Karyokinese ihre homologen Chromosomen zu Paaren anordnen. Besonders lehrreich ist diese Anordnung in Kernen mit verschieden großen Chromosomen, in denen in solchem Falle die Paare von gleich großen Chromosomen gebildet werden, ein Beweis dafür, daß es wirklich die gleichwertigen Chromosomen sind, die sich so vereinigen. Ihr Verhalten wird in den Polansichten von Kernplatten so auffällig, daß es jedem ohne weiteres vordemonstriert werden kann. Ich hielt ein solches Bild daher auch für geeignet, als Textfigur in die letzte Auflage unseres Lehrbuchs der Botanik für Hochschulen aufgenommen zu werden[1]).

Die paarige Anordnung der Chromosomen trat mir auch deutlich in den Kernen der Wurzelspitzen von Pisum sativum, ungeachtet sie mit annähernd gleich großen Chromosomen ausgestattet sind, entgegen. Ich gehe auf diesen Fall hier ein, weil ich ihm noch andere Belehrung verdanke. In Wurzelspitzen dieser Pflanzen nämlich, die ich nach dem B. Němec'schen Verfahren[2]), durch Chloralisierung, zu Kernverschmelzungen veranlaßte, wiesen die Verschmelzungsprodukte bei der Teilung auch nur Chromosomenanordnungen zu Paaren auf. Ein aus der Verschmelzung von zwei Kernen hervorgegangener, künstlich tetraploid gemachter Kern, zeigte somit nicht Gruppierungen von Chromosomen zu vier in seiner Kernplatte, sondern nur zu zwei, als wenn er

---

1) 1910, pag. 82, Fig. 101. Ein sehr prägnanter Fall dieser Art ist neuerdings von Clemens Müller in den Jahrb. f. wiss. Bot. 1909, Bd. XLVII, pag. 99: Über karyokinetische Bilder in den Wurzelspitzen von Yucca, behandelt worden. Dort auch die sonstige Literatur.

2) Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. XXXIX, pag. 668.

weiter diploid wäre[1]). Daraus mußte geschlossen werden, daß jene Affinitäten, welche die homologen Chromosomen zusammenführen, mit der Annäherung zweier solcher Gebilde gesättigt sind. Die Homologie muß es sein, die über diese paarweise Gruppierung der Chromosomen entscheidet, nicht etwa ihr Ursprung. Denn nur die Homologie erklärt es, daß in Kernen mit verschieden großen Chromosomen die gleich großen, die durch diese übereinstimmende Größe ihre Gleichwertigkeit verraten, zu einander halten. Würde es dabei auf eine Art geschlechtlichen Gegensatzes, auf den Ursprung von Vater und Mutter, oder wie es bei den meist hermaphroditen Pflanzen nur heißen könnte, vom Spermakern und Eikern, ankommen, so müßte dieser auch verschieden große Chromosomen, wo solche gegeben sind, zusammenführen können. Doch läßt sich die Frage aufwerfen, ob nicht beide Momente bei dieser Paarenbildung gemeinschaftlich wirken. Daß nur der erste Einfluß im Spiele ist, scheint für mich daraus zu folgen, daß auch die Sporophytkerne der Apogamen mir paarweise Gruppierungen ihrer Chromosomen zeigten, und zwar auch solcher Apogamen, wie Wikstroemia indica, bei denen man für geschlechtliche Gegensätze auf weit entlegene Vorfahren zurückgreifen müßte. Trotz so langen Geschlechtsverlustes bildet aber diese Wikstroemia auch in ihren Pollenmutterzellen regelrecht die Gemini aus.

Soweit es sich, was als das Normale gelten muß, in den Sporophytkernen nur um Diploidie handelt, also um jenen Zustand, der bei Ausbildung des Geschlechts aus jeder Befruchtung unmittelbar hervorgehen mußte, wird jedes Chromosomenpaar im Sporophyt, jeder Geminus in den Gonotokonten, tatsächlich aus einem väterlichen und einem mütterlichen, bzw. einem vom Spermakern und einem vom Eikern stammenden Chromosom zusammengesetzt sein. Für Tetraploidie oder anderweitige Polyploidie liegt aber, falls nur Homologie die Chromosomen zu Paaren vereinigt, die Sache anders. Vergegenwärtigen wir uns das für ein tetraploides Gewächs, das sich noch normalgeschlechtlich fortpflanzt. Je vier homologe Chromosomen sind in den Kernen des Sporophyts vertreten, von denen zwei der Spermakern, zwei der Eikern lieferte. Wir wollen die beiden vom Spermakern stammenden Chromosomen mit a und a^1, die vom Eikern stammenden mit b und b^1 bezeichnen. Da wären die homologen Paare möglich: a b, $a^1 b^1$, oder $a b^1$, $a^1 b$, in welchen zugleich der Gegensatz des Ursprungs zur Geltung käme, doch auch

1) Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Ebenda, Bd. XLIV (1907), pag. 494. Taf. V, Fig. 17, 18.

die Kombinationen aa^1 und bb^1, wo die vereinigten Chromosomen gleiche Abstammung besässen.

Doch eine besonders beweiskräftige Stütze für die Annahme, daß die Geschlechtsprodukte der Drosera longifolia diploid seien und daß sie somit triploide Nachkommen bei der Vereinigung mit den haploiden Geschlechtsprodukten der D. rotundifolia erzeugen müssen, war von einem Vergleich der Chromosomenanordnungen in den Kernen dieser Nachkommen mit jenen in den sicher triploiden — da aus der Verschmelzung von drei haploiden Kernen hervorgegangenen — Endospermkernen der Angiospermen zu erhoffen. Das geeignete Objekt für diesen Vergleich zu finden und die technischen Schwierigkeiten zu überwinden, die sich der Gewinnung hinreichend zahlreicher Polansichten von Kernplatten entgegenstellten, war nicht eben leicht. Daher ich mich zunächst auf Angaben über Galtonia candicans beschränke, die sich, im Hinblick auf ihre verschieden großen Chromosomen, von vornherein für die Untersuchung empfahl und die schließlich auch die für eine Entscheidung der gestellten Frage erwünschten Bilder lieferte. Bei noch reichlicherem Material hätte ich freilich wohl noch prägnantere Figuren als die hier beigefügten gewinnen können. Galtonia candicans verfügt in ihren haploiden Kernen über 6 lange und 2 kurze Chromosomen[1]). Der aus der Verschmelzung von zwei haploiden Polkernen und einem haploiden Spermakern hervorgegangene Endospermkern muß daher, und ebenso auch seine Teilungsprodukte, 18 lange und 6 kurze Chromosomen aufweisen. Können homologe Chromosomen in keine höheren Zahlenverbände als die Paarenbildung eintreten, so dürfen uns nur Paare, nicht aber Drillinge in den Polansichten der Kernplatten entgegentreten. Wir hätten demgemäß 6 Paar langer, 2 Paar kurzer, außerdem 6 isolierte lange und 2 isolierte kurze Chromosomen zu erwarten. Die beiden Figuren 10 und 11, Taf. VI, die ich hier veröffentliche, scheinen mir in recht befriedigender Weise dieser Anforderung zu genügen.

Wende ich mich nun der Polansicht zu, die O. Rosenberg von einem Sporophytkern des Bastards Drosera longifolia × rotundifolia in seiner letzten diesbezüglichen Arbeit entworfen hat[2]), so scheint mir diese auch zum Teil Chromosomenpaare, zum Teil isolierte Chromo-

1) Vgl. hierzu Kiichi Miyake in: Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1905, Bd. XLII, pag. 103 und die Figuren auf Taf. III. — Zu vergleichen wäre weiter das diploide Bild in unserem Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, X. Aufl., pag. 82.

2) Textfigur 13 *C* auf pag. 26.

somen darzubieten. Ich habe dieses O. Rosenberg'sche Bild als Fig. 12 in meine Tafel aufgenommen, um den Vergleich mit den beiden dem cytoplasmatischen Wandbelag des Embryosacks der Galtonia candicans entnommenen Kernplatten zu erleichtern. Man beachte, daß dieses Bild nicht dazu dienen sollte, die hier behandelten Verhältnisse zu beleuchten. Bei O. Rosenberg findet sich zudem die Angabe[1]), daß ihm in den Kernen des Bastards eine paarige Anordnung der Prochromosomen hier und da aufgefallen sei. In Archesporkernen habe er ganz deutlich das Vorhandensein von 9 oder 10 paarigen Prochromosomen beobachten können, während ebensoviele isoliert lagen. Entsprechend dem Verhalten, das sie in den Kernen des Sporophyts zeigen, sieht man die Chromosomen in den Gonotokonten des Bastards 10 Gemini bilden, während 10 Chromosomen ohne Partner bleiben. Bei der Reduktionsteilung[2]) erhalten die Tochterkerne als sicheren Beitrag die Hälfte der zu Gemini vereinigten Chromosomen, also je 10 von ihnen, während die Verteilung der ungepaarten 10 Chromosomen auf die beiden Tochterkerne Schwankungen unterworfen ist. Nach dem Ergebnis, zu dem mich meine vorausgehenden Betrachtungen über die Paarung der Chromosomen geführt haben, der Annahme somit, daß die Homologie und nicht der Ursprung über diese Paarung entscheidet, kann ich es nicht für ausgemacht halten, daß in der Reduktionskernplatte der Gonotokonten von Drosera longifolia × rotundifolia jeder Geminus aus einem Chromosom von D. longifolia und einem von D. rotundifolia bestehe. Es wäre vielmehr wohl denkbar, daß die vollkommenere Homologie der je in Zweizahl vorhandenen homologen Chromosomen von D. longifolia ihre Vereinigung zu je einem Geminus begünstige, daß die Chromosomen der D. rotundifolia hingegen ungepaart bleiben, daß somit die Tochterkerne der Gonotokonten einen vollen haploiden Satz der Chromosomen von D. longifolia erhalten, aber nur unvollkommene Sätze der D. rotundifolia. Doch erscheint die Möglichkeit der Annahme auch nicht ausgeschlossen, daß ein wechselnder Teil der Gemini D. longifolia × rotundifolia, ein anderer D. longifolia darstellen. Die Nachkommen des Bastards könnten darüber Aufschluß geben, und ihr Studium wäre daher nicht wenig interessant. Doch solche Nachkommen zu erhalten gelang bis jetzt nicht[3]), was sich daraus erklärt, daß der Pollen im allgemeinen steril ist. Rückkreuzungen des Bastards mit D. longifolia hatten insofern doch Erfolg, als in einigen

1) Ebenda, pag. 25, 26.

2) Ich will auch hier nur auf die letzte ausführliche Arbeit von O. Rosenberg, pag. 27 ff., verweisen.

3) O. Rosenberg a. a. O., pag. 45.

wenigen Fällen Embryobildung eintrat. Allein, es stellten sich auch dann alsbald Störungen ein, welche den Tod des Embryos herbeiführten. Den Versuchen, die O. Rosenberg fortsetzt, wäre Erfolg zu wünschen.

Ganz entsprechende Verhältnisse wie Drosera longifolia × rotundifolia, bietet allem Anschein nach der Bastard Oenothera lata × gigas dar, in dessen Zusammensetzung O. lata mit 14 und O. gigas mit 28 Chromosomen eingeht. Reginald Ruggles Gates, der Individuen dieses Bastards untersuchte[1]), die Samen entstammten, welche Hugo de Vries geliefert hatte, fand in den Kernen des Sporophyts 21, bzw. bei einem Individuum 20 Chromosomen. Das ist die Zahl, die sich aus den 7 + 14 Chromosomen der Sexualzellen von O. lata und O. gigas ergibt. Mit der Gruppierung der Chromosomen in diesen Sporophyten beschäftigt sich R. R. Gates nicht eingehender, nur in seiner Figurenerklärung bemerkt er zu den beiden Polansichten von Kernplatten, die er den mittleren Zellschichten einer Antherenwandung entnommen hatte, daß sie eine Anordnung der Chromosomen zu Paaren verraten[2]). Tatsächlich sind es sowohl Paare wie auch isolierte Chromosomen, welche die beiden Figuren[3]) zeigen. Das scheint sich mir zum mindesten aus ihrer Betrachtung zu ergeben. Damit jeder sofort selber prüfen könne, ob er denselben Eindruck empfängt, habe ich mir erlaubt, die eine der genannten beiden Figuren[4]) der R. R. Gates'schen Arbeit zu entlehnen und sie als Fig. 13 in meine Tafel mit aufzunehmen. — Die Bildung der Gemini vollzieht sich in den Pollenmutterzellen des Bastards Oenothera lata × gigas, wie aus R. R. Gates' Schilderung hervorgeht, nicht ohne Störungen[5]); das schließliche Ergebnis der Reduktionsteilung ist aber doch, daß die Tochterkerne meist je eine Hälfte der vorhandenen Chromosomen erhalten. R. R. Gates faßt dieses Ergebnis so zusammen[6]): Bei Individuen mit 21 Chromosomen bekommt die eine Hälfte der „germ cells" 10, die andere 11 Chromosomen. Bei Individuen mit 20 Chromosomen treten 10 in jede germ cell ein. Gelegentlich geht ein Chromosom zu dem verkehrten Spindelpol, so daß bei Pflanzen mit 21 Chromosomen einige wenige germ cells gefunden werden, die 9 oder 12, und bei Pflanzen mit 20 Chromo-

1) The Behavior of Chromosomes in Oenothera lata × gigas. Bot. Gazette 1909, Bd. XLVIII, pag. 179.

2) A. a. O. pag. 183 u. 198.

3) Fig. 9 und 10, Taf. XII.

4) Die Fig. 10, Taf. XII von R. R. Gates.

5) A. a. O. pag. 183.

6) A. a. O. pag. 195.

somen solche, die 9 oder 11 Chromosomen besitzen. — In den Reduktionskernplatten der Oenothera lata × gigas sind 7 Gemini und 7 Einzelchromosomen zu erwarten, sofern nicht irgendwelche Störungen im Paarungsvorgang das Ergebnis trübten. R. R. Gates hat fast ausschließlich Telophasen der Reduktionsteilung in seinen bisher nur auf Pollenmutterzellen sich beziehenden Teilungsbildern zur Anschauung gebracht. Aus der einzigen Reduktionsspindel, die er in Seitenansicht darstellt[1]) und in der er 20—21 Chromosomen zählt, lassen sich aber, ohne merklichen Zwang, die theoretisch geforderten 7 einfachen Chromosomen und 7 Gemini — denn nur zu einem der letzteren fehlt in der Figur der Paarling — hineinkonstruieren. Ob dem so sei, wolle man auch an der Figur selbst, die ich R. R. Gates entlehne und als Fig. 14 meiner Tafel einfüge[2]), prüfen. Mehr Bilder des gleichen Entwicklungszustandes würden freilich zu einer wirklichen Klärung der Sachlage notwendig sein. Die Teilung einer Reduktionsplatte von dem angenommenen Bau müßte die beiden Tochterkerne mit je einem der zu Gemini vereinigten Chromosomen versorgen, ihnen zudem eine nicht im voraus näher bestimmbare Anzahl der isolierten Chromosomen liefern.

Das gäbe für jeden Tochterkern einen vollen Satz von sieben Chromosomen und außerdem als Zulage noch eine Anzahl Chromosomen, die einem Teile der Chromosomen des vollen Satzes homolog wären. Entscheidet nicht die Abstammung vom Spermakern und Eikern, sondern die Homologie der Chromosomen über ihre Vereinigung zu Gemini, und kommt die durch diese Homologie verursachte Anziehung zwischen den gleichwertigen Chromosomen der beiden Sätze der Oenothera gigas stärker zur Geltung, so könnte es letztere sein, die sich zu den sieben Gemini der Reduktionskernplatte in den Gonotokonten des Bastardes Oenothera lata × gigas vereinigen. Dann würden die beiden aus der Reduktionsteilung hervorgegangenen Tochterkerne über die vollen Erbeinheiten der O. gigas und über annähernd je eine Hälfte der Erbeinheiten der O. lata verfügen. Doch es muß auch die Möglichkeit ins Auge gefaßt werden, daß sich die homologen Chromosomen der O. lata und gigas stärker in den Gonotokonten der O. lata × gigas anziehen als die homologen Chromosomen der gigas untereinander. Dann gäbe die Trennung der Gemini einen Satz von Chromosomen für beide Tochterkerne ab, der zum Teil aus O. lata-, zum

1) A. a. O. Taf. XIII, Fig. 1.

2) Ich habe nur die Kernspindel in meine Tafel aufgenommen, den Umriß der Pollenmutterzelle weggelassen.

Teil aus O. gigas-Chromosomen bestünde. Der verbleibende volle Satz isolierter O. gigas-Chromosomen käme als Zulage auf die beiden Kerne zur Verteilung. Endlich bliebe noch zu erwägen, ob unter den Gemini nicht die beiden Kombinationen, sowohl O. lata mit O. gigas, als auch O. gigas mit O. gigas vertreten sein könnten, was einen vollen Satz gemischter Chromosomen und zudem einen wechselnden Teil des ungepaarten, ebenfalls aus O. lata- und O. gigas-Chromosomen bestehenden Satzes den Tochterkernen zuführen würde. Alle die erwogenen Möglichkeiten hätten eine Mischung der Merkmale beider Eltern zur Folge. Im einzelnen müßten also vielleicht doch die Nachkommen dieses Bastards solche individuelle Unterschiede zeigen, aus welchen man auf die größere oder geringere Wahrscheinlichkeit der einzelnen hier theoretisch aufgestellten Chromosomenkombinationen zurückschließen könnte. Hugo de Vries gibt über die Bastarde von Oenothera gigas an[1]): daß O. gigas × Lamarckiana eine konstante, zwischen den beiden Eltern die Mitte haltende Rasse bildet; daß O. gigas × O. Lamarckiana, O. Lamarckiana × O. gigas, O. gigas × brevistilis, O. gigas × rubrinervis und O. rubrinervis × O. gigas äußerlich einander gleich sind; daß die Kreuzung O. lata × gigas zur Hälfte Individuen gibt, welche die Merkmale beider Eltern in sich vereinigen und zur anderen Hälfte solche, welche den Bastarden zwischen O. Lamarckiana und O. gigas gleich sind[2]). Nachkommen fertiler Bastarde aus solchen mit haploider und diploider Chromosomenzahl in den Geschlechtsprodukten ausgestatteten Pflanzen, die durch eine größere Zahl von Merkmalen als diese Oenotheren sich voneinander unterscheiden, würden für eine Beantwortung der hier aufgeworfenen Fragen mehr Anknüpfungspunkte gewähren.

Aus dem Umstande, daß in direkt kontrollierbaren Fällen, in welchen die Zahl der homologen Chromosomen innerhalb der Kerne mehr als zwei beträgt, so in den künstlich tetraploid gemachten Wurzelspitzen von Pisum, so in den triploiden Endospermkernen der Angiospermen, die homologen Chromosomen nur Paare bilden, geht hervor, daß diese Gruppierungen uns über die Zahl der Vervielfältigungen, welche der Chromosomensatz einer gegebenen chromosomenreichen Pflanze etwa erfahren hat, nicht auf-

---

1) Vgl. die Zusammenfassung der Ergebnisse in den Berichten d. Deutschen bot. Ges. 1908, Bd. XXVI a, pag. 761.

2) Auf die Ergebnisse, zu denen Miß Anne M. Lutz, Notes on the first generation hybrid of Oenothera lata × gigas, Science N. S. 1909, Vol. XXIX, pag. 263 ff., bei der Untersuchung von 40 Nachkommen von O. lata × gigas gelangte, kann ich hier nur hinweisen. Diese Ergebnisse verlangen zu ihrer Deutung Hilfshypothesen, die verfrüht erscheinen müßten.

zuklären vermögen. Hingegen könnte uns eine paarige Gruppierung von Chromosomen in einem Gametophyt, den wir Grund haben, für nicht haploid zu halten, in sehr willkommener Weise über dessen Diploidie Aufschluß erteilen. Hierauf würde an geeigneten Objekten weiterhin zu achten sein.

Daß Unterschiede in der Größe der Kerne, bzw. auch der embryonalen Zellkörper, zwischen nahe verwandten Pflanzen, die verschieden viel Chromosomen führen, die Annahme nahe legen, es hätten Längsspaltungen von Chromosomen in die Phylogenie dieser Pflanzen eingegriffen, haben wir theoretisch zu begründen gesucht. Durch den Nachweis, daß eine Verdoppelung des Chromosomensatzes sich bei Entstehung der Oenothera gigas unter dauernder Aufsicht des Versuchsanstellers vollzogen hat, ist diese ganze Vorstellung aus dem Gebiete der Theorie auf den Boden der Tatsachen versetzt worden. Und so darf denn der Fall von Oenothera gigas auch dazu dienen, ähnliche nicht direkt kontrollierbare Erscheinungen auf diesem Gebiete zu beleuchten.

Auch das Verhalten der „Pfropfbastarde" kann von diesem Standpunkt aus eine weitere Klärung erwarten, zum mindesten die Frage, ob sie vegetativen Kernverschmelzungen ihre Entstehung verdanken. Da tetraploid gewordene Pflanzen ihre verdoppelten Chromosomensätze festhalten, so wären solche auch bei Pfropfbastarden zu erwarten. Ich habe sie aber weder bei Laburnum Adami noch bei den Bizzarrien vorgefunden, als ich diese Pflanzen mit den Ursprungsarten Laburnum vulgare und Cytisus purpureus, mit Pomeranzen und Cedraten verglich. Weder eine vermehrte Chromosomenzahl, noch bedeutenderer Kernumfang, noch Zunahme der Größe einander entsprechender embryonaler Protoplasten trat mir bei diesen vermeintlichen Pfropfbastarden entgegen[1]). Bei Pflanzen, die im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung eine Verdoppelung oder sonstige Vervielfältigung ihres Chromosomensatzes erfahren haben, setzten Reduktionsteilungen in der vegetativen Sphäre ebensowenig ein, um diesen Vorgang zu korrigieren, wie das in den Zellen von Erbsenwurzeln geschieht, die künstlich durch Chloralisierung tetraploid gemacht werden[2]). Ein endlicher Schwund einzelner Chromosomen, der bei der Polyploidie einer Wikstroemia indica begreiflich erscheint und den wir dort glaubten annehmen zu müssen, vollzieht sich allem An-

---

1) Vgl. die Figuren der Taf. VII in meiner Arbeit über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Jahrb. für wissensch. Bot. 1907, Bd, XLIV, pag. 517 ff.

2) Ebenda, pag. 482.

schein nach erst im Laufe der Zeiten, führt zudem nicht bis zu einer Herabsetzung der Chromosomenzahl auf ihren ursprünglichen Wert, wie das bei Laburnum Adami und der Bizzarria hätte geschehen müssen, um die tatsächlich beobachteten Verhältnisse herbeizuführen. Die erstaunlichen Chimären, die Hans Winkler erzogen hat[1]), lassen bereits die Deutung zu, daß es sich bei den sogenannten Pfropfbastarden um Chimären eines besonders hohen Grades, um „Hyperchimären" handelt[2]). Dafür spricht, meiner Auffassung nach, auch die Fortpflanzung dieser Hyperchimären, die nicht hybride, vielmehr reine Nachkommen der Arten liefern, deren Gewebe in der Hyperchimäre zu so inniger Vereinigung gelangten.

Sowohl bei Pflanzen mit dem gewohnten, als auch bei solchen mit einem vervielfältigten Chromosomensatz macht die Ausschaltung der Reduktionsteilung das Ei befruchtungsunfähig. Also nur diese Art der unvermittelten Chromosomenverdoppelung, durch welche die Chromosomenzahl im Ei derjenigen im Sporophyt gleich gemacht wird, hat eine solche Folge. Tatsächlich soll auch die Ausschaltung der Reduktionsteilung hier dieses Ergebnis zeitigen und die Befruchtung überflüssig machen. Die Folge ist, daß über den Eiern dann Verschlüsse sich ausbilden, die den Zutritt von Spermatozoen, wie bei Marsilia, oder von Pollenschläuchen, wie bei Wikstroemia indica, Elatostema-Arten und dergleichen, auch wenn solche vorhanden wären, ausschließen.

Anders augenscheinlich, wenn im Verlauf der phylogenetischen Entwicklung eine Vervielfältigung der Chromosomensätze sich vollzieht, die den ganzen Organismus trifft und daher die gleiche Zunahme der Chromosomen in Sperma- und Eikernen veranlaßt. Dann können trotz dieser Vermehrung die geschlechtlichen Funktionen fortdauern. Sie können es, wie wir das an dem Beispiel der tetraploid gewordenen Drosera longifolia und Oenothera gigas sehen. Ja, selbst die Alchimilla pentaphylla ist normalgeschlechtlich geblieben, trotzdem wir sie im Verdacht haben, sogar oktoploid zu sein.

Ist es aber auch möglich, daß unter der phylogenetischen Verdoppelung, ja selbst Vervierfachung des Chromosomensatzes die Sexualität einer höher organisierten Pflanze nicht leide, so muß dieses Verhalten doch als Ausnahme gelten. Die Schilderung, welche Reginald Ruggles

1) Vgl. vornehmlich dessen Aufsätze in Bd. I und II der Zeitschrift für Botanik, 1909 und 1910.

2) Vgl. meinen Aufsatz: Meine Stellungnahme zur Frage der Pfropfbastarde in den Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1909, pag. 511.

Gates in seiner letzten Publikation[1]) von der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen der tetraploiden Oenothera gigas entwirft, macht den Eindruck, als wenn auch diese schon nicht ganz regelrecht verliefe. Statt eine gut abgegrenzte Kernplatte zu bilden, sollen die Chromosomen lose durch den mittleren Teil der Spindel zerstreut sein und nicht hinlänglich deutlich zu erkennen geben, wie sie zusammengehören. Gilt ein solches Verhältnis für sämtliche Reduktionsspindeln dieser Pflanze, so könnte es in der Tat nachteilige Folgen für sie haben. Möglicherweise wäre dann auch die ähnlich zerstreute Verteilung der Chromosomen in der Reduktionsspindel der Pollenmutterzellen von Oenothera lata und gigas, zum mindesten in dem einen von R. R. Gates veröffentlichten Bilde, dadurch veranlaßt[2]). Reduktionsspindeln aus Embryosackmutterzellen sowohl von Oenothera gigas, als auch vom Bastard O. gigas × lata wären zum Vergleich bald erwünscht.

Für gewöhnlich dürften die Pflanzen mit tetraploidem, vor allem aber die mit noch höherem Chromosomensatz geschlechtlich gelitten haben. Anstelle der gestörten Reduktionsteilung setzte, und zwar im allgemeinen nur in dem weiblichen Apparat, die apogame Weiterentwicklung ein. Anstelle der Reduktionsteilung trat eine somatische Kernteilung, die den im Soma des Sporophyts herrschenden Chromosomensatz festhielt und seine Ergänzung durch die Befruchtung überflüssig machte. Da diese somatische Kernteilung in der Samenanlage eine Längsspaltung aller vorhandenen Chromosomen bewirkte, so überlieferte sie von jedem Chromosom, das sich sonst mit einem anderen bei der Reduktionsteilung gepaart hätte, je einen Vertreter weiter auf die Nachkommen; daher fehlt es diesen zur Bildung der Gemini im Reduktionskern der Pollenmutterzellen nicht an den nötigen Partnern. So kommt es, daß selbst bei Wikstroemia indica derartig regelrecht ausgestattete Reduktionskernplatten, wie ich sie in den Figuren 6 und 8, Tafel VI dargestellt habe, zur Ausbildung gelangen können. Im besonderen imponiert in dieser Beziehung die in der Fig. 8 vorgeführte Seitenansicht. Werden die Pollenkörner, die aus so gut angelegter und sich auch regelrecht teilender Reduktionskernplatte hervorgehen, dennoch schlecht, so muß das anderweitige Ursachen haben, für deren Erörterung ich auf G. Tischler's „Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen“[3]) verweise.

---

1) The Stature and Chromosomes of Oenothera gigas de Vries. Arch. für Zellforschung 1909, Bd. III, pag. 526.

2) Das schon zitierte Bild Fig. 11 auf Taf. XIII der Botan. Gazette von 1909, Bd. XLVIII.

3) Arch. für Zellforschung 1908, Bd. I, pag. 111 ff.

Tatsächlich begleitet Chromosomenreichtum die allermeisten der bisher konstatierten Fälle von Ooapogamie, so daß es von Anfang an nahe lag, einen Zusammenhang zwischen beiden Erscheinungen anzunehmen[1]). Nicht nur die in diesem Aufsatz bereits erörterten Fälle der Wikstroemia indica und der Eualchimillen, sondern auch die von Antennaria alpina, Taraxacum officinale, apogamen Hieracien, Houttuynia cordata gehören hierher. Antennaria alpina führt im Sporophyt gegen 52 Chromosomen, während die nahe verwandte normalgeschlechtliche Antennaria dioica deren gegen 26 aufweist[2]). Taraxacum officinale verfügt im Sporophyt über 26 Chromosomen[3]), eine als Taraxacum confertum bezeichnete Art, über die O. Rosenberg soeben berichtet[4]) und bei der er Reduktionsteilung in der Embryosackmutterzelle nachweist, hingegen annähernd nur über die Hälfte. Bei den apogamen Hieracien steigt die Chromosomenzahl bis auf das Dreifache einzelner normalgeschlechtlicher Arten[5]). In der Zusammenstellung seiner auf Hieracium bezüglichen Untersuchungsergebnisse, bei der Gegenüberstellung von Hieracium auricula mit 18, dem Hieracium excellens mit 34 Chromosomen, schaltet O. Rosenberg bereits, wie schon einmal hervorgehoben wurde, die Bemerkung ein[6]), es könnte vielleicht diese Verdoppelung der Chromosomenzahl durch eine Longitudinal-Teilung der Chromosomen, ohne Kernteilung, veranlaßt worden sein. Sehr interessant ist der von O. Rosenberg[7]) neuerlich geführte Nachweis, daß auch einzelne Formen der Rosa glauca und R. canina nicht mit 16 Chromosomen in den diploiden Kernen und 8 in den haploiden Kernen ausgestattet sind, wie ich es seinerzeit für Rosa livida, R. cinnamomea und eine der vielen Formen von R. canina fand[8]). sondern

---

1) Vgl. meine Arbeit über die Apogamie der Eualchimillen in den Jahrb. für wissensch. Bot. 1904, Bd. XLI, pag. 159. Siehe auch das VII. Heft meiner Histolog. Beiträge: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw., 1909, pag. 74.

2) H. O. Juel, Vgl. Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria. Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. 1900, Bd. XXXIII, Nr. 5, pag. 36.

3) H. O. Juel, Die Tetradenteilungen bei Taraxacum und anderen Cichoriaceen. Ebenda, Bd. XXXIX, Nr. 4, pag. 6.

4) Über die Chromosomenzahlen bei Taraxacum und Rosa. Svensk Botanisk Tidsskrift 1909, Bd. III, pag. 150.

5) O. Rosenberg, Cytological Studies on the Apogamy in Hieracium. Bot. Tidsskrift, København 1907, pag. 143.

6) Ebenda, pag. 168.

7) A. a. O., Svensk. Bot. Tidsskr., Bd. III, pag. 153 ff.

8) In der Eualchimillen-Arbeit, pag. 149.

mit 33 bzw. 34 und 16 oder 17 Chromosomen, und daß diese chromosomenreichen Rosen zugleich zur Apogamie übergingen. Auch bei dieser Gelegenheit weist O. Rosenberg wieder darauf hin, daß „aus irgend einer Ursache (vielleicht durch Längsspaltung der Chromosomen ohne folgende Kernteilung) die Zahl der Chromosomen verdoppelt wurde“ und daß gleichzeitig hiermit die Bedingungen gegeben waren, die zur Embryobildung ohne Befruchtung führten[1]). Bei der von K. Shibata und K. Miyake studierten Saururacee Houttuynia cordata[2]), die merkwürdigerweise die Reduktionsteilung auch in den Pollenmutterzellen ausschaltet, konnten 52—56 Chromosomen gezählt werden. Dieselbe Zahl wiesen auch die vegetativen Zellen dieser Pflanze auf. Also auch dieser letzte Fall vermehrt die Beispiele, wo Ooapogamie und Chromosomenreichtum zusammengehen.

Wir hatten aus anderer Veranlassung schon in diesem Aufsatz, auf die niedrigen Chromosomenzahlen bei Rubus und Rosa uns stützend, die Vermutung geäußert, daß bei Eualchimillen mehr als Tetraploidie der Kerne vorliege. Der Weg dahin hätte durch eine solche Tetraploidie, wie sie die apogamen Rosen aufweisen, führen können. So sind auch die normalgeschlechtlichen Hieracien mit 14, bzw. 18 Chromosomen in den Kernen ihrer Sporophyten schon als verhältnismäßig chromosomenreich zu bezeichnen, wenn man sie mit solchen Kompositen vergleicht, die wie Crepis virens, in ihrem Sporophyt nur 8, im Gametophyt also 4 Chromosomen führen[3]).

Soweit meine Erfahrungen reichen, vollzieht sich im großen und ganzen innerhalb der phylogenetischen Reihe, die von den Pteridophyten bis in die letzten Auszweigungen der Phanerogamen aufwärts führt, eine Verminderung der Chromosomenzahl in den Kernen. Es scheint daher, als wenn eine gegenläufige, sich innerhalb dieser Reihe wiederholt einstellende Vervielfältigung des Chromosomensatzes wie eine Art von Rückschritt aufgefaßt werden müßte, die vielfach nachteilige Folgen zeitigt.

Bilder der Reduktionsteilung in Pollenmutterzellen des apogamen Hieracium excellens und gewisser ebenfalls apogamer Rosen, wie sie O. Rosenberg[4]) dargestellt hat, zwingen auch zur Erörterung der Frage,

1) A. a. O., Svensk. Bot. Tidsskr., Bd. III, pag. 161.

2) Über Parthenogenesis bei Houttuynia cordata. The Botanical Magazine, Tokyo 1908, Vol. XXII, pag. 141.

3) H. O. Juel, Die Tetradenteilungen bei Taraxacum und anderen Cichoriaceen. Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. 1905, Bd. XIXXX, Nr. 4, pag. 13.

4) In der zitierten Hieracium-Arbeit von 1907 auf pag. 153 und in der ebenfalls zitierten Taraxacum-Rosa-Arbeit von 1909 auf pag. 156.

ob nicht etwa Apogamie unmittelbar in den Gonotokonten eines Bastards ausgelöst werden könnte, wenn Arten mit ungleicher Chromosomenzahl sich zu seiner Entstehung vereinigten. In den Reduktionsspindeln der Pollenmutterzellen von Hieracium excellens bekam O. Rosenberg oft 14 oder 15 Gemini und 6 oder 7 ungepaarte Chromosomen zu sehen, während in anderen Fällen doch auch alle Chromosomen zu etwa 17 Gemini gepaart sein konnten. Die Reduktionsspindeln der Pollenmutterzellen apogamer Rosen zeigten eine Anzahl Gemini in ihrem Äquator, während andere Gemini und vorwiegend Einzelchromosomen sich außerhalb der Teilungsfigur in deren Nähe befanden. Das erinnerte O. Rosenberg an Bilder, wie sie bei der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen des Bastards Drosera longifolia × rotundifolia ihm entgegentraten, Bilder, welche die Vorstellung erwecken konnten, daß es sich auch bei jenem Hieracium und diesen Rosen um Folgen von Bastardierung handle. Doch ließ O. Rosenberg von diesem Gedanken alsbald ab, um den andern festzuhalten, daß hier nur Störungen im Reduktionsprozesse vorliegen. Das ist in der Tat anzunehmen und erinnert uns daran, daß auch R. R. Gates ähnliche Erscheinungen in den Reduktionsspindeln der Pollenmutterzellen bei der tetraploiden Oenothera gigas beobachtet hat. Bis jetzt haben sexuelle Vereinigungen von Arten mit ungleicher Chromosomenzahl, falls sie zu starke Störungen der sexuellen Reproduktion mit sich brachten, zu Sterilität, in keinem mir bekannten Falle aber zu Ooapogamie geführt. Andererseits läßt sich unschwer begreifen, daß, wenn durch Vermehrung des Chromosomensatzes statt zweier homologer Chromosomen vier oder gar acht den Gonotokonten zufallen, sie durch gegenseitige Wechselwirkung sich bei der Paarung stören könnten. Haben aber erst innerhalb der Samenanlagen die Vorgänge der Reduktionsausschaltung in das Fortpflanzungsgeschäft eingegriffen und dieses im Laufe von Generationen stabilisiert, so mag das auch den Paarungsverhältnissen der Chromosomen in den Pollenmutterzellen einen regelrechteren Verlauf gesichert haben. Das könnte zum mindesten die ordnungsmäßige Ausbildung der Bilder erklären, die uns in den Reduktionsspindeln der Pollenmutterzellen einer Wikstroemia indica (Fig. 8, Tafel VI) entgegentreten. Daß zudem eine allem Anschein nach aus Vervielfältigungen des Chromosomensatzes hervorgegangene Chromosomenvermehrung nicht unbedingt zu Störungen bei den Reduktionsteilungen zu führen braucht, das lehren uns die regelrechten Bilder der normalgeschlechtlichen Alchimilla pentaphylla [1]), die ebensoviel Chromosomen in ihren Kernen wie die apogamen

1) Apogamie der Eualchimillen a. a. O., Taf. IV, Fig. 43—47.

Eualchimillen führt, tetraploid, wenn nicht gar oktoploid, ist. Um die Regelmäßigkeit in der Ausbildung, welche die Reduktionsbilder auch in den Pollenmutterzellen bestimmter apogamer Eualchimillen, so der Alchimilla speciosa [1]), aufweisen, sich zurechtzulegen, würde man somit bei diesen, nicht erst zu einem regulierenden Einfluß der typischen Kernteilung, die an Stelle der Reduktionsteilung in den Samenanlagen trat, seine Zuflucht zu nehmen brauchen, vielmehr direckt an das Verhalten der ebenso chromosomenreichen A. pentaphylla anknüpfen können.

Doch ist eine über Diploidie hinausgehende Vermehrung der Chromosomensätze keinesfalls als einzige Ursache, die zu Ooapogamie führen konnte, anzusehen. Ooapogamie stellte sich vielmehr, allem Anschein, nach unter bestimmten Bedingungen auch infolge von Diöcie ein, wenn diese die regelrechte Fortpflanzung erschwert hatte. Darüber belehrt uns das Beispiel von Thalictrum purpurascens, einer Pflanze mit 24 Chromosomen im Sporophyt, also mit einer bei Ranunculaceen, zu denen sie gehört, verbreiteten Zahl [2]). Für die als apogam zuvor schon erkannten Elatostemen stellte ich neuerdings fest, daß ihnen 32 Chromosomen im Sporophyt zukommen [3]). Das ist nun dieselbe Zahl, welche auch die normalgeschlechtliche Urtica dioica aufweist [4]). Es könnte freilich die Frage hier aufgeworfen werden, ob die 32 Chromosomen des Sporophyts dieser Urticaceen nicht schon eine tetraploide Zahl darstellen und ob Urtica dioica nicht trotz solcher Tetraploidie in ähnlicher Weise bei ihrer Normalgeschlechtlichkeit verharrte, wie es die mit sicherlich vervielfältigtem Chromosomensatze ausgestattete Alchimilla pentaphylla tut. Eine weitere Prüfung von Urticaceen auf ihre Chromosomenzahlen wird zur Klärung dieser Frage beitragen. Cannabis sativa, die aber nicht zu den Urticaceen, wohl aber in deren nächste Verwandtschaft, zu den Moraceen, gehört, führt nur 20 Chromosomen in ihrem Sporophyt, 10 Gemini in ihren Gonotokonten [5]). Jedenfalls kann aber Marsilia Drummondii, die in gleicher Weise durch Ausschaltung

---

1) Ebenda, Tafel I, Fig. 11—13.

2) J. B. Overton, Über Parthenogenesis bei Thalictrum purpurascens. Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1904, pag. 278.

3) Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Jahrb. für wissensch. Bot. 1910, Bd. XLVII, pag. 267.

4) Ebenda, pag. 246.

5) Nicht 9 wie ich fälschlich auf pag. 34 des 7. Heftes meiner Histologischen Beiträge in der Arbeit: „Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts“ usw. 1909, angegeben habe.

der Reduktionsteilung apogam wurde, hier ohne alles Bedenken angereiht werden, da die auf etwa 32 abzuschätzende Chromosomenzahl[1]) in den Kernen ihres Sporophyts durchaus nicht als hoch bei den Pteridophyten gelten kann. Zudem kommt den normalgeschlechtlichen Marsilia-Arten dieselbe Chromosomenzahl zu. Da die Mikrosporen der Marsilia Drummondii keine Spermatozoiden bilden, so kann eine Befruchtung ihrer Eier nicht erfolgen. In lehrreicher Weise schließen sich letztere nach außen ganz ebenso ab, wie die apogamen Eier von Angiospermen, die nach Befruchtung nicht verlangen.

In ähnlicher Weise wie Marsilia Drummondii würde sich nach den eben veröffentlichten Untersuchungen von K. Meyer[2]) die Burmanniacee Thismia clandestina verhalten. Die Übereinstimmung würde darin liegen, daß auch bei Thismia clandestina die Befruchtung infolge mangelhafter Ausbildung der männlichen Geschlechtsprodukte nicht erfolgen kann, eine Steigerung der Chromosomenzahl hingegen allem Anschein nach nicht vorliegt. Thismia clandestina besitzt hermaphrodite Blüten, ist aber in Wirklichkeit nur noch weiblich, falls die Annahme K. Meyer's, daß ihr Pollen funktionslos sei[3]), zutrifft. Als Chromosomenzahlen gibt K. Meyer für die Pollenmutterzellen dieser Pflanze etwa 6—8 Paare, für die Embryosackmutterzelle, bei ausbleibender Reduktion, gegen 12 an[4]), also niedrig klingende Werte.

Soweit die noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen von Franz Roth ein Urteil zu fällen erlauben, würde das Verhalten der Gattung Rumex ein sehr eigenartiges sein[5]). Die Diöcie der Arten in der Sektion Acetosa hätte trotz der niedrigen Chromosomenzahlen, welche diese Sektion aufweist, zu Apogamie bei ihr geführt, während andererseits möglicherweise ebensolche Apogamie durch hohe Chromosomenzahlen bei einigen gynomonöcischen Arten der Sektion Lapathum veranlaßt worden wäre. Die diöcischen Arten der Sektion Acetosa, mit denen Franz Roth experimentierte und bei denen er aus den Isolierungsversuchen auf Apogamie schließen zu müssen glaubte, führten in den Reduktionskernplatten ihrer Pollenmutterzellen bei Rumex Acetosa, R.

1) Apogamie bei Marsilia. Flora 1907, Bd. CXXXII, pag. 132, 134.

2) Untersuchungen über Thismia clandestina. Sonderabzug aus dem Bulletin des Naturalistes de Moscou 1909.

3) Sonderabzug, pag. 8.

4) Ebenda, pag. 9. Soweit als das vorhandene Material für solche Feststellungen genügte.

5) Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung Rumex. Bonner Inaug.-Dissertation, auch Verhandl. des Naturhist. Vereins zu Bonn 1906, Jahrg. 63, pag. 327.

hispanicus, R. arifolius, R. nivalis je 8 Gemini. Sie waren augenscheinlich apogam mit ursprünglichem Chromosomensatz; nicht so die ebenfalls apogame Art Rumex Acetosella, bei der sich 16 Gemini vorfanden. Diese standen aber in ihrer Größe um die Hälfte hinter den Chromosomen der zuvor genannten Arten zurück[2]). Wie die Franz Roth'schen Figuren lehren[3]), sind auch die Kerne, welche die 16 Gemini bei R. Acetosella bergen, nicht größer als jene mit 8 Gemini bei R. Acetosa. Natürlich war die Verlockung groß, Bastarde zwischen diesen beiden Arten zu erziehen, um sie auf ihre Reduktionsbilder zu studieren, doch gelang trotz vieler Mühe die Bastardierung nicht[4]), wie denn Bastarde zwischen diöcischen Rumex-Arten überhaupt nicht bekannt sind, während umgekehrt die zwitterigen Arten dieser Gattung sehr viele Bastarde geliefert haben[5]). Die Reduktionskernplatten der Pollenmutterzellen von Rumex scutatus ergaben Franz Roth 12 Gemini, und zwar, wie aus den Figuren[6]) zu ersehen ist, ebenfalls ohne Änderung der Kerngröße gegen die anderen Arten. Diesen Chromosomenzahlen gegenüber ständen nun jene der zwitterigen Arten, die Franz Roth aus der Sektion Lapathum untersuchte. Bei Rumex cordifolius waren es mehr als 20 Gemini, die er zählte, bei R. cordifolius ließ sich diese Zahl sogar sicher auf 40 bestimmen. Die Franz Roth'schen Figuren zeigen[7]), daß die entsprechenden Kerne des R. cordifolius bedeutend größer als jene von der Sektion Acetosa sind. Wollte man auf die Erfahrungen mit Rumex sich stützen, so könnte man, meint Franz Roth[8]), fast denken, daß hohe Chromosomenzahlen die Bastardierung eher erleichtern, als daß sie ihr hinderlich sein sollten, da doch die chromosomenarmen Rumex-Arten gar nicht bastardieren, die chromosomenreichen hierzu so sehr neigen. Das Verhalten der Gattung Rumex der Apogamie gegenüber würde noch lehrreicher sein, als es jetzt schon ist, wenn sich herausstellen sollte, daß alle die chromosomenreichen Arten normalgeschlechtlich sind. Doch diesen Ausspruch hindert eine Angabe von Franz Roth[9]), derzufolge weibliche Blüten an gynomonöcischen Stöcken von Rumex

1) A. a. O., pag. 338.
2) A. a. O., pag. 339.
3) Taf. I, Fig. 1—4.
4) A. a. O., pag. 340.
5) W. O. Focke, Die Pflanzen-Mischlinge 1881, pag. 346.
6) Taf. I, Fig. 5, 6.
7) Taf. I, Fig. 7, 8.
8) A. a. O., pag. 342.
9) A. a. O., pag. 355.

crispus und Rumex Patientia, in Pergamindüten abgeschlossen, reichlich normalen, keimfähigen Samen lieferten. Franz Roth hatte alle hermaphroditen Blüten, die man schon in jungen Stadien erkennen kann, von den zu isolierenden Blütenständen entfernt. Er nahm auch deren Isolierung zu einer Zeit vor, wo hermaphrodite Blüten an ihnen nicht mehr gebildet werden, doch empfindet er es selbst, daß seine Versuche nicht einwandfrei sind.

Der Umstand, daß bei Eualchimillen, Taraxacum, Hieracien großer Formenreichtum mit Ooapogamie zusammengeht, hatte in mir den Gedanken geweckt, daß diese durch starke Mutation gefördert werde[1]). Seitdem haben sich zu den ooapogamen Pflanzen, die vielgestaltig sind, Wikstroemia indica[2]) und Elatostema sessile[3]) gesellt. Andererseits fügte ich auch seinerzeit schon hinzu, daß die Gattung Rubus und Rosa sich ebenso formenreich wie die Eualchimillen zeige, ohne deshalb apogam zu sein, und daß die vielgestaltigen Draba verna und Viola tricolor zu den normalgeschlechtlichen Pflanzen gehören. Nunmehr ist auch für eine Anzahl Rosen durch O. Rosenberg[4]), wie wir zuvor schon sahen, Ooapogamie festgestellt worden, was an der Tatsache aber nichts ändert, ja sie in ihrer Bedeutung sogar noch steigert, daß andere Rosen trotz Vielgestaltigkeit ihre Normalgeschlechtlichkeit beibehielten. Meine Auffassung der Sachlage möchte ich auf Grund unserer erweiterten Kenntnisse jetzt etwa dahin formulieren, daß starke Mutation, nur wenn sie mit Chromosomenvermehrung zusammen geht, Ooapogamie fördert. Starke Mutation scheint aber tatsächlich eine Vervielfältigung der Chromosomensätze zu begünstigen, eine Annahme, für die Oenothera gigas einen besonders wichtigen, weil unmittelbar kontrollierten Anknüpfungspunkt schafft. Daß es andere Ursachen gegeben hat, die außerdem zu Ooapogamie führten, wurde bereits entwickelt. Daß Chromosomenvermehrung ohne Mutation vor sich gehen kann und dann nicht apogame Wirkungen zu haben braucht, scheint Drosera longifolia zu lehren. Bei Oenothera Lamarckiana sind Mutationen und Chromosomenvermehrung erst im Gange und die Zeit, über die sich die Be-

---

1) Die Apogamie der Eualchimillen, a. a. O. pag. 751 ff.

2) Hans Winkler, Progressus rei botanicae 1908, pag. 147 und meine Angaben im 7. Heft der Histol. Beiträge: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw. 1909, pag. 86.

3) Meine Arbeit über sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Jahrb. für wissensch. Bot. 1910, Bd. XLVII, pag. 273.

4) Svensk Bot. Tidsskrift 1909, Bd. III, pag. 153.

obachtungen erstrecken, noch relativ zu kurz, als daß alle Möglichkeiten, auch die für Ooapogamie, erschöpft seien. R. R. Gates[1]) hat Oenothera lata als ooapogam in Verdacht, doch würde es sich bei O. lata nicht um einen O. Lamarckiana-Mutanten handeln, dem eine vermehrte Chromosomenzahl zukommt, vielmehr um einen solchen, bei dem die Pollenbildung gelitten hat. Auch über Oenothera gigas schreibt R. R. Gates[2]) in seiner letzten Publikation: „It is not impossible that O. gigas itself may develope sign of apogamy." Das geht aber nicht über eine bloße Vermutung hinaus.

Im übrigen sollen alle diese meine Erörterungen nur zu weiterer Forschung nach den Ursachen der Ooapogamie, die im Pflanzenreich in immer zahlreicher werdenden Beispielen bekannt wird, anregen, vielleicht auch durch die Fassung bestimmter Fragen die Beachtung bisher weniger berücksichtigter Einzelheiten bei den Untersuchungen veranlassen.

Wie in diesem Aufsatz schon einmal angeführt wurde, hat Reginald Ruggles Gates bei seiner Untersuchung der Oenothera gigas die Frage aufgeworfen, ob nicht die Angabe von Shigéo Yamanouchi[3]), daß aus Prothallien von Nephrodium molle „Sporophyte" mit reduzierter Chromosomenzahl hervorgegangen seien, an Auffälligkeit bei der Annahme verlöre, daß Nephrodium molle tetraploid sei. Die hohe Chromosomenzahl dieses Farns, verglichen mit der anderer Farne, weise auf solche Verhältnisse hin. Dann würden die aus den Prothallien durch Sprossung erzeugten, mit derselben reduzierten Chromosomenzahl wie diese Prothallien ausgestatteten Sporophyte noch immer diploid sein. Wenn die Angaben über diesen Sprossungsvorgang, der sich unter künstlichen Kulturbedingungen[4]) vollzogen hat, betreffs der Chromosomenzahlen wirklich zutreffen, so dürfte es nur willkommen sein, wenn er durch R. R. Gates' Erklärungsversuch aus der Kategorie theoretisch störender Ausnahmefälle, die man als solche immer wieder zitiert, ausgeschaltet werden könnte. R. R. Gates meint, daß Messungen der Kern- und Zellgrößen, nach dem Muster der bei Oenothera gigas von ihm vorgenommenen, dazu beitragen könnten, die Sachlage zu klären. — Ich selbst wollte mit meinen Bemerkungen zu der betreffenden Angabe Yamanouchi's so lange zurückhalten, bis wir über das weitere

1) Apogamy in Oenothera. Science N. S. 1909, Vol. XXX, pag. 691.

2) The Stature and Chromosomes of Oenothera gigas de Vries. Arch. für Zellforschung 1909, Bd. III, pag. 547.

3) Apogamy in Nephrodium. Bot. Gazette 1908, Vol. XLV, pag. 289 ff.

4) Ebenda, pag. 295.

Schicksal seiner, mit halber Chromosomenzahl ausgestatteten Nephrodium molle-Sporophyte etwas erfahren hätten. Da aber R. R. Gates die Anregung dazu gibt, so möchte ich mich immerhin hier schon darüber äußern, was mir an den Yamanouchi'schen Angaben und Bildern aufgefallen ist. Die Prothallien, aus welchen die in Betracht kommenden Sporophyte durch apogame Sprossung hervorgingen, zeichneten sich durch verhältnismäßig große Zellen, im Vergleich zu normalen Prothallien derselben Art aus, und sie hatten auch voluminösere Kerne als diese aufzuweisen, die entsprechend größere Teilungsfiguren bildeten[1]). Vergleicht man diese Figuren mit jenen, die S. Yamanouchi für normale Prothallien von Nephrodium molle veröffentlicht hat[2]), so fällt in der Tat der Größenunterschied sehr auf. Ein im Spiremstadium befindlicher, dem abnormen Prothallium entnommener Kern[3]) weist in der Zeichnung einen Durchmesser von 33:26 mm auf, während ein bei derselben Vergrößerung dargestellter Kern von gleichem Entwicklungszustand aus dem normalen Prothallium nur 21:19 mm mißt[4]). Andererseits stimmen die Größenverhältnisse der Kernfiguren in den abnormen Prothallien mit jenen eines normalen Sporophyts von Nephrodium molle überein[5]). Ob die Spermatozoiden, welche von den abnormen Prothallien erzeugt wurden, sich durch bedeutendere Größe auszeichneten, finde ich in Yamanouchi's Text nicht erwähnt. Letzteres wäre aber nicht unwichtig zu wissen. S. Yamanouchi zählt in den Kernen der abnormen Prothallien 64 oder 66 Chromosomen, in den gleichgroßen Kernen eines normalen Sporophyts 128—132. Wie das mit den andern Erfahrungen, über die in diesem Aufsatz berichtet wurde, in Einklang zu bringen ist, müssen weitere Untersuchungen uns lehren. Freilich darf man nicht vergessen, daß uns aus den Abteilungen der Thallophyten über solche Fälle berichtet wird, in welchen sich die Größe der einander entsprechenden Kerne und Zellen nicht nach der Zahl der Chromosomen richtet, welche in diesen Kernen vertreten sind. Das dürfte nach den Untersuchungen von J. Lloyd Williams für Dictyotaceen gelten[6]), deren sporophyte und gametophyte Thalli nicht nur im

---

1) Ebenda, pag. 297. Abbildungen der Taf. IX.

2) Spermatogenesis, Oogenesis and Fertilization in Nephrodium. Bot. Gazette 1908, Vol. XLV, pag. 145. Abbildungen der Taf. VI.

3) Taf. IX, Fig. 4.

4) Taf. VI, Fig. 1.

5) Vgl. die Figuren der Taf. X der genannten Arbeiten mit jenen der Taf. I.

6) Studies in the Dictyotaceae. I und II, in Ann. of Bot. 1904, Vol. XVIII, pag. 141 and 183.

Habitus einander gleichen, sondern auch in der Kern- und Zellgröße übereinzustimmen scheinen[1]), ungeachtet die Kerne der sporophyten Generation doppelt so viel Chromosomen als die der gametophyten führen. — So auch gibt R. R. Gates[2]) an, S. Yamanouchi habe ihm versichert, daß der ungeschlechtliche Thallus von Polysiphonia violacea weder in der Größe der Zellen noch jener der Kerne von dem geschlechtlichen konstant abweiche, ungeachtet die zuerst genannte Generation 40, die zu zweit genannte 20 Chromosomen in ihren Kernen führe[3]). Dazu würde auch die Angabe von J. F. Lewis[4]) für eine andere Rhodophycee, die Griffithia Bornetiana, stimmen, daß die Größe der Kerne in ihren sporophyten und gametophyten Generationen annähernd übereinstimme[5]), trotzdem diese Kerne im Sporophyt diploid, im Gametophyt haploid sind. Nur soll zur Zeit der Metaphase die Kernhöhle der sexuellen, also haploiden Pflanzen etwas kleiner als die der tetrasporenbildenden, also diploiden, sein. In der morphologischen Ausgestaltung der sporophyten und gametophyten Thalli herrscht Übereinstimmung. — Doch das wären unter allen Umständen eigenartige Fälle, die ihrerseits erst einer Erklärung bedürfen und an der Tatsache nichts ändern, daß bei höher organisierten Tieren und Pflanzen zwischen vergleichbaren Objekten Kern- und Zellgröße sich nach der Chromosomenzahl richtet. Im Tierreich wären im besonderen die experimentellen Beweise hervorzuheben, die Th. Boveri dafür bei den Seeigellarven geliefert hat[6]). Das für Nephrodium molle von S. Yamanouchi geschilderte Verhalten würde übrigens auch von jenem der Dictyotaceen und der Rhodophyceen verschieden sein, da bei Nephrodium nicht Kerne mit verschiedener Chromosomenzahl gleiche Größe besäßen, vielmehr Kerne mit übereinstimmender Chromosomenzahl sich in ihrer Größe bedeutend unter-

---

1) Vgl. hierzu die Figuren der Kernteilungen der mit 32 und der mit 16 Chromosomen ausgestatteten Kerne auf den Tafeln IX, X und XII der genannten beiden Arbeiten.

2) Archiv für Zellforschung 1909, Bd. III, pag. 541.

3) Auf diese Mitteilung muß ich hier den Nachdruck legen, da ich mir aus den Abbildungen, die S. Yamanouchi's verdienstvolle Arbeit „The Life-History of Polysiphonia" auf Taf. XIX—XXVIII der Bot. Gazette 1906, Vol. XLII begleiten, ein eignes Urteil über den Sachverhalt nicht bilden konnte.

4) The Life-History of Griffithia Bornetiana. Ann. of Bot. 1909, Vol. XXIII, pag. 639.

5) Ebenda, pag. 647.

6) Zellenstudien, Heft 5: Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen, 1905.

scheiden würden. Die endgültige Aufklärung dieses Falles ist erwünscht, sie würde den Wert der Yamanouchi'schen Arbeit noch steigern.

Im Hinblick auf Dictyotaceen und Rhodophyceen sei hier eingeschaltet, daß ihr eigenartiges Verhalten mir aus seiner isolierten Stellung etwas hinauszurücken scheint, jetzt, wo ich es mit bestimmten in diesem Aufsatz erörterten Erscheinungen vergleiche. Die Verdoppelung der Chromosomenzahl wurde von Oenothera gigas ohne stärkere Merkmaländerung ertragen, also könnte schließlich auch bei Dictyotaceen und Rhodophyceen, im Anschluß an Befruchtung, die diploide Anlage den haploiden Thallus ohne notwendige Änderung in seiner Ausgestaltung wiederholen. Als auffälliger Unterschied gegen das Verhalten von Oenothera gigas nach ihrer Chromosomenverdopplung, bleibt für Dictyotaceen und Rhodophyceen nur die Tatsache, daß sich ein solcher Vorgang ohne Kern und Zellvergrößerung bei ihnen vollziehen konnte.

Wenn Nephrodium molle wirklich tetraploid wäre, sein nach einer Reduktionsteilung erzeugtes Prothallium also noch immer diploid und eben infolge dieser Diploidie befähigt, durch Sprossung einen Sporophyten mit diploiden Kernen zu erzeugen, so entstände die Frage, warum nicht auch die mit reduzierter Chromosomenzahl ausgestatteten Eier tetraploider Pflanzen zu echter Parthenogenesis hinneigen. Denn sie wären ja auch nach dem Reduktionsvorgang noch diploid. Derartiges ist aber nicht bekannt, vielmehr gehen auch solche Eier, ebenso wie andere auf Befruchtung eingerichtete, unbefruchtet zugrunde. Selbst bei solchen Pflanzen wie Wikstroemia indica, bei welchen eine besonders hohe Vervielfältigung des Chromosomensatzes anzunehmen ist, erwies sich zur apogamen Weiterentwicklung der Eier die Ausschaltung der Reduktionsteilung als notwendig.

Möglicherweise wird aber in Zukunft als Beispiel von haploider Anlage eines sonst diploiden Sporophyts auch noch eine Gymnosperme zitiert werden, und zwar Pinus Pinaster. Eine auffällige Angabe dieser Art wird von W. T. Saxton[1]) in dem Maiheft der Botanical Gazette gemacht. W. T. Saxton war es gelegentlich aufgefallen, daß Samenanlagen von Pinus Pinaster „Proembryonen" in allen Stadien der Ausbildung führen, ohne daß Pollenschläuche im Nucellus zu finden seien. Auch käme es vor, daß man im Nucellus in solchem Falle zwar Pollenschläuche antreffe, diese aber nur einen Teil des Nucellus durchsetzen und ohne Kerne seien. Durch besonders darauf gerichtete Untersuchungen meint nun W. T. Saxton, sich tatsächlich vom Vorhandensein

1) Bd. XLVII, pag. 406.

der „Parthenogenesis“ bei Pinus Pinaster überzeugt zu haben. Den Beweis hierfür liefern ihm zwei Figuren, die er seiner kurzen Mitteilung beifügt. Die eine zeigt im Nucellus einen Pollenschlauch, in seinem Innern noch die generativen Kerne, dessenungeachtet den Eikern im Kernspindelstadium begriffen. Diese Kernspindel ist annähernd in der Längsachse des Eies orientiert, während eine aus der Befruchtung hervorgegangene Keimkernspindel quer zu dieser Achse stehen müßte. Die Zahl der Chromosomen in dieser Spindel soll zudem haploid sein. In der anderen Figur hört der Pollenschlauch in halber Höhe des Nucellus auf, führt ebenfalls noch die generativen Kerne, der Eikern ist dessenungeachtet geteilt, die von ihm erzeugten, durch Verbindungsfäden noch zusammenhängenden Tochterkerne bilden eine schräg zur Längsachse des Eis orientierte Figur. Archegonium und Ei zeigen keine Veränderung, aus der man auf stattgehabte Befruchtung schließen könnte. So weit die Beobachtungen reichen, so schließt W. T. Saxton, abortiert die Samenanlage oft vor Bildung eines „Proembryo“, doch niemals nachher. Sonach scheine es, daß parthenogenetische Embryonen ebensogut sich entwickeln müssen als normale. Es sei nicht möglich anzugeben, ob diese Entwicklung nur intraseminal ist oder ob Samen, die solche Embryonen enthalten, zu keimen und normale Pflanzen zu bilden vermögen.

Auffallend wäre es jedenfalls sehr, wenn ein gymnospermes Ei sich den Luxus der Parthenogenesis gestatten wollte, während über ihm Spermakerne darauf harren, in Aktion zu treten. Man könnte ja immerhin sich vorstellen, daß bei zufällig verhindertem Zutritt der Pollenschlauchspitze bis zum Ei von ihr ausgeschiedene Stoffe eine parthenogenetische Entwicklung des Eies anregen könnten. Das würde an die Angaben von Hans Winkler erinnern, mit chemischen Bestandteilen des Spermas bestimmter Seeigel eine Anzahl Teilungen in deren unbefruchteten Eiern ausgelöst zu haben[1]). Doch bevor solche Möglichkeiten weiter erörtert werden, müßten über das von W. T. Saxton behauptete Verhalten seiner Pinus-Eier noch ganz andere Angaben vorliegen. Für den Augenblick lassen sich an seine Bekanntmachung nur lauter Fragezeichen anknüpfen.

Zunächst faßte ich in diesem Aufsatz nur solche höhere Chromosomenzahlen ins Auge, für die der Vergleich eine Ableitung aus Längs-

---

1) Über Merogonie und Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. XXXVI, pag. 764.

spaltungen wahrscheinlich macht. Doch bietet das Pflanzenreich andere Beispiele höherer Chromosomenzahlen, die ihre Erklärung wohl in einer Querteilung von Chromosomen finden dürften. Im Gegensatz zu der aus Längsspaltung abzuleitenden Chromosomenvermehrung hat die auf Querteilung beruhende keine Vergrößerung der Kerne zur Folge. Der Chromosomensatz wird ja alsdann nicht vervielfältigt, die Summe der im Kern vertretenen Erbeinheiten bleibt die gleiche wie zuvor, es ist somit kein Grund für dessen Vergrößerung vorhanden. Ein Fall, in welchem ich mir eine solche Vermehrung der Chromosomenzahl durch Querteilung als sehr wahrscheinlich denke, ist der schon einmal erwähnte des Rumex Acetosella[1]). Wir fanden die Reduktionskerne in den Pollenmutterzellen dieser Spezies mit 16 Gemini ausgestattet, wobei jeder Geminus die halbe Größe der 8 Gemini zeigte, welche die entsprechenden Kerne von Rumex Acetosa bei gleichem Volumen führen. — Ein anderer und zwar extremer Fall, der wohl auch nur durch Annahme von Querteilungen einstiger Chromosomen dem Verständnis näher rückt, ist der von Funkia. Die Kerne des Sporophyts der Funkia ovata und F. Sieboldiana führen nach Miß M. G. Sykes[2]) 48 Chromosomen in den Kernen ihres Sporophyts. Sie zeichnen sich aber durchaus nicht in ihrer Größe von den Kernen anderer verwandter Liliaceen aus. In den von K. Miyake[3]) bei übereinstimmender Vergrößerung dargestellten Reduktionskernen der Pollenmutterzellen von Funkia Sieboldiana und Lilium Martagon treten erstere gegen letztere sogar in der Größe zurück. Nichts anderes gilt für die Größe der sogar mit noch mehr Chromosomen wie Funkia ausgestatteten Yucca-Arten[4]). Funkien wie Yukken sind mit verschieden großen Chromosomen in ihren Kernen versehen. Die kleinen Chromosomen aus erblich fixierten Querteilungen der großen abzuleiten, liegt überaus nahe. Beachtet man die Art und Weise, wie in solchen Fällen die ungleich großen Chromosomen in die Kernplatten eingereiht werden, so gelangt man zu der Vorstellung, daß die Zerkleinerung eines Teils dieser Chromosomen ihre freie Einfügung in den Raum erleichtert. Die großen Chromosomen können sich unbehindert in der Peripherie der Kernplatte ausstrecken, im Innern

1) Im Anschluß an die Angaben und Bilder bei Franz Roth in der früher zitierten Rumex-Arbeit, pag. 338 u. 339 und Taf. I, Fig. 2 u. 4.

2) Notes on the number of the somatic chromosomes in Funkia. Archiv für Zellforschung 1908, Bd. I, pag. 526.

3) Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1905, Bd. XLII, Taf. IV, Fig. 74 ff. und Taf. V, Fig. 112 ff.

4) Clemens Müller, Über karyokinetische Bilder in den Wurzeln von Yucca. Jahrb. f. wiss. Bot. 1909, Bd. XLVII, Taf. I.

der Kernplatte würden sie, bei gleicher Länge, sich ineinander verflechten. Den Störungen, die hieraus dem Teilungsvorgang erwachsen könnten, ist durch die Zerlegung eines Teils der großen Chromosomen in kurze Abschnitte begegnet worden. Die Vorteile einer solchen Einrichtung machen sich unter Umständen schon bei Kernen mit weit kleinerer Chromosomenzahl geltend, so bei Galtonia candicans, die mit 12 großen und 4 kleinen Chromosomen in den Kernen ihres Sporophyts ausgestattet ist. Auch bei ihr nehmen die großen Chromosomen die Peripherie, die kleinen das Innere der Kernplatten ein.

Ich beschränke mich auf die Vorführung dieser wenigen Beispiele, die für die Wahrscheinlichkeit, daß Chromosomenvermehrung in bestimmten Fällen auf Querteilung beruhe, Zeugnis ablegen sollen. Andere Fälle hätten noch herangezogen werden können, doch ist es wohl richtiger, ihre Verwertung zu verschieben bis zu dem Augenblick, wo sie auf die hier behandelten Probleme hin speziell geprüft worden sind. Da dürfte es zumeist darauf ankommen, die Untersuchung über größere Verwandtschaftsgruppen entsprechend ausgewählter Pflanzen auszudehnen, um aus dem Vergleich etwaige Stützen für phylogenetische Ableitungen zu gewinnen.

Ob eine starke Vermehrung der Chromosomenzahl durch Querteilung für die regelrechte Fortpflanzung von Nachteil werden kann, bleibe zunächst dahingestellt. Daß sie zu Ooapogamie irgendwo geführt hätte, glaube ich kaum. Zwar gehört gerade eine Art der zuvor als Beispiel von Chromosomenvermehrung durch Querteilung mit herangezogenen Gattung Funkia, und zwar F. ovata, zu denjenigen Pflanzen, die Adventivkeime bilden, doch erzeugt sie diese erst nach vollzogener Befruchtung des Eies[1]), so daß ihre Geschlechtsfunktion durch den Vorgang nicht berührt wird.

Im Anschluß an die Erscheinungen bei Funkia, Yucca, Galtonia, wo die Querteilung sich nicht über alle Chromosomen erstreckte und daher Größenunterschiede zwischen den Chromosomen bewirkte, sei als Möglichkeit aufgestellt, daß, wo auch sonst Kerne mit verschieden großen Chromosomen uns entgegentreten, dies durch phylogenetisch fixierte Querteilung eines Teiles dieser Chromosomen bedingt sei. Das Ursprüngliche dürften stets gleich große Chromosomen gewesen sein, die ungleich großen eine abgeleitete Erscheinung darstellen.

---

1) Vgl. meinen Aufsatz über Polyembryonie vom Jahre 1878 in der Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaften, Bd. XII, Neue Folge Bd. V, pag. 649.

Fast als selbstverständlich erscheint es mir, daß man unter Umständen für die Erklärung hoher Chromosomenzahlen auch zu erwägen habe, ob nicht Längs- und Querteilungen zusammengewirkt hätten, um den jetzt bestehenden Zustand zu schaffen. Vergleichende Untersuchungen könnten Stützen auch für solche Schlußfolgerungen liefern.

Die Möglichkeit einer vererbten Festhaltung von Verschmelzungen unter den Chromosomen, bzw. von unterbliebenen Trennungen würde im Einzelfall auch zu berücksichtigen sein. Die Abnahme der Chromosomenzahl, wie sie im großen und ganzen während der fortschreitenden Entwicklung des kormophyten Architypus im Pflanzenreich sich vollzogen hat, dürfte mit solchen Erscheinungen zusammenhängen. Geht man von der Vorstellung aus, die ich vor einiger Zeit theoretisch zu begründen suchte[1], daß die homologen Erbeinheiten[2]) zunächst in Mehrzahl in jedem Kern vertreten waren und daß übereinstimmend im Pflanzen- wie im Tierreich die phylogenetische Entwicklung dahin führte, jede Erbeinheit auf die Einzahl zu reduzieren, so könnte auch dieser Vorgang eine Verminderung der Chromosomenzahl in bestimmten Entwicklungsreihen veranlaßt haben. Daß im Entwicklungsgang des kormophyten Architypus nachträgliche Vervielfältigungen des Chromosomensatzes sich wieder vollziehen konnten, haben wir gesehen. Wir suchten bei Wikstroemia indica es wahrscheinlich zu machen, daß auf solche Vervielfältigungen andererseits wieder der Schwund einzelner Chromosomen folgen kann[3]). Da die homologen Chromosomen in solchen Fällen in Mehrzahl vertreten sind, kann das nicht den Verlust bestimmter Merkmale für den Organismus nach sich ziehen. In Kernen mit vervielfältigten Chromosomensätzen ist ein Unterbleiben voller Chromosomentrennung während der Karyokinese eine besonders häufige Erscheinung, die das Abzählen der Chromosomen erschwert und schließlich vielleicht auch zu einem bleibenden, eine Verminderung der Chromosomenzahl bedeutenden Verhalten werden kann.

Die cytologischen Übereinstimmungen zwischen Metaphyten und Metazoen reichen so weit, daß die hier entwickelten Gedanken über die

---

1) Histol. Beitr., Heft 7: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw., 1909, pag. 116.

2) Die Pangene, oder, wie W. Johannsen nicht ohne berechtigten Grund sie zu nennen vorschlägt, die Gene. Elemente der exakten Erblichkeitslehre, 1909, pag. 124.

3) Vgl. hierzu pag. 406 dieses Aufsatzes.

Ursachen, welche die Chromosomenzahl bestimmen, ihre Anwendung auch auf das Tierreich finden könnten. Eine einheitliche Behandlung der gesammten Cytologie strebte ich von dem Augenblick an, wo ich mich dem Zellenstudium zuwandte[1]). Ich bemühte mich auch weiter, dem Fortschritt der cytologischen Arbeit auf tierischem Gebiet zu folgen und ihre Ergebnisse für die botanische Forschung zu verwerten. Mit dem riesigen Anwachsen der Literatur wurde diese Aufgabe immer schwieriger. Das empfand ich im besondern wieder jetzt, als ich den Versuch machte, das Vergleichsmaterial für die mich beschäftigende Aufgabe in entsprechenden zoologischen Veröffentlichungen zusammenzufinden. Ich gelangte zudem alsbald zu der Überzeugung, daß ich ein Urteil im Einzelfall nicht wagen dürfe, ohne mich in alle Zusammenhänge einzuarbeiten, daß es sich somit um ein Unternehmen handeln würde, das jenseits des für mich Erreichbaren liegt.

Ich muß mich daher an dieser Stelle mit einigen Andeutungen begnügen und anderen die Behandlung des gegebenen Problems auf tierischem Gebiet überlassen. Was für meine vorläufige Orientierung in Betracht kam, lieferte mir vor allem die Übersicht, welche Valentin Häcker in einem „Individuelle und spezifische Schwankungen der Chromosomenzahl“ betitelten Abschnitt seiner Abhandlung „Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger“ gab[2]). Des Weiteren ergänzte mehrfach in sehr willkommener Weise meinen Einblick in das zoologische Tatsachenmaterial das soeben erschienene, sehr verdienstvolle Buch von Emil Godlewski jun.[3]), das eine „Zusammenstellung der wichtigsten Ergebnisse der mit dem Vererbungsproblem in Zusammenhang stehenden entwicklungsmechanischen Forschungen“ bringt.

In der von Valentin Häcker gelieferten Übersicht weist dieser zunächst auf das bekannte Beispiel von Ascaris megalocephala und von A. lumbricoides hin, wo seit Th. Boveri[4]) je zwei Rassen mit 4 oder 2, bzw. mit 48 oder 24 Chromosomen unterschieden werden. Bei Berücksichtigung der Größenverhältnisse von Chromosomen und Kernen

---

1) Über Zellbildung und Zellteilung, Mai 1875.

2) Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie, herausgegeben von J. W. Spengel, 1907, Bd. I, pag. 38.

3) Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet. Heft 9 der Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen, herausgegeben von Wilhelm Roux, 1909.

4) Zellenstudien, Heft 1. Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides, 1887, pag. 7.

bei Ascaris megalocephala univalens und bivalens[1]), wie sie sich aus den Figuren ergeben, die Oskar Hertwig[2]) und dann August Brauer[3]) bei gleich starker Vergrößerung für die Spermatogenese und Oogenese der beiden Rassen dieses Fadenwurmes entworfen haben, möchte ich auf einen Ursprung der Chromosomen von bivalens durch Längsspaltung jener von univalens schließen[4]). Das Verhältnis wäre das nämliche wie jenes einer Oenothera gigas zu O. Lamarckiana. Dafür scheint mir entschieden auch das Verhalten zu sprechen, welches die Eier von Ascaris megalocephala bivalens zeigen, wenn sie durch ein Spermatozoon der Rasse univalens befruchtet werden. Das bivalente Ei, schreibt Victor Herla[5]), der diesen Vorgang entdeckte, trotzdem es doch für die Aufnahme von zwei Chromosomen konstruiert zu sein scheint, begnügt sich vollkommen mit dem Eindringen von nur einem Element. Noch auffälliger sei es, daß die weitere Entwicklung sich normal vollziehe. „Man ist berechtigt, sich zu fragen, ob nicht doch ein Chromosom von Ascaris univalens den beiden Chromosomen der Rasse bivalens entspräche.“ Die Annahme, daß es sich nur um die Verdoppelung des einen Chromosoms der Rasse univalens durch Längsspaltung bei der Rasse bivalens handle, erweckt auch der Anblick der Victor Herla'schen Figuren[6]). Daß es von dem einen Chromosom der Rasse univalens heißt, es sei etwas kleiner[7]) als die beiden Chromosomen der Rasse bivalens einzeln genommen, ändert nichts an meiner Deutung. Denn erstens ist dieser Größenunterschied nicht bedeutend, zweitens kann er doch nur die Schlußfolgerung bekräftigen, daß es sich bei dieser Chromosomenvermehrung nicht um eine Querteilung handeln könne. Von Interesse würde es sein, das Verhalten der Gonotokonten solcher drei-

1) Diese Bezeichnung führte Oskar Hertwig ein. Vergleiche der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Archiv f. mikr. Anat. 1890, Bd. XXXVI, pag. 6.

2) Ebenda, Taf. I—III.

3) Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Archiv für mikr. Anat. 1893, Bd. XLII, pag. 153 ff., Taf. XI—XIII.

4) Auf die Arbeiten von Alice M. Boring und Th. Boveri, denen ein fünftes bzw. drittes kleines Chromosom bei Ascaris megalocephala begegnete, kann ich nur hinweisen. Beide Arbeiten sind im 1. Hefte des IV. Bandes des Archivs für Zellforschung veröffentlicht.

5) Étude des variations de la mitose chez l'Ascaride mégalocéphale. Arch. de Biol. publ. par Ed. van Beneden et Ch. van Bambeke 1893, Tome XIII, pag. 493 et 494.

6) Ebenda, Taf. XVI u. XVII, Fig. 36 ff.

7) Vgl. hierzu im besondern Raffaello Zoja, Sulla indipendenza della cromatina paterna e materna nel nucleo delle cellule embrionali. Anat. Anzeiger 1895, Bd. XI, pag. 289.

chromosomigen Würmer bei der Reduktionsteilung zu kennen. Entsprechend den in diesem Aufsatz entwickelten Vorstellungen würde ich erwarten, daß die Reduktionskernplatte einen Geminus und ein ungepaartes Chromosom aufweist. Die etwas verschiedene Größe der von den beiden Rassen abstammenden Chromosomen könnte aber vielleicht die Entscheidung gestatten, ob die beiden Chromosomen im Geminus stets derselben Rasse zugehören, oder ob sie stets aus einem Chromosom der univalenten und einem der bivalenten Rasse zusammengesetzt sind, oder ob beide Möglichkeiten sich einstellen können.

Andererseits führt auch Ascaris megalocephala univalens, somit die Rasse mit zwei Chromosomen im befruchteten Ei, während der Furchung dieses Eies den Vorgang einer Vermehrung der Chromosomen durch Querteilung ganz unvermittelt vor. Denn von den beiden Blastomeren, welche der erste Teilungsschritt des befruchteten Eies liefert[1]), beharrt nur die eine Blastomere bei ihren zwei Chromosomen, während in der anderen die mittleren Abschnitte der beiden Chromosomen in eine große Zahl kleiner Chromosomen zerfallen. Alle Zellen, die aus diesen beiden Blastomeren hervorgehen, haben Kerne mit entsprechend kleinen Chromosomen aufzuweisen. Von der Blastomere, die ihre zwei langen Chromosomen behielt, wird durch jeden weiteren Teilungsschritt eine Zelle mit zwei langbleibenden Chromosomen geliefert und eine andere, die durch Querteilung dieser Chromosomen für sich und ihre Abkömmlinge die erhöhte Zahl der kurzen Chromosomen adoptiert. Die mit kleinen Chromosomen versehenen Zellen bauen das Soma des Tieres auf, die mit großen Chromosomen versehenen stellen die Bahn dar, die zur Urgeschlechtszelle führt, aus der durch lauter gleichartige Teilungen die Oocyten oder Spermatocyten hervorgehen. — Der Chromosomenreichtum der Kerne von Ascaris lumbricoides legt es nahe, sie aus chromosomenärmerem Ursprung abzuleiten. Die Kerngrößen überbieten bei Ascaris lumbricoides jene der Ascaris megalocephala nicht[2]).

In einer Anmerkung auf pag. 6 des 5. Heftes seiner Zellenstudien[3]) wirft Th. Boveri die Frage auf, ob nicht auch bei Echinus

1) Vgl. Victor Herla, ebenda, pag. 484 ff.; besonders aber Th. Boveri in: Die Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschrift für Kupfer, 1899, pag. 383.

2) Vgl. die Abbildungen der Taf. IV für Ascaris lumbricoides bei Th. Boveri, Zellenstudien, Heft 1: Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides, 1887, mit jenen der Taf. I—III derselben Arbeit, die sich auf A. megalocephala beziehen.

3) Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen, 1905.

microtuberculatus zwei Varietäten vorkämen, von denen die eine doppelt so viel Chromosomen besitze wie die andere. Denn Th. Boveri hatte 1902, gleichzeitig mit N. M. Stevens, 36 Chromosomen für die diploiden, 18 für die haploiden Kerne des betreffenden Seeigels festgestellt, während ihm dieselbe Art 1888 nur 18 und 9 Chromosomen dargeboten hatte. Da sich Th. Boveri nicht darüber äußert, ob mit der beobachteten Zahlendifferenz auch Größenunterschiede der Chromosomen und Kerne verbunden waren, entsprechende Figuren für den Vergleich aber fehlen, so läßt sich die Frage, ob Längs- oder Querteilung diese Chromosomenvermehrung verursachte, zunächst nur aufwerfen.

Im übrigen haben, wie Th. Boveri hervorhebt[1]), die von verschiedenen Forschern vorgenommenen Zählungen von Chromosomen in Seeigelkeimen große Übereinstimmung ergeben. Kleine Schwankungen möchte Th. Boveri auf kaum zu vermeidende Fehler bei der Zählung zurückführen. Bei Pflanzen haben wir als Ursache eines verschiedenen Ausfalls der Zählungen auch unvollkommene Chromosomentrennungen während der Karyokinese erkannt.

Aus Valentin Häcker's Übersicht[2]) entnehme ich, daß Julin in den Oocyten einer Ascidie (Styelopsis) bald 8, bald 4 Chromosomen gezählt hat; Stevens bei der Eireifung von Planaria bald 6, bald 3, bald Mittelzahlen, Ancel bei Helix pomatia 24 Chromosomen dort, wo andere Autoren 48 fanden; V. Grégoire und W. Deton 8 Chromosomen in den somatischen Kernen von Ophryotrocha puerilis, für welche E. Korschelt 4 angab. Aus dem Vergleich der Figuren bei Grégoire-Deton[3]) und Korschelt[4]) scheint es mir, als wenn das letzte Beispiel hier aus der Aufzählung eliminiert werden müßte und es sich in beiden untersuchten Fällen übereinstimmend um 8 Chromosomen in den diploiden und um 4 in den haploiden gehandelt hätte. Doch auf alles das sei hier eben nur hingewiesen.

Die von V. Häcker zusammengestellten Angaben über schwankende Chromosomenzahlen beim Kaninchen, bei einem Acridier, einem Hemipteren, bei Forficula, beim Menschen möchte ich, bis auf weiteres, den Schwankungen anreihen, wie sie mir bei unvollkommener Chromosomensonderung während der Karyokinese in einer ganzen Anzahl von

1) Ebenda, pag. 6.

2) A. a. O. pag. 38.

3) Contribution à l'étude de la Spermatogénèse dans l'Ophryotrocha puerilis. „La Cellule" 1906, Tome XXIII, pag. 435.

4) Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1895, Bd. LX, pag. 543.

Pflanzen, besonders denen, die ich in den letzten Jahren kennen lernte, entgegentraten. Auf solche unterbliebene Trennungen von Chromosomen möchte auch Emil Godlewski jun.[1]) die Erscheinung zurückführen, daß ihm Synkarionten, die er künstlich durch CO_2 in Echinuskeimen erzielt hatte, gelegentlich weniger, doch größere Chromosomen zeigten, als theoretisch, nach der Zahl der im Synkarion vertretenen Kerne, zu erwarten war. Emil Godlewski jun. beobachtete unter solchen Umständen auch wohl mehrpolige Mitosen, durch welche die Chromosomen der Riesenkerne gleichzeitig auf mehrere kleinere Kerne verteilt wurden. Er erblickt darin einen Regulationsvorgang, der zur Herabsetzung der Chromosomenzahl dient. Mir ist ein Regulationsvorgang dieser Art in analogen Fällen, so an den Synkarionten der chloralisierten Erbsenwurzeln, nicht begegnet, wohl aber sind mehrpolige Kernspindeln in solchen Tapetenzellen von Antheren, bei welche Synkarionten in Teilung eintreten, eine nicht eben seltene Erscheinung. Zuerst, und zwar schon vor langen Jahren, fielen mir dreipolige Kernspindeln in den protoplasmatischen Wandbelegen angiospermer Embryosäcke auf[2]). Sie verkörpern dort die Neigung der drei haploiden Kerne, die in jedem Endospermkern vertreten sind, zur Trennung.

Weiter möchte ich hier noch zu erwägen geben, ob nicht auch Größenunterschiede der Chromosomen, wie sie das Tierreich vielfach aufweist, sich in bestimmten Fällen phylogenetisch aus Querteilungen einer Anzahl der ursprünglich gleich großen Chromosomen ableiten ließen. Daß eine solche Ausnahme für gewisse Pflanzen sehr wahrscheinlich ist, haben wir gesehen; für das Tierreich kann ich sie nur als Frage aufwerfen.

Im Jahre 1906 hat Thomas H. Montgomery jun. in seiner Arbeit „Chromosomes in the Spermatogenesis of the Hemiptera Heteroptera"[3]) eine Zusammenstellung aller bis dahin vorhandenen Angaben über Chromosomenzahlen im Tierreich gegeben, in der man nach Anknüpfungspunkten für Vergleiche unter diesen Zahlen suchen könnte. — Bei der Crustaceengattung Cyclops, deren Arten durch verschieden viele Chromosomen in ihren Kernen ausgezeichnet sind, hat Hermann Braun[4])

1) Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch äußere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen 1908, Bd. XXVI, pag. 321, dann Fig. 19 u. 16, Taf. IV. Außerdem: Das Vererbungsproblem usw. 1909, pag. 141 u. 137.

2) Zellbildung und Zellteilung, 3. Aufl., 1880, pag. 18.

3) Transactions of the American Philosophical Society, N. S., Vol. XXI, Part III, pag. 153.

4) Die spezifischen Chromosomenzahlen der einheimischen Arten der Gattung Cyclops. Archiv f. Zellforschung 1909, Bd. III, pag. 449.

derartige Vergleiche bereits angestellt, und zwar vornehmlich im Dienste der Systematik. Es zeigte sich, daß bei den Cyclopiden parallel mit der stufenweisen Umbildung einzelner Organe auch eine Abnahme der Chromosomenzahl geht, daß die höchstentwickelten Formen die größte, die am meisten spezialisierten Arten die kleinste Chromosomenzahl aufweisen. Die unreduzierte Chromosomenzahl bewegte sich bei den von Hermann Braun untersuchten einheimischen Cyclops-Arten zwischen 6 und 22. Die wenigsten Chromosomen führte Cyclops gracilis, die meisten Cyclops strenuus und insignis. Die Kernbilder, die Hermann Braun bei derselben Vergrößerung zeichnete und in zwei Tafeln zusammenstellte[1]), zeigen nicht unbedeutende Größenunterschiede, so zwar, daß die mit den zahlreichsten Chromosomen versehenen Kerne sich auch als die größten erweisen. Die Form und Größe der einzelnen Chromosomen ladet sehr zu Vergleichen ein, die aber nur auf Grund einer dieses Ziel eigens verfolgenden Untersuchung vorgenommen werden könnten.

In ähnlicher Weise regen auch die von W. B. von Baehr[2]) in seiner Arbeit über vivipare Amphibien angeführten, zwischen 6 und 20 sich bewegenden Chromosomenzahlen[3]) und die von ihm hierzu veröffentlichten Bilder[4]) zu Gegenüberstellungen an, auf die hier nur hingewiesen sei.

Einige Ergebnisse dieses Aufsatzes seien nunmehr zusammengefaßt:

Hohe Chromosomenzahlen können nachweisbar die Folge der Vermehrung ganzer Chromosomen sein und ein Organismus dadurch polyploid werden.

Statt haploider Gametophyte und diploider Sporophyte kommen dann diploide Gametophyte und tetraploide Sporophyte, oder selbst noch höhere Chromosomensätze, einem gegebenen Organismus in seinem Generationswechsel zu.

Solche Vermehrung der Chromosomensätze muß auf mitotische Kernteilung zurückgeführt werden, die entweder nicht bis zur Trennung der Tochterkernanlagen fortschritten oder von einer Wiedervereinigung der Tochterkerne gefolgt wurden.

---

1) Taf. XXIV und XXV des genannten Bandes des Archivs f. Zellforschung.

2) Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von Aphis saliceti, mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Archiv f. Zellforschung 1909, Bd. III, pag. 269.

3) Ebenda, pag. 284.

4) Taf. XII—XV.

Die Vervielfältigung des Chromosomensatzes geht also von Längsspaltungen aus, die gleichwertige Produkte schaffen und die Zahl der homologen Chromosomen, bzw. auch Erbeinheiten im Kern entsprechend vermehren.

Die Wahrscheinlichkeit spricht dafür, daß der Ort eines solchen Vorgangs das befruchtete, noch ungeteilte Ei ist.

Die Vermehrung der Chromosomensätze äußert sich sichtbar in den Kernen durch ihre Größenzunahme und bedingt auch eine entsprechende Größenzunahme der Protoplasten.

Auch in mehr als diploiden Kernen der Sporophyte sind die homologen Chromosomen nur paarweise gruppiert, so nicht zu Vierlingen bei Tetraploidie. In den triploiden Kernen des Endosperms der Angiospermen gibt es gepaarte und ungepaarte Chromosomen.

So auch finden sich in den Gonotokonten polyploider Gewächse stets nur Gemini, nie aber Komplexe von mehr als zwei Chromosomen als Elemente der Reduktionskernplatte vor.

In den triploiden Kernen des Sporophyts eines Bastards, der aus einem haploiden und einem diploiden Geschlechtsprodukt entstand, gibt es paarweise Gruppierungen und Einzelchromosomen. Nicht minder weisen die Gonotokonten eines solchen Bastards bei der Reduktionsteilung Gemini und ungepaarte Chromosomen auf.

Aus einem näheren Studium des Wesens aller dieser Paarungen scheint hervorzugehen, daß sie auf einer Anziehung unter homologen Chromosomen beruhen. Diese Homologie, und nicht der väterliche und mütterliche Ursprung, dürfte über die Bildung der Paare bestimmen, es daher bei polyploiden Organismen auch möglich sein, daß ein Paar aus zwei homologen Chromosomen bestehe, die demselben Geschlechtsprodukt entstammen.

Eine Vermehrung des Chromosomensatzes hat vielfach zu Ooapogamie geführt.

Doch gibt es auch Ooapogamie ohne Chromosomenvermehrung, die andere Ursachen hat.

Nicht immer sind hohe Chromosomenzahlen die Folge einer Vervielfältigung des Chromosomensatzes durch Längsspaltungen. Sie können auch auf Querteilung der Chromosomen beruhen.

Solche Chromosomenvermehrung hat keine Größenzunahme des Kerns im Gefolge. Sie kann zu Unterschieden der Chromosomengröße in den Kernen führen.

Geschlechtsverlust dürfte sie nicht veranlassen.

Vermehrung des Chromosomensatzes durch Längsspaltung und Querteilungen mögen unter Umständen zusammengewirkt haben, um ein bestimmtes Endergebnis hervorzubringen.

Die zoologische Literatur weist auf manche analoge Vorgänge, wie die hier geschilderten, im Tierreiche hin.

Aus der Fortsetzung der Élie und Émile Marchal'schen Versuche mit Laubmoosen, in der Nr. 12 von 1909 des Bulletin de la classe des sciences der Brüsseler Akademie, die soeben in meine Hände gelangt, geht die interessante Tatsache hervor, daß die durch künstliche Sprossung aus Sporophyten der Laubmoose gewonnenen Gametophyten mit vervielfältigter Chromosomenzahl, betreffs ihrer Kern- und Zellgrößen und ihrer geschlechtlichen Fortpflanzung, sich nicht anders als solche höher organisierter Pflanzen verhalten, bei welchen die Vervielfältigung der Chromosomenzahl auf phylogenetischem Wege erfolgte.

Erklärung der Abbildungen zu Tafel VI.

Sämtliche Figuren sind nach Mikrotomschnitten mit Hilfe des Zeichenprisma entworfen. Als Fixierungsmittel diente Alkohol, oder Alkohol-Eisessig, oder Chromosmiumessigsäure. Die Färbung wurde mit Eisenhämatoxylin vorgenommen.

Fig. 1. Medianer Längsschnitt durch den Fruchtknoten und die Samenanlage von Wikstroemia indica. Vergr. 32.

Fig. 2. Ebensolcher Längsschnitt durch Wikstroemia canescens. Vergr. 32.

Fig. 3—5. Wikstroemia canescens, und zwar in Fig. 3 und 4 Pollenmutterzellen, in Fig. 3 die Reduktionskernspindel in Seitenansicht, in Fig. 4 die Kernplatte in Polansicht zeigend; in Fig. 5 eine Nucellarzelle mit Kernspindel. Vergr. 1600.

Fig. 6—9. Wikstroemia indica, und zwar Pollenmutterzellen, in Fig. 6 und 7 die Reduktionskernplatte in Polansicht, in Fig. 8 die Reduktionskernspindel in Seitenansicht, in Fig. 9*a* und *b* den oberen und den unteren der beiden durch Teilung der Reduktionskernplatte erzeugten Tochterkernanlagen, d. h. die Anaphase der Reduktionsteilung, zeigend. Vergr. 1600.

Fig. 10 und 11. Galtonia candicans, und zwar Kernplatten von Endospermkernen aus dem Wandbelag von Embryosäcken, in Polansicht. Vergr. 1600.

Fig. 12. Drosera longifolia × rotundifolia, und zwar eine Kernplatte aus dem Sporophyt, in Polansicht. Vergr. etwa 3000. Nach O. Rosenberg.

Fig. 13 und 14. Oenothera lata × gigas, und zwar in Fig. 13 eine Kernplatte aus den mittleren Zellagen der Antherenwandung, in Polansicht, in Fig. 14 die Reduktionskernspindel einer Pollenmutterzelle in Seitenansicht. Vergr. der Fig. 13 über 1500, der Fig. 14 über 2250. Nach R. R. Gates.

1-12 E. Strasburger gez., Fig. 12 nach O. Rosenberg, Fig. 13 u. 14 nach R. R. Gates.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin

Verlag von Gustav Fischer in Jena

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: 100

Autor(en)/Author(s): Strasburger Eduard

Artikel/Article: Chromosomenzahl 397-446