

- Digitalisierte Fassung im Format PDF -

Die cytologischen Grundlagen der Vererbung

Karl Belar

Die Digitalisierung dieses Werkes erfolgte im Rahmen des Projektes BioLib (www.BioLib.de).

Die Bilddateien wurden im Rahmen des Projektes Virtuelle Fachbibliothek Biologie (ViFaBio) durch die [Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg \(Frankfurt am Main\)](#) in das Format PDF überführt, archiviert und zugänglich gemacht.

Index der Kapitelüberschriften

Symbols

1. Karyokinese	33
2. Vergleichende Analyse der Karyokinese	56
3. Amitose	92
4. Zellteilung (Plasmotomie)	96

B

Befruchtung	116
-------------------	-----

C

Chromosomen und Vererbung	287
Chromosomenindividualität	234
Chromosomenreduktion	170
Cytomorphologie	7

E

Einleitung	6
------------------	---

G

Gibt es geformte cytoplasmatische Erbträger?	345
--	-----

K

Kern- und Zellteilung	33
-----------------------------	----

P

Parthenogenese	165
----------------------	-----

Z

Zelldifferenzierung	104
---------------------------	-----

Handbuch der Vererbungswissenschaft

herausgegeben von

E. Baur und **M. Hartmann**

Band I

Die cytologischen Grundlagen der Vererbung

von

Karl Bělár

Mit 280 Abbildungen

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12a

1928

Inhaltsverzeichnis

	Seite
I. Einleitung	1
II. Cytomorphologie	2
Zelle und zelluläre Organisation — Methode der Cytomorphologie — Das Artefaktproblem — Physikalische und chemische Eigenschaften des Protoplasmas — seine reversible Entmischung — Undifferenziertes Cytoplasma — Ergastische Differenzierungen — Kern — Kernstruktur und Kernbestandteile — Chromatin — Nukleolen — Beziehungen zwischen Kern und Cytoplasma — Platten, Plastiden — Mitochondrien — Golgiapparat.	
III. Kern- und Zellteilung	28
1. Karyokinese	28
Karyokinese der Leukocyten von <i>Salamandra</i> als Typus — Zentralspindellose Mitosen — Cormophyten — Lebendbeobachtung der Mitose — Kernteilungstypen der Protozoen — Multiple Mitose — Abnormitäten der Mitose: Multipolarität, Restitutionskernbildung, Monaster, Reduplikation, Nichttrennen, Chromosomenelimination.	
2. Vergleichende Analyse der Karyokinese	50
a) Die Chromosomen — ihre Entstehung: Prochromosomen und Spirem — Fixierungsstabilität der Prophasestadien — Kontinuität des Spirems — Längsspaltung, Querteilung — Regressive Veränderungen in der Telophase: Längenwachstum, Karyomeriten, telophasischer Längsspalt — Autonomie der Chromosomenausbildung und -teilung — Chromosomenzahl; Terminologisches — Form der Chromosomen; Garnituren — Qualitative Unterschiede, Disperme Seeigeleier — Struktur der Chromosomen, Chromomeren, Spiralstruktur — Qualitative Differenzen innerhalb des Chromosoms — Fragmentation — Sammelchromosomenbildung — Beziehungen zwischen Chromosomen und Cytoplasma.	
b) Verhalten der Nukleolen.	
c) Achromatischer Apparat — Zentralspindel — Polstrahlung — Spindel — Realität der Spindelfasern — Bildung der Spindel — Stemmkörper — Beziehungen zwischen Spindel und Chromosomen — Mechanismus der Karyokinese — Autonomie der Trennung der Spaltheilften — Zugfasern.	
3. Amitose	86
Deskriptives — Verbreitung — „Physiologische Minderwertigkeit“. Anhang: Chromidien und freie Kernbildung aus Chromidien; Accessorische Kerne der Hymenoptereneier.	
4. Zellteilung (Plasmotomie)	90
Furchung — Diastemenbildung, endogene Zellabgrenzung — Zellplatten der Cormophyten — Lage der Teilungsebene — Strömungen — Strukturveränderungen des Cytoplasmas während der Zellteilung — Verhalten der teilungsfähigen Differenzierungen des Cytoplasmas — Entstehung von Centrosomen de novo — Beziehungen zwischen Plasmotomie und Kernteilung — Qualitativ inäquale Plasmotomie.	
IV. Zelldifferenzierung	98
Inter- und intracelluläre Differenzierung — Inaequale Zellteilung — Chromatindiminution bei <i>Ascaris</i> und <i>Miastor</i> — Chromatinelimination der Schmetterlinge — Chromatindiminution der Dytisciden — Entstehung der ergastischen Gebilde — Beziehung des Kerns zur intrazellulären Differenzierung — Austritt geformter Substanzen aus dem Kern.	
V. Befruchtung	110
Morphologie der Eizellen und Makrogameten — Morphologie der Spermien und Mikrogameten — Spermazellen und -kerne der Angiospermen. — Gametenbildung: Spermatogenese der Metazoen — Oligo- und apyrene Spermien — Oogenese der Metazoen — Reservestoffspeicherung und Kernhypertrophie — Richtungkörperbildung — Eidimorphismus — Oo- und Spermatogenese anderer oogamer Organismen — Befruchtung: Übertragung „männlichen“ Cyto-	

	plasmas — Übertragung der Plasten — Rolle der Centrosomen — Polyspermie — Anhang: „vegetative“ (nicht sexuelle) Kernverschmelzung.	161
VI.	Parthenogenese	161
	Haploide und diploide Parthenogenese — Reifungsteilungen parthenogenetischer Eier — Aufregulierung der Chromosomenzahl — Verhalten der Centrosomen — Merospermie und Merogonie.	
VII.	Chromosomenreduktion	166
	a) Übersicht. Technisches — Fehlerquellen — Terminologie — Paradigma: Reduktion der Spermatocyten von <i>Stenobothrus lineatus</i> — Synaptische Ballung — Chromosomenkonjugation der Fliegen — Verspätete Chromosomenpaarung — Chromosomenreduktion der Protozoen — Primärtypus der Reduktion — <i>Pseudococcus nipae</i> — <i>Sciara</i> .	
	b) Konjugationsfrage. Nachweis der Konjugation — Direkte Beobachtung der Konjugation — Bastarde vom <i>Drosera</i> -Typ; <i>Pygaera</i> -Bastarde — Konjugation von mehr als zwei Chromosomen — Homologie der Konjugationspartner: Drillingsbildung bei trisomen Organismen — Heteromorphe Gemini — CAROTHERS' Versuche — Reduktionsteilung bei haploiden Organismen — Autosyndese — Reduktion bei parthenogenetischen Organismen — Affinität der Spalthälften.	
	c) Konjugationsmodus. Unterschied zwischen Para- und Metasyndese — Beweise der Parallelkonjugation — Verkettung der Gemini — heteromorphe Gemini von <i>Phrynotettix</i> — Ist die Parallelkonjugation der einzige Konjugationsmodus? — Kritik der Belege für Metasyndese — Doppelt-längespaltene Tetraden — STIEVES Angaben — Faltungshypothese — Fehlerquellen — Ringbildung bei <i>Rumex</i> und <i>Oenothera</i> .	
	d) Reduktionsteilung. Prä- oder Postreduktion? — Zufallsmäßige Aufteilung und Kombination der Chromosomen — Abnorme Verteilung überzähliger und ungepaarter Chromosomen — Doppelte Spaltung — Somatische Reduktion.	
VIII.	Chromosomenindividualität.	249
	Definition — Zahlengesetz: Konstantbleiben abnormer Chromosomenzahlen, Regulationsvorgänge — Andere Beweise der Individualitätserhaltung; Chromosomenzyklen von Bastarden; <i>Phragmotobia fuliginosa</i> — Beweise der morphogenetischen Kontinuität — Die Sammelchromosomen von <i>Hesperotettix</i> — Einwände gegen die Theorie der Chromosomenindividualität: Inkonstanz und Variabilität der Chromosomenzahlen — Andere Einwände.	
IX.	Chromosomen und Vererbung.	281
	Allgemeine Formulierung — Beweise für die Lokalisation der Erbanlagen im Kern: partiell thelykaryotische Seeigelbastarde, Merogonie, Matroklone Seeigelbastarde, Reziproke Seeigelbastarde; Mais-Xenien; Triploide Moosbastarde — Haploide Aufspaltung bei <i>Spirogyra</i> , <i>Chlamydomonas</i> , <i>Funaria</i> , <i>Sphaerocarpos</i> , Basidiomyceten, <i>Oenothera</i> , Honigbiene, <i>Habrobracon</i> , <i>Apotettix</i> , anderen Heuschrecken, Schmetterlingen — Haplo IV- und Triplo IV-Individuen bei <i>Drosophila</i> — Nichttrennen der X-Chromosomen bei <i>Drosophila</i> — Vereinigung der X-Chromosomen von <i>Drosophila</i> zu einem Sammelchromosom — Analyse der genetischen Topographie des Y-Chromosoms von <i>Drosophila</i> — Einwände gegen die Beweiskraft der Versuche an <i>Drosophila</i> — Deskriptives über die Chromosomen von <i>Drosophila</i> — Weitere Beweise der Chromosomentheorie der Vererbung: Ausbleiben der Spaltung bei fehlender Reduktion — <i>Pygaera</i> -Bastarde — <i>Daphnia</i> -Bastarde — <i>Hieracium</i> -Bastarde — Entstehung konstantzüchtender Bastarde — Atypische Aufspaltung, die auf atypisches Verhalten der Chromosomen zurückgeführt werden konnte — Der sog. Merogoniefall NAWASCHINS.	
	Weiteres über die Beziehungen zwischen Chromosomen und Vererbung — Faktorenkoppelung, Faktorenaustausch — Chiasmotypie — SEILERS Theorie des Chromosomenaustauschs — Chromosomen und Systematik, resp. Evolution — Chromosomenbestände naheverwandter Formen — Dauernde Abänderung des Chromosomenbestandes; Amphiplastie — Beeinflussung der Chromosomen durch Gene.	
X.	Gibt es geformte cytoplasmatische Erbträger?	371
	Vererbung durch Chromatophoren, resp. Leukoplasten — MEVES' Plastosomentheorie der Vererbung — das Verhalten der Mitochondrien des Spermiums bei der Befruchtung.	
XI.	Literaturverzeichnis	381

I. Einleitung

Die Einzelheiten des Zellteilungs- und Befruchtungsvorgangs durften schon zu einer Zeit, da die Beziehungen zwischen Vererbungslehre und Cytologie in der Hauptsache auf spekulativer Grundlage beruhten, das Interesse des Genetikers in Anspruch nehmen; ließen doch gewisse Eigentümlichkeiten dieser Vorgänge vermuten, daß sie mit der Vererbung irgendwie wesentlich verknüpft seien. In welchem Maße sich diese Vermutung in den letzten 15 Jahren bestätigt hat, soll das Folgende zeigen.

Unter den „cytologischen Grundlagen der Vererbung“ versteht man gemeinhin die Chromosomen und ihren Formwechsel; noch mehr: unter einer cytologischen Untersuchung versteht der Genetiker vielfach eine Untersuchung, die ausschließlich die Chromosomen zum Gegenstand hat.

Das ist gewiß nicht richtig und doch wird auch im Folgenden in der Hauptsache von den Chromosomen die Rede sein; einfach deshalb, weil wir von der Beziehung zwischen der Vererbung und ihren übrigen „cytologischen Grundlagen“ so gut wie gar nichts wissen.

Trotzdem habe ich die Grenzen des von mir behandelten Gebietes etwas weiter gezogen, als es meist üblich ist. Denn wenn auch die Abschnitte, die nicht von den Chromosomen handeln, an (für die Genetik) verwertbaren positiven Tatsachen nicht allzu reich sein werden, so schien es mir doch nicht angebracht, die Tatsache, daß die Chromosomen nicht die einzigen cytologischen Grundlagen der Vererbung sind, gerade an dieser Stelle zu ignorieren.

Vieles von dem, was das Folgende enthält, steht in jedem Lehrbuch der Zoologie oder Botanik. Diese „elementaren“ Tatsachen wegzulassen schien schon aus dem Grund nicht angebracht, weil der Punkt, an dem das „Elementare“ aufhört, doch schwer zu bestimmen ist. Außerdem enthält naturgemäß fast jedes Lehrbuch Angaben, die durch die Spezialforschung (manchmal schon längst) überholt sind.

Auch diese Darstellung ist, obwohl kein Lehrbuch, so doch eine Kompilation und macht auch keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Daß die Spezialliteratur in ausgiebigem Maße zu Rate gezogen wurde, versteht sich wohl von selbst; der Umstand, daß in letzter Zeit eine ganze Reihe zusammenfassender Darstellungen unseres Gebietes erschienen ist, hat mein Bestreben, nichts Wesentliches auszulassen, weitgehend unterstützt.

II. Cytomorphologie

Zelle und zelluläre Organisation — Methode der Cytomorphologie — Das Artefaktproblem — Physikalische und chemische Eigenschaften des Protoplasmas — seine reversible Entmischung — Undifferenziertes Cytoplasma — Ergastische Differenzierungen — Kern — Kernstruktur und Kernbestandteile — Chromatin — Nukleolen — Beziehungen zwischen Kern und Cytoplasma — Plastiden — Mitochondrien — Golgiapparat

Die Vorgänge, die uns im folgenden beschäftigen sollen, bestehen in Veränderungen, die sich an der zellulären Organisation abspielen.

Unter „zellulärer Organisation“ sei die den meisten Lebewesen¹⁾ eigentümliche ständige Differenziertheit des lebenden Protoplasmas verstanden; in erster Linie also dessen Sonderung in Kern und Cytoplasma. Die Frage ob und in wie weit das Vorhandensein anderer Differenzierungen des Protoplasmas, denen das Vermögen der Selbstteilung zukommt²⁾ (Chromatophoren, Plastiden, Centrosomen u. a. m.) zur zellulären Organisation gehört, ist vorläufig nicht mit Sicherheit zu beantworten.

Die Einführung des Begriffes „zelluläre Organisation“ enthebt uns der undankbaren Aufgabe, den Begriff „Zelle“ befriedigend zu definieren. Selbstverständlich soll das nicht heißen, daß damit der Begriff oder gar der Terminus „Zelle“ entbehrlich geworden ist; in Praxi wird die Entscheidung, ob ein abgegrenztes oder gar individualisiertes Protoplasmastück als Zelle zu bezeichnen ist oder nicht, nur selten schwerfallen. Es soll nur den Schwierigkeiten ausgewichen werden, die eine konsequente Durchführung und Anwendung des Zellbegriffes mit sich bringt und denen SACHS durch die Einführung des Energidenbegriffes zu begegnen versuchte; ein Versuch der bekanntlich insofern als mißglückt bezeichnet werden darf, als die Abgrenzung der Energide noch weit öfter unmöglich ist, als die Rubrizierung eines Protoplasmakörpers, für den die Bezeichnung „Zelle“ nicht recht paßt. Einen anderen Ausweg hat DOBELL (1911) eingeschlagen, indem er den Begriff „Zelle“ auf die Gewebszellen der Vielzeller beschränkte und die Protozoen sowohl wie die Eizellen der Vielzellen als „nichtzellig“ bezeichnete. Auch dieser Versuch muß als gescheitert gelten; erstens sind damit die oben angedeuteten Schwierigkeiten nicht aus der Welt geschafft (man denke an die Muskelfasern und an die Siphoneen), zweitens aber ignoriert DOBELL damit das den Gewebszellen, Eizellen und Protozoen Gemeinsame: eben die zelluläre Organisation.

Wir unterscheiden also am zellulär organisierten lebenden Protoplasma: undifferenziertes Cytoplasma, Kern und Plaste'n (teilungsfähige Differenzierungen des Cytoplasmas). Außerdem enthält das Protoplasma fast stets verschiedenartige Gebilde, die aus undifferenziertem Cytoplasma entstehen; soweit wir ihnen eine bestimmte Funktion zuschreiben können, bezeichnen wir sie als ergastische Differenzierungen; andere, die mit ersteren nur in ihrer Entstehungsweise (soweit sie für uns erkennbar ist) übereinstimmen, deren Funktion aber noch unbekannt ist, können wir, wenn auch mit allem Vorbehalt, ebenfalls diese Kategorie einordnen.

Zellulär organisierte Protoplasma-körper³⁾ nennen wir Zellen schlechtweg, wenn sie nur einen Kern enthalten; sind mehrere Kerne vorhanden, so sprechen wir von vielkernigen Zellen, und ist die Zahl der Kerne sehr hoch, dann sprechen wir von Plasmodien oder Syncytien (je nachdem die Vielzahl der Kerne durch

1) Nur den Bakterien und Cyanophyceen, sowie einigen ihnen mehr oder weniger nahestehenden Organismen scheinen typische Kerne tatsächlich zu fehlen; hingegen sind solche bei allen Protozoen nachgewiesen worden.

2) Als Kollektivbezeichnung dieser Zellbestandteile sei das Wort „Plast“ vorgeschlagen.

3) Für die Bezeichnung abgegrenzter Protoplasma-körper (einerlei, ob sie zellulär organisiert sind oder nicht) hat sich der Ausdruck „Protoplast“ eingebürgert.

ihre Teilung zustande gekommen ist oder dadurch, daß viele ein oder mehrkernige Zellen zu einem Komplex verschmolzen sind); für einheitlich zusammenhängende vielkernige Protoplasmakörper, die in Organe gegliedert oder, besser gesagt, überzellulär differenziert sind, wie z. B. die Siphoneen, besitzen wir überhaupt keine adäquate Bezeichnung.

Für Zellen oder Kerne, die sich nicht im Teilungszustand befinden, hat sich die Bezeichnung „ruhende“ Zelle (resp. Kern) eingebürgert. Bei Protisten wird auch das Prädikat „vegetativ“ oft in diesem Sinne verwendet. Gegen diese Ausdrucksweise hat man später geltend gemacht, daß — nach allem was wir wissen — Kern sowohl wie Cytoplasma die Mehrzahl ihrer Funktionen gerade in diesem „Ruhezustand“ ausüben. Der aus dieser Überlegung heraus vorgeschlagene Ausdruck „Arbeitskern“ (für einen nicht in Teilung befindlichen Kern) hat sich jedoch vorläufig nicht einzubürgern vermocht.

An dieser Stelle muß auch in aller Kürze auf die Methodik der Cytomorphologie eingegangen werden. Nur zum geringsten Teil fußen ihre Resultate auf der Beobachtung der lebenden Zelle. Sie ist vielmehr bekanntlich in der Regel auf die Untersuchung der fixierten und gefärbten Zelle angewiesen und rekonstruiert die Vorgänge, die sich an den „Bestandteilen“ des Protoplasmas abspielen, durch Seriiierung der fixierten „Momentbilder“. Die Fixierung beruht bekanntlich auf der Eigenschaft vieler Reagentien, das Protoplasma derart zur Gerinnung zu bringen, daß vieler seiner geformten Bestandteile in mehr oder minder naturähnlicher Form erhalten bleiben; die Färbung auf der differenten Affinität der geronnenen Protoplasmateilchen zu bestimmten Farbstoffen. Von diesen beiden Verfahren ist zweifellos die Fixierung als der wesentlich tiefergreifende und folgenschwerere Eingriff anzusehen. Die Fixierung tötet, konserviert und verändert, die Färbung verdeutlicht (vgl. fotogr. Tafel I, Fig. 1, 2, 3).

Die auf Fixierung und Färbung aufgebaute „Zelleichenhistologie“ (wie man die „klassische“ Cytomorphologie der 80er und 90er Jahre gelegentlich genannt hat) ist vielen Anfeindungen ausgesetzt gewesen; zum Teil mit Recht. Die Koagulation kann Strukturen auch da erzeugen, wo im Leben keine vorhanden sind (Abb. 5), die Färbung kann das Vorhandensein von geformten Gebilden vortäuschen. Man nennt derartige Entstellungen der natürlichen Beschaffenheit der Zellstruktur bekanntlich Artefakte oder Kunstprodukte; und die „Kunst“ des Fixierens besteht gerade darin, daß man die Entstehung dieser Kunstprodukte nach Kräften hintanzuhalten sucht. Dazu kommt noch, daß sich, wie man erst in jüngster Zeit festgestellt hat, an dem noch lebenden aber nicht mehr normalen Protoplasma strukturelle Veränderungen abspielen können (und durch die Fixierung festgehalten werden), die aber dennoch — obwohl *intra vitam* präformiert — als Artefakte anzusehen sind; sie seien als *vitale Artefakte* bezeichnet.

Jedoch: die Zeit, in der man alles, was im fixierten Präparat sichtbar war, für *vital* präformiert hielt, ist längst vorüber¹⁾. Die Untersuchung der lebenden Zelle, einst der Ausgangspunkt der Cytologie, ist neuerdings wieder in Mode²⁾ gekommen und die Cytologie hat sich die Erfahrungen der Kolloid-

1) Es darf hier nicht unerwähnt bleiben, daß gerade die Begründer der modernen Cytologie (BÜTSCHLI, FLEMMING) das fixierte Präparat mit weit mehr Zurückhaltung beurteilten als manche ihrer Nachfolger, deren Vertrauensseligkeit in die Naturtreue des fixierten Präparats die „klassische“ Methode so in Mißkredit gebracht hat.

2) Und ist — nebenbei bemerkt — niemals so gänzlich vernachlässigt worden, wie es nach den gelegentlichen Bemerkungen mancher kolloid-physikalisch orientierter Cytologen den Anschein haben könnte.

physik zunutze gemacht. Und trotz dieses Umschwunges hat die Mehrzahl der von der klassischen Cytomorphologie erzielten Resultate der Kritik standgehalten.

Man hat — durch die Untersuchung des fixierten Präparats aufmerksam gemacht — die Mehrzahl der in den fixierten Zellen sichtbaren Zellbestandteile (Chromosomen, Kernstrukturen, Mitochondrien, ergastische Differenzierungen, Centrosomen, Zentralspindelfasern u. a. m.) durch sorgfältiges Studium günstiger Objekte auch in der lebenden Zelle nachzuweisen vermocht (Abb. 1, 3, 18, 19 und Tafel I Fig. 1—5).

Allerdings gehört vieles, was an solchen lebenden oder überlebenden Zellen beobachtet wurde, in die Kategorie der oben erwähnten „vitalen“ Artefakte. Bei Studien dieser Art hat man oft das Ausbleiben typischer Absterbeerscheinungen (Koagulation, Verflüssigung) als hinreichende Gewähr dafür, daß die Zelle noch als lebend anzusehen war, angesehen.

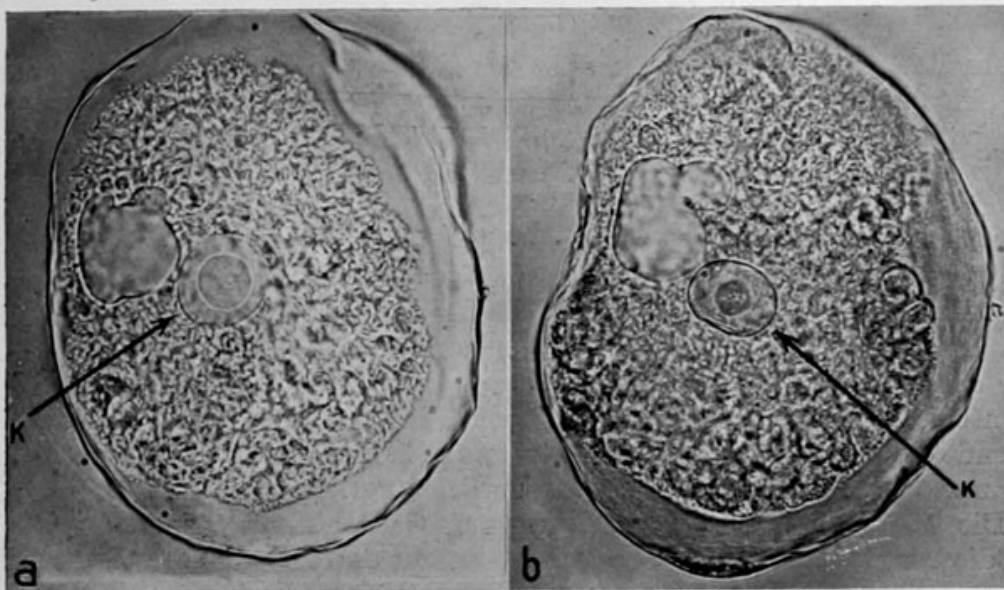


Abb. 1. *Amoeba sphaeronucleolus* (eine in feuchten Moospolstern lebende Amöbe). Ein und dasselbe Individuum zuerst im Leben (a) und dann (b) nach Fixierung (mit Flemmings Gemisch) photographiert.

K Kern (mit großem Karyosom), links oberhalb von ihm die kontraktile Vakuole. Man beachte außerdem auf a das völlig homogene, auf b feinkörnige Ektoplasma, das grobkörnige Entoplasma und die dicke Plasmahaut (Pellicula).

Vergrößerung ca. 400fach. Original

Daß ist gewiß richtig und doch sind in vielen Fällen solche „lebend“ beobachtete Zellen. ebensowenig normal wie ein schwerkranker Mensch. In allen Fällen, in denen der Nachweis, daß an den unter Beobachtung stehenden Zellen irgendwelche Lebensvorgänge ablaufen, nicht erbracht werden kann oder gar eine Sistierung von Lebensvorgängen (z. B. Teilung) konstatiert wurde, ist also die Möglichkeit einer vitalen Artefaktbildung in Betracht zu ziehen¹⁾. In sehr vielen Fällen sind diese Artefakte so wenig zu vermeiden, wie die Fixierungsartefakte; doch kann diese Fehlerquelle, sobald sie einmal erkannt ist, durch Kritik und Vergleichung, wenn auch nicht ganz, so doch zum großen Teil ausgeschaltet werden. Und schließlich sei hervorgehoben, daß der größte Teil der vorhin erwähnten Resultate der Landbeobachtungen an Zellen gewonnen wurde, deren Weiterleben sich deutlich manifestierte

Die auf Koagulation oder Absterbeveränderungen beruhende Artefaktbildung ist nur eine der Fehlerquellen, mit denen bei der Untersuchung eines

1) Dies muß deshalb betont werden, weil manche der mit Hilfe der sogenannten mikrur-gischen Methode vorgenommenen Untersuchungen an solchen „halbtoten“ Zellen durchgeführt worden sind. Dies gilt z. B. für manche der Beobachtungen von CHAMBERS (1924) an Kern-teilungsstadien von Heuschreckenspermatocyten.

fertigen Präparates zu rechnen ist; wenn auch die bei weitem wichtigste. Die zweite Fehlerquelle stellt die Färbung dar; die Tatsache, daß gewisse Zellbestandteile sich mit gewissen Farbstoffen intensiv und ausschließlich färben, hat im Verein mit Spekulationen über die mutmaßliche Natur des Färbeprozesses oft dazu geführt, daß gewisse Farbstoffe geradezu als mikrochemische Reagentien auf bestimmte Zellbestandteile angesehen wurden. Auf Grund dieser — wie wir heute wissen, unrichtigen oder zumindest mangelhaft fundierten — Annahme hat man dann alle möglichen Zellbestandteile, die in ihrer Farbaffinität mehr oder weniger übereinstimmten, voreilig miteinander identifiziert¹⁾.

Außerdem können auch Farbstoffniederschläge teils die Gestalt von Zellbestandteilen verändern, teils auch das Vorhandensein geformter Zellbestandteile vortäuschen.

Mit der Zeit ist man auch in dieser Hinsicht vorsichtiger geworden, und benutzt die Färbung in der Hauptsache, wie schon oben gesagt, nur als ein Mittel zur Verdeutlichung der fixierten Zellbestandteile. Auch diese Reaktion hat jedoch an den Ergebnissen der klassischen Cytomorphologie nur verhältnismäßig wenig zu korrigieren vermocht; da es sich ja hier nicht so sehr um Existenz oder Nichtexistenz der gefärbten Gebilde, sondern in erster Linie um die „Bewertung“ der Färbung handelt.

Nach wie vor wird die Cytomorphologie in den meisten Fällen auf das fixierte und gefärbte Präparat angewiesen sein; denn der Bedingungen für eine ergiebige Lebendbeobachtung des Zellbaues sind so viele, daß sie nur in den wenigsten Fällen erfüllt werden können. Man verfügt jedoch heutzutage über so viele Vergleichsobjekte, an denen man die entstellende Wirkung der Fixierung untersuchen kann, daß unter Berücksichtigung dieser Fehlerquelle in den meisten Fällen mit einiger Sicherheit zwischen lebensgetreuer Erhaltung und artifizieller Veränderung unterschieden werden kann.

Die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Protoplasmas dürfen wohl als bekannt vorausgesetzt werden und seien daher nur kurz wie folgt zusammengestellt: es ist eine kolloidale Substanz, deren Konsistenz alle möglichen zwischen den beiden Extremen „dünnflüssig“ und „zähgallertig“ gelegenen Werte annehmen kann, meist farblos, von etwas stärkerem Lichtbrechungsvermögen als Wasser (meist isotrop, manchmal jedoch anisotrop), von einer semipermeablen Membran gegen die Außenwelt abgeschlossen; es enthält relativ viel Wasser, in dem bestimmte Salze gelöst sind, und ist chemisch in der Hauptsache durch den Gehalt an Eiweißkörpern charakterisiert. Von allen diesen Eigenschaften des Protoplasmas werden uns im Folgenden fast nur diejenigen zu beschäftigen haben, die auf seiner kolloidalen Natur beruhen, insbesondere sein Quellungsvermögen, die Fähigkeit aus einem relativ leichtflüssigen Zustand in einen gallertigen überzugehen, seine Fähigkeit zur reversiblen Entmischung und zur Koagulation.

Nur auf eine dieser Erscheinungen muß etwas näher eingegangen werden; vor allem deshalb, weil sie, obwohl schon seit langem bekannt, erst jetzt richtig beachtet zu werden beginnt. Es ist das die reversible Entmischung. Das Protoplasma kann sich auf verschiedene Reize hin (oft aber scheinbar spontan) in zwei (vielleicht auch mehr) Substanzen sondern, die sich in der Regel in ihrer Viskosität und Lichtbrechungsvermögen unterscheiden. So können z. B. in völlig homogenem Protoplasma plötzlich Vakuolen auftreten, ohne daß eine Wasser-

1) Auf diesem Verfahren beruht z. B. die ganze „Chromidienlehre“ (s. S. 88).

zufuhr von außen nachweisbar ist; in isolierten Tropfen des relativ dünnflüssigen Entoplasmas eines Myxomycetenplasmodiums tritt sehr schnell eine Sonderung in zähes Entoplasma und ganz dünnflüssiges wasserklares Ektoplasma ein¹⁾. Es scheint, als ob das Protoplasma nicht nur reines Wasser, sondern auch kolloidale Lösungen ebenso zu binden und wieder abzugeben vermag, wie das Quellungswasser. Wahrscheinlich beruht auch das Auftreten der Chromosomen in der Prophase auf einer derartigen Entmischung und ihr „Aufgehen“ im Ruhekern (nach vollendeter Kernteilung) auf dem umgekehrten Vorgang. Eine der beiden (oder mehreren) Komponenten, in die das Protoplasma durch eine solche Entmischung (die in der Regel sehr schnell vor sich geht) zerlegt wird, ist stets lebendes Protoplasma; ob und inwieweit auch der anderen (es ist dies meist die dünnflüssigere) das Prädikat „lebend“ zuerkannt werden darf, ist zur Zeit unbekannt, doch fällt in einem Fall (bei der Ektoplasmaabildung) der Nachweis, daß beide Komponenten des entmischten Protoplasmas als lebend anzusehen sind, nicht schwer.

In vielen Fällen ist die Entmischung reversibel, sie kann rückgängig gemacht werden, und wird es auch meistens. In anderen Fällen ist sie jedoch irreversibel und trägt dann oft den Charakter einer Absterbeerscheinung. Solche Entmischungen sind es, die seit langem bekannt sind und zu den sogenannten cytolytischen Erscheinungen gerechnet werden und auf ihnen beruht die Mehrzahl der obenerwähnten „vitalen“ Artefakte. Die eigentliche Natur dieser Entmischungen ist zur Zeit unbekannt.

Auf das undifferenzierte Cytoplasma paßt die oben gegebene allgemeine Charakterisierung des Protoplasmas, wenn wir sie um das Prädikat „optisch homogen“ erweitern. Daß wir dem undifferenzierten Cytoplasma, wie dem Protoplasma überhaupt, keine allgemeine, d. h. stets und überall vorhandene Struktur zuschreiben dürfen, darf wohl heute als erwiesen gelten. Ob man mit A. MEYER (1920) sämtliche, wenn auch noch so kleinen, Vakuolen (oder Alveolen), die das Cytoplasma enthält, sowie sämtliche granulären und fibrillären „Strukturen“ als ergastische Differenzierungen („Ante“ A. MEYERS) bezeichnet oder noch zum undifferenzierten Cytoplasma (dem wir im letzteren Falle dann eine „Gelegenheitsstruktur“ zuerkennen müssen) zählt, ist — vorläufig — mehr oder weniger Geschmackssache; denn allen angeführten Gebilden ist nur das gemeinsam, daß wir sie zu keiner Funktion in Beziehung setzen können. Für MEYERS Auffassung spricht das Vorhandensein von Übergängen zwischen Protoplasmaalveolen (oder „Waben“) und typischen Saftvakuolen, zwischen Protoplasmagranulis und typischen ergastischen Granulis und zwischen Protoplasmafäsern und ergastischen Fibrillen. Andererseits erscheint es besonders in Anbetracht der (reversiblen!) Entmischungsfähigkeit des Protoplasmas doch bedenklich, sämtliche, wenn auch noch so ephemeren, Strukturbildungen im Cytoplasma (z. B. die Polstrahlungen) als Differenzierungen ergastischer Gebilde anzusehen, da entsprechende Strukturänderungen auch an leblosen Kolloiden sich abspielen können.

Das undifferenzierte Protoplasma ist der Mutterboden der sogenannten ergastischen Differenzierungen (Stütz-, Myo- und Neurofibrillen, Membranen, Skelette, Sekrettropfen, Reservestoffe usw.; vgl. Abb. 2a, b, c). Über die Art ihrer Entstehung ist vorläufig nichts Genaueres bekannt. Herkömmlicherweise teilt man sie in eu- und alloplasmatische Differenzierungen ein; während

1) Nach unveröffentlichten Untersuchungen des Verfassers.

diese letzteren ganz sicher als leblose Abscheidungsprodukte des Protoplasmas anzusehen sind, nimmt man von jenen an, daß sie bloß aus umgewandelten Protoplasma bestehen und gegebenenfalls wieder zu undifferenziertem Cytoplasma werden können. Zweifellos trifft diese Unterscheidung das Richtige; nur ist im Einzelfall die Entscheidung, ob man es mit eu- oder alloplasmatischen Gebilden zu tun hat, nicht immer ganz leicht, oft sogar unmöglich. Haben wir es nämlich mit Differenzierungen zu tun, deren chemische Zusammensetzung von der des Protoplasmas nur wenig verschieden ist, so kann ihr Verschwinden, ihre „Resorption“ ebenso gut als passives Abgebautwerden seitens des Protoplasmas wie als (aktive?) Rückverwandlung in undifferenziertes Cytoplasma gedeutet werden.

Zellkern. Als Zellkern (oder Kern schlechtweg) bezeichnet man einen gegen das Cytoplasma scharf abgegrenzten Protoplasmaabereich, der sich in verschiedenen chemischen und physikalischen Eigenschaften vom Cytoplasma unterscheidet und nur aus seinesgleichen durch Teilung oder Verschmelzung entsteht. Diese Formulierung ist jedoch aus zwei Gründen vorläufig als unzulänglich zu bezeichnen: erstens weil wir keine einzige charakteristische chemische oder physikalische Eigenschaft kennen, die allen Kernen zukommt, zweitens (und vor allem) aber, weil auch andere protoplasmatische Gebilde, die *consensu omnium* nicht als Kerne angesehen werden (z. B. die Pyrenoide, oder die sog. Zentralkörper der Heliozoen), mit manchen Kernen in der einen oder anderen Eigenschaft übereinstimmen.

Nur eine Eigenschaft kommt fast allen teilungsfähigen Kernen zu: die Ausbildung von Chromosomen bei der Teilung. Für diejenigen Kerne, die diese Eigenschaft nicht besitzen, läßt sich fast ausnahmslos nachweisen, daß sie durch Umbildung eines „Chromosomenkerns“ entstanden sind.

Letzten Endes entscheidet also die Art des Teilungsvorganges oder die Entstehungsgeschichte darüber, ob ein in Frage stehendes Gebilde als Kern anzusehen ist oder nicht. In den meisten Fällen kann man jedoch der entwicklungsgeschichtlichen Analyse entraten und der Kern an anderen (wenn auch nicht untrüglichen) Kennzeichen (Struktur und Färbbarkeit) mit hinlänglicher Sicherheit agnoszieren.

Über die Form des Kerns sind nicht viel Worte zu verlieren. Die Abbildungen 3 und 4 zeigen, daß er meist mehr oder weniger kugelig ist und daß er gelegentlich auch andere Gestalt annehmen kann. Manchen Kernen dürfte amöboide Beweglichkeit zukommen, doch beruhen wohl die meisten Gestaltsveränderungen der Kerne auf passiver Deformation; die überwiegende Mehrzahl von ihnen ist zudem nur an fixierten Präparaten beobachtet worden.

Über die physikalischen Eigenschaften des Kernes sind wir vorläufig noch viel schlechter unterrichtet als über die des Cytoplasmas; sie sind wohl im großen und ganzen die des Protoplasmas; das Lichtbrechungsvermögen des Kerns ist oft von dem des Cytoplasmas nur wenig verschieden, manchmal jedoch erheblich; seine Konsistenz dürfte in den meisten Fällen eher gallertig als dünnflüssig sein (die Konsistenz der sogenannten bläschenförmigen Kerne ist in den meisten Fällen aus unzureichenden Anhaltspunkten erschlossen worden). Chemisch sind die meisten Kerne durch den Gehalt an Nukleoproteïden charakterisiert; gewissen Entwicklungsstadien mancher Kerne scheinen diese Verbindungen zwar zu fehlen, doch kommen sie höchstwahrscheinlich allen Kernen während bestimmter Entwicklungsphasen zu¹⁾.

1) Über die verschiedenen Methoden des Nachweises der Nukleoproteïde vergleiche man die Zusammenfassungen von PRATJE und A. MEYER; hier sei nur die neueste und schein-

In ihrem Verhalten gegen die sogenannten „Kernfarbstoffe“ (Karmin und Hämateinlücke, basische Anilinfarben), welches besonders früher oft als ausreichendes Kriterium der Kernnatur angesehen wurde, variieren die einzelnen Kerntypen so sehr (vgl. z. B. Abb. 4, 25), daß im Prinzip von der Kernfärbung (deren diagnostischer Wert in Fällen, wo die Kernnatur nicht mehr zur

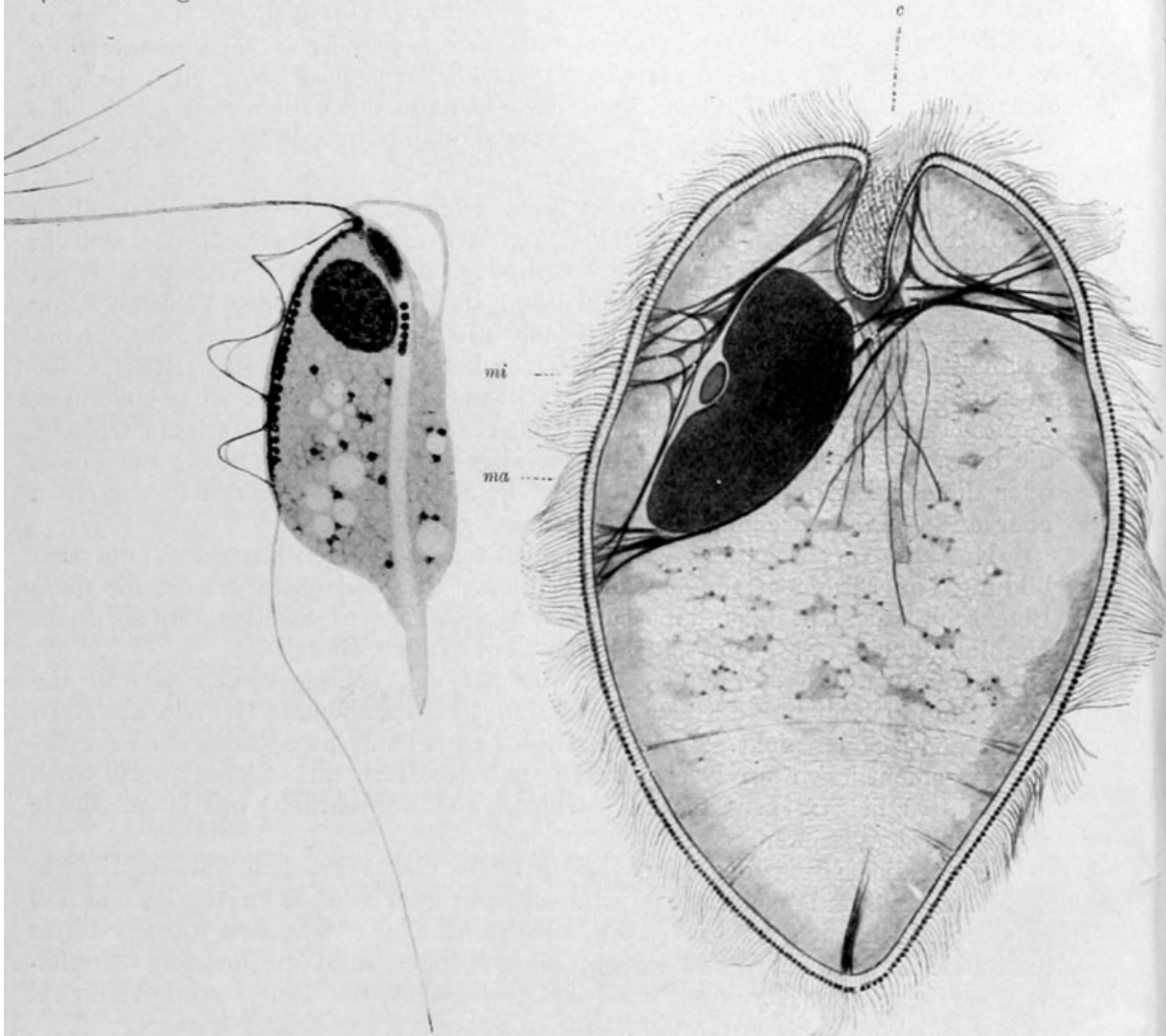


Abb. 2a.

Abb. 2b.

Diskussion steht, natürlich unbestritten bleibt) dasselbe zu gelten hat, was oben von der Färbung im allgemeinen gesagt wurde.

bar zuverlässigste mikrochemische Methode erwähnt: FEULGENS Nuklealreaktion. Sie beruht auf dem Nachweis der Thymonukleinsäure. Die Anwendung dieser Methode auf verschiedene Kerntypen (cf. KOCH, BERG, VOSS, FEULGEN und Mitarbeiter) ergab ein Bild von der Verteilung und dem Vorkommen dieser Nukleinsäure, welches sich ungefähr mit dem deckt, welches man sich von der Verbreitung der Nukleoproteide nach Anwendung anderer, weniger sicherer Reagentien (Methylgrün, Pepsinsalzsäure) gemacht hatte: Chromosomen und „junge Kerne“ (d. h. solche, die ihre letzte Teilung noch nicht lange hinter sich haben) enthalten scheinbar immer Nukleinsäuren und Nukleoproteide; manche der sogenannten chromatinarmen Kerne (z. B. Kerne wachsender Eizellen) geben jedoch negative Nuklealreaktion (KOCH). Auch wäre zu erwähnen, daß z. B. die sogenannten Blepharoplasten der Trypanosomen (Abb. 32) positive Nuklealreaktion ergeben (BRESSLAU & SCREMIN, REICHENOW 1928), obwohl sie nach allem, was wir sonst von ihnen wissen, nicht als echte Kerne angesehen werden dürfen.

Die Vitalfärbung¹⁾ des Kernes scheint bis jetzt nur selten geglückt zu sein; es finden sich zwar zahlreiche Angaben über erfolgreiche Färbung lebender Kerne (sogar lebender Chromosomen) in der Literatur, doch haben die meisten von ihnen (soweit sie nachgeprüft worden sind) keine Bestätigung finden können. In der Mehrzahl aller dieser Fälle dürften die „vital“ gefärbten Kerne bereits im Absterben begriffen gewesen sein; doch haben neuerdings GICKLHORN (1927) und KÜSTER (1926) Angaben über vitale und überdies elektive (d. h. auf den Kern beschränkte) Färbung des Kernes verschiedener Pflanzenzellen gemacht, die durchaus überzeugend sind.

1) Literatur bei GICKLHORN (1927).

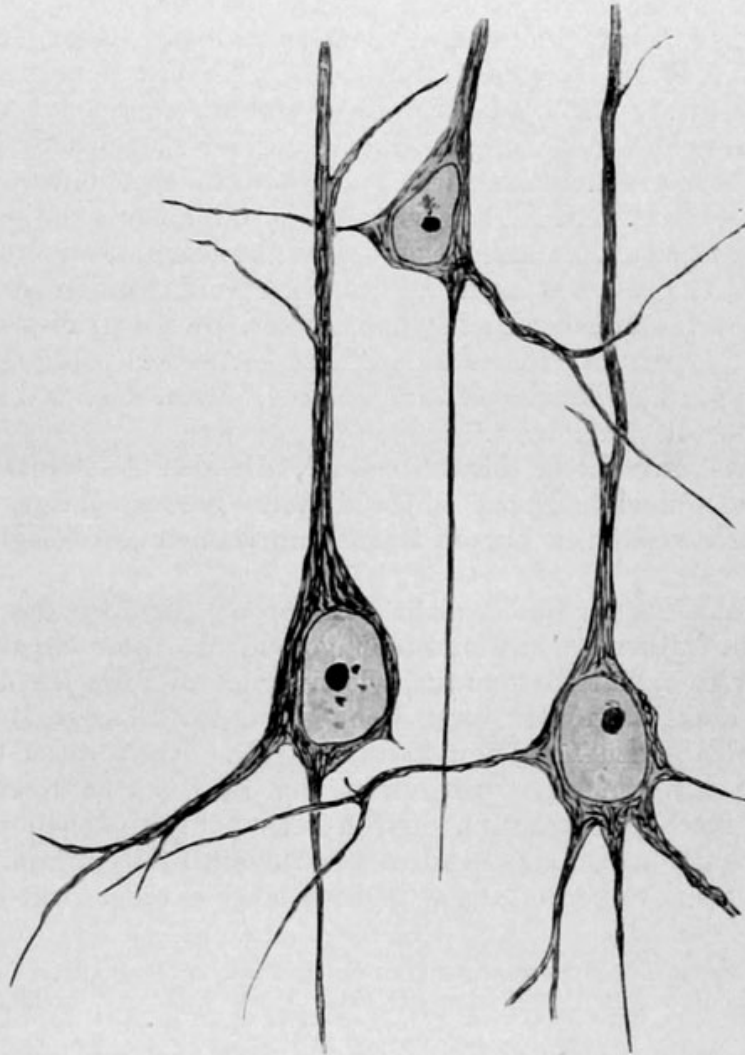


Abb. 2c.

Abb. 2. Ergastische Gebilde des Cytoplasmas.

a *Trichomonas augusta* ALEXEIEFF (ein parasitisches Flagellat aus dem Enddarm des Grasfrosches), Habitusbild. Oberhalb des granulierten Kernes eine Gruppe von Basalkörnern, von denen drei freie Geißeln und eine undulierende Membran (samt ihrer Parabasalfibrille) ausgehen. In der Längsachse des Flagellaten verläuft ein hyaliner Achsenstab, dessen Vorderende Granula von unbekannter Bedeutung enthält. Rechts oben das schlitzförmige Cytostom (Zellmund).

b *Isotricha prostoma* (parasitisches Infusor aus dem Rindermagen), Längsschnitt; der Körper ist ganz mit Wimpern bedeckt, die von Basalkörnern ausgehen; unter diesen ist eine besondere Ektoplasmaschicht differenziert. Im Innern des Körpers befinden sich zahlreiche Stützfibrillen, in die die beiden Kerne (Makro-[ma] und Mikronukleus [mi: liegt links in einer Mulde des Makronukleus]) „eingespannt“ sind. *c* = Cytostom. Am Hinterende die Stützfibrillen des Zellafters.

c Pyramidenzellen aus der Großhirnrinde eines Kaninchens. Neben den großen „chromatinarmen“ Kernen sind zahlreiche Neurofibrillen sichtbar.

a 3000fach, *b* 1000fach vergrößert.

a, b Originale aus HARTMANN 1925; *c* nach RAMON Y CAJAL aus HEIDENHAIN 1911

Im lebenden Kern ist oft nur eine „Struktur“, der Nukleolus (oft in Mehrzahl sichtbar¹). Der übrige Kerninhalt, das Karyoplasma (FLEMMING), erscheint in sehr vielen Fällen optisch homogen und das nicht nur bei Beobachtung im durchfallenden Licht (Abb. 5a), sondern auch im Ultramikroskop, wo es dann „optisch leer“²) erscheint³).

In andern Fällen aber kann man schon am lebenden Kern feine Körnchen, Stäbchen oder andersartige stärker lichtbrechende Gebilde innerhalb des Karyoplasmas unterscheiden. (Abb. 3.)

In fast allen Kernen (auch den im Leben homogenen) werden jedoch, wenn sie fixiert und gefärbt werden, die Strukturen sichtbar, die in der herkömmlichen Aufzählung der „Kernbestandteile“ meist figurieren: Chromatin, Achromatin, Kernsaft (Abb. 4). Das Karyoplasma⁴) erscheint dann alveolär, granulär oder reticulär strukturiert. Manche dieser Kügelchen, Knötchen und Bälkchen, die uns als die Elemente dieser Struktur erscheinen, färben sich in vielen Fällen mit basischen Anilinfarbstoffen (und allen sonstigen „Kernfarbstoffen“) und werden daher als Basichromatin bezeichnet, andere zeigen wieder eine größere Affinität zu sauren Anilinfarben und werden daher als Oxychromatin, Achromatin oder Linin⁵) bezeichnet. Zwischen diesen stärker färbaren Strukturelementen finden sich meist entweder völlig leere oder mit schwach färbaren Gerinnseln erfüllte Räume, deren Gesamtheit gewöhnlich als „Kernsaft“ bezeichnet wird.

Eine Beurteilung dieser Strukturbilder, die das Aussehen des lebenden Kerns und die kolloidale Natur seines Inhalts berücksichtigt, zeigt die Unhaltbarkeit dieser soeben in kurzen Zügen umrissenen „histologischen“ Rubricierung.

Die Realität einer im Leben nicht sichtbaren⁶) Struktur des Karyoplasmas darf nur in den Fällen als sichergestellt gelten, wo diese Struktur nicht den Charakter einer Koagulationsstruktur, wie sie auch an optisch völlig homogenen Kolloiden durch Erhitzen oder durch Behandlung mit Säuren, Metallsalzen und anderen Agentien erzeugt werden kann, trägt⁷). Eben diese Charakter von Fällungsprodukt kommt aber sehr vielen der in fixierten Kernen sichtbaren „Kerngerüste“ zu (Abb. 5c bis e). Noch mehr: ihr Aussehen variiert in den meisten Fällen ganz enorm, je nachdem was für ein Fixierungsmittel verwendet worden ist, wie stark es verdünnt war und wie lange es eingewirkt hat (Abb. 5, 6).

1) Die nur recht selten vorkommenden Einschlüsse anderer Art (Vakuolen, Eiweißkristalle), die ebenfalls im Leben sichtbar sind, seien hier nur beiläufig erwähnt (cf. A. MEYER 1920).

2) D. h. also pechschwarz; manchmal ist ein schwaches Amikronenleuchten, wenn auch nicht mit völliger Sicherheit, feststellbar. Allerdings scheint diese „optische Leere“ nicht selten auf einer Täuschung zu beruhen: dadurch, daß die Einschlüsse des Cytoplasmas ein intensives Beugungslicht aussenden, überstrahlen sie den Kern, so daß man von dessen Inhalt nicht viel sieht.

3) Die Begrenzung des Kernes ist natürlich stets, sobald man den Kern überhaupt im Leben sehen kann, deutlich sichtbar (Abb. 3, 5); eine richtige Kernmembran ist intravital jedoch nur selten einwandfrei nachweisbar.

4) Mit diesem Terminus sei hier die „lebende“ Substanz des Kerns (also sein gesamter Inhalt mit Ausnahme der Nukleolen und Eiweißkristalle) bezeichnet.

5) Als Oxychromatin werden meist nur granuläre Gebilde, als Achromatin oder Linin meist netzige oder fädige Strukturen bezeichnet.

6) Es ist aber keineswegs ausgeschlossen, ja nicht einmal unwahrscheinlich, daß eine sorgfältige Untersuchung lebender Kerne das Vorhandensein vital präformierter Strukturen in noch weit mehr Fällen erweisen wird.

7) Z. B. also der bekannte mysteriöse „Chromatinfaden“ der Zellkerne mancher Gewebszellen vieler Fliegen (das klassische Beispiel sind die Speicheldrüsenzellkerne der *Chironomus*-Larven (Abb. 4i).

Nicht nur die Koagulation kann artifizielle Strukturen erzeugen, sondern auch die zwar vitale aber pathologische Entmischung, deren das Protoplasma fähig ist und die in vielen Fällen der Koagulation vorangeht. Solche Ent-

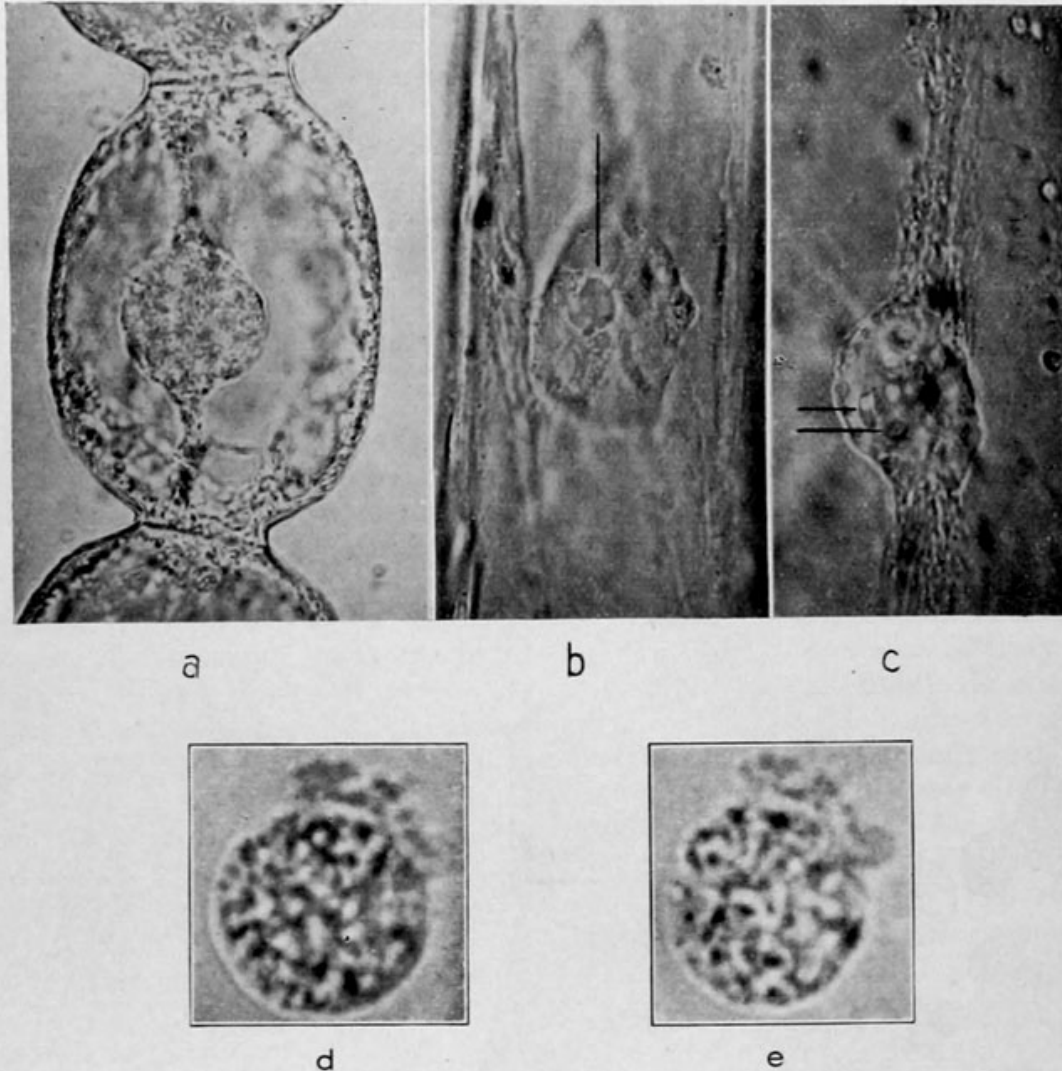


Abb. 3. Strukturen des lebenden Karyoplasmas (Mikrophotographien).
a Zelle eines Staubfadenhaars von *Tradescantia virginica* (Commelinaceae); in der Mitte der feinkörnige Kern. *b* Teil eines optischen Durchschnitts durch ein Epidermishaar von *Bryonia alba* (Cucurbitaceae) *i* links die Zellmembran; ihr anliegend Cytoplasma mit sphärischen Mitochondrien; in der Mitte der Kern; der Strich weist auf den Nukleolus hin; im Karyoplasma unterscheidet man feingranulierte Stränge und hyaline „Lakunen“. *c* Teil eines optischen Durchschnitts durch ein Epidermishaar von *Cucurbita pepo* (Cucurbitaceae). In der Mitte der Kern, aufgehängt in einem vakuolisierten Cytoplasmastrang. Im Karyoplasma sind zahlreiche sog. Chromozentren sichtbar (zwei von ihnen sind durch Striche bezeichnet). *d, e* Lymphocyt eines Frosches; im Kern, der die Hauptmasse der Zelle ausmacht, sind Gerüststrukturen zu sehen. *e* ist 15 Sekunden später aufgenommen als *d* und man sieht, daß die Gerüstbalken ihre Lage verändert haben.

a-c 750fach vergrößert; Vergrößerung von *d* und *e* nicht genau feststellbar.
a-c Originale; *d, e* nach SHIWAGO 1926

mischungen sind zwar bis jetzt nur für das Cytoplasma nachgewiesen¹⁾, aber es besteht kein triftiger Grund, dem Karyoplasma dieselbe Fähigkeit abzuspreehen,

1) Doch beruht z. B. die sog. Chromocentrenbildung, die in den Tentakelzellkernen von *Drosera* durch Futterreiz ausgelöst wird (ROSENBERG 1909 a), höchstwahrscheinlich auf einer derartigen Entmischung.

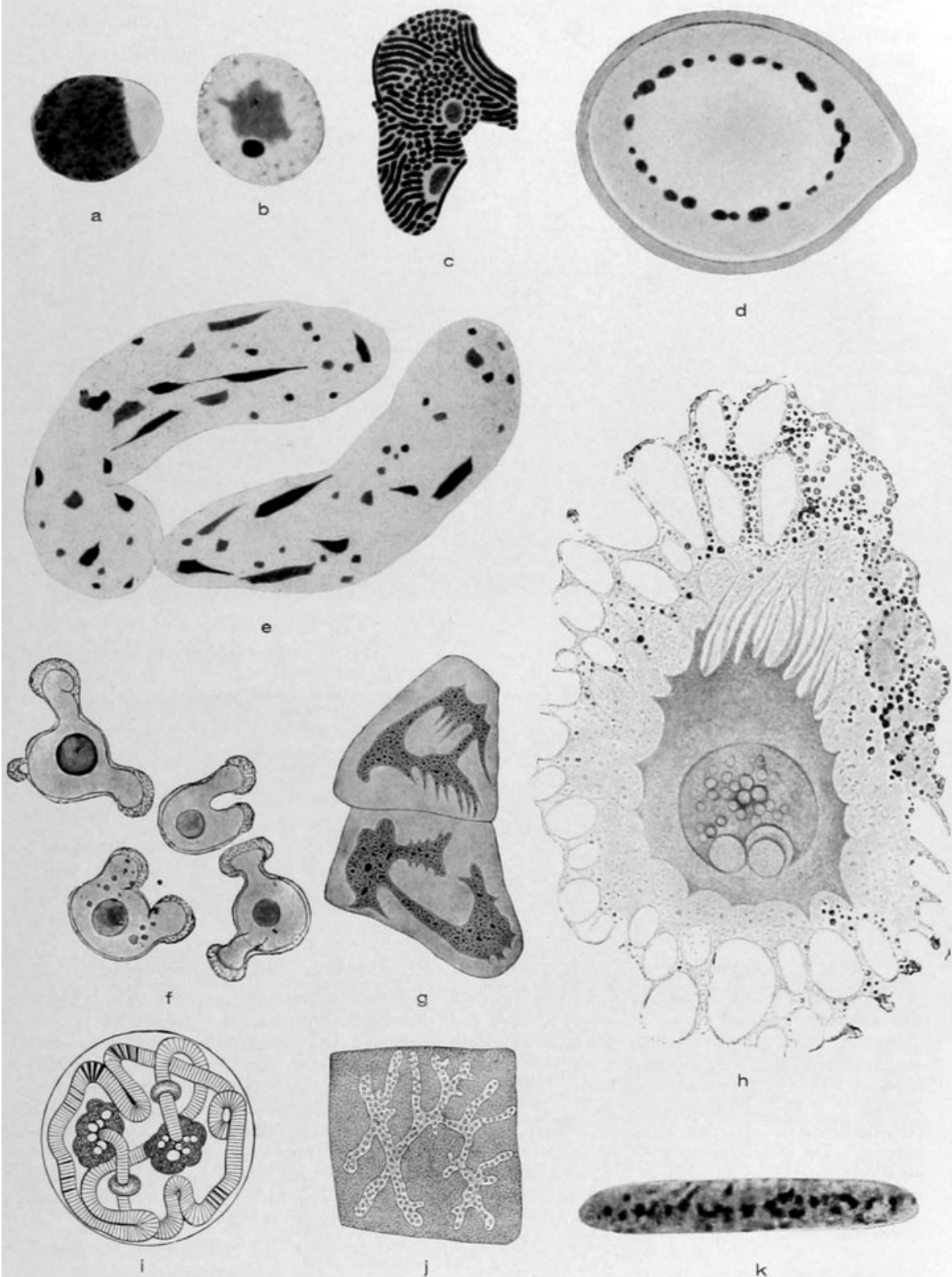


Abb. 4. Verschiedene Kerntypen (a—e, g, h, i Zeichnungen nach gefärbten Schnitt- und Totalpräparaten, f, j Zeichnung nach dem Leben, k Mikrophotographie nach einem Totalpräparat).

a Mikronukleus von *Paramaecium caudatum*; rechts die homogene Polkappe (wahrscheinlich ein Centrosomenäquivalent). b Kern einer jungen Oocyte von *Ascaris megalocephala*; unterhalb des zentralen Chromatinklumpens der Nukleolus; wahrscheinlich nicht sehr gut fixiert! c Kern von *Dinophysis* sp. (marine Peridinee); Karyoplasma besteht aus (auch

intra vitam sichtbaren) Stäbchen, daneben zwei blasse Nukleolen. *d* Kern von *Entamoeba blattae* (parasitische Amöbe); dicke Kernmembran, eigenartige Anordnung der Nukleolar-substanz (?). *e* Kern einer Internodiazelle von *Chara foetida*, Karyoplasma feinkörnig, Nukleolen splitterförmig. *f* Lebende Kerne älterer Oocyten von *Geophilus* sp. (Chilopode) mit Ausstülpungen und großen Nukleolen. *g* zwei Einährzellen von *Bombus terrestris* (Hymenopter); durchlöchernte Kerne mit Pseudopodien. *h* Zentrale Partie aus einem Ei von *Pholcus phalangoides* (Spinne); in der Mitte der Kern mit Pseudopodien und einem komplizierten Nukleolus. *i* Kern einer Speicheldrüsenzelle der Larve von *Chironomus* sp. (Diptere); der geschichtete Chromatinfaden (an dessen beiden Enden Nukleolen haften) ist unter Umständen auch intra vitam sichtbar (ALVERDES 1913). *j* Teil einer Spinnrüsenzelle von *Pieris rapae* (Schmetterling); verästelter Kern. *k* Kern einer glatten Muskelzelle (aus dem Peritoneum einer Larve von *Amblystoma tigrinum* [Molch]) mit Netzknoten.

Vergrößerung von *a*, *b* und *d* 1950fach, von *c* 1650fach, von *e* 1000fach, von *f*, *h*, *i*, *j* nicht genau feststellbar, von *g* 200fach, von *k* 1000fach. *a*, *b*, *d* und *e* Originale aus HARTMANN 1925, *c* nach BÉLAËR 1926, *f* nach KOCH 1925, *h* nach VAN BAMBEKE 1898 aus GURWITSCH 1904, *i* nach BALBIANI aus HEIDENHAIN 1907, *k* Original, *g*, *j*, nach KORSCHOLT 1889 aus VERWORN

während andererseits vieles, was wir an fixierten Kernen¹⁾ beobachteten, den Schluß nahelegt, daß auch vitale Entmischung des Karyoplasmas vorkommt.

Sind demnach schon die „Kerngerüste“ und andere Strukturen des fixierten und gefärbten Karyoplasmas in vielen Fällen als Artefakte oder zumindest als mehr oder weniger entstellende Zerrbilder einer im Leben etwa vorhandenen Struktur anzusehen, so gilt ganz Entsprechendes erst recht für die verschiedenen Substanzen, aus denen diese Kerngerüste bestehen sollen.

Erstens ist es sehr oft gar nicht möglich, basi- und oxychromatische Bestandteile deutlich voneinander zu unterscheiden²⁾; ja in vielen Fällen erscheint das gesamte Karyoplasma „achromatisch“, d. h. es färbt sich weder intensiv mit basischen Farben noch mit sauren (vgl. Fig. 25 a, 33 a, 82, 109 a). In anderen Fällen ist es zwar möglich, basi- und oxychromatische Elemente zu unterscheiden; da aber speziell die letzteren (so weit sie nicht kugelig sind; in diesem Fall dürfte es sich wohl um winzige Nukleolen handeln) fast immer Gerinnselcharakter tragen, so ist diese an sich einwandfreie Feststellung für die Cytomorphologie vorläufig wertlos. Manche Cytologen³⁾ nehmen deshalb von einer Unterscheidung zwischen Basichromatin und Achromatin Abstand und stellen alle „Gerüste“ und sonstigen „festen“ Strukturelemente des Karyoplasmas unter einem Namen⁴⁾ der sogenannten Karyolymphe (Kernsaft) gegenüber.

In den Fällen, wo die vitale Existenz einer Struktur des Karyoplasma einwandfrei feststeht, ist natürlich gegen eine solche Terminologie nichts einzuwenden⁵⁾. Da jedoch das Karyoplasma sehr oft keine sichtbare Struktur aufweist, so erscheint die Annahme einer allgemeinen Verbreitung dieser Differenzierung vorläufig noch verfrüht.

Wenn nun im Folgenden doch zwei Substanzen im Karyoplasma als „Chromatin“ und „Kerngrundsubstanz“⁶⁾ unterschieden werden, so steht das mit

1) Z. B. sog. Schrumpfräume, deren artifizieller Charakter meist mit dem Hinweis auf das Vorhandensein von Gerinnseln in ihnen bestritten wird. Vgl. auch das auf S. 182 ff. über die synaptische Ballung Gesagte.

2) Nur bei Behandlung fixierter Kerne mit „chromatinlösenden“ Reagentien konnte ein unlösliches Kerngerüst isoliert werden, welches aber in diesen Fällen wahrscheinlich nichts anderes darstellt als ein Koagulat der Kerngrundsubstanz (cf. BRÜEL, 1914).

3) LUNDEGARDH, GRÉGOIRE u. a. m.

4) Z. B. „Karyotin“ (LUNDEGARDH).

5) Höchstens das eine, daß die relativ geringe Viskosität des „Kernsaftes“ doch nur in wenigen Fällen (z. B. bei Kernen reifender Eier) einwandfrei nachgewiesen ist.

6) In meiner Protistenkernarbeit (1926) noch als „Karyoplasma“ bezeichnet; doch halte ich es jetzt für richtiger, diesen Ausdruck für den gesamten lebenden Kerninhalt zu reservieren. Das, was hier Kerngrundsubstanz genannt wird, wird von anderen Autoren als Kernsaft bezeichnet, doch halte ich diesen Ausdruck für weniger geeignet; vor allem im Hinblick auf die strukturelle Wandelbarkeit dieser Substanz.

dem vorhin Gesagten nur scheinbar in Widerspruch. Denn mit dieser Unterscheidung soll nur der Tatsache Rechnung getragen werden, daß bei der Kernteilung fast nie das gesamte Karyoplasma sich restlos in Chromosomen um-



Abb. 5. *Amoeba sphaeronucleolus* (Vgl. Abb. 1). Veränderungen der Kernstruktur bei der Fixierung.

a—d Kern ein und desselben Individuums zuerst im Leben (*a*) und in verschiedenen Phasen des Fixierungsprozesses photographiert. *b* Die Wirkung des (von rechts herantretenden) Fixierungsmittels*) (Essigkarmin) beginnt sich gerade bemerkbar zu machen: der Kern beginnt sich zu kontrahieren und die Kernmembran wird rechts deutlicher. *c* (ca. 20 Sekunden später aufgenommen als *b*) Im Karyoplasma tritt ein feines Gerinnsel auf; *d* (2 Minuten später als *c*) Das Gerinnsel ist gröber geworden; die Kontraktion des Kerns hat ihr Maximum erreicht. *e* Ein mit Flemmings Gemisch fixierter Kern, dessen Umfang und Karyosomdurchmesser ursprünglich ebensogroß waren, wie bei dem auf *a* abgebildeten Kern; die Fällungsstruktur des Karyoplasmas ist viel feiner (also naturgetreuer), als auf *d*, die Schrumpfung des Nukleolus stärker. Der auf *a* eingetragene Pfeil deutet auf einen Nebennukleolus hin; im Hauptnukleolus (Karyosom) ist eine zarte Struktur schon im Leben sichtbar.

Mikrophotogramme, Vergrößerung ca. 800fach. Original

*) NB. Das Fixierungsmittel wurde stark verdünnt angewendet, wirkte also sehr allmählich; infolgedessen ist der Kern ausgesprochen schlecht fixiert.

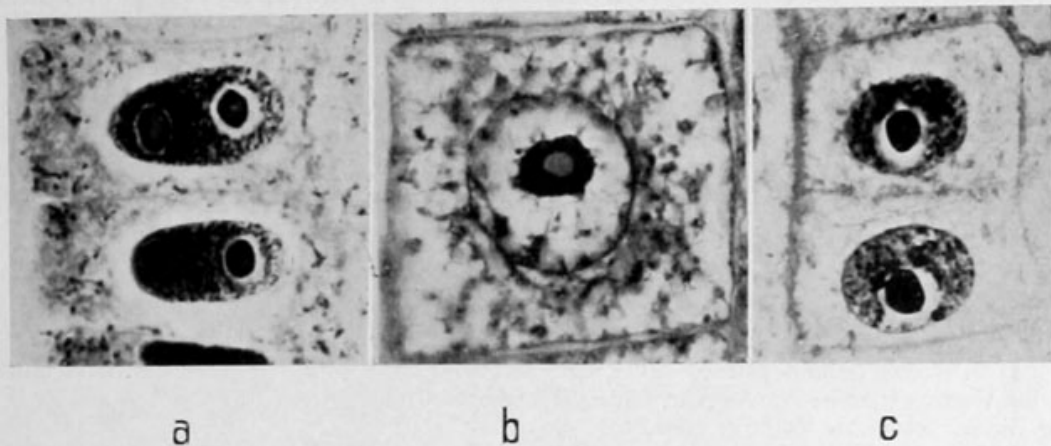


Abb. 6. *Allium cepa* (Liliacee). Verschieden gut fixierte Zellen aus dem Wurzelmeristem.

a Relativ gut fixierte Kerne aus dem Dermatogen; die Fixierung ist links besser als rechts (man beachte die Struktur des Karyoplasmas und die Schrumpfungshöfe um die Nukleolen), da das Fixierungsmittel an der im Bilde links gelegenen Seite der Wurzel zuerst eingedrungen ist. *b* Sehr schlecht fixierter Kern aus der (dem Fixierungsmittel schwer zugänglichen) Zentralsäule. Karyoplasma grob reticulär mit „leeren“ Hohlräumen; Nukleolus vakuolisiert. *c* Schlecht fixierte Kerne aus dem Dermatogen. Mikrophotogramme nach Schnittpräparaten. (*a* und *b* Flemmings Gemisch, *c* Bouin; alles $6\ \mu$ Schnitte, Eisenhämatoxylin). NB. Auf *a* sind im Cytoplasma Mitochondrien sichtbar.

Vergrößerung 1000fach. Original

wandelt, sondern daß neben den Chromosomen noch eine offenbar wandlungsfähige¹⁾ Substanz übrig bleibt; eben die Kerngrundsubstanz.

Der Ausdruck „Chromatin“ bedeutet also in der hier verwandten Fassung²⁾ Substanz, die sich bei der Mitose in Chromosomen umwandelt. Die Redewendung: „das Chromatin ist da und da lokalisiert“, soll nur besagen, daß sich nur aus den so bezeichneten Kernbezirken Chromosomen herausdifferenzieren.

„Chromatin“ ist also ein weder färberisch noch morphologisch, sondern ein morphogenetisch charakterisierter Begriff. Damit ist auch schon gesagt, daß mit der Gleichsetzung von Chromatin und Chromosomensubstanz nur eine morphogenetische Kontinuität zwischen den beiden Substanzen behauptet werden soll. Ob das Chromatin des Ruhekerns nur aus einer chemischen Verbindung besteht, ob es mit dem der Chromosomen chemisch übereinstimmt, das alles wissen wir nicht³⁾; wir wissen auch nicht, ob das Chromatin im Ruhekern von anderen Bestandteilen des Karyoplasmas gesondert fortbesteht, oder ob es mit ihnen vermischt ist.

Aus dem Vorangegangenen dürfte sich ohne weiteres ergeben, daß die hier verwendete Terminologie schon deshalb der (oben kritisierten) „histologischen“ vorzuziehen ist, weil sie jederzeit gestattet, künftigen Ergebnissen einer kritischen Strukturanalyse des Kerns dadurch Rechnung zu tragen, daß man den indifferenten Ausdruck „Karyoplasma“ durch eine Summe anderer Termini ersetzt⁴⁾.

Diese eingehende Erörterung des Problems der Kernstruktur mag überflüssig erscheinen, ist es aber nicht. Bekennen wir uns zur Theorie der Individualitätserhaltung der Chromosomen, so dürfen wir den Kern nicht als ein Klümpchen eines chaotischen Gemengsels verschiedener Substanzen ansehen, sondern müssen jedem Kern — und sei er auch optisch homogen — eine Architektur irgendwelcher Art zuschreiben. (Und diese Überlegung war es vielleicht nicht zuletzt, die die Cytologen der klassischen Ära so geneigt machte, die Gerüste der fixierten Kerne als vital präformiert anzusehen.)

Die Beschaffenheit dieser „Architektur“ des Ruhekerns ist aber für den Genetiker kaum weniger interessant, als für den Cytologen; erstens weil die Erhaltung der Chromosomenindividualität eine *conditio sine qua non* für die Chromosomentheorie der Vererbung ist, zweitens aber, weil ja die — nach dieser Theorie in den Chromosomen lokalisierten — Gene allem Anschein nach gerade während der „Teilungsrufe“ des Kerns wirksam sind.

Jeder Fortschritt unseres Wissens um die Struktur des Ruhekerns ist daher auch für die Genetik von Belang; Fortschritte solcher Art sind aber nur möglich, wenn der Ballast von Angaben, den das allzugroße Vertrauen in die Naturtreue des fixierten Präparates angehäuft hat, und an die oft ganz detaillierte Vor-

1) Sie kann sich z. B. in vielen Fällen in die Spindel umwandeln (vgl. Abb. 25).

2) Die zuerst von BOVERI (cf. 1904, S. 2) formuliert und späterhin von einer Reihe von Cytologen akzeptiert wurde.

3) In vielen Fällen dürfte, wie schon oben gesagt wurde, sowohl dem Chromatin, wie auch den Chromosomen ein hoher Gehalt an Nukleoproteiden zukommen, wie die Anwendung der FEULGENSchen Nuklealreaktion gezeigt hat (KOCH u. a.). Doch ist die chemische Konstitution des Kerns nach dem wenigen, was wir darüber wissen, äußerst wandelbar; so z. B. enthalten unreife Spermatozoen des Lachses keine Nukleoproteide, sondern nur Histone, reife hingegen nukleinsaures Protamin (zitiert nach BRÜEL 1914).

4) Man könnte z. B. schon jetzt in den (n. B. keineswegs gesicherten) Fällen, wo neben „Chromatin“ auch noch eine achromatische Substanz unterschieden werden kann, diese letztere auf eine (der reversiblen Vakuolisierung homogenen Cytoplasmas entsprechende) Zustandsänderung der Kerngrundsubstanz zurückführen.

stellungen von der Art der Chromosomenbildung, ja sogar von der Rolle, die die einzelnen Kernbestandteile bei der Vererbung spielen¹⁾, geknüpft worden sind, beseitigt wird.

Der Vollständigkeit halber wäre nachträglich noch zu bemerken, daß in manchen Kernen eine besondere ständige oder vorübergehend sichtbare Differenzierung des Karyoplasmas, nämlich ein Centrosom oder Centrosomenäquivalent vorzukommen scheint²⁾ (vgl. Abb. 4a).

Außer dem Karyoplasma enthalten fast alle Kerne sogenannte Nukleolen: meist kugelige, gelegentlich auch anders geformte³⁾, Gebilde von relativ hohem Lichtbrechungsvermögen, meist zähflüssiger Konsistenz und starker Affinität zu sauren Anilinfarbstoffen⁴⁾ (vgl. Abb. 4). Viele, wenn auch nicht alle, Nukleolen sind charakterisiert durch bestimmte Reaktionen, die jedoch keine eindeutigen bestimmten Schlüsse auf ihre chemische Konstitution zulassen⁵⁾. Manche Kerne enthalten nur einen Nukleolus, andere wieder zahlreiche. Bei Protisten nennt man den Nukleolus, wenn er in Einzahl vorhanden und ziemlich groß ist, auch Karyosom oder Binnenkörper (Abb. 5, 30, 32). Gewöhnlich nimmt der Nukleolus nur einen geringen Teil des Kernvolumens ein; es gibt aber auch Kerne, deren Nukleoli größer sind, als der übrige Kernraum (Fig. 32a).

Die eingangs aufgezählten Eigenschaften der Nukleolen kommen zwar der Mehrzahl derselben, jedoch nicht allen zu. Es gibt Nukleolen, deren Lichtbrechungsvermögen von dem des Karyoplasmas nicht merklich verschieden ist, es gibt vor allem auch Nukleolen, die sich mit den meisten Kernfarbstoffen intensiv färben.⁶⁾ Man kann daher die Nukleolen ebenso wie das Chromatin (und den Kern selbst) vorläufig nur morphogenetisch charakterisieren. Und zwar darf als hinreichendes Kriterium der Nukleolennatur das Fehlen einer sichtbaren substanziellen Beteiligung an der Chromosomenbildung gelten⁷⁾.

Es existieren zwar viele Angaben über ein entgegengesetztes Verhalten der Nukleolen: ja es sollten nach manchen von ihnen die Chromosomen mancher Kerne (besonders bei Protisten und Algen) ausschließlich aus den Nukleolen entstehen. Es hat sich jedoch herausgestellt, daß fast alle diese Angaben falsch sind; und diejenigen, die noch keine Widerlegung gefunden haben, sind zumindest als revisionsbedürftig zu bezeichnen⁸⁾.

Ob jeder Kern Nukleolen enthält, ist zur Zeit nicht bekannt; es gibt nur sehr wenige Kerntypen, in denen bis jetzt keine Nukleolen nachgewiesen werden konnten⁹⁾.

1) S. Abschnitt X (PLATES Erbstockhypothese).

2) Näheres über die Frage der intranukleären Centrosomen findet man in meiner Protistenkernarbeit (S. 257).

3) Sie haben jedoch fast immer rundliche Konturen, sind also nur selten mit Kanten, Ecken oder Spitzen versehen.

4) Zu den Nukleolen möchte ich auch das sog. Oxychromatin HEIDENHAINs zählen; die Begründung dieser Auffassung habe ich 1926 (S. 316) auseinandergesetzt.

5) Vgl. A. MEYER, 1920, S. 189ff.

6) Vgl. Abb. 26, 31, 33.

7) Vgl. S. 76.

8) Weiteres über die Frage findet man in meinen „Protistenkernen“ (S. 213ff.). Fast alle diesen Angaben zugrundeliegenden Befunde sind an Kernen erhoben worden, deren Karyoplasma achromatisch ist und deren Nukleolen sich mit Kernfarbstoffen intensiv färben. Wenn nun bei der Teilung die Nukleolen in gleichem Schritt mit dem allmählichen Sichtbarwerden der Chromosomen ihre Färbbarkeit nach und nach einbüßen (vgl. z. B. Abb. 25 a—c) und schließlich verschwunden sind, dann liegt natürlich die Annahme, daß die Chromosomen aus den Nukleolen entstanden sind, sehr nahe, zumal dann, wenn sich die Chromosomen während ihrer Ausbildung den schwindenden Nukleolen dicht anlegen.

9) Z. B. Ciliatenmikronuclei (Abb 4a) und Spermienköpfe (Abb. 94, 96, 99).

Die ungemein große morphologische Wandelbarkeit der Nukleolen (vgl. Abb. 105, 107) hat eine Zeitlang das Interesse der Cytologie auf sie gelenkt; doch sind wir heute noch immer nicht in der Lage, Bestimmtes über ihre Rolle im Zellenleben auszusagen. Manches spricht dafür, daß sie nicht aus lebendem Protoplasma bestehen, sondern aus Ablagerungsprodukten desselben; manches spricht dafür, daß sie Reservestoffe darstellen; doch läßt sich zur Zeit weder die eine noch die andere dieser Annahmen beweisen. (Näheres über diese Frage bei A. MEYER 1920 und TISCHLER 1922.)

Über die Kernmembran schließlich ist nicht viel mehr zu sagen, als daß sie in einigen (relativ seltenen) Fällen als deutliche Membran ausgebildet ist (Abb. 4e). Daß der Grenzschnitt Kern-Cytoplasma irgendwelche besonderen Eigenschaften zukommen, können wir berechtigterweise vermuten¹⁾; daß in sehr vielen Fällen eine richtige Membran vorhanden ist, auch wenn sie im Leben nicht optisch isoliert werden kann, darf aus verschiedenen Versuchen und Beobachtungen²⁾ mit Recht erschlossen werden. Was jedoch an den meisten fixierten Kernen als Kernmembran beschrieben wird, ist nichts anderes als ein Niederschlag von stärker färbbaren Gerinnseln an der Kernperipherie.

Die Kerne der verschiedenen Gewebszellen der Metazoen und Metaphyten sind ihrer Größe, Form und Struktur nach untereinander oft sehr verschieden. Die Kerne ein und derselben Gewebszellenart (z. B. der Nervenzellen) sind oft jedoch nicht nur bei Individuen einer Spezies oder Rasse, sondern auch innerhalb größerer Formenkreise gleichartig. Nur in wenigen Fällen vermögen wir die Verschiedenheit der Kerne irgendwie zu deuten; so z. B. den Kerndimorphismus der Infusorien (Fig. 2 b, 60 a); die ständige Koexistenz zweier Kerne, des großen Makronukleus, der sich nur amitotisch teilt, und des kleinen Mikronukleus, der allein karyokinetischer Teilung fähig ist, konnte hier als Ausdruck einer Trennung von Keimbahn und Soma erkannt werden (vgl. auch S. 87).

Morphologisch erfaßbare Beziehungen zwischen Kern und Cytoplasma

Daß der Kern ein lebenswichtiger Teil des Protoplasmas ist, zeigt die beschränkte Lebensdauer kernloser Zellen resp. Protoplasten. Daß seine Anwesenheit außerdem für das Zustandekommen mancher Lebensäußerungen unbedingt nötig ist, geht daraus hervor, daß kernlose Zellstücke in der Regel keiner Regeneration und keiner formativen Substanzabscheidung (Membranbildung) fähig sind. Eben die Beobachtungen, die man an solchen kernlosen Zellen gemacht hat, zeigen aber andererseits, daß manche Lebensprozesse (z. B. amöboide Bewegung, Verdauung, manchmal sogar Membranbildung) an die Anwesenheit des Kerns insofern nicht gebunden sind, als sie eine Zeitlang auch an kernlosen Protoplasten im Gang bleiben können³⁾.

Ganz allgemein kann man sagen, daß eine ganze Reihe von Tatsachen für eine intensive Beteiligung des Kerns an vielen Funktionen des Cytoplasmas sprechen, daß diesen Tatsachen aber zum größten Teil nur der Rang von Indizien zukommt. Wir sind also — mit anderen Worten — heute noch weit davon entfernt, auch nur eine der von uns mit Recht vermuteten Funktionen des Kerns

1) Da ja die „Vitalfarbstoffe“ zumeist in den Kern nicht eindringen.

2) Z. B. aus den Beobachtungen von MOLISCH an den sogenannten Blaskernen mancher Pflanzen (vgl. TISCHLER 1922, S. 14/15).

3) Vgl. SHARP 1926, S. 92, TISCHLER 1922, S. 100ff., SOKOLOFF 1924.

genauer bezeichnen zu können. Insbesondere gilt dies für die Rolle, die der Kern bei der Morphogenese des Cytoplasmas spielt und daher sollen die wichtigsten der diesbezüglichen Tatsachen nur summarisch referiert werden.

1. Lage des Kerns. In vielen Fällen nimmt der Kern eine bestimmte Lage ein, die in verschiedenen Lebensphasen der Zelle verschieden sein kann. Die Lageveränderungen des Kerns dürften wohl nur in den seltensten Fällen durch aktive Bewegung des Kerns zustandekommen; in der Regel wird der Kern passiv

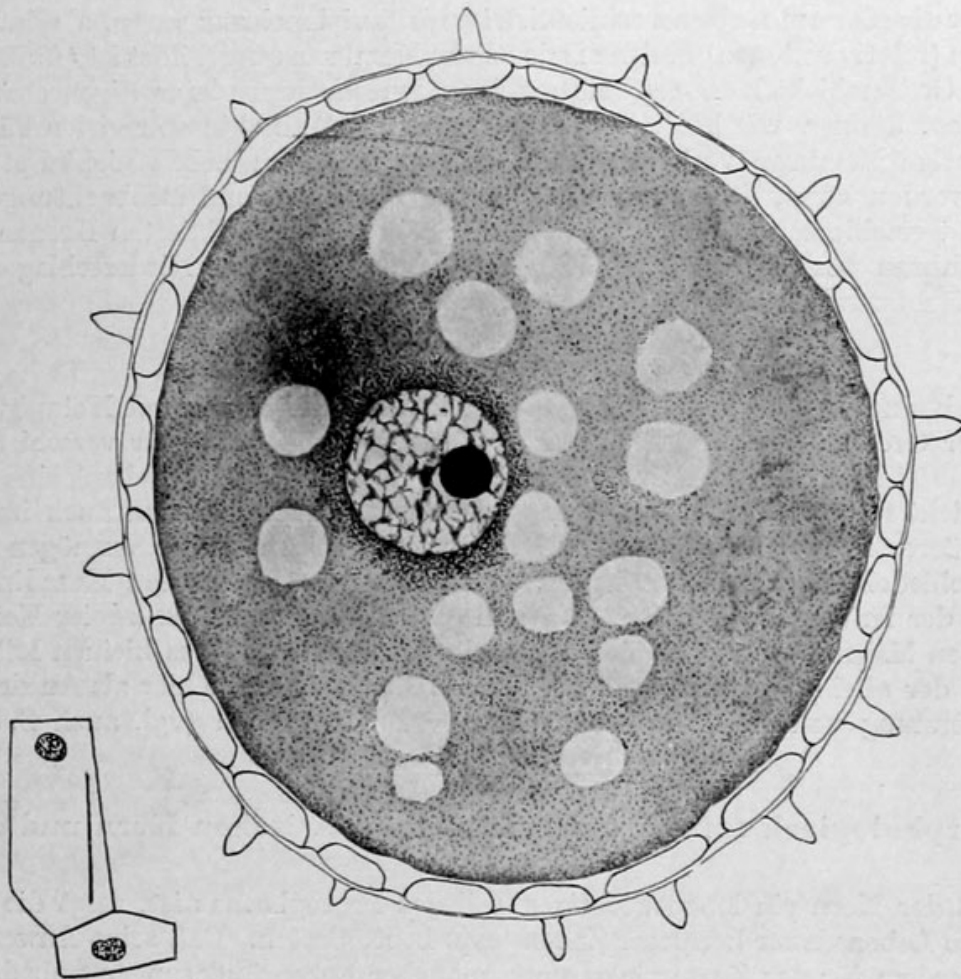


Abb. 7. Kernplasmarelation.

Längsschnitt durch ein Pollenkorn von *Malva crisper* (Malvacee); links unten zwei Zellen aus der Antherenwand derselben Pflanze.

Alle Abbildungen gleichstark vergrößert. Nach NÉMEC 1910 aus TISCHLER 1922

verschoben. Gerade manche dieser Verlagerungen sind es, die als wertvolle Hinweise auf eine Betätigung des Kerns an Formbildungsprozessen anzusehen sind (Abb. 77).

2. Kernplasmarelation. Die Erfahrung zeigt, daß große Zellen in der Regel große Kerne, kleine Zellen hingegen meist kleine Kerne enthalten; doch treffen wir nicht selten das umgekehrte Verhältnis an. In sehr vielen Fällen kommt nun diesem Verhältnis zwischen Kern- und Cytoplasmavolumen, der sogenannten Kernplasmarelation, eine gewisse Konstanz zu (Abb. 7). Allerdings läßt sich diese Konstanz meistens nur dann feststellen, wenn man gleichartige Zellen ein und desselben Organismus untereinander vergleicht; die Nervenzellen eines Tieres haben z. B. eine andere Kernplasmarelation, als seine Spermato-

gonien usw. Weiterhin läßt sich sehr oft feststellen, daß die Kernplasmarelation gleichbleibt, auch wenn die absoluten Werte des Kern- resp. Cytoplasmavolumens variieren (Abb. 8). Dies gilt (in der Hauptsache) jedoch nicht für Volumver-

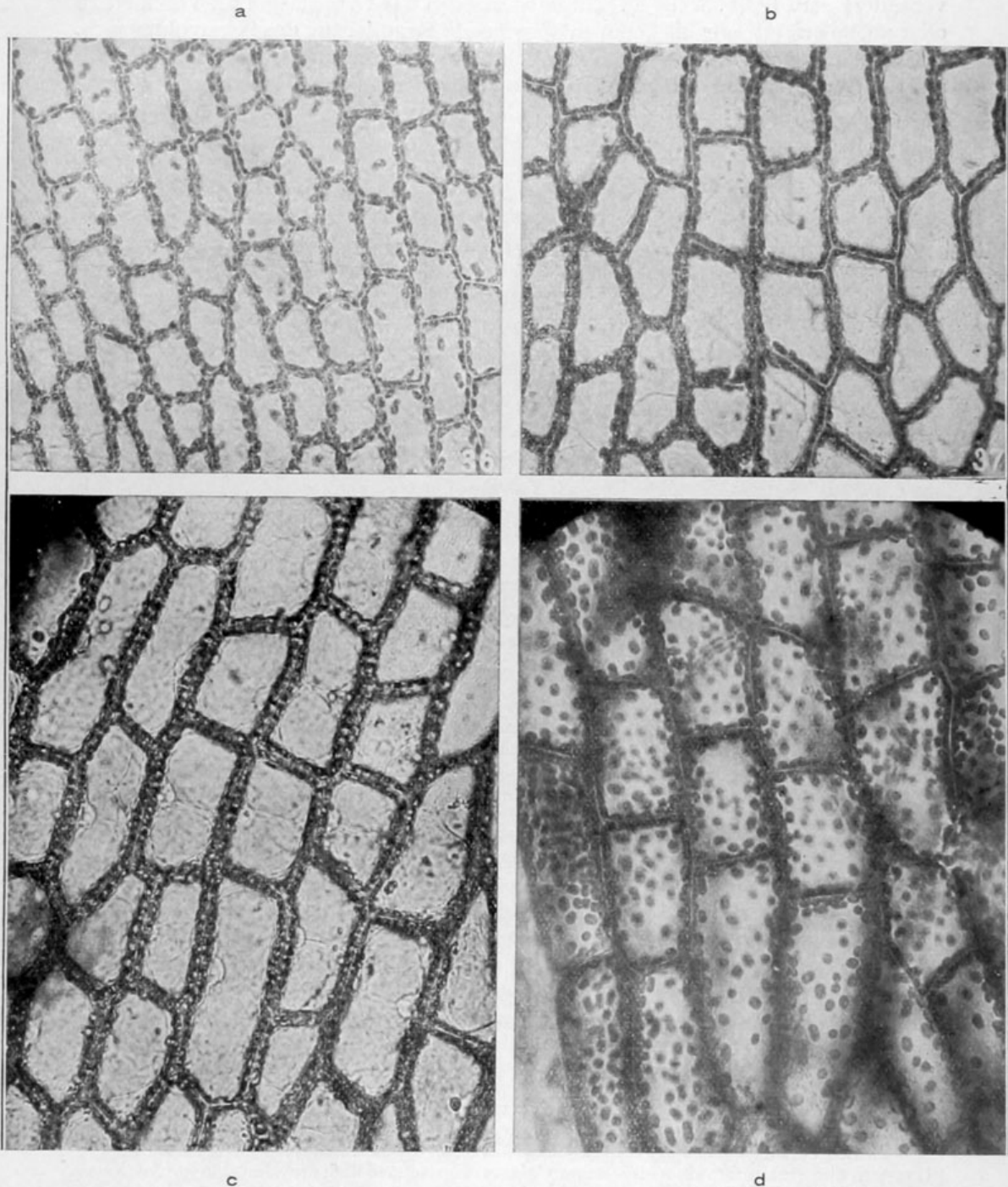


Abb. 8. Kernplasmarelation.

Ausschnitte aus Blättern von haploiden (a), diploiden (b), triploiden (c) und tetraploiden (d) Gametophyten von *Funaria hygrometrica* (Laubmoos); bei ein und derselben Vergrößerung (200fach) photographiert. Man beachte die (wandständigen) Chloroplasten.

Nach F. v. WETTSTEIN 1924 b

änderungen, die mit Entwicklungsvorgängen oder bestimmten Zellfunktionen verknüpft sind, sondern nur für den Fall, daß das Kernvolumen durch Erhöhung oder Erniedrigung der Zahl der den Kern „konstituierenden“ Chromosomen verändert wird (Abb. 8, 9)¹⁾²⁾. Nimmt hingegen das Cytoplasma an Volumen zu oder ab, so erfolgt sehr oft keine entsprechende Regulierung des Kernvolumens³⁾. Wir dürfen aus diesen Tatsachen den Schluß ziehen, daß das Chromatinquantum auf das Volumen des Cytoplasmas einen Einfluß ausübt. Weit entfernt davon,

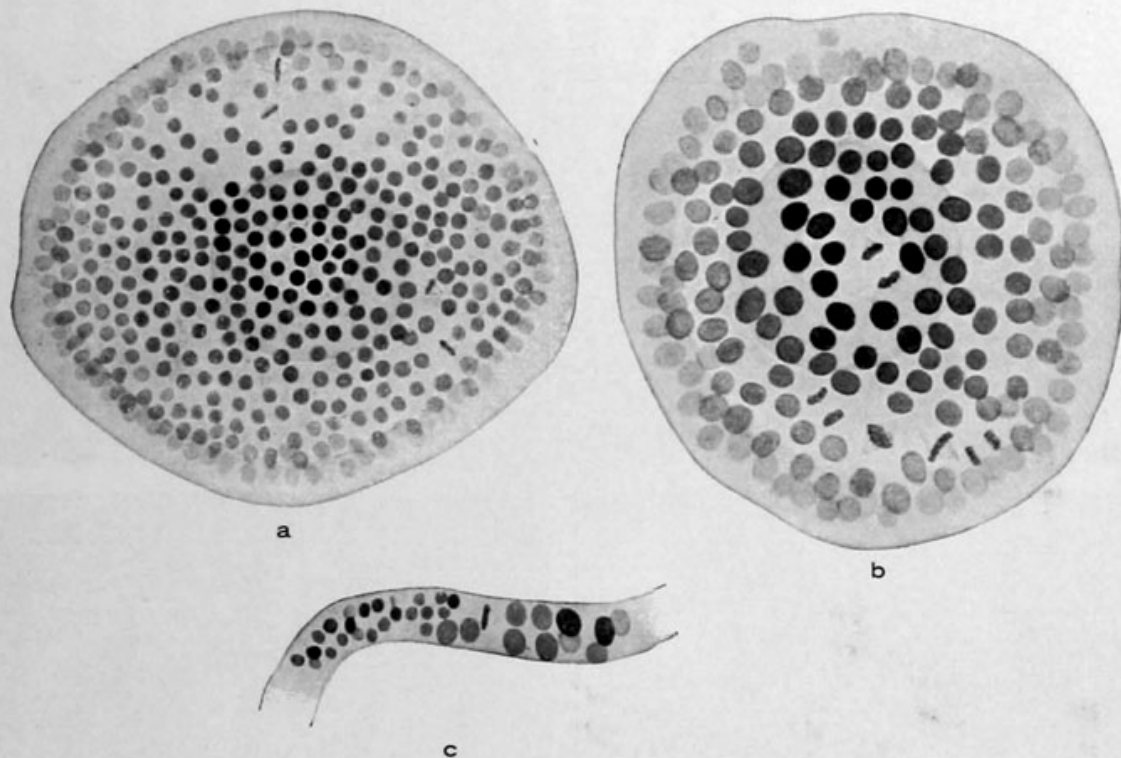


Abb. 9. *Paracentrotus lividus* (Seeigel). Beziehungen zwischen Kerngröße und Chromosomenzahl.

a Normale (diploide) Gastrula. *b* Gleichaltrige Gastrula nach experimentell erzeugter Verdoppelung der diploiden Chromosomenzahl. *c* Stück der Wimperschnur eines Pluteus, der aus einem doppeltbefruchteten Ei*) gezüchtet wurde (links hypo-, rechts hyperdiploide Kerne). Alles nach gefärbten Totalpräparaten.

Vergrößerung ca. 650 fach. Nach BOVERI 1904 a

*) Vgl. S. 62ff.

eine ausreichende Basis einer Theorie über die Art der Interaktion zwischen Kern und Cytoplasma und ihrer Bedeutung für verschiedene Formwechselprozesse

1) Bekanntlich hat BOVERI 1905 (für Seeigelplutei) gezeigt, daß das Volumen eines Kerns unter anderem von der Zahl der Chromosomen, die an seinem Aufbau beteiligt waren, abhängt und zwar derart, daß die Kernoberfläche der Zahl der Chromosomen direkt proportional ist; die Oberfläche eines diploiden Kerns ist also (*ceteris paribus*) doppelt so groß, wie die eines haploiden Kerns. Es ist jedoch fraglich, ob diese Gesetzmäßigkeit allgemein gilt.

2) Die Versuche von F. v. WETTSTEIN (1924 b) an Moosen haben gezeigt, daß die Kernplasmarelation nur innerhalb relativ enger Grenzen konstant bleibt; die Volumina haploider (n), diploider ($2n$), triploider ($3n$) und tetraploider ($4n$) Zellen des Mooses *Funaria hygrometrica* verhalten sich nicht wie 1:2:3:4, sondern wie 1:2,04:4,56:6,88 (WETTSTEIN 1924, S. 194, 195).

3) Dies haben z. B. die Versuche HARTMANN'S (1924) an „merotomierten“ Amöben (denen in regelmäßigen Zeitabständen immer ein Stück Protoplasma abgeschnitten wurde) gezeigt.

abzugeben¹⁾, ist der soeben skizzierte Tatbestand (also die Konstanz der Kern-plasmarelation) vorderhand ein ungelöstes Problem.

Form- und Strukturveränderungen des Kerns, die mit gewissen Funktionszuständen des Cytoplasmas Hand in Hand gehen (besonders auffällig sind sie bei Drüsenzellen), sind sehr weit verbreitet, bis jetzt aber keiner befriedigenden Interpretation zugänglich gewesen. Die Frage ob und inwieweit eine Abgabe geformter Substanzen aus dem Kern nachgewiesen ist, soll erst weiter unten (S. 108) erörtert werden.

Plasten. Als „Plasten“ möchte ich alle cytoplasmatischen Gebilde bezeichnen, die nur aus ihresgleichen durch Zweiteilung entstehen, also: Plastiden (Chloro-, Chromo- und Leukoplasten der Pflanzen), Centrosomen und Basalkörner und schließlich einige Gebilde, die nur einigen wenigen Zelltypen zukommen, wie z. B. die sogenannten Blepharoplasten mancher Protozoen (Abb. 32).

Keinem dieser Gebilde kommt jedoch eine derart ubiquitäre Verbreitung zu, wie dem Kern; die Plastiden fehlen allen tierischen Zellen, Basalkörner kommen nur da vor, wo es Wimpern oder Geißeln gibt und die Centrosomen (resp. deren Äquivalente) scheinen nicht nur den Zellen aller Blütenpflanzen zu fehlen²⁾, sondern sie können auch in vielen tierischen Zellen nicht nachgewiesen werden.

Die Mehrzahl dieser Zellbestandteile bedarf an dieser Stelle keiner ausführlichen Besprechung, da die Beziehungen zwischen ihrem Bau und ihrem Verhalten bei der Fortpflanzung nicht so mannigfaltige sind, wie beim Kern. Es sei also hier — unter Hinweis auf die Abbildungen 8, 10, 11 — nur daran erinnert, daß wir als Chloroplasten die chlorophyllführenden Assimilationsorganellen der autotrophen Pflanzen bezeichnen, als Chromoplasten ähnlich individualisierte Protoplastmakörper, die hauptsächlich Karotin enthalten und als Leukoplasten teils die farblosen Jugendstadien der Chromo- und Chloroplasten, teils aber Plastiden, die, auch wenn sie größer werden, farblos bleiben³⁾ und als Stärkekornbildner fungieren. Die Centrosomen sind jene rätselhaften Gebilde, denen wir eine so wichtige Rolle beim Kernteilungsvorgang zuschreiben dürfen, und die mit ihnen vielleicht wesensverwandten Basalkörner treffen wir an den Stellen, wo die Wimpern oder Geißeln in der Oberfläche der Zelle „verankert“ sind, als knotenartige Verdickungen der Geißelbasis an (Abb. 2a, b).

Von der stofflichen Beschaffenheit der Centrosomen und Basalkörner wissen wir so gut wie nichts. Über die der Chloro-, Chromo- und Leukoplasten sind wir wohl besser orientiert, doch kann an dieser Stelle die einfache Angabe, daß sie — abgesehen von ihrem Gehalt an Farbstoffen — in allen wesentlichen Eigenschaften mit dem Protoplasma übereinstimmen, genügen.

Von der Frage inwieweit alle diese Zellbestandteile nur durch Zweiteilung aus ihresgleichen entstehen, wird weiter unten die Rede sein.

Nach der Ansicht vieler Cytologen gehören zu den Plasten auch die Mitochondrien und der sogenannte Golgiapparat — neben den Chromosomen die Lieblingsobjekte der deskriptiven Cytologie von heute. Es ist nicht so sehr diese Aktualität, welche es angezeigt erscheinen läßt, diese Gebilde hier weniger summarisch abzuhandeln als die anderen Plasten. Vielmehr der Umstand, daß sie von mancher Seite nicht nur als persistente Zellorganellen, die eben so wesentliche Bestandteile der zellulären Organisation darstellen, wie der Kern

1) Die bekanntlich vor allem von R. HERTWIG aufgestellt wurde. Eine eingehendere Diskussion dieser Frage findet sich bei BÉLAŘ 1926 (S. 206ff.).

2) Vgl. jedoch S. 80. Schon hier sei jedoch erwähnt, daß die Centrosomen auch in den Zellen, in denen sie sicher vorhanden sind, nicht immer leicht nachzuweisen sind.

3) Aber unter Umständen doch ergrünen können.

und die an der Entstehung ergastischer Strukturen zumindest beteiligt sind, sondern auch als eventuelle Erbträger angesehen werden.



Abb. 10. *Polytrichum commune* (Laubmoos).

Teil einer Protonemazelle; links der Kern; außerdem liegen im Cytoplasma Chloroplasten, die (etwas dunklere) Stärkeköerner enthalten und stäbchenförmige Mitochondrien. Totalpräparat, mit Jodosmium behandelt.

Vergrößerung 2000 fach. Nach A. MEYER 1920

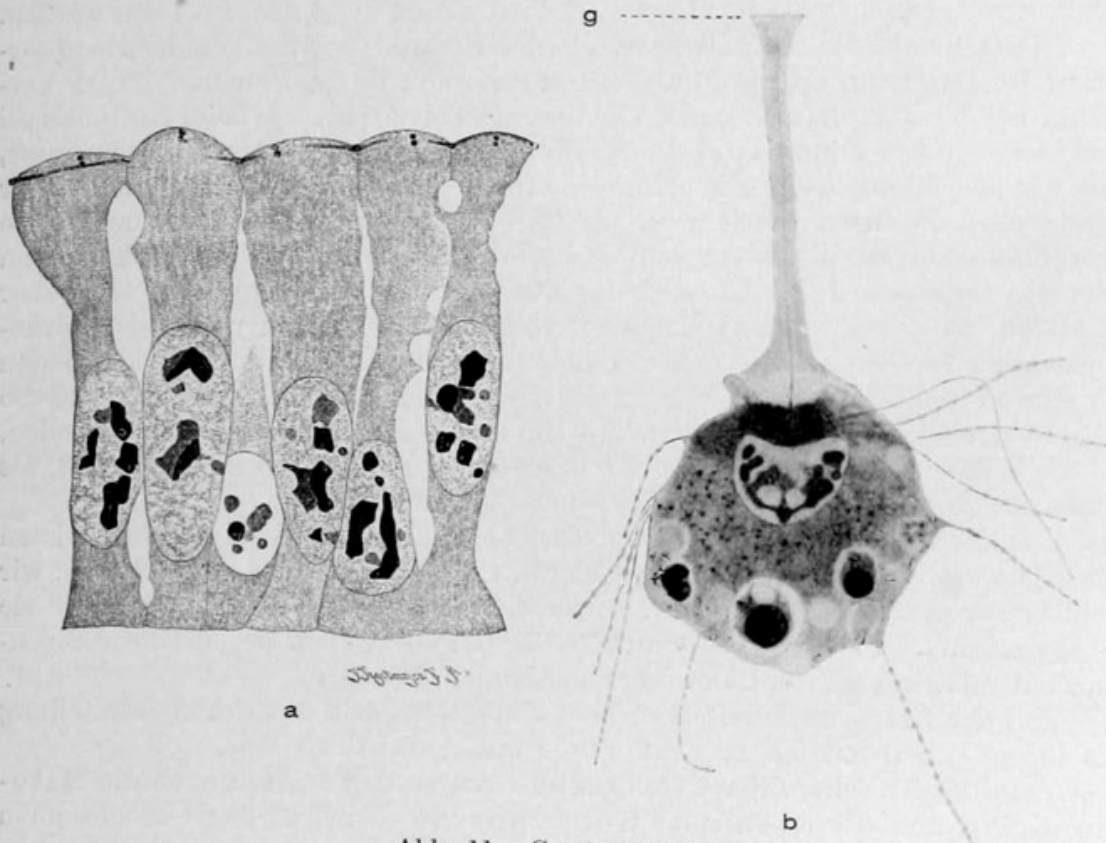


Abb. 11. Centrosomen.

a Epithelzellen des Vorderdarmes eines jungen Entenembryos; nahe der freien Zelloberfläche liegen die sog. Diplosomen. *b* *Dimorpha mutans* (begeißeltes Heliozoon), Habitusbild; die Achsenfäden der Pseudopodien und der (in einer Gallerthülle [*g*] verlaufenden) Vordergeißel entspringen von einem Centrosom, welches dicht an der Kernmembran liegt.

a 2500 fach, *b* 1950 fach vergrößert. *a* nach HEIDENHAIN 1907, *b* Original aus HARTMANN 1925

Als Mitochondrien¹⁾ bezeichnet man kugel- oder stäbchen-, selten netzförmige Partikel einer zähflüssigen Substanz, die im Leben etwas stärker licht-

1) Synonyma: Chondriosomen, Plastosomen, Plastochondrien usw. (vgl. COWDRY 1924). A. MEYER nennt sie „Allinante“ und erblickt in ihnen eiweißartige Reservestoffe.

brechend ist, als das undifferenzierte Cytoplasma und auf Behandlung mit bestimmten Chemikalien in charakteristischer Weise reagiert¹⁾ (Abb. 3b, 6, 10, 12, 17, 41, 64, 94, 97, 98, 136—138). Sie kommen fast in allen Zellarten vor²⁾, manchmal diffus im Cytoplasma verteilt, manchmal jedoch auf mehr oder weniger wohl umschriebene Bezirke beschränkt. Auch ihre Menge ist sehr variabel. Von ihrer chemischen Zusammensetzung weiß man noch nichts Bestimmtes; manche

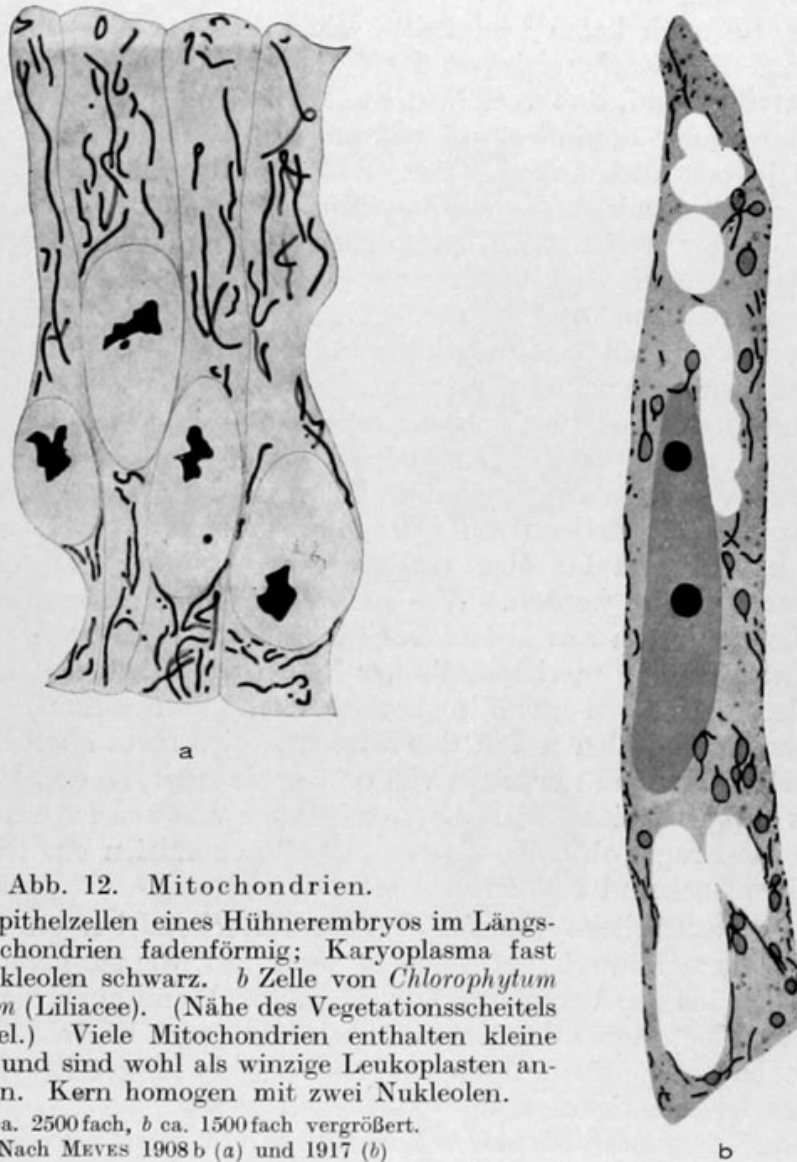


Abb. 12. Mitochondrien.

a Vier Darmepithelzellen eines Hühnerembryos im Längsschnitt; Mitochondrien fadenförmig; Karyoplasma fast homogen, Nukleolen schwarz. *b* Zelle von *Chlorophytum Sternbergianum* (Liliacee). (Nähe des Vegetationsscheitels der Luftwurzel.) Viele Mitochondrien enthalten kleine Stärkeköerner und sind wohl als winzige Leukoplasten anzusprechen. Kern homogen mit zwei Nukleolen.

a ca. 2500fach, *b* ca. 1500fach vergrößert.

Nach MEVES 1908 b (*a*) und 1917 (*b*)

Autoren nehmen an, daß sie in der Hauptsache aus Phospholipin bestehen, während A. MEYER sie als nukleinhaltige Eiweißkörper ansieht. Gelegentlich

1) Sie färben sich vital mit Janusgrün B, sind in Alkohol und Chloroform löslich und sind im fixierten Zustande färbbar mit Säurefuchsin (nach Fixierung mit Kaliumbichromatumsäure) Eisenhämatoxylin und einigen anderen Farbstoffen. Eine ausführliche Darstellung der verschiedenen anderen Reaktionen findet sich bei A. MEYER 1920.

2) Aus dem Faktum, daß sie in manchen Zellen nicht nachweisbar sind, soll hier kein Kapital geschlagen werden; doch bleibt es immerhin beachtenswert, daß SCHERRER (1914) zwar in verschiedenen Meristemzellen von *Anthoceros* Mitochondrien nachweisen konnte, nicht aber in den Scheitelzellen dieses Mooses. Auch andere Forscher (CHAMBERS 1924, LEWIS & LEWIS 1915, WASSERMANN 1920) geben an, daß Mitochondrien „de novo“ (also nicht nur aus ihresgleichen) entstehen können; doch sind diese Angaben meines Erachtens noch mit etwas Zurückhaltung zu beurteilen.

sollen sie gelöste Farbstoffe enthalten. Von ihrem Verhalten bei Zellteilung und Befruchtung wird weiter unten (S. 94 u. Abschnitt X) die Rede sein; hier sei nur so viel gesagt, daß sie nach Ansicht vieler Autoren nur aus ihresgleichen aus Teilung entstehen und bei der Befruchtung von beiden Gameten in die Zygote „mitgebracht“ werden können.

Die weite, fast ubiquitäre, Verbreitung dieser Gebilde legt es nahe, ihnen besondere Bedeutung beizumessen. Worin aber diese zu erblicken ist, darüber herrscht vorläufig noch keine Einigkeit. Viele Autoren halten den Nachweis für erbracht, daß die Mitochondrien an der Bildung ergastischer Differenzierungen teils derart beteiligt sind, daß verschiedene leblose Substanzen, (Fett, Stärke¹), Pigment) in ihnen oder zumindest unter ihrem unmittelbaren Einfluß entstehen. Vielfach wird jedoch auch angenommen, daß die Mitochondrien sich direkt in euplastische Differenzierungen (Stütz-, Muskel- und Neurofibrillen) oder gar in mehr oder weniger persistente Zellorganellen (Chloroplasten, Basalkörner) umwandeln. Während für die Richtigkeit der zuerst angeführten Annahme eine Reihe von gesicherten (wenn auch nicht eindeutigen) Tatsachen spricht (vgl. Abb. 12 b), so muß die an zweiter Stelle genannte Umwandlung von Mitochondrien in euplastische Differenzierungen und Plasten vorläufig als höchst problematisch, um nicht zu sagen unwahrscheinlich, gelten. Bei der Beurteilung der als Belege einer solchen Umwandlung angeführten Befunde ist vor allem zu berücksichtigen, daß es sich bei derartigen Untersuchungen um die Verfolgung von Entwicklungsvorgängen an winzigen, oft an der Grenze der mikroskopischen Sichtbarkeit stehenden Gebilden handelt und daß diese Untersuchungen ausschließlich an fixierten Präparaten durchgeführt werden. Was speziell die Entstehung der Chromatophoren und Leukoplasten aus Mitochondrien anbelangt, so hat neuerdings die eingehende Untersuchung meristematischer Zellen verschiedener Gefäßpflanzen (die nach anderen Angaben nur Mitochondrien enthalten sollten) ergeben, daß in allen untersuchten Fällen neben den Mitochondrien stets auch Leukoplasten vorhanden sind²). Sie sind nur nicht viel größer als diese, so daß sie — speziell bei nicht ganz einwandfreier Fixierung — mit ihnen verwechselt werden können. Damit dürfte die Frage, ob Leukoplasten aus Mitochondrien entstehen können, wohl endgültig verneinend beantwortet sein.

Die relativ ausführliche Behandlung der Mitochondrien an dieser Stelle wurde oben mit dem Hinweis auf die Rolle motiviert, die sie nach der Ansicht mancher Forscher bei der Vererbung spielen sollen. Wenn auch die wichtigsten Stützen dieser „Plastosomentheorie der Vererbung“ erst im Schlußkapitel diskutiert werden sollen, so dürfte doch schon das vorhin Mitgeteilte diese Theorie in einem etwas fragwürdigen Lichte erscheinen lassen.

Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse von den Mitochondrien läßt sich kaum besser charakterisieren, als durch die folgenden Worte COWDRY's, eines der besten Kenner dieser Gebilde: „The positive achievements of the study of mitochondria are as yet somewhat intangible“³).

Von dem sogenannten Golgiapparat⁴) wissen wir noch weniger als von den Mitochondrien. Wir wissen vor allem nicht, in welchem Grad diese Gebilde durch die Methoden, die ihrem Nachweis in der fixierten Zelle dienen, verändert

1) Vielen derartigen Angaben (vgl. PENZA 1912 und MEVES 1917), wenn nicht allen dürfte (soweit sie sich auf Pflanzen beziehen), eine Verwechslung von Mitochondrien und kleinen Leukoplasten zugrunde liegen (vgl. A. MEYER 1920, S. 150).

2) NOACK 1921.

3) COWDRY 1924, S. 331.

4) Synonyma: Apparato reticolare interno, Binnengerüst, Endopegma, Dictyosomen u. a. m. (vgl. COWDRY 1924).

oder entstellt werden. Denn in der lebenden Zelle hat man den Golgiapparat nur in ganz wenigen Fällen¹⁾ beobachten können (dabei allerdings festgestellt, daß er durch die gebräuchlichen Darstellungsmethoden ziemlich naturgetreu erhalten wird). Ja, wir wissen nicht einmal, ob alle die Gebilde, die man als Golgiapparat bezeichnet, tatsächlich gleichartig sind. Denn nach Form und Lage variieren sie viel mehr noch als die Mitochondrien (Abb. 13, 64, 67). Die „typische“ Netzform des Golgiapparates findet sich vorwiegend bei den Wirbeltieren; bei Wirbellosen und Protozoen besteht er meist aus einzelnen Kügelchen oder Stäbchen (Abb. 13). Gemeinsam ist allen diesen Gebilden nur ihr Verhalten gegen gewisse Reagentien²⁾.

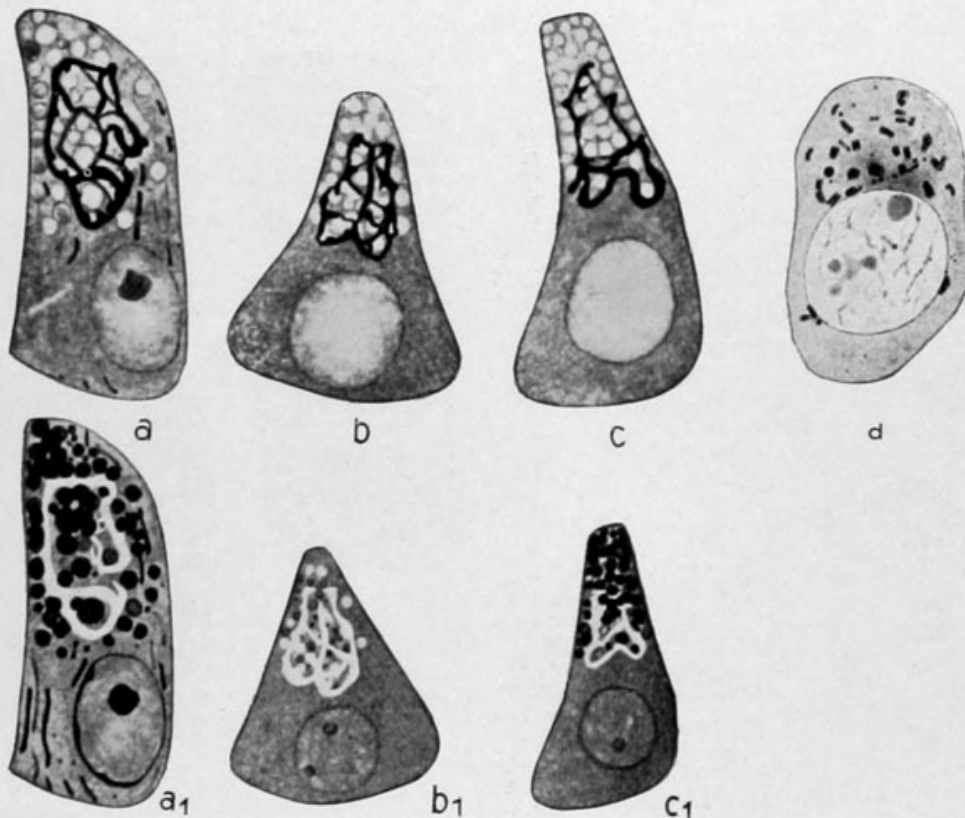


Abb. 13. Golgiapparat.

a—c Pankreaszellen des Meerschweinchens. *a, b, c*: nach Imprägnierung mit Osmiumtetroxyd, die den Golgiapparat schwarz auf hellem Grund erscheinen läßt; unterhalb vom Golgiapparat der fast strukturlos erscheinende Kern. *a₁, b₁, c₁*: dieselben Zellen nach Bleichung und Färbung mit Eisenhämatoxylin: der Golgiapparat erscheint als Lakunensystem. Die (auf *a, b, c* als Vakuolen imponierenden) Sekretkugeln sind schwarz gefärbt; auf *a₁* sind links vom Kern einige der sog. Basalfilamente (Mitochondrien) sichtbar. Vergrößerung nicht angegeben. *d* *Euschistus variolarius* (Wanze), Spermatozyte; oberhalb des Kerns die kurzstäbchenförmigen „Dictyosomen“ (= Golgiapparat), ca. 1840fach vergrößert.

a—c nach COWDRY 1924, *d* nach BOWEN 1920 aus DEPDOLLA 1927

Da zudem bei Pflanzenzellen ein Golgiapparat bis jetzt noch nicht einwandfrei nachgewiesen werden können³⁾, so erscheint es vorderhand überhaupt frag-

1) Bei Spermatozyten von *Helix pomatia* (KARPOVA, AVEL) und *Obisium muscorum* (einem Pseudoskorpion) (SOKOLOV 1926).

2) Sie sind in Alkohol teilweise löslich, mit Osmiumtetroxyd schwärzbar und haben (nach bestimmter Vorbehandlung) große Affinität zu Silbersalzen.

3) GUILLIERMOND glaubt, das sogenannte „Vacuome“ (ein netziges Kanalsystem, welches in pflanzlichen Meristemzellen oft nachweisbar ist, und aus dem die großen Zellsaftvakuolen der älteren Gewebezellen entstehen) mit dem Golgiapparat homologisieren zu

lich, ob dieser Zellbestandteil tatsächlich ebenso allgemein verbreitet ist, wie die Mitochondrien.

Die stoffliche Beschaffenheit des Golgiapparates ist so gut wie unbekannt; in manchen Fällen hat man nachweisen können, daß er relativ dünnflüssig ist, was mit der Tatsache, daß man in „gewöhnlich“ fixierten und gefärbten Zellen sehr oft ein dem Golgiapparat ziemlich kongruentes Kanalsystem beobachten kann (Abb. 13a—c), gut im Einklang steht.



Abb. 14.

a Blattzähne eines Laubblattes von *Rosa*. In den oben gelegenen Zellen verzweigte Lakunen (das sog. Vacuom), die sich mit zunehmendem Alter der Zelle (nach unten zu) in Anthocyanvakuolen umwandeln. *b* Meristemzellen eines Gerstenkeimlings mit imprägnierten Cytoplasmainschlüssen, die von GUILLIERMOND & MANGENOT für Äquivalente des Golgiapparats gehalten werden.

Vergrößerung von *b* ca. 2200fach.

a nach PENZA 1913 aus A. MEYER 1920, *b* nach GUILLIERMOND & MANGENOT 1922a aus COWDRY 1924

Über die Funktion dieser rätselhaften Gebilde wissen wir ebenfalls nichts, obschon an diesbezüglichen Theorien kein Mangel ist¹⁾. Eine gewisse — allerdings noch nicht weiter geklärte — Beziehung des Golgiapparats zur Stoffspeicherung der Zelle scheint durch neuere Arbeiten (NASSONOV 1926) sichergestellt zu sein. Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse sei wieder durch

dürfen (Abb. 14). Doch gelten gegen diese Homologisierung dieselben Bedenken, die oben gegen die Homologisierung der verschiedenen Typen des Golgiapparates tierischer Zellen erhoben wurden.

1) Vgl. die ausführliche Darstellung JACOBS' (1926) und NATH 1926.

zwei Sätze COWDRYS kurz charakterisiert: „In the present state of our knowledge it is unsafe to place too much reliance in the idea, that it (= der Golgiapparat) is strictly homologous in different cells, though within limits which cannot yet be defined it may be generally so . . . The fact that it is relatively larger in the most active stages of cytomorphosis is significant.“ (1924, p. 345.)

Es ist vom Golgiapparat hier mehr der Vollständigkeit halber die Rede gewesen; denn über sein Verhalten bei Zellteilung und Befruchtung ist vorläufig so wenig bekannt, daß wohl noch niemand ernstlich daran gedacht hat, ihm eine Rolle bei der Vererbung zuzuschreiben.

III. Kern- und Zellteilung

1. Karyokinese

Karyokinese der Leukocyten von *Salamandra* als Typus — Zentralspindellose Mitosen — Cormophytentyp — Lebendbeobachtung der Mitose — Kernteilungstypen der Protozoen — Multiple Mitose — Abnormitäten der Mitose: Multipolarität, Restitutionskernbildung, Monaster, Reduplikation, Nichttrennen, Chromosomenelimination

Die Karyokinese (Synonyma: Mitose, indirekte Kernteilung) ist der typische Fortpflanzungsmodus des Kerns.

An Hand der Abb. 15 seien die Hauptzüge dieses Vorgangs, und zwar derjenigen seiner Modifikationen, die für die meisten tierischen Zellen charakteristisch ist, geschildert.

Bei dem gewählten Beispiel, dem Leukocyten des Erdsalamanders, hat der ruhende Kern Ring- oder Nierenform; an seiner Struktur fallen in erster Linie sogenannte Netzknoten — meist randständige Verdichtungen des Karyoplasmas¹⁾ (welches im übrigen nahezu homogen ist — auf. Im Cytoplasma liegt das Centrosom (und zwar meist in der Nähe des Zentrums des Kernringes; hat der Kern Nierenform, dann liegt das Centrosom in der Nähe des Hilus); es besteht aus zwei Kügelchen, die in einer Cytoplasmaverdichtung (Archoplasma) liegen.

Die ersten Anzeichen der beginnenden Teilung werden am Kern sichtbar; im Karyoplasma, welches auf ganz kurze Zeit nahezu homogen wird, differenzieren sich lange gewundene und geschlängelte Fäden heraus, die sich mit den sog. Kernfarbstoffen intensiv färben: die Chromosomen. Der Kern ist damit in das Prophasestadium (*b*, *c*) eingetreten; er hat dabei an Volumen etwas zugenommen. Die Chromosomen (deren Gesamtheit man als Spirem oder Knäuel bezeichnet), verkürzen sich bei weiterem Fortschreiten der Teilung, sie werden dabei dicker und weniger gewunden und sehr bald kann man auch zweierlei feststellen: erstens, daß die Chromosomen nicht einheitlich sind, sondern aus zwei dicht aneinander gelagerten Fäden (Chromosomenhälften) bestehen²⁾; zweitens, daß die meisten Chromosomen Haarnadelform haben und in ganz bestimmter Weise angeordnet sind: nämlich so, daß ihre Umbiegungsstellen dem Teil der Kernperipherie anliegen oder zumindest genähert sind, der dem Zellinnern zugekehrt ist (vgl. auch Abb. 213). Inzwischen hat sich das Centrosom ungefähr in die Zellmitte begeben, das Archoplasma ist verschwunden und die beiden Centrosomenhälften (die man hier auch als Centriolen bezeichnet) haben sich etwas voneinander entfernt. Dabei steht ihre Verbindungslinie ungefähr normal auf die Kreisfläche, in der der größte Durchschnitt des Kernes liegt. (Sieht man also die Teilungsfiguren so, daß der Kern [ohne daß wir mit der Mikro-

1) Sie sind unter Umständen auch im lebenden Kern sichtbar (vgl. Abb. 3d, e). Zum Teil enthalten sie außerdem kleine Nukleolen, die bei Anwendung der meisten gebräuchlichen Färbungen meist durch die stark färbbare Netzknotensubstanz verdeckt werden.

2) Man umschreibt diese Tatsache gewöhnlich mit dem Ausdruck „Spaltung der Chromosomen“ und das läßt es begreiflich erscheinen, daß sich für den feinen Zwischenraum, der zwischen den Chromosomenhälften sichtbar ist, die Bezeichnung „Spalt“ eingebürgert hat, obwohl dieser Zwischenraum alles andere eher ist als ein Spalt.

meterschraube manipulieren] ring- oder nierenförmig erscheint, dann liegen die Centriolen übereinander [Abb. 15e]). Zwischen den auseinanderweichenden Centriolen bildet sich ein heller Raum aus, dessen Gestalt noch am ehesten mit der

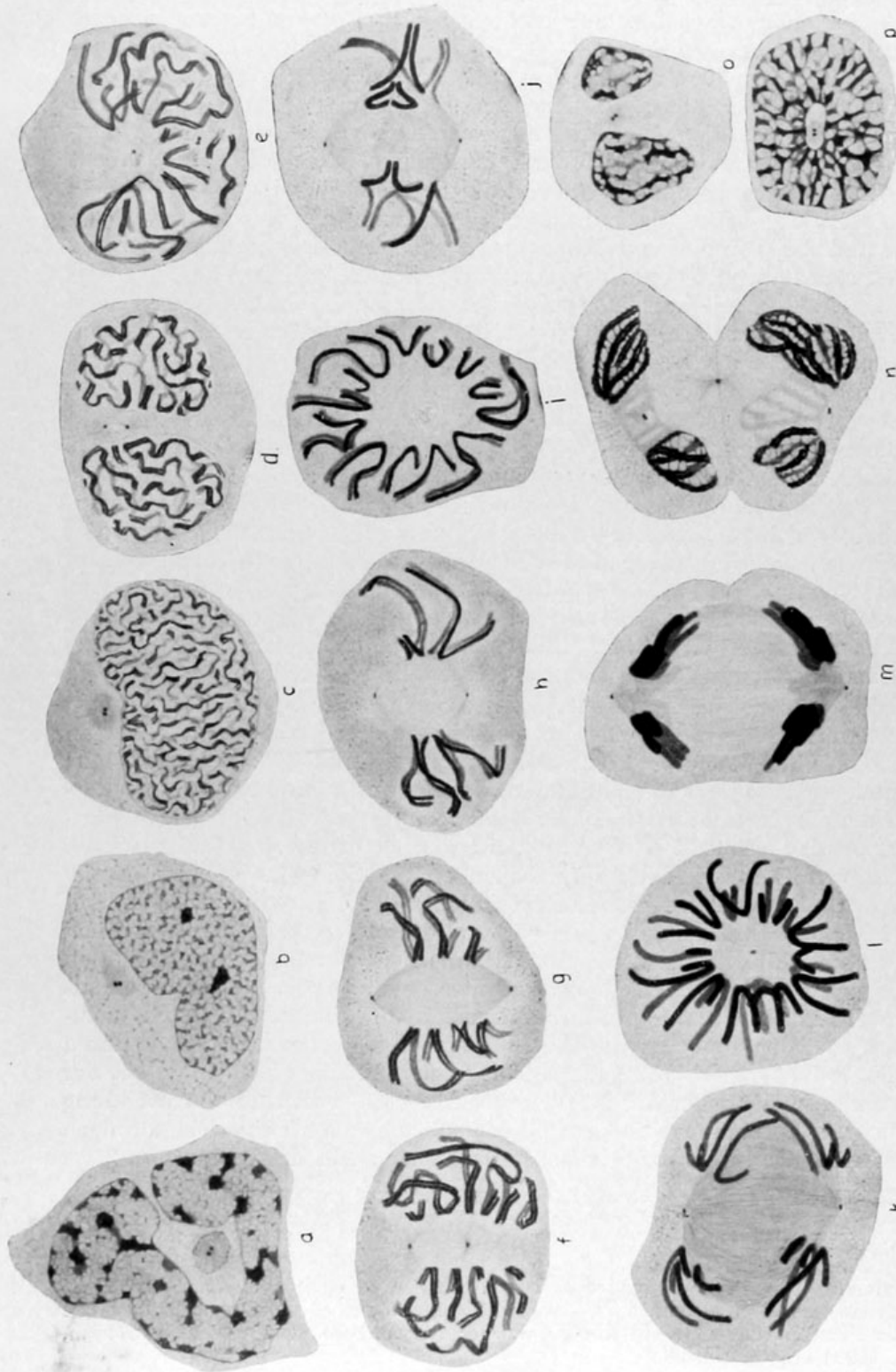


Abb. 15. *Salamandra maculosa*. Kern- und Zellteilung von Leukocyten (aus der Randschicht der Leber), Zentralspindelmitose. *a-c*, *e*, *i*, *l* und *p* Pol-, alles andere Seitenansichten. *a* Interphase; Netzknoten Kern, Centro- (Diplo-)som im Archoplasma. *b-c* Frühe Prophase. *d* Anlage der Zentralspindel. *e-g* Übergang zur Metaphase. *h*, *i* Metaphase. *j-l* Anaphase. *m-p* Telophase. NB. Auf den Polansichten der Äquatorial- und Tochterringe sind nicht alle Chromosomen des diploiden Bestandes ($2n = 24$) zu sehen! Nach Schnittpräparaten (Flemming, 5μ , Eisenhämatoxylin). Vergrößerung ca. 1650fach. Nach BÉLAË 1926

einer Spindel verglichen werden kann: die sogenannte Zentralspindel. Diese wird nun in dem Maß größer (länger und dicker), als sich die Centriolen voneinander entfernen; sehr bald sieht man auch, daß sie von einer Unzahl ganz zarter Fasern durchsetzt ist, die die beiden Centriolen verbinden; der Gestalt der Zentralspindel entsprechend verlaufen die peripher gelegenen Fasern gebogen, die zentral gelegenen geradlinig.

Hat die Zentralspindel eine gewisse Größe erreicht, so treten die Chromosomen zu ihr in Beziehung: die deutliche Abgrenzung zwischen Kern und Cytoplasma verliert sich, und die der Zentralspindel zugekehrten Umbiegungsstellen der Chromosomen legen sich der Zentralspindel dicht an; dabei schließt sich der Chromosomenhaufen zu einem Ring (Abb. 15 e—g, i).

Damit ist der erste Abschnitt der Kernteilung, die Prophase, abgeschlossen und der Übergang zur Metaphase vollzogen. Der Chromosomenring flacht sich etwas ab, und ebnet sich aus, bis die der Zentralspindel anliegenden Chromosomenteile ungefähr in einer auf die Zentralspindelachse normal stehenden Ebene (Äquatorialebene) liegen. (An geeigneten Repräsentanten dieses Kernteilungstyps kann man feststellen, daß die Zentralspindel von einem Mantel von feinen Fibrillen [Mantelfasern] umgeben ist, der die Umbiegungsstellen der Chromosomen mit den Centriolen verbindet.)

In diesem Stadium verharrt die Kernteilungsfigur (wie man die Gesamtheit von Chromosomen, Spindel und Centrosomen nennt) eine Weile. Sodann tritt sie in das nächste Stadium, die Anaphase ein. Die beiden Hälften jedes Chromosoms entfernen sich voneinander und bewegen sich auf je einen der Spindelpole zu; dabei eilen die Umbiegungsstellen der Chromosomen deren Enden voran, so daß es den Anschein hat, als würden die Mantelfasern, welche an den Umbiegungsstellen „inserteren“, die beiden Hälften jedes „Mutterchromosoms“ auseinander ziehen (Abb. 15 j, k). Mit dem Auseinanderweichen der Tochterchromosomen hält eine Verlängerung der Zentralspindel Schritt.

Sobald sich die beiden Tochterchromosomen- oder Spalthälftengruppen (Tochtersterne¹) völlig voneinander getrennt haben, rücken sie etwas näher an die Spindelpole heran und bald darauf hört ihre „disjunktive“ Wanderung auf; die Kernteilung tritt jetzt in das Stadium der Telophase. In jedem Tochterstern rücken die Chromosomen dichter zusammen, ihre Schenkel legen sich aneinander, so daß schließlich die gegenseitige Abgrenzung der Chromosomen schwer zu verfolgen ist. Nunmehr schwinden die Spindelfasern, welche die Centrosomen mit den Tochtersternen verbinden²), das Centrosom teilt sich und bildet wieder eine Strahlung aus (die während des Metaphasestadiums deutlich sichtbare Polstrahlung ist inzwischen auf kurze Zeit sehr undeutlich geworden und zwar gerade während der Teilung des Centrosoms). Der Tochterstern wandelt sich nunmehr in den Tochterkern um: zwischen den Chromosomen treten Vakuolen auf, welche den Tochterkern (der sich offenbar gegen das Cytoplasma durch eine Membran abgegrenzt hat) aufblähen; dabei nimmt die Färbbarkeit der Chromosomen immer mehr ab, ihre Umrisse verwischen sich durch Ausbildung von Zacken und Verbindungsbrücken und schließlich haben wir einen ringförmigen Kern vor uns, der im Prinzip genau so gebaut ist, wie der „Ruhekern“, an

1) So genannt im Gegensatz zum „Mutterstern“, wie man früher den Chromosomenring des Metaphasestadiums nannte.

2) Der zwischen den Tochterzellen gelegene Teil der Zentralspindel (Spindelmittelstück oder Stemmkörper) wird etwas später durch die inzwischen einschneidende Zellteilungsfurche wie eine Garbe eingeschnürt und dann bald resorbiert; bei anderen Zellarten bildet sich an der Einschnürungsstelle ein Knoten, welcher als sog. Zellkoppel (vgl. Abb. 137 k, m, 138 a—d, 150 a) erhalten bleibt.

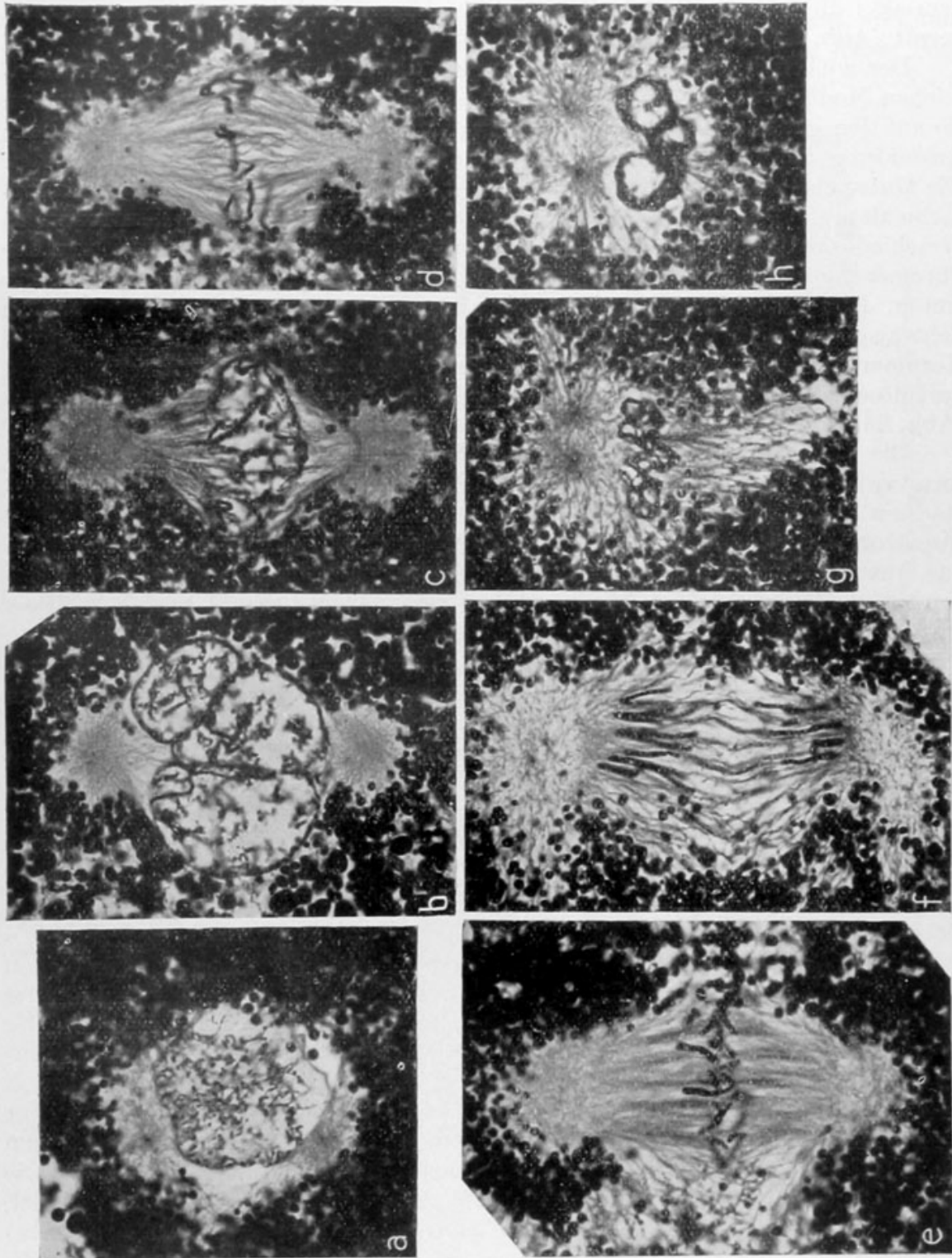


Abb. 16. *Amblystoma tigrinum* (Axolotl [Amphibium]). Kernteilung der Blastomeren des Blastulastadiums. Mitose ohne Zentralspindel.

a frühe, *b* späte Prophase (Kerngrundsubstanz gerinnseelig gefällt!). *c* Übergang zur Metaphase. *d* Metaphase. *e* Frühe Anaphase (oben: Teilung des Centrosoms). *f* Späte Anaphase. *g, h* Telophase, die Tochtercentrosomen entfernen sich voneinander (= Übergang zur nächsten Prophase) (vgl. *f*–*h* mit Abb. 42). NB. Nur auf *c* und *d* ist das Centrosom in beiden Astrosphären sichtbar; in allen übrigen Abbildungen ist es in der oberen Astrosphäre zu suchen. Mikrophotographien nach Schnitten (Kaliumbichromateisessig, 6 μ , Eisenhämatoxylin).

Vergrößerung 560fach. Nach BÉLAŘ 1926

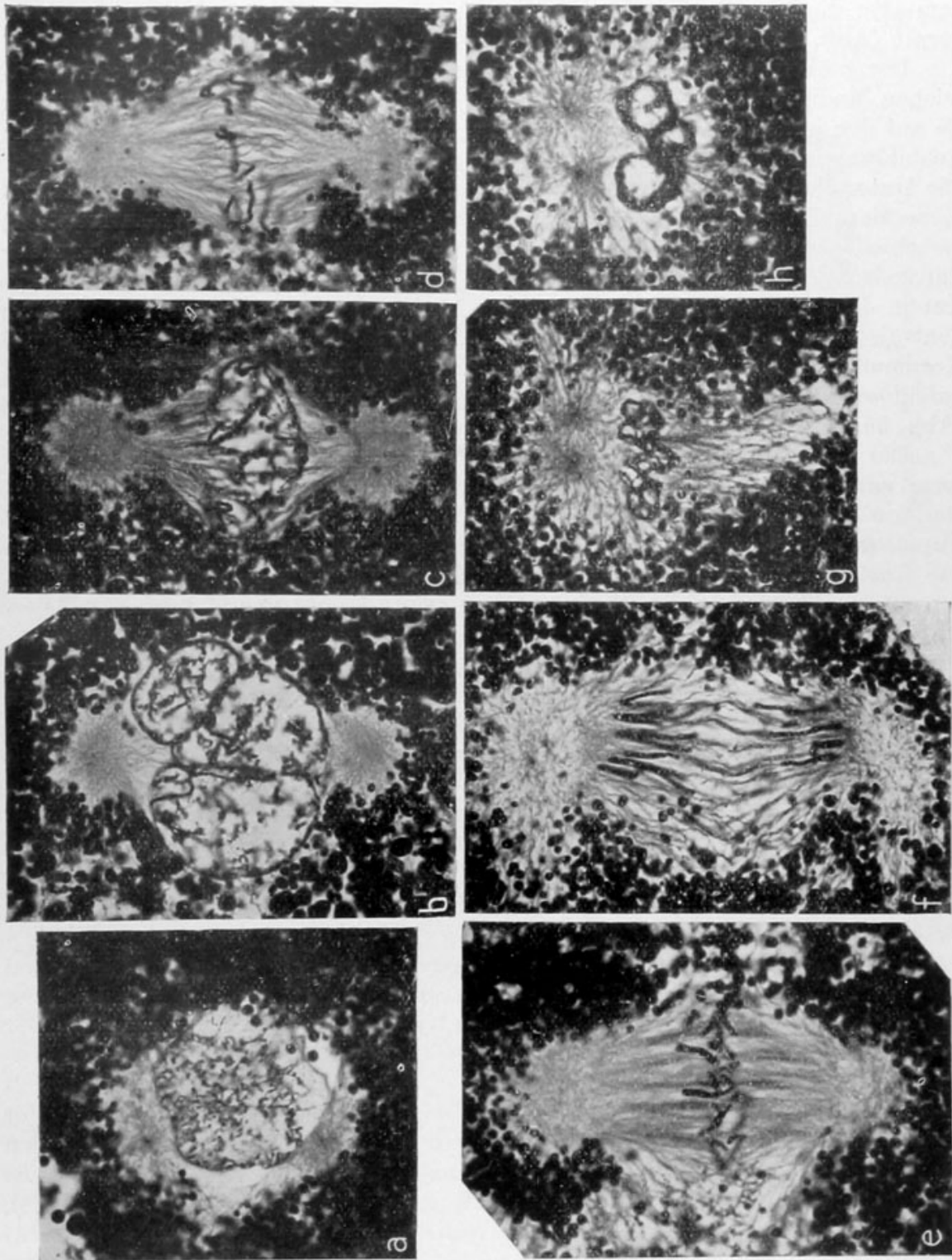


Abb. 16. *Amblystoma tigrinum* (Axolotl [Amphibium]). Kernteilung der Blastomeren des Blastulastadiums. Mitose ohne Zentralspindel.

a frühe, *b* späte Prophase (Kerngrundsubstanz gerinnselig gefällt!). *c* Übergang zur Metaphase. *d* Metaphase. *e* Frühe Anaphase (oben: Teilung des Centrosoms). *f* Späte Anaphase. *g, h* Telophase, die Tochtercentrosomen entfernen sich voneinander (= Übergang zur nächsten Prophase) (vgl. *f—h* mit Abb. 42). NB. Nur auf *c* und *d* ist das Centrosom in beiden Astrosphären sichtbar; in allen übrigen Abbildungen ist es in der oberen Astrosphäre zu suchen. Mikrophotographien nach Schnitten (Kaliumbichromateisessig, 6 μ , Eisenhämatoxylin).

Vergrößerung 560fach. Nach BÉLAŘ 1926

dem aber die Lage der Netzknoten die ehemalige Orientierung der Chromosomen verrät (Abb. 15, o, p).

Der soeben geschilderte Kernteilungstyp repräsentiert nur eine der zahlreichen Modifikationen der Karyokinese, die jedoch sämtlich — so verschieden sie auf den ersten Blick auch erscheinen mögen — zweierlei gemeinsam haben: Ausbildung und Teilung von Chromosomen und Ausbildung einer Spindel. Die Unterschiede dieser verschiedenen Kernteilungstypen beruhen in der Hauptsache darauf, daß der „achromatische Apparat“ (Spindel und Centrosomen) verschiedenartig ausgebildet sein kann, ferner auf der verschiedenen Form der Chromosomen und der Art, wie die Chromosomen zu der Spindel in Beziehung treten. Es gibt Kernteilungen mit und solche ohne sichtbare Centrosomen, eine Zentralspindel kann vorhanden sein oder auch fehlen und schließlich kann die Kernmembran¹⁾, statt sich — wie bei unserem Beispiel — in der späten Prophase aufzulösen, während des ganzen Verlaufs der Kernteilung erhalten bleiben (Abb. 25, 26).

Die Form der „fertigen“ Chromosomen kann zwischen Faden- und Kugelform variieren (Abb. 27, 153, 161 e, g, 200 a, 254); sie können im Metaphasenstadium bald zu einem Ring oder (was öfter der Fall ist) zu einer Platte (Äquatorialplatte: Abb. 25 e, g, 161, 254) angeordnet sein, endlich kann sich auch das Auseinanderweichen der Tochterchromosomen (deren Gesamtheit man allgemein als Tochterplatten bezeichnet), und ihre Umwandlung in den Tochterkern auf verschiedene Weise abspielen.

Diese Varianten der Ausbildung der einzelnen „Bestandteile“ der karyokinetischen Figur und ihres Verhaltens können nun in der verschiedensten Weise miteinander kombiniert sein und daraus resultiert die ungeheure Mannigfaltigkeit der indirekten Kernteilung. Man kann diese Mannigfaltigkeit klassifizieren und in Typen auflösen; doch nur, indem man künstliche Abgrenzungen errichtet, denn fast alle diese Typen sind durch Übergänge miteinander verbunden. Dieser Umstand darf als eine der stärksten Stützen der Annahme, daß alle mitotischen Kernteilungen wesensgleiche Vorgänge sind, gelten.

Auf die soeben andeutungsweise berührten Varianten der verschiedenen Details der Karyokinese soll erst später eingegangen werden und auch nur insofern, als sie von prinzipieller Bedeutung erscheinen. Hier sollen nur die beiden Typen der Mitose, denen neben dem Zentralspindeltyp die größte Verbreitung zukommt, an der Hand der Abbildungen 16 und 17 kurz skizziert werden. Der erste dieser Typen, den man vielleicht als „zentralspindellose Centrosomenmitose“ bezeichnen kann, unterscheidet sich von der Zentralspindelmitose durch das Fehlen der Zentralspindel (Abb. 16). Die Centrosomen weichen auseinander und nehmen den Kern in die Mitte (vgl. auch Abb. 20 i—k, a, b); zwischen ihnen und den Chromosomen bildet sich auch eine Spindel aus, die jedoch, wie wir weiter unten sehen werden, möglicherweise nicht mit der Zentralspindel, sondern mit der Gesamtheit der Mantelfasern zu homologisieren ist. Dementsprechend ordnen sich die Chromosomen in der Metaphase nicht zu einem Ring, sondern zu einer Platte (Äquatorialplatte) an. Der weitere Verlauf der Mitose ist von dem der Zentralspindelmitose prinzipiell nicht verschieden.

Der dritte Haupttypus, die Cormophytenmitose (Abb. 17) gleicht der zentralspindellosem Centrosomenmitose fast in allen Punkten; doch fehlen sichtbare Centrosomen. Auch ist mit diesem Typ bei den Cormophyten (er kommt nämlich außerdem auch bei vielen Thallophyten, Protozoen und im Tierreich vor: die

1) Dieser Ausdruck sei hier wie im folgenden nur als kurze Bezeichnung für die distinkte Abgrenzung des Kernes gebraucht.

Reifungsteilungen vieler Eier gehören z. B. zu diesem Typus [Abb. 70a—d, 133f] meist eine besondere Modifikation der Plasmotomie (Zellplattenbildung; siehe weiter unten S. 91) verknüpft. Das hier gewählte Beispiel dieser Kern-

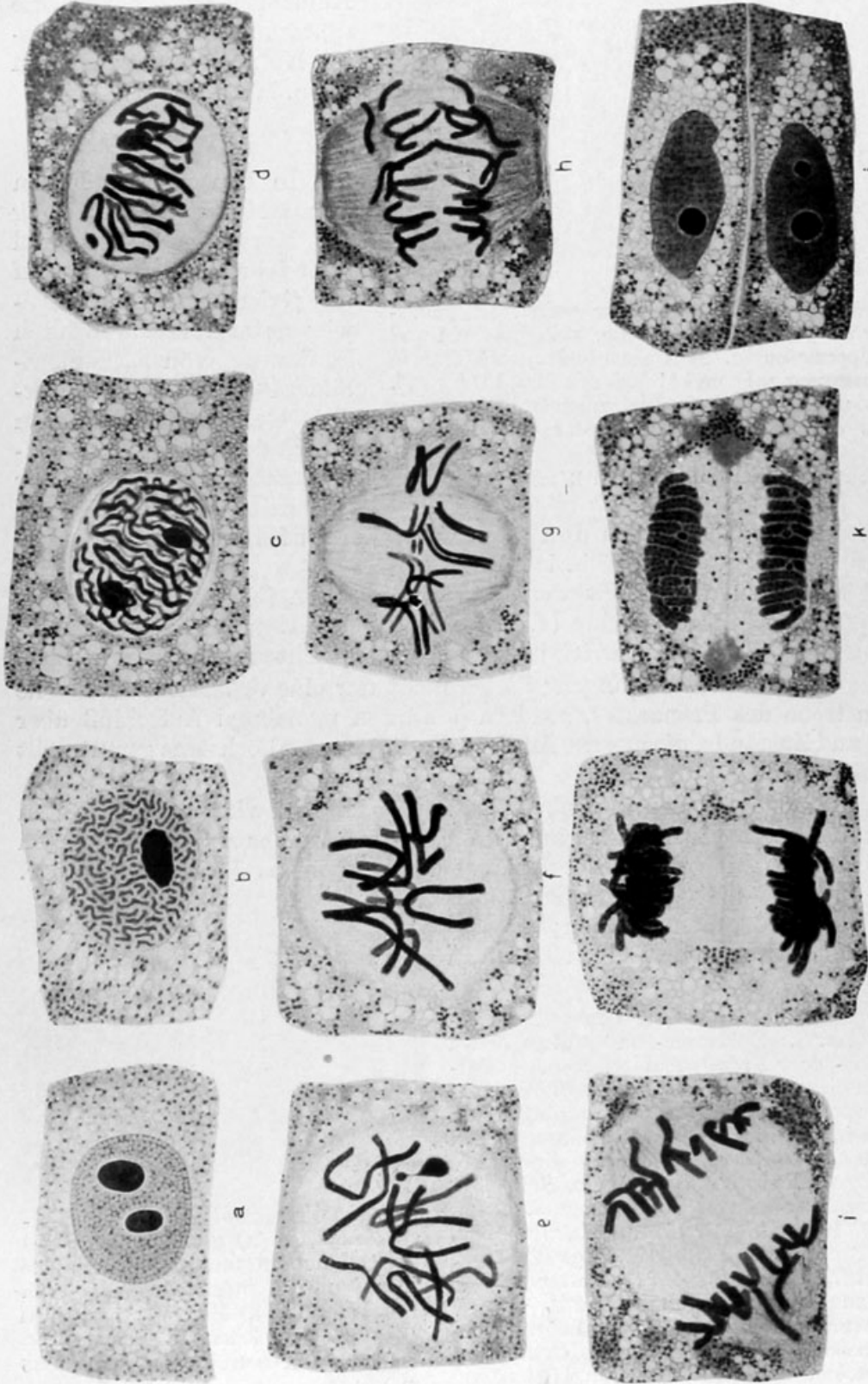


Abb. 17. *Allium cepa*. Kern- und Zellteilung von (peripher gelegenen) Meristemzellen der Wurzelspitze (vgl. mit Abb. 6 und Abb. 41).
a Interphase. *b, c* Prophase. *d—e* Übergang zur Metaphase. *f* Metaphase. *g—i* Anaphase. *j—l* Telophase. Nach Schnittten (Flemming, 6 μ , Eisenhämatoxylin).
 Vergrößerung ca. 1650 fach. Nach BÉLAR 1926

teilungsmo-
 difikation gibt uns auch Aufschluß über das Schicksal der Nukleolen: sie verschwinden während des Übergangs von der Pro- zur Meta-
 phase (Abb. 17e); in der Telophase tauchen zwischen den dichtgedrängten

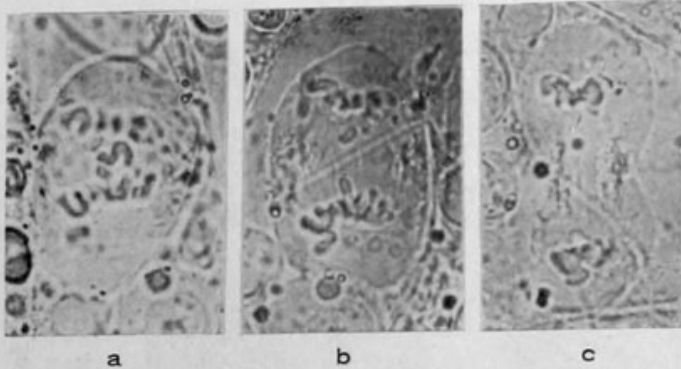


Abb. 18. *Stenobothrus lineatus* (Heuschrecke). 3 Teilungsstadien (frühe und späte Anaphase, Telophase) ein und derselben Spermatocyte. Man beachte das nachhinkende Chromosomenpaar auf *a* und *b*! Vgl. mit Abb. 137 *f, g, h, l*. Mikrophotographien nach dem lebenden Objekt (*b* etwa 5 Minuten, *c* etwa 15 Minuten später aufgenommen als *a*).

Vergrößerung ca. 680fach. Nach BÉLAŘ 1927

einzelne Stadien, sondern auch den gesamten Verlauf des Kernteilungsvorgangs beobachten¹⁾ (Abb. 18, 19).

Meist sieht man dann weit weniger Details, als in fixierten Präparaten; einige besonders günstige Objekte (z. B. *Euglypha* oder Heuschreckenspermatocyten) lassen jedoch fast ebensoviel, ja in mancher Hinsicht sogar mehr erkennen.

Solche „Lebendbeobachtungen“ bieten nicht nur eine verlässliche Kontrolle der Lebenstreue des Präparates, sondern gewähren manchmal Aufschluß über Vorgänge und Zustände, die aus der Analyse des Präparates höchstens gemutmaßt werden können.

Vor allem hat die Lebendbeobachtung ergeben, daß wir (in den meisten Fällen) den Erhaltungszustand der auf dem Meta- und Anaphasestadium fixierten Chromosomen als nahezu völlig naturgetreu ansehen dürfen (vgl. fotogr. Tafel I 1—5). Dasselbe gilt für die Gestalt der Spindel und der Centrosomen; letztere konnten allerdings nur in wenigen Fällen in

1) Objekte, die eine solche Beobachtung gestatten, sind z. B.: Epidermis- und andere Zellen junger Molch- oder Erdsalamanderlarven, in Furchung befindliche Nematodeneier, Ascariseier (zentrifugiert), Spermatozyten von Schmetterlingen und Heuschrecken, in Gewebskultur gezüchtete Zellen verschiedener Wirbeltiere, zahlreiche Protozoen, Staubfadenhaarzellen von *Tradescantia*, *Spirogyra*-Zellen, Samenanlagen von Orchideen u. a. m. (cf. BÉLAŘ 1926, 1927, CHODAT 1924, FLEMMING 1882, LEWIS & ROBERTSON 1916, LUNDEGARDH 1912, MARTENS 1927, SAKAMURA 1927, SCHAEDE 1925, STRASBURGER 1880, ZIMMERMANN 1923). Es sei auch hier hervorgehoben, daß solche Lebendbeobachtungen schon vor langer Zeit von den Begründern der Cytologie angestellt worden sind (BÜTSCHLI 1875, FLEMMING 1878, STRASBURGER 1880).

Chromosomen mehrere kleine Nukleolen wieder auf, die später miteinander zu größeren Nukleolen verschmelzen (Abb. 17, *k, l*).

In den meisten Fällen ist man für die Beobachtung der Karyokinese — zumal ihrer feineren Details — auf das fixierte Präparat angewiesen; ihr Ablauf muß durch Seriierung von „Momentbildern“ rekonstruiert werden. Gelegentlich kann man jedoch der Karyokinese richtig zuschauen, d. h. an der lebenden Zelle nicht nur

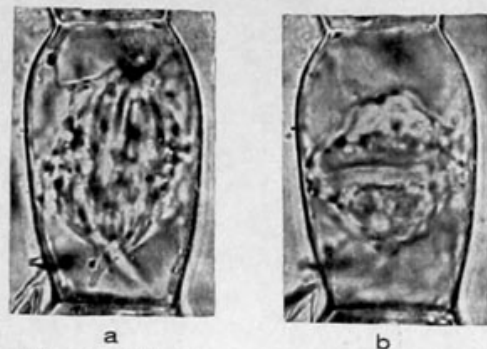


Abb. 19. *Tradescantia virginica*. Mittlere Anaphase (*a*) und Telophase (*b*) der Teilung ein und derselben Zelle eines jungen*) Staubfadenhaars (vgl. Abb. 17 *h* und *k*). Mikrophotographien nach dem lebenden Objekt.

Vergrößerung ca. 600fach. Nach SCHAEDE 1925

*) Viel jünger, als das auf Abb. 3 *a* abgebildete Haar.

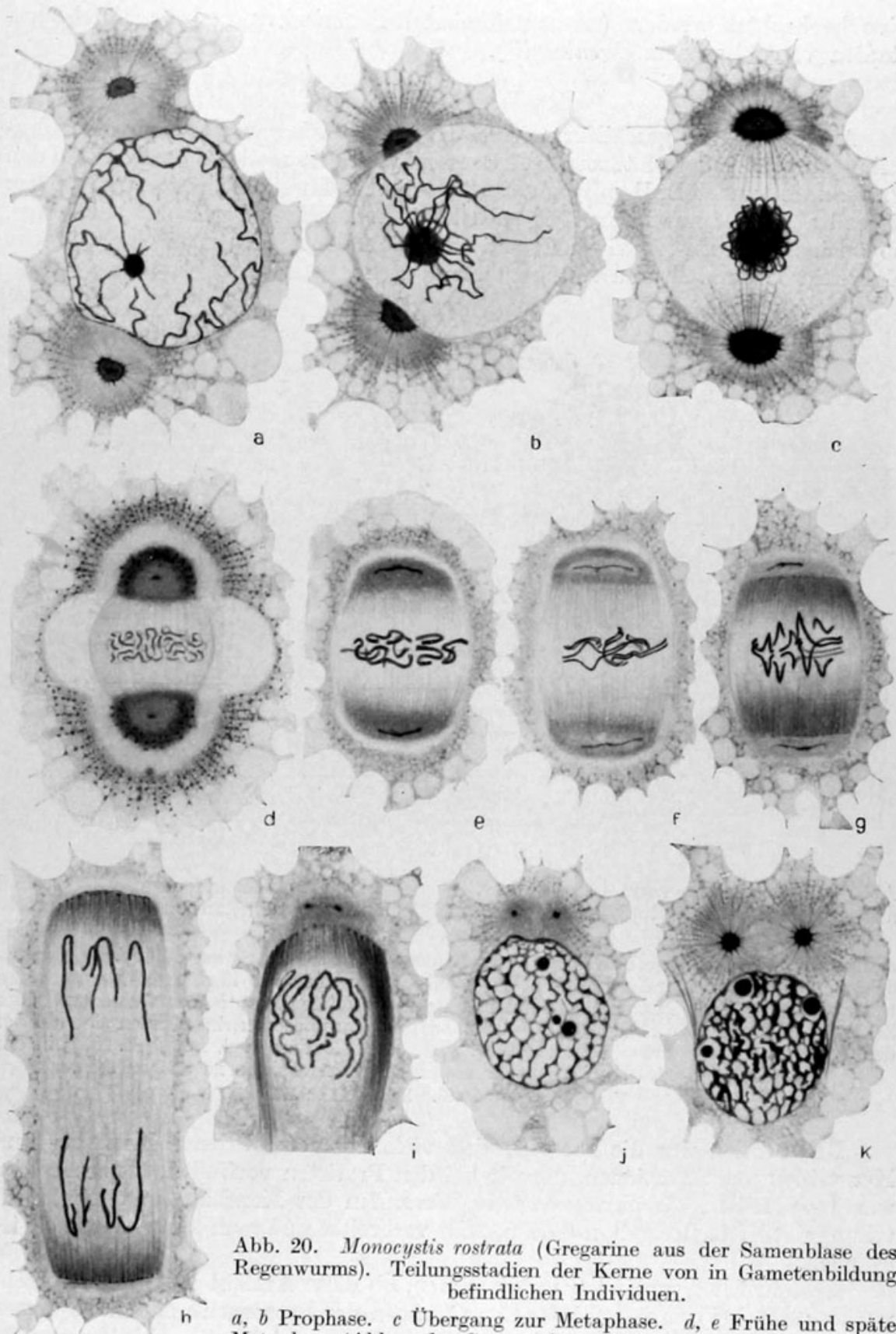


Abb. 20. *Monocystis rostrata* (Gregarine aus der Samenblase des Regenwurms). Teilungsstadien der Kerne von in Gametenbildung befindlichen Individuen.

a, b Prophase. *c* Übergang zur Metaphase. *d, e* Frühe und späte Metaphase (Abbau der Centrosphäre; Sichtbarwerden des Chromosomenspalts). *f—h* Anaphase (Maximum der Reduktion des Centrosoms; hier erfolgt wahrscheinlich seine Teilung; vgl. Abb. 120 *k, l* und 131 *b*). *i—k* Telophase.

Vergrößerung ca. 1850fach. Nach Schnittpräparaten von K. MULSOW.
Nach BÉLAR 1926

vivo beobachtet werden (an zentrifugierten *Ascariseiern* und an Furchungsstadien von *Mesostoma ehrenbergii*¹⁾.

Auf die vorhin geschilderten drei Haupttypen lassen sich nun die Kernteilungsvorgänge der Metazoen und Cormophyten fast restlos aufteilen. Bei den Protozoen und Thallophyten ist jedoch die Mannigfaltigkeit weit größer; sie soll aber hier nur insoweit Berücksichtigung finden, als sie mit der Frage, ob auch bei diesen niedrigen Organismen die Kernteilung stets eine typische Karyokinese darstellt, im Zusammenhang steht.

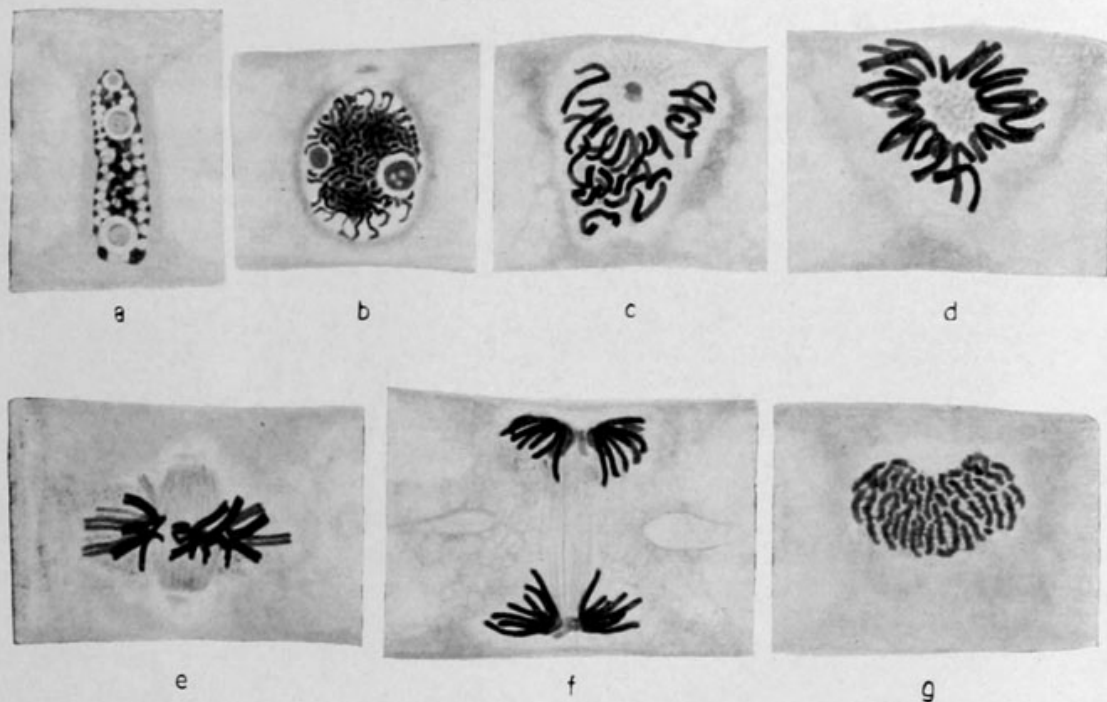


Abb. 21. *Navicula peregrina* (Diatomee). Kernteilung (Zentralspindelmitose). Es sind nur Ausschnitte des Cytoplasmaschlauches gezeichnet. *e, f* Seitenansichten, alles andere Polansichten.

a Interphase. *b* Prophase, Auftreten der Centrosphäre. *c* Übergang zur Metaphase, Centrosphäre geteilt; die in der Zeichnung heller gehaltene Centrosphäre liegt im Präparat ca. $2\ \mu$ tiefer als die obere. *d* Metaphase in Polansicht; in der Mitte die optischen Querschnitte der Zentralspindelfasern. *e* Frühe, *f* späte Anaphase; die Chromosomenringe haben sich auf der dem Beschauer zugekehrten Seite geöffnet. *g* Frühe Telophase (vgl. mit Abb. 213); in der Kernbucht dürfte die unsichtbar gewordene Centrosphäre zu suchen sein.

Vergrößerung 1650 fach. Nach BÉLAŘ 1926

Bekanntlich war die Ansicht, daß viele der verschiedenen Kernbau- und Kernteilungsmodifikationen, die wir bei den Protisten vorfinden, als mehr oder weniger primitiv, als phylogenetische Vorstufen des Kernbaus und der Kernteilung der Vielzeller gelten dürfen, sehr verbreitet und man kann sagen: sie ist es noch.

Ausführlich diskutiert kann die Frage, ob diese Ansicht zutrifft, hier nicht werden; daß bei den verschiedensten Gruppen der Protozoen und Thallophyten vollkommene typische Karyokinesen vorkommen, zeigen die Abbildungen 20 bis 26. Daß auch anfangs ganz aberrant erscheinende Kernteilungstypen bei genauer Analyse die typischen Charakterzüge der Mitose erkennen lassen, geht

1) BOVERI 1900, BRESSLAU 1909.

aus der Abbildung 27 hervor. Andererseits aber kennen wir eine ganze Reihe von Protistenkernteilungen, die in ganz wesentlichen Punkten von der typischen Karyokinese abzuweichen scheinen (Abb. 28 bis 32). Daß auch für diese Typen, die früher vielfach als primitiv oder gar als Übergangsstufen zwischen Mitose und Amitose bezeichnet wurden (und auch noch werden), eine Zurückführung

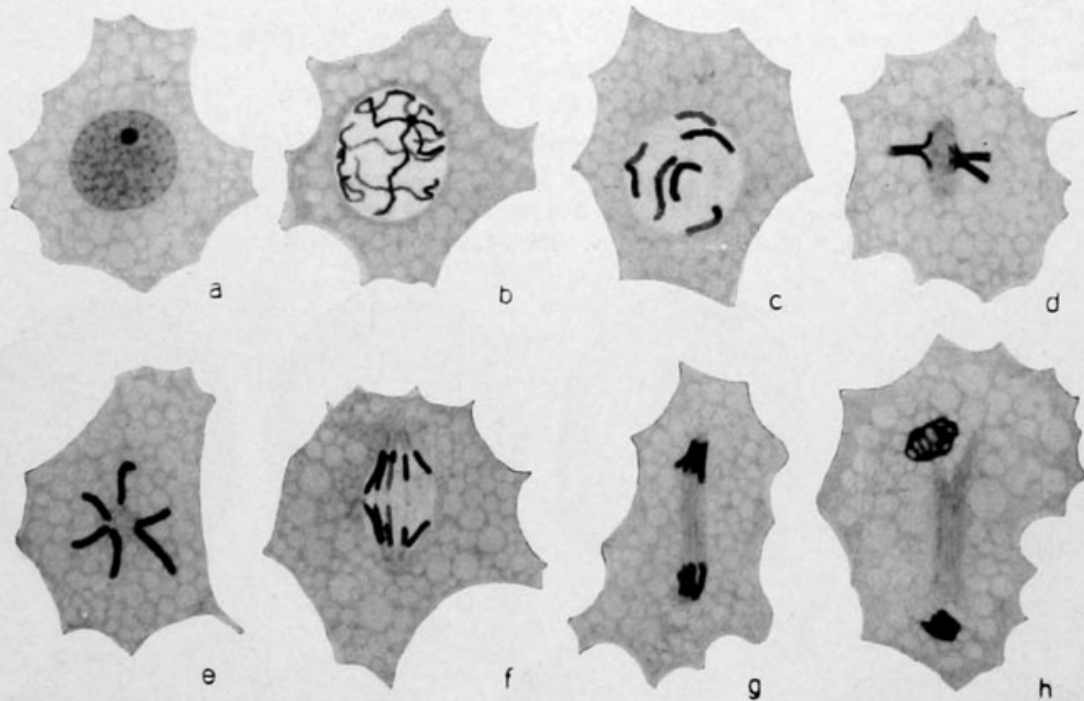


Abb. 22. *Sphaeromyxa sabrazezi* (Myxosporid aus der Gallenblase des Seepferdchens). Kernteilung (im Pansporoblasten).
 a Ruhekern. b, c Prophase. d Metaphase in Seitenansicht, e dito in Polansicht. f Mittlere Anaphase. g, h Telophase.
 Vergrößerung 3300 fach. Nach BÉLAŘ 1926

auf das (aus der Gesamtheit der typischen Mitosen abgeleitete) typische Mitosenschema nicht nur im Bereich der Möglichkeit liegt, sondern uns durch gewisse Tatsachen direkt nahegelegt wird, habe ich 1926 ausführlich darzulegen versucht und muß hier diesbezüglich auf meine dortigen Ausführungen verweisen.

Hier kann ich mich nur darauf beschränken, einige der Umstände, welche die Aberranz vieler Protistenmitosen bedingen, kurz zu erwähnen.

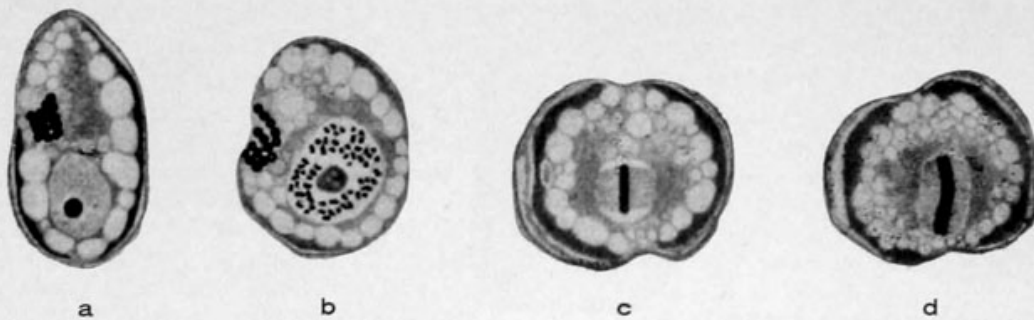


Abb. 23. *Cryptomonas ovata* (Flagellat). Kernteilung (es sind die ganzen Individuen dargestellt).
 a Habitusbild (Seitenansicht), links oberhalb vom Kern die sog. Schlundtapete; Geißeln unsichtbar. b Späte Prophase, Beginn der Auflösung des Karyosoms. c Metaphase (centrosomenlose Tonnenspindel) vom Oralpol (in a oben gelegen) gesehen, Chromosomen kugelig, winzig. d Frühe Anaphase, von der Ventralseite (in a links) gesehen.
 Vergrößerung ca. 1650 fach. Nach BÉLAŘ 1926



a

b

Abb. 24. *Closterium Ehrenbergi* (Desmidiacee). Kernteilung.

a Kern in Prophase (Zerfall des Nukleolus). b Frühe Anaphase (durch die Fixierung dürften die meisten Fasern der breiten Tonnenspindel zerstört worden sein).

a 1800fach, b 2400fach vergrößert. Nach LUTMAN 1911 aus BÉLAŘ 1926

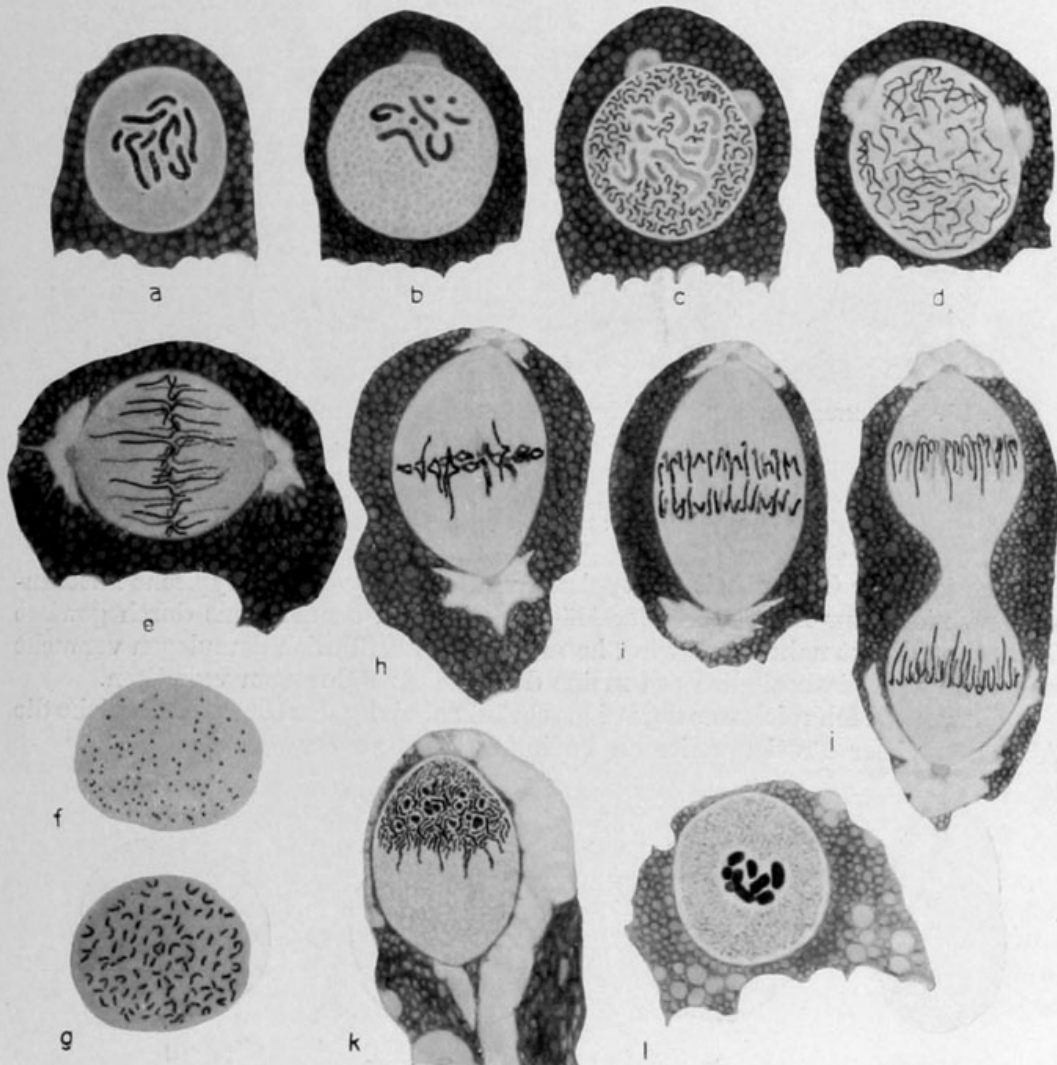


Abb. 25. *Euglypha spec.* (Thecamöbe). Kernteilung (außer dem Kern ist nur ein Teil des Cytoplasmas, das sog. Chromidium, dargestellt). Beispiel einer ganz intranukleär verlaufenden Mitose.

a Ruhekern mit wurstförmigen Nukleolen. b—d Prophase, Auftreten der Centrosphären. e Metaphase. f und g dito in zwei verschiedenen Polansichten (f bei Einstellung auf die freien Enden der Chromosomen, g bei Einstellung auf den Spindeläquator). h—j Anaphase und Kerndurchschnürung; man beachte das Längenwachstum der Chromosomen! k—l Telophase; Verteilung der Chromosomen im Kernraum und Auftreten der Nukleolen.

Vergrößerung 1300fach. Nach BÉLAŘ 1926

Einer dieser Faktoren kann aus den Abbildungen 27, 28, 29 abgelesen werden: das Zurücktreten mancher Teile des achromatischen Apparates gegenüber

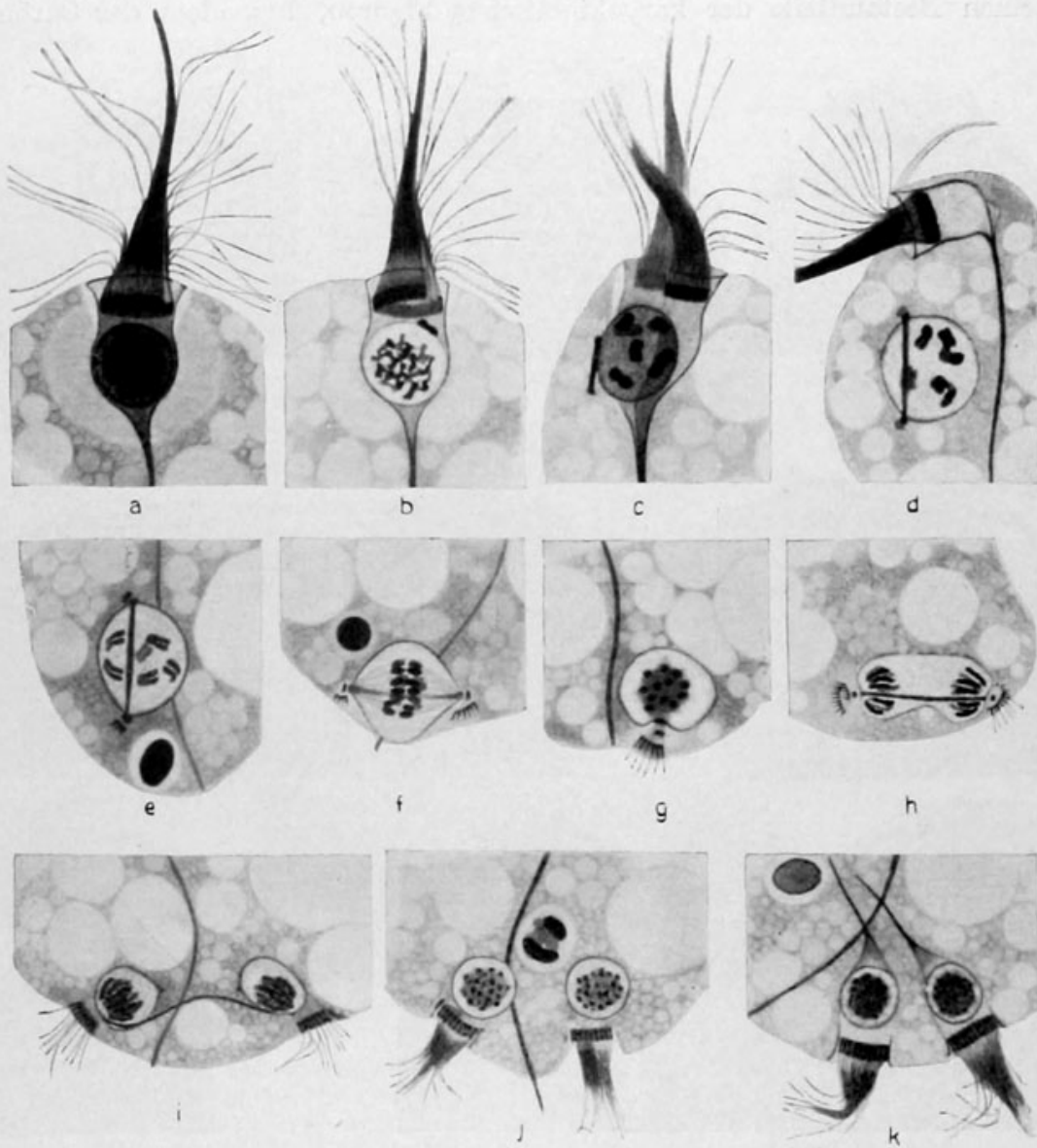


Abb. 26. *Lophomonas blattarum* (Flagellat aus dem Enddarm der Küchenschabe), Kernteilung. Beispiel einer völlig intranukleär verlaufenden Zentralspindelmitose und der mit der Kernteilung verknüpften Neubildung von ergastischen Gebilden.

a—d sind Ausschnitte aus dem Vorderende, *e—k* solche aus dem Hinterende. *a* Interphase; der Kern liegt in einem Kelch, der sich nach unten in einen Achsenstab fortsetzt. Oberhalb des Kerns ein Kranz von Basalkörnern, von denen die Geißeln entspringen. *b* Frühe Prophase, Auftreten des Centrosoms. *c, d* Späte Prophase; der Kern schlüpft aus dem Kelch*) heraus und wandert ans Hinterende des Tieres; das Centrosom hat sich in ein Stäbchen, die Zentralspindel umgewandelt. *e* Metaphase; in der Nähe der Centrosomen (Zentralspindelenden) sprossen neue Geißelschöpfe hervor. *f* Anaphase, *g* dito in Polansicht. *h* Späte Anaphase, beginnende Kerndurchschnürung. *i—k* Telophase, Ausbildung der neuen Fibrillenkelche. Die Zellteilung folgt etwas später nach.

Vergrößerung 1850fach. Nach BÉLAŘ 1926

*) Der samt dem Achsenstab später resorbiert wird.

der Masse der Chromosomen. Dies kann so weit gehen, daß der achromatische Apparat überhaupt nicht nachweisbar ist, obwohl wir seine Existenz aus dem

Vergleich von einander offenbar nahestehenden Kernteilungstypen erschließen dürfen¹⁾.

Als zweiter Faktor wäre zu nennen: besondere Lagerungsverhältnisse der einzelnen Bestandteile der karyokinetischen Figuren, besonders der Chromo-

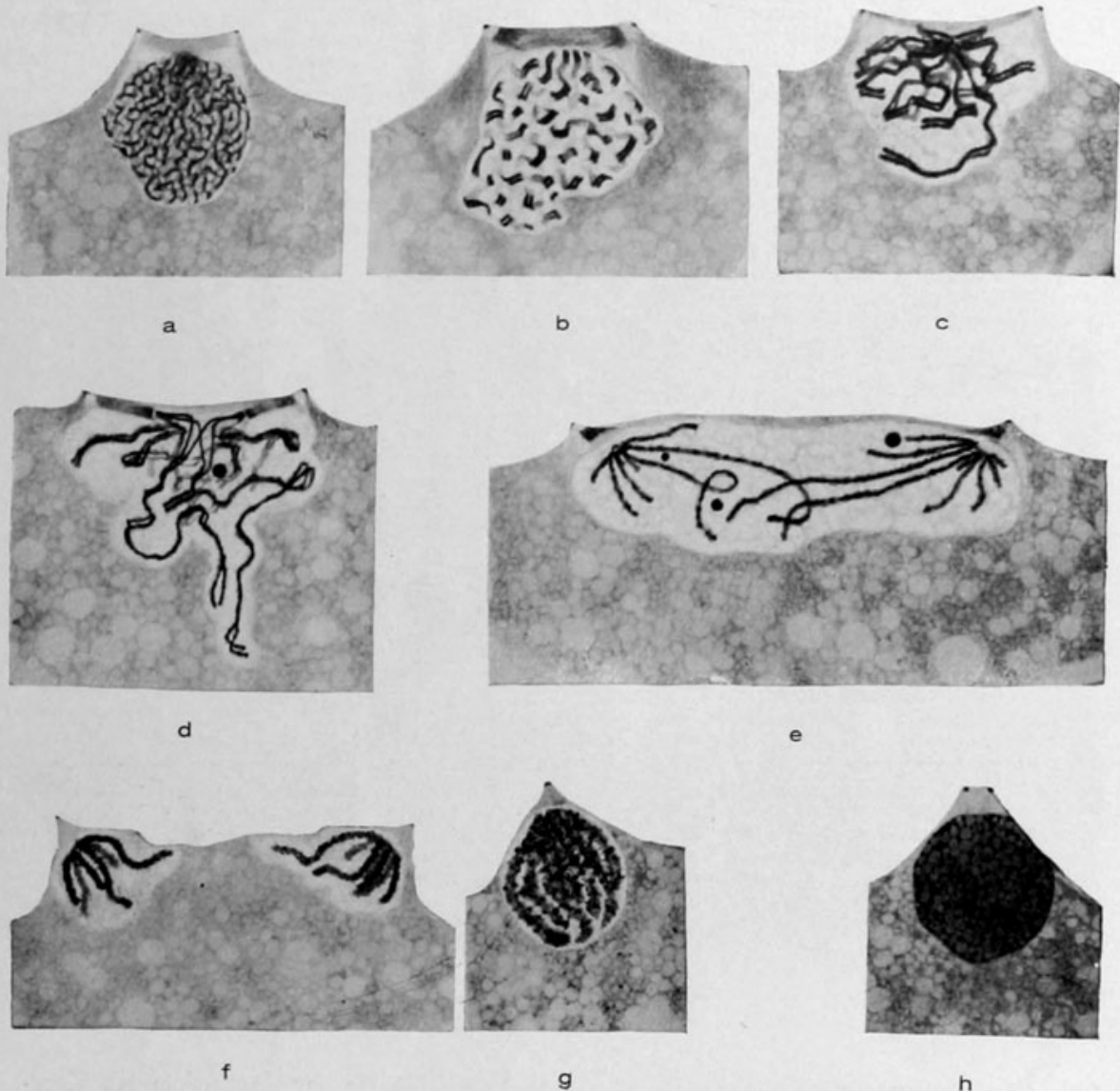


Abb. 27. *Aggregata eberthi* (Coccidium aus dem Darm von *Sepia officinalis*). Kernteilung (es sind Teile von Durchschnitten durch Sporonten, die später durch eine Art superfizieller Furchung Sporen abschnüren*), dargestellt).

a Frühe Prophase. b Frühe Metaphase (nur die der Zentralspindel zunächst gelegenen Teile der [6!**) Chromosomen sind annähernd äquatorial angeordnet). c, d Mittlere Anaphase. e, f späte Anaphase. g Frühe Telophase. h Späte Telophase, Teilung des Centrosoms. NB. Das Herausragen der Centrosomen über die Zelloberfläche dürfte auf Schrumpfung beruhen.

Vergößerung 2300fach. Nach BÉLAŘ 1926

*) In ganz ähnlicher Weise, wie die Schizonten in Merozoiten zerfallen; vgl. Abb. 109 c, d.

***) Vgl. Abb. 157 a.

somen. Der Chromosomenknäuel der Abb. 27b, c u. 28 c entspricht dem Äquatorialring der Abb. 15g—i u. 21 d, e; hier wie dort sind nur die Umbiegungsstellen der Chromosomen äquatorial angeordnet. Während dieser Sachverhalt bei *Aggre-*

1) Dies ist z. B. bei den meisten Coccidien der Fall.

gata und *Collozoum* noch verhältnismäßig leicht zu erkennen ist, kann er bei *Aulacantha* nur dann festgestellt werden, wenn der Chromosomenknäuel durch schlechte Fixierung gelockert ist. Bei guter Fixierung liegt alles so dichtgedrängt bei-

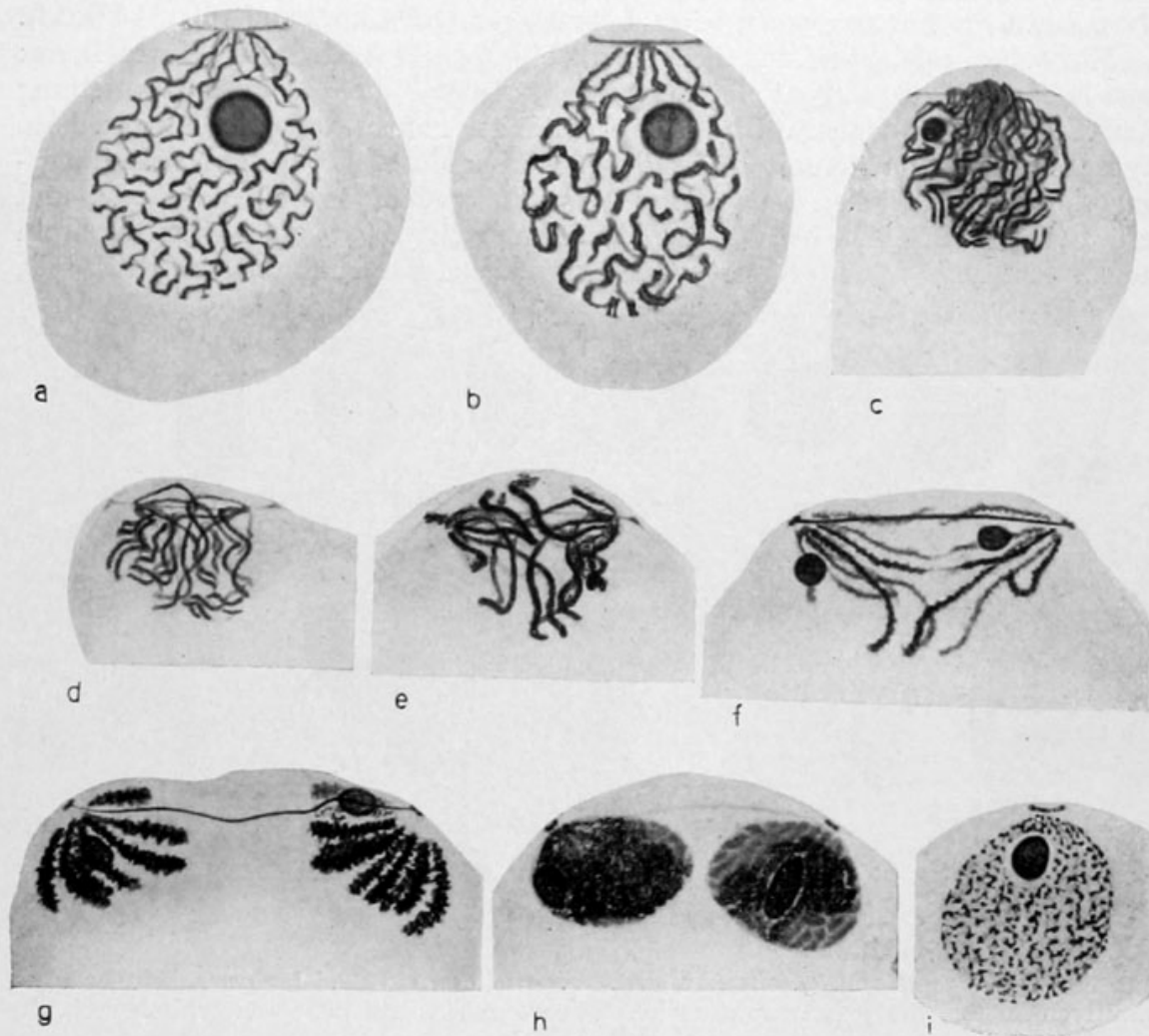


Abb. 28. *Collozoum inerme* (koloniebildendes Radiolar). Kernteilung der sog. extracapsulären Körper (die entweder in den Entwicklungskreis von *Collozoum* gehören oder sehr abgeänderte parasitische Dinoflagellaten sind). Beispiel einer im wesentlichen ganz typischen, aber noch stärker als die *Aggregata*-Mitose abgeänderten Zentralspindelmitose.

a, b Frühe und späte Prophase (Längsspalt der Chromosomen!), oben die stäbchenförmige Zentralspindel. *c* Metaphase (entspricht Abb. 27 *b*). *d, e* Mittlere, *f* späte Anaphase (hier wird eine Querteilung der Chromosomen vorgetäuscht), an den Enden der Zentralspindel wachsen T-förmige Stäbchen aus: die jungen Zentralspindeln der nächsten Teilung. *g—i* Telophase.

Vergrößerung ca. 2300 fach. Nach BÉLAŘ 1926



Abb. 29. *Aulacantha scolymantha* (Radiolar). Teilung der sog. Gametenkerne (für die dasselbe gilt, was in der Erklärung von Abb. 28 von den extracapsulären Körpern von *Collozoum* gesagt wurde). Beispiel einer ganz extremen Ausbildung des Zentralspindeltyps (vgl. mit Abb. 27 und 28).

a Späte Prophase. *b* Metaphase. *c* Mittlere Anaphase. *d* Späte Anaphase.

Vergrößerung ca. 2300 fach. Nach BÉLAŘ 1926

sammen, daß man über die ersten Stadien der Teilung keinen Aufschluß gewinnen kann (Abb. 29); und demzufolge sind diese Mitosen in früherer Zeit auch stets falsch interpretiert worden¹⁾. In anderen Fällen treten umgekehrt die achromatischen Strukturen oder die Nukleolen so sehr in den Vordergrund, daß neben ihnen die Chromosomen leicht übersehen werden können (Abb. 31 bis 33).

Nur selten erleichtert uns die Artefaktbildung die Analyse der Kernteilung; meist bewirkt sie das Gegenteil und verwischt die typischen Züge der Kernteilung oft bis zur Unkenntlichkeit. Und das ist der dritte Faktor, welcher die scheinbare Atypie mancher Protistenmitosen bedingt. Welche Bestandteile der Kernteilungsfigur von der artifiziellen Entstellung betroffen werden, wieweit diese geht, und worauf sie im einzelnen beruht, das alles kann von Objekt zu Objekt wechseln und soll hier nicht näher erörtert werden. In vielen Fällen konnte der Nachweis,

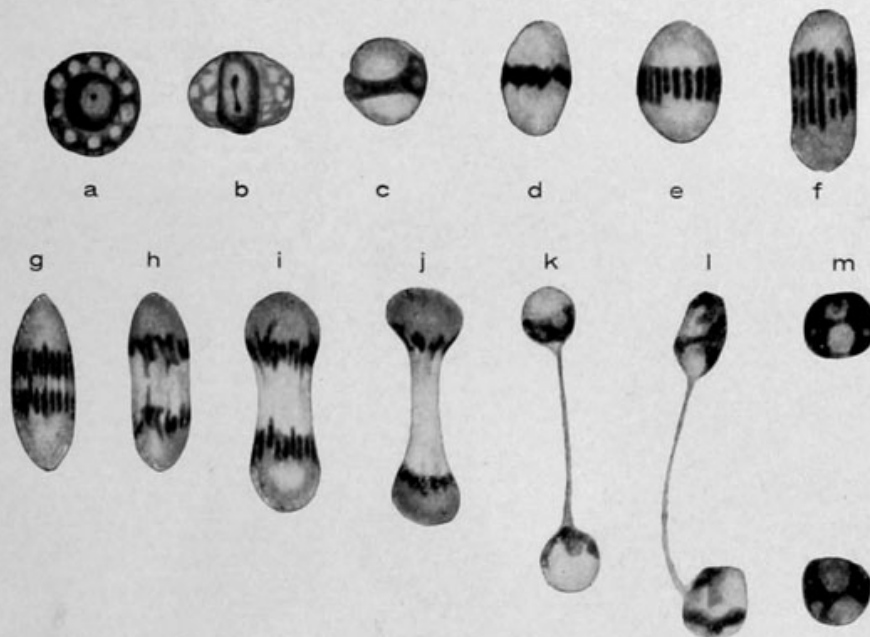


Abb. 30. *Vahlkampfia bistadialis* (Amöbe). Kernteilung. Beispiel einer scheinbar ganz primitiven Mitose, die jedoch wahrscheinlich in allem Wesentlichen ganz typisch verläuft. Vgl. mit Abb. 196.

a Ruhe kern. *b* Prophase, Längsstreckung des Karyosoms; Umwandlung des Karyoplasmas in einen Chromatinring (der wohl nichts anderes ist, als ein verklumptes Chromosomenaggregat). *c, d* Übergang zur Metaphase; der Chromatinring zerfällt in Chromosomen. *e* Metaphase. *f—i* Anaphase; das gestreckte Karyosom differenziert sich in die sog. Polkappen und den Stemmkörper. *k—m* Telophase; die Polkappen, die sich mit den zugehörigen Hälften des Stemmkörpers vereinigt haben und sich später in die Karyosome der Tochterkerne umwandeln, werden vom Chromatin umflossen.

Vergrößerung 1500fach. Nach v. WASIELEWSKI & KÜHN 1914 aus DOFLEIN 1916

daß die scheinbare Atypie oder Primitivität der Kernteilung durch Fixierungsartefakte bedingt ist, einwandfrei geführt werden (Abb. 34). In anderen Fällen dürfen wir denselben Sachverhalt mit Recht aus dem Umstand erschließen, daß ein typischer Verlauf der Kernteilung bei Formen festgestellt werden konnte, deren nächste Verwandte atypische Kernteilungen aufweisen.

Zu all dem kommen last not least die geringen Dimensionen vieler Protistenkerne und Mitosen hinzu; sie erschweren schon an sich die Analyse, erst recht aber im Verein mit der Fixierungsstabilität. Die meisten Protistenmitosen, deren

¹⁾ Man meinte nämlich, daß die Chromosomen nicht längsgespalten, sondern quertgeteilt würden.

Zurückführung auf das typische Mitosenschema bisher nicht möglich gewesen ist, sind eben solche „winzige“ Kernteilungen (vgl. Abb. 32).

Alle diese Umstände sind bei einer morphologischen oder gar phylogenetischen „Bewertung“ der aberranten Protistenmitosen in Betracht zu ziehen. Tut man das aber, dann ergibt eine vergleichende Betrachtung der Protistenmitosen, daß erstens bei fast allen Protisten die normale Kernvermehrung¹⁾ eine wenn auch noch so modifizierte Karyokinese ist und daß diejenigen Kernteilungstypen, deren Zurückführung auf das typische Mitosenschema bisher noch nicht mög-

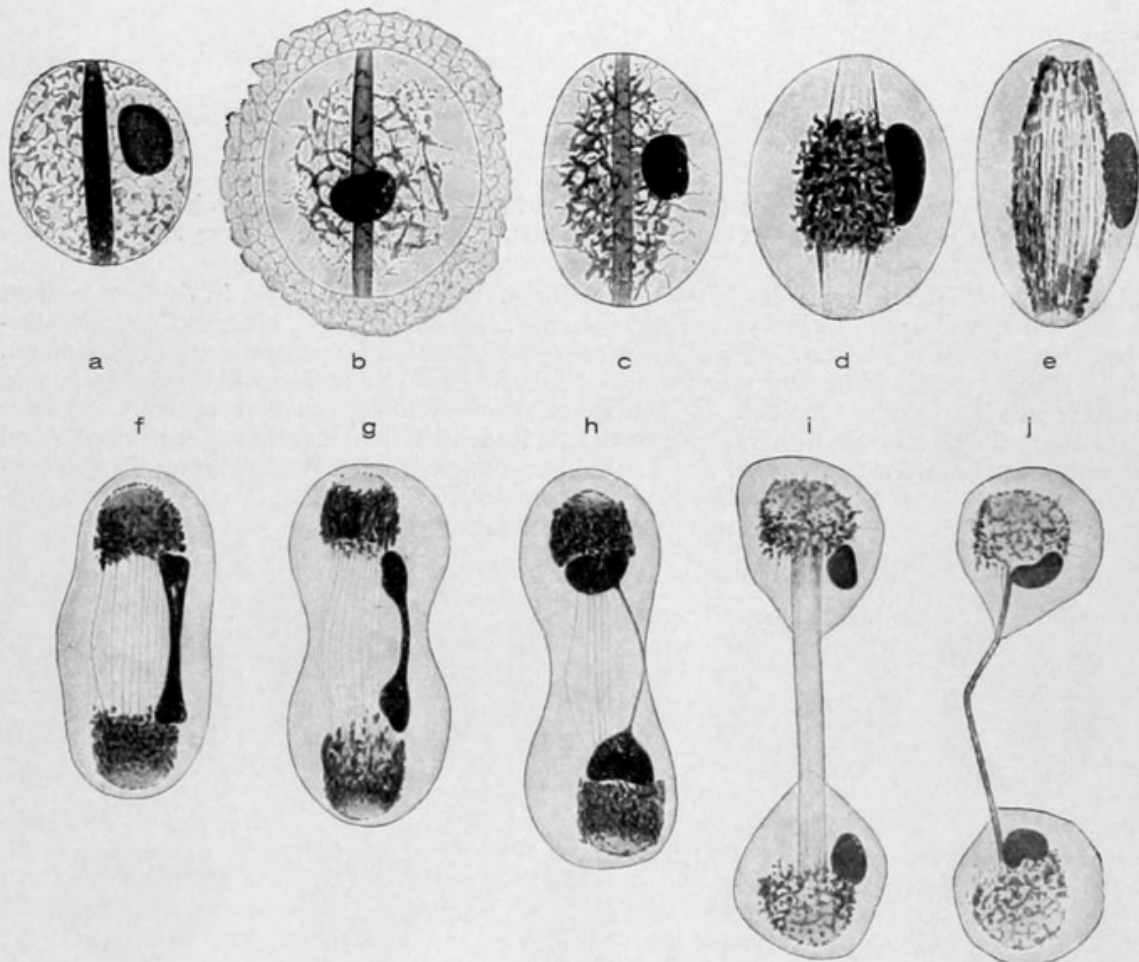


Abb. 31. *Haplosporidium limnodrili* (Sporozoon). Kernteilung. Beispiel einer ganz aberranten Protistenmitose, bei der keine deutlichen Chromosomen feststellbar sind.

a Ruhekern mit persistierender stäbchenförmiger Zentralspindel. *b, c* Prophase. *d* Metaphase; die dunkle Manschette, die die Zentralspindel umgibt, ist wohl das Äquivalent der Äquatorialplatte. *e—g* Späte Anaphase, Hantelteilung des Nukleolus. *h—j* Telophase.

Vergrößerung 3000fach. Nach GRANATA 1915 aus DOFLEIN 1916

lich gewesen ist, und die gegenüber der Fülle der in fast allen Gruppen verbreiteten typischen Karyokinesen stark zurücktreten, höchstwahrscheinlich nur als extrem modifizierte echte Mitosen anzusehen sind. Will man noch vorsichtiger sein, so muß man diese Kernteilungstypen als vorläufig nicht genügend analysiert sozusagen ad acta legen²⁾. Die Aufstellung von „Kernteilungsstambäumen“ hat jedoch vorderhand am besten zu unterbleiben, denn die Beantwortung der

1) Nur die Teilung der Makronuclei der Ciliaten ist eine echte Amitose (Abb. 60).

2) Denn es ist neben allem oben Gesagten noch zu bedenken, daß bei sehr vielen Protisten, deren Kernteilung früher als primitiv oder atypisch beschrieben wurde, später typische Karyokinesen nachgewiesen worden sind.

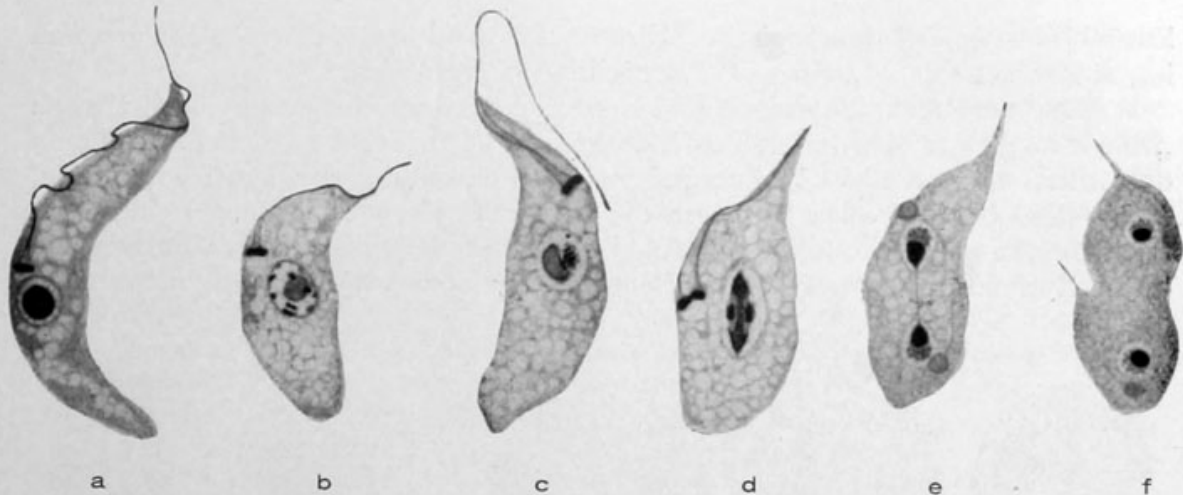


Abb. 32. *Trypanosoma loxiae* (parasitisches Flagellat aus dem Blute eines Vogels). Kernteilung (es sind ganze Individuen dargestellt). Beispiel einer schwer analysierbaren „Kryptomitose“.

a „Vegetatives“ Individuum; das Karyoplasma (sog. Außenkern) umgibt in dünner Schicht das große Karyosom; die Geißel entspringt vom sog. Blepharoplasten, einem mit Chromatinfarbstoffen färbaren Platten. *b* Prophase; (erstes?) Auftreten kugelförmiger Chromosomen. *c* Späte Prophase, Verklumpung der Chromatinkörnchen, Teilung des Blepharoplasten und Auswachsen einer zweiten Geißel. *d* Metaphase, Hantelteilung des Karyosoms. *e* Frühe Telophase; die Chromatinkörner (Tochterplatten?) liegen den Karyosomteilstücken oben und unten an. *f* Späte Telophase, die Tochterkaryosome werden vom Chromatin (Karyoplasma) umflossen. Beginn der Plasmotomie.

Vergrößerung 2300fach. Nach BÉLAŘ 1926

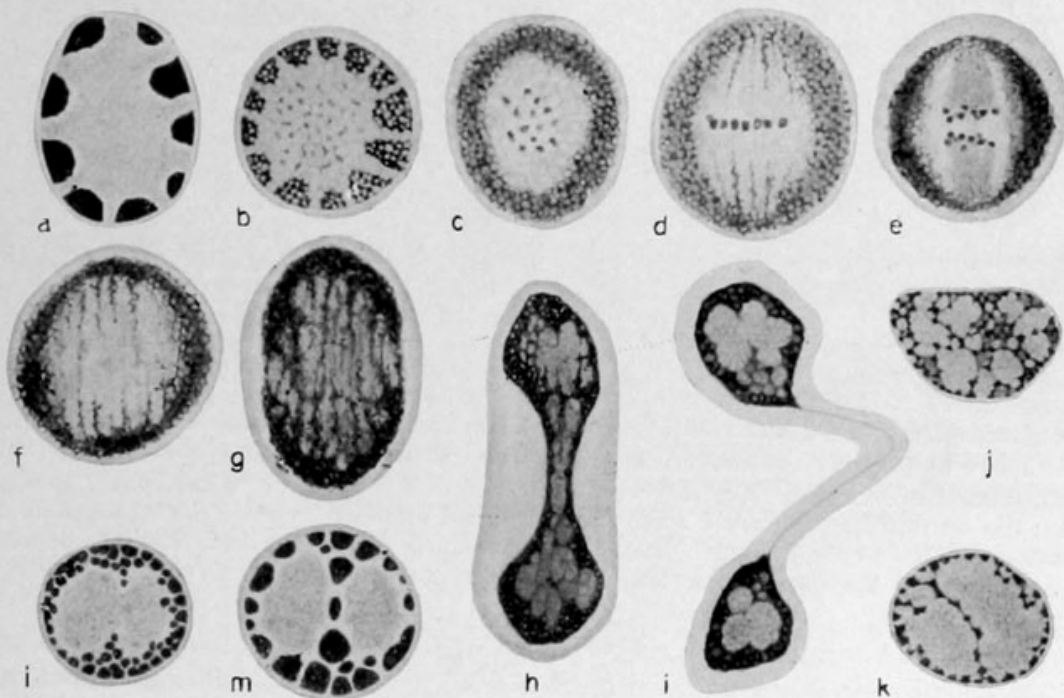


Abb. 33. *Amoeba terricola*. Kernteilung. Beispiel einer „maskierten“ Mitose, die fast wie eine Amitose aussieht.

a Ruhekern; wandständige Nukleolen. *b* Frühe, *c* späte Prophase; „Dispersion“ der Nukleolen zu einem „chromatisch“ färbaren Mantel, der die Kernteilungsfigur einhüllt. *d* Metaphase, *e* frühe Anaphase, *f* späte Anaphase; die Tochterplatten sind an den Polen der Kernteilungsfigur angelangt und entziehen sich alsbald der Beobachtung. *g* Frühe Telophase; der Kern beginnt sich erst jetzt zu strecken! *h, i* Hantelteilung des Kerns; Aufquellung der Kernmembran, Beginn der „Entmischung“ der Nukleolarsubstanz. *j—m* Rekonstruktion der Nukleolen (Zusammenfließen kleiner Tröpfchen zu größeren).

Vergrößerung ca. 1900fach. Nach BÉLAŘ 1926

auch sonst recht heiklen Frage, was als primitiv und was als abgeleitet anzusehen ist, wird hier durch die Berücksichtigung der zahlreichen Faktoren, welche die typischen Mitosecharaktere verschleiern können, fast unmöglich gemacht.

Im Vorangegangenen ist nur die binäre Karyokinese, also ein Teilungsvorgang, der nur zwei Tochterkerne liefert, berücksichtigt worden; sie wird auch im folgenden fast ausschließlich den Gegenstand der Darstellung bilden. Es gibt aber außerdem noch sogenannte multiple Karyokinesen; sie tragen, soweit sie als echte Simultanmehrfachteilungen anzusehen sind, durchaus pathologischen

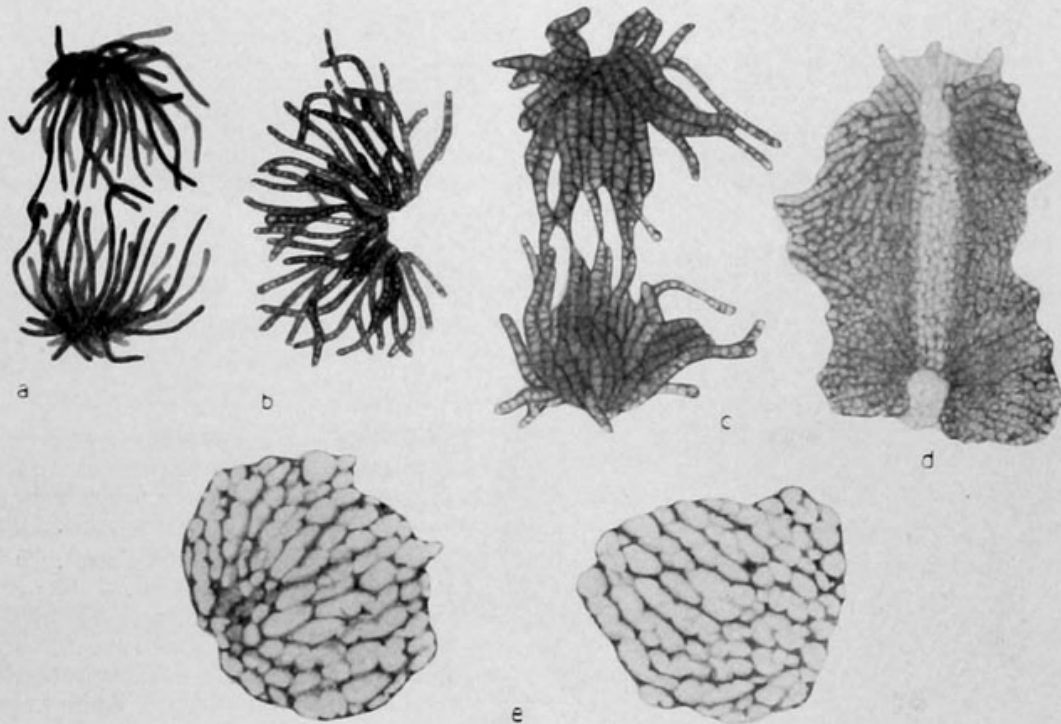


Abb. 34. *Thalassicolla nucleata* (Radiolar). Kernteilungsfiguren aus Isosporenmutterzellen; es sind nur die Chromosomen dargestellt. Die dazugehörigen Zellen liegen verschieden tief in der Gallerte des sporenbildenden Individuums, daher sind die ganz peripher gelegenen (a) vom konzentrierten Fixierungsmittel fixiert worden, die ganz innen liegenden (e) aber von einem ziemlich verdünnten Fixierungsmittel. Die Bilderserie zeigt, wie sich die Chromosomen mit zunehmender Entfernung von der Peripherie (b—e) immer stärker aufblähen und den Habitus der Mitose entstellen. a, c und d mittlere Anaphase in Seitenansicht, b Metaphase in Polansicht (in der Bucht liegt die hier nicht dargestellte Zentralspindel), e späte Anaphase.

Vergrößerung 1650 fach. Nach BĚLAŘ 1926

Charakter. Die Kernteilungsfigur setzt sich hier aus mehr als zwei Halbspindeln (siehe weiter unten S. 78) zusammen und die Chromosomenspaltheilften werden auf eine entsprechende höhere Zahl von Tochterplatten verteilt. Solche Mehrfachteilungen kommen bei allen möglichen Mitosetypen vor (vgl. Abb. 196); doch konnte ihre Entstehung nur bei Anwesenheit von Centrosomen genauer verfolgt werden. Es treten in solchen Fällen mehr als zwei Centrosomen an den Kern heran (Abb. 35, 36); die erhöhte Zahl der Centrosomen kann entweder auf einer simultanen oder succedanen¹⁾ Mehrfachteilung des Centrosoms oder auf Polyspermie²⁾ beruhen.

1) D. h. das Centrosom teilt sich zuerst in zwei Teile, von denen sich jeder wieder zweiteilt.

2) Da jedes Spermium ein Centrosom ins Ei mitbringt, so kann (muß aber nicht) dabei eine Kernteilungsfigur zustande kommen, die doppelt so viel Spindelpole enthält, als Spermien ins Ei eingedrungen sind.

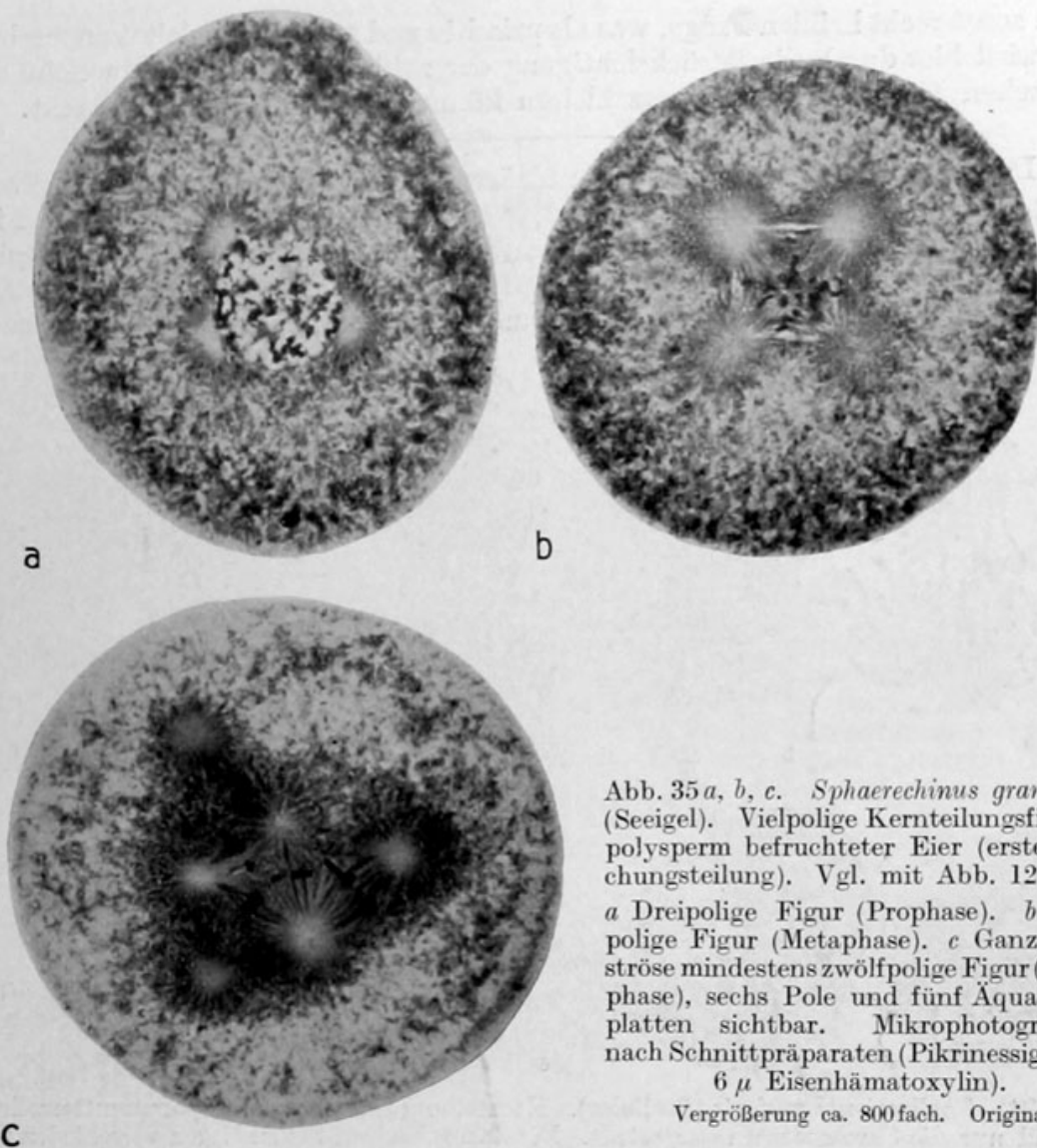


Abb. 35 a, b, c. *Sphaerechinus granularis* (Seeigel). Vielpolige Kernteilungsfiguren polysperm befruchteter Eier (erste Furchungsteilung). Vgl. mit Abb. 120g—i. a Dreipolige Figur (Prophase). b Vierpolige Figur (Metaphase). c Ganz monströse mindestens zwölfpolige Figur (Metaphase), sechs Pole und fünf Äquatorialplatten sichtbar. Mikrophotogramme nach Schnittpräparaten (Pikrinessigsäure, 6 μ Eisenhämatoxylin).

Vergrößerung ca. 800fach. Original

Neben diesen echten multiplen Karyokinesen, welche wohl durchwegs als pathologisch gelten dürfen, gibt es auch solche, welche nur durch rasche Aufeinanderfolge von binären Mitosen vorgetäuscht werden, also eigentlich gar keine multiplen Mitosen sind. Solche Teilungen finden wir z. B. in der Sporogonie und Mikrogametogenese der Coccidien (siehe Abb. 211) und es wird vielleicht in Zukunft möglich sein, auch die vorläufig als multipel erscheinenden Kernteilungsarten anderer Protozoen auf solche Ketten von binären Kernteilungen zurückzuführen¹⁾.

Abnormitäten der Kernteilung.

Der Kernteilungsvorgang kann in mannigfacher Weise von der Norm abweichen; von diesen Abnormitäten sollen hier nur diejenigen Berücksichtigung finden, die wegen ihrer weiteren Konsequenzen bemerkenswert erscheinen. Es sind dies: 1. die multipolare Karyokinese, 2. die Unterdrückung (Regression) einer begonnenen Teilung, 3. die Pseudoamitose, 4. das sogenannte Nichttrennen (scil.: der Spaltheilungen) und 5. die Chromosomenelimination.

Von der multipolaren Karyokinese (soweit sie als Abnormität anzusehen ist) ist schon vorhin die Rede gewesen. Sie führt in allen Fällen, in denen der

1) Vgl. BÉLAŘ 1926, S. 141.

Chromosomenbestand keine der Vermehrung der Spindelpole konforme Erhöhung erfahren hat, zu einer unregelmäßigen Verteilung der eigentlich für zwei Kerne bestimmten Chromosomenspalthälften auf mehrere Kerne. Doch kommt es auch bei der multiplen Teilung eines Kerns, der ein Vielfaches des normalen Chromosomenbestandes „enthält“, fast ausnahmslos zu einer unregelmäßigen Verteilung der Tochterchromosomen¹⁾, und zwar deshalb, weil die Verteilung der Spalthälften (in der Anaphase) nicht etwa von einer besonderen Affinität zwischen Tochterchromosomen und Spindelpolen geregelt wird, sondern lediglich von ihrer Einordnung in die verschiedenen Äquatorialplatten abhängt. Die Verteilung der Chromosomen auf die verschiedenen Äquatorialplatten einer multipolaren Spindel erfolgt jedoch nach allem, was wir wissen, ganz zufallsmäßig (s. S. 62).

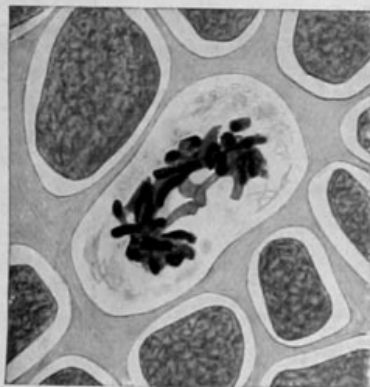
Außerdem treten im Gefolge von multipolaren Karyokinesen sehr oft die weiter unten beschriebenen Erscheinungen des Nichttrennens und der Chromosomenelimination auf.

Die zweite Abnormität der Karyokinese, die Unterdrückung einer bereits begonnenen Teilung (die auch als Restitutionskernbildung bezeichnet wird) ist durch ihren Namen fast zur Genüge gekennzeichnet: eine Teilung, die normal be-

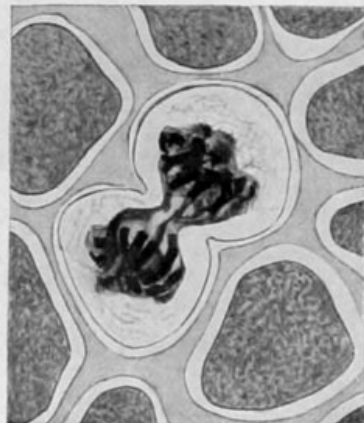


Abb. 36. *Dendrocoelum lacteum* (Turbellar). Vierpolige Kernteilung einer Oogonie (der vierte Pol liegt außerhalb der Bildebene).

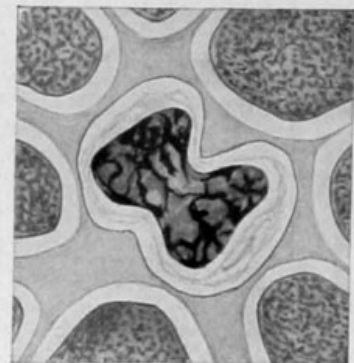
Vergrößerung ca. 3000fach.
Nach v. GELEI 1921



a



b



c

Abb. 37. *Salamandra maculosa* (Larve). In Teilung befindliche Epithelzellen der Cornea, in denen durch Einwirkung von Röntgenstrahlen die Trennung der Tochterchromosomen in verschieden hohem Grade gehemmt wurde.

a Mittlere Anaphase. b, c Telophasen (sog. Pseudoamitosen).

Vergrößerung 970fach. Nach ALBERTI & POLITZER 1924

gonnen hat, kommt auf irgendeinem Stadium zum Stillstand, worauf die regressiven Veränderungen, die für die normale Telophase charakteristisch sind,

1) Eine Ausnahme bilden nur gewisse „konjugierte“ Teilungen, (z. B. die Reifeteilungen der bei manchen Heuschrecken gelegentlich vorkommenden zweikernigen Spermatozyten), die streng genommen auch als multipolar bezeichnet werden müssen, in denen aber eine geregelte Verteilung der Chromosomen deshalb stattfindet, weil beide Spindeln parallel liegen.

einsetzen und die Teilung rückgängig machen. Tritt dies im Stadium der frühen Anaphase (bevor sich die Spaltheilften aller Chromosomen voneinander getrennt haben), so wandeln sich die Chromosomen in einen mehr oder weniger hantelförmigen Körper um, der (in fixierten Präparaten) ein Stadium einer amitotischen Durchschnürung vortäuscht. Man spricht daher in solchen Fällen auch von „Pseudoamitosen“¹⁾ (Abb. 37).

Eine besondere Abart dieser Abnormität ist die sog. Monasterbildung (Abb. 38): die Chromosomen bilden sich ganz normal aus, und werden auch

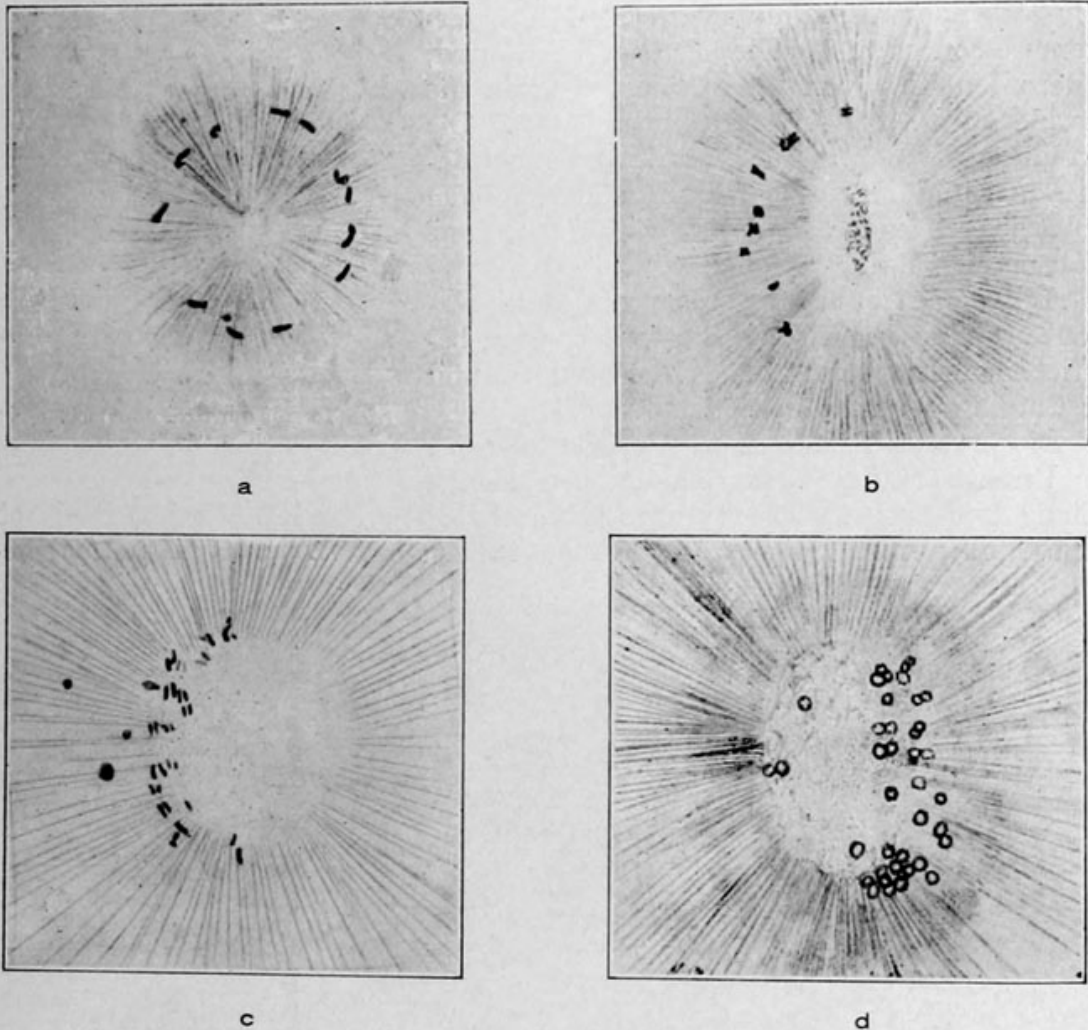


Abb. 38. *Paracentrotus lividus* (Seeigel). Monasterbildung in befruchteten Eiern, deren Spermazentrum ungeteilt geblieben war (Ausschnitte). Vgl. mit Abb. 120 j—l.

a Metaphase, Chromosomen zu einer Kugelschale angeordnet. b, c Spaltung der Chromosomen und Trennung der Spaltheilften. d Umwandlung jeder Spaltheilfte in ein Karyomer (man beachte deren paarige Gruppierung).

Vergrößerung nicht genau feststellbar. Nach M. BOVERI 1903

gespalten; das Centrosom bleibt ungeteilt, bildet aber trotzdem ein gefasertes „Spindelmonstrum“ aus. Schließlich wandeln sich die Chromosomen, deren Spaltheilften sich fast vollkommen voneinander trennen können, deren disjunktive Verteilung aber — da ein richtiger Spindelapparat fehlt — unterbleibt, wieder in einen Ruhekern um; es bleibt ihnen sozusagen nichts anderes übrig.

1) Solche Pseudoamitosen sind offenbar auch die von HAECKER (1900) u. a. durch Einwirkung von Narcoticis erzeugten Amitosen.

Die wichtigste Konsequenz einer frühzeitigen Unterdrückung der Karyokinese ist jedoch die Verdoppelung der Chromosomenzahl (sogenannte Reduplikation), die in der nächsten auf die unterdrückte Teilung folgenden normalen Kernteilung zutage tritt. Es ist das bei Annahme einer Individualitätserhaltung der Chromosomen (siehe weiter unten) durchaus verständlich, da die Spaltung der Chromosomen oft schon in den frühen Prophasestadien durchgeführt ist. Wichtig ist auch die von LANDAUER festgestellte Tatsache, daß nicht sämtliche Chromosomen verdoppelt werden müssen, sondern einige trotzdem ungeteilt bleiben können und erst in der nächsten Teilung gespalten werden (siehe S. 290 Abb. 224). Auf diese Weise kann es zu einer partiellen Erhöhung des Chromosomenbestandes kommen.

Die beiden letzten Abnormitäten, Nichttrennen und Chromosomenelimination¹⁾ können gemeinsam behandelt werden. Wenn sich die beiden Spalthälften eines Chromosoms gar nicht oder nur unvollständig voneinander trennen, dann kann das entweder zur Folge haben, daß beide Tochterchromosomen in einen Kern geraten (der dann ein überzähliges Chromosom bekommt, während

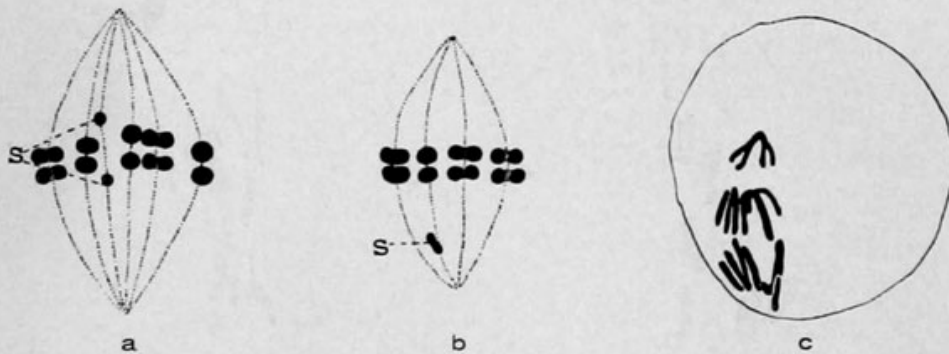


Abb. 39. Nichttrennen der Spalthälften.

a, b Diabrotica soror (Käfer). Zweite Reifungsteilung der Spermatocyten (es ist nur die Spindel gezeichnet). *c Sciara similans* (Fliege). Zweite Reifungsteilung der Spermatocyte (es sind nur die Chromosomen gezeichnet! Vgl. Abb. 159 F.)

a Normale Mitose; Trennung der Spalthälften des mit „s“ bezeichneten Chromosoms. *b* Nichttrennen der Hälften des „s“-Chromosoms. *c* Nichttrennen; das betreffende (deutlich gespaltene) Chromosom (oben) eilt den andern in der Anaphase voraus.

Vergrößerung von *a* und *b* nicht feststellbar, von *c* 1000—1200fach. *a, b* nach STEVENS 1908 *b, c* nach METZ, MOSES & HOPPE 1926

sein Schwesterkern um ein Chromosom zu wenig hat) (Abb. 39) oder es können aber auch beide Spalthälften im Spindeläquator zurückbleiben (während die anderen Tochterchromosomen auseinanderwandern), und schließlich von der Aufnahme in einen der beiden Tochterkerne ausgeschlossen bleiben (Chromosomenelimination, Abb. 40). Sie können dann entweder einen kleinen Kern bilden (Abb. 197 a) (dessen Bestand jedoch selten von langer Dauer ist), oder aber direkt vom Cytoplasma früher oder später resorbiert werden. Die Chromosomenelimination ist nicht in allen Fällen auf ein Nichttrennen zurückzuführen, sondern kann offenbar auch direkt auf einer irgendwie bedingten „Lähmung“, die es verhindert, daß die betreffenden (später eliminierten) Chromosomen sich der Spindel richtig einfügen, beruhen. Partielles Nichttrennen (nämlich eine Art Verklebung der Enden der Spalthälften) kann auch zur Folge haben, daß (infolge der auf die Chromosomenenden ausgeübten Zugwirkung (siehe S. 84) von einem Tochterchromosom ein Stück abreißt und mit der anderen Tochterspalthälfte vereinigt in einem Tochterkern befördert wird; ich habe diesen Vorgang (der eine

1) NB.! Nicht zu verwechseln mit „Chromatinelimination“. (Siehe S. 102.)

sogenannte Duplikation zur Folge haben könnte) bei der Reifungsteilung von Heuschreckenspermatocyten im Leben beobachten können.

Alle diese Erscheinungen können sich in gleicher Weise auch an mehr als einem Chromosom abspielen. Ein gleichzeitiges Nichttrennen mehrerer Chromosomen kann unter Umständen auch zu einer Bildung von pseudoamitotischen Hantelkernen führen; nämlich dann, wenn das normale Zeitintervall zwischen dem Beginn der Teilung und den Rekonstruktionsvorgängen (die offenbar von den Chromosomen autonom absolviert werden), trotz der Verzögerung der Anaphase eingehalten wird.

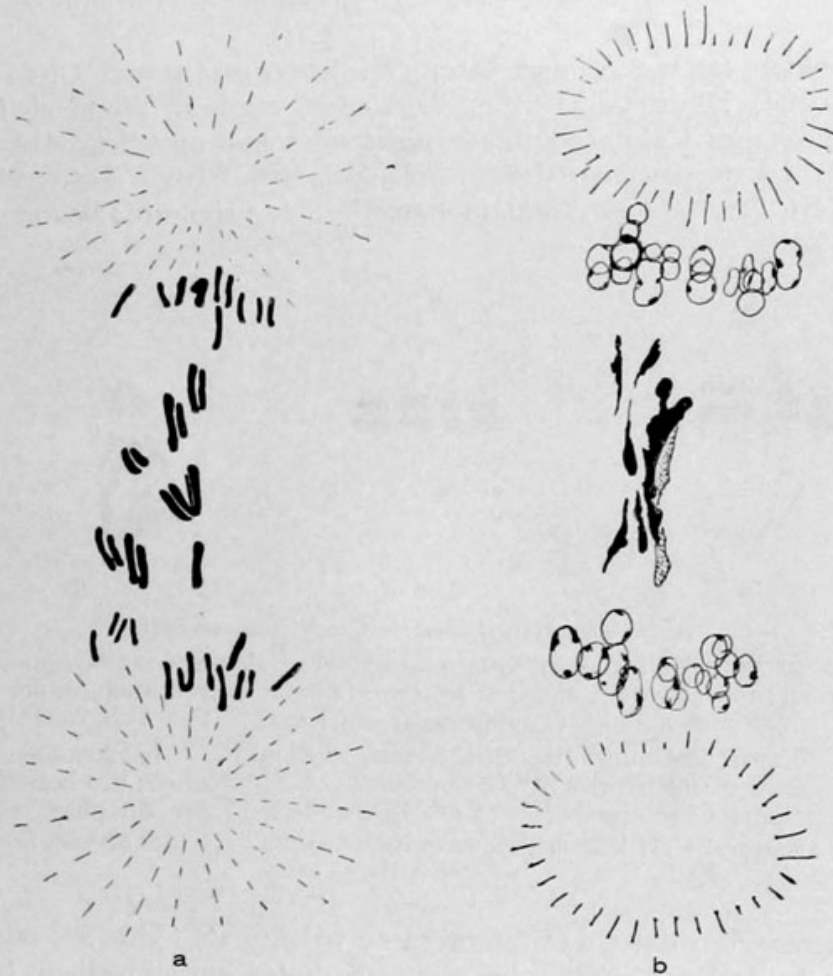


Abb. 40. Elimination von Chromosomen. Ana- und Telophase der ersten Furchungsmitose von Bastardeiern der Kreuzung *Paracentrotus lividus* ♀ × *Sphaerechinus granularis* ♂. Die in der Nähe des Spindeläquators zurückgebliebenen Chromosomen gehören zur väterlichen Garnitur (siehe S. 66).

Vergrößerung ca. 3300fach. Nach BALTZER 1910 aus GURWITSCH 1913

2. Vergleichende Analyse der Karyokinese

a) Die Chromosomen: ihre Entstehung — Prochromosomen und Spirem — Fixierbarkeit der Prophasestadien — Kontinuität des Spirems — Längsspaltung, Querteilung — Regressive Veränderungen in der Telophase: Längenwachstum, Karyomeriten, telophasischer Längsspalt — Autonomie der Chromosomenausbildung und -teilung — Chromosomenzahl, Terminologisches — Form der Chromosomen, Garnituren — Qualitative Unterschiede, ihr Nachweis bei dispermen Seeigelleiern — Struktur der Chromosomen, Chromomeren, Spiralstruktur — Qualitative Differenzen innerhalb des Chromosoms — Fragmentation, Sammelchromosomenbildung — Beziehungen zwischen Chromosomen und Cytoplasma. — b) Verhalten der Nukleolen. — c) Achromatischer Apparat — Zentralspindel

— Polstrahlung — Spindel — Realität der Spindelfasern — Bildung der Spindel — Stemmkörper — Beziehungen zwischen Spindel und Chromosomen — Mechanismus der Karyokinese — Autonomie der Trennung der Spaltheilften — Zugfasern

a) Die Chromosomen

Entstehung, Teilung, Rückbildung

Schon oben (S. 28) ist hervorgehoben worden, daß man in der Regel über die Beziehung zwischen Karyoplasma und Chromosomen nichts näheres aussagen kann als: die Chromosomen differenzieren sich während der Prophase aus dem Karyoplasma heraus¹⁾.

Man kann im großen und ganzen zwei Typen dieser Differenzierung unterscheiden. Bei dem ersten Typus erscheint das ganze Karyoplasma gleichmäßig von den Chromosomen durchsetzt; das Spirem ist in diesem Fall ein richtiger Knäuel (Abb. 17, 27, 41). Bei dem zweiten Typus tauchen die Chromosomen an der Kernperipherie (manchmal außerdem an einigen Netzbalkenzügen, welche das Karyoplasma durchsetzen) auf; hier bleibt also von vorneherein ein relativ großer Teil des Kernraumes frei von Chromosomen (Abb. 16, 20, 22, 209).

Übergänge zwischen diesen beiden Typen sind nicht selten.

Die Chromosomen haben in den meisten Fällen in dem Augenblick, wo sie für uns sichtbar werden, die Gestalt gewundener und geschlängelter Fäden²⁾; ihre Oberfläche erscheint meist nicht glatt, sondern mit zarten Auswüchsen und Ästchen versehen. Ihre Färbbarkeit (mit Kernfarbstoffen) nimmt mit ihrer „Kontraktion“ immer mehr zu; doch dürfen wir darin nicht nur ein optisches Phänomen erblicken (das [gefärbte] Chromosom der Metaphasestadien ist schon deshalb dunkler als das Prophasechromosom, weil es dicker ist), da manche Tatsachen³⁾ dafür sprechen, daß die Chromosomen während ihrer Kontraktion Quellungswasser abgeben; wassereiches Protoplasma färbt sich aber in der Regel weniger intensiv, als wasserarmes.

In manchen der Fälle, wo die Metaphasechromosomen stäbchen- oder kugelförmig sind, weisen die Chromosomen diese Form bereits auf den früheren Teilungsstadien, in denen sie sichtbar werden, auf. Insbesondere sollen sie bei manchen Pflanzen in engem Kontakt mit oder sogar direkt aus den sogenannten „Prochromosomen“ (Chromozentren) — Karyoplasmaverdichtungen, deren Zahl mit der Normalzahl der Chromosomen oft ungefähr übereinstimmt⁴⁾ — entstehen: manche Angaben lassen es jedoch nicht unwahrscheinlich erscheinen, daß die Prochromosomen in den allerersten Stadien der Prophase verschwinden und daß erst später die Chromosomen als dünne Spiremfäden auftreten; es würde also in diesen Fällen eine ähnliche „Homogenisierung“ des Karyoplasmas der Chromo-

1) Daß die Nukleolen an der Bildung des Chromosomen zumindest nicht sichtbar beteiligt sind, kann heute mit völliger Bestimmtheit behauptet werden. Vgl. S. 77.

2) In manchen Fällen sind sie überdies spiralig gewunden; von der Interpretation dieser Erscheinung wird weiter unten (S. 69) die Rede sein.

3) Vor allem die relativ geringe Viskosität der bei der Differenzierung der Chromosomen „freiwerdenden“ Kerngrundsubstanz; diese wird um so dünnflüssiger, je mehr die Kernteilung sich dem Ende der Prophase nähert. Allerdings konnte diese Erscheinung bisher nur in einigen Fällen (bei Kernteilungen von Schmetterlingsspermatocyten und Nematodeneiern vgl. BÉLAÏ 1924) beobachtet werden, wobei die BROWNSCHE Molekularbewegung kleiner in der Kerngrundsubstanz suspendierten Partikel als Indikator der Verflüssigung diente; doch spricht die so weit verbreitete Neigung zur Gerinnelbildung (bei Fixierung), die die Kerngrundsubstanz sehr vieler Kerne während der Prophase hat (vgl. Abb. 16b, 108a, 121a—c), dafür, daß diese Verflüssigung der Kerngrundsubstanz weit verbreitet und mit der Herausbildung der Chromosomen aus dem Karyoplasma irgendwie ursächlich verknüpft ist.

4) Vgl. Abb. 3c.

somenbildung vorausgehen, wie sie oben bei der Mitose der Salamanderleukocyten geschildert wurde (vgl. Abb. 15a, b). In anderen Fällen (wo also die Stadien mit gedrungenen Chromosomen wirklich zur Prophase gehören), muß es jedoch zweifelhaft erscheinen, ob die beobachteten frühesten Prophasestadien tatsächlich die frühesten sind, oder ob es nicht schon etwas spätere sind (während die vorhergehenden Stadien durch Fixierungs labilität oder sonst einen Umstand der Beobachtung entzogen worden sind).

Bei der Beurteilung von Prophasedetails ist nämlich stets auf den Umstand Rücksicht zu nehmen, daß die Prophase neben der Telophase dasjenige Stadium der Kernteilung ist, welches am meisten durch Fixierungsartefakte entstellt werden kann und meist auch entstellt wird (Abb. 41). Das liegt wohl in erster Linie an der relativ flüssigen Konsistenz sowohl der Kerngrundsubstanz wie auch der „jungen“ Chromosomen. Auf diese Fixierungs labilität gehen wohl die meisten der zahlreichen Kontroverse, welche über gewisse Einzelheiten der Prophase im Gange waren oder noch sind, zurück; ihr dürfen wir es wohl auch zuschreiben, daß — speziell bei Protisten — die frühen Prophasestadien in vielen Fällen relativ ungenügend bekannt sind.

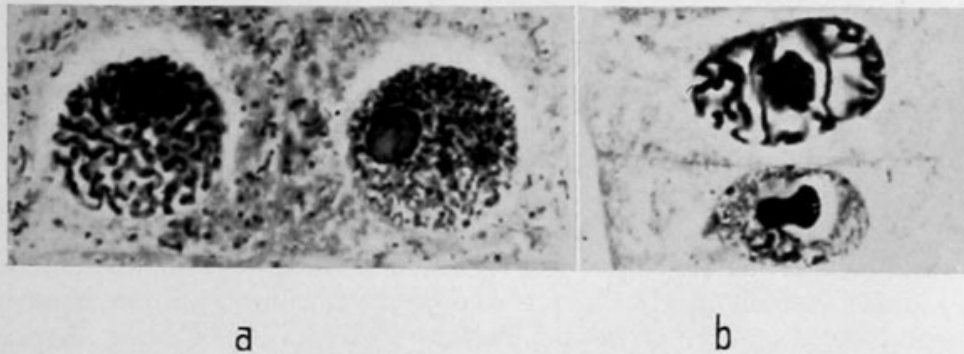


Abb. 41. *Allium Cepa*. Verschieden gut fixierte Kerne des Wurzelmeristems im Prophasestadium. (Vgl. Abb. 17 b, c.)

a Relativ gut fixierte Kerne (rechts frühe, links spätere Prophase), in denen die Chromosomen einen dichten Knäuel bilden; die ganz dichten Stellen (oben) sind die der Außenseite der Wurzel am nächsten gelegenen, an die also das Fixierungsmittel früher (und in konzentrierterem Zustand) gelangte und daher vollkommener wirkte (vgl. Abb. 6a). NB. Man beachte die auf *a* sichtbaren Mitochondrien (kleine schwarze Stäbchen und Körnchen). *b* Schlecht fixierter Kern, in dem der Chromosomenknäuel artifiziell aufgelockert ist. Mikrophotogramme nach Schnittpräparaten (*a* Fleming-Meves, *b* Bouin, 6 μ , Schnitte Eisenhämatoxylin).

Vergrößerung 1000fach. Original

Unter dem soeben erörterten Gesichtspunkt ist auch die Frage nach der sogenannten „Kontinuität“ des Spirems zu behandeln. Treten die Chromosomen von vorneherein gesondert auf oder entstehen sie erst später durch eine Fragmentation (im weitesten Sinn) eines einzigen („kontinuierlichen“) Spiremfadens? In den meisten Fällen ist es nicht möglich, diese Frage mit ausreichender Sicherheit zu beantworten. Manchmal konnte jedoch die Entscheidung zugunsten der ersten Alternative gefällt werden; nämlich dann, wenn schon in frühen Prophasestadien freie Chromosomenenden nachweisbar waren. Und es ist ganz klar, daß solchen Feststellungen ein ganz anderes Gewicht zukommt, als den gegenteiligen; denn ein Zusammenhang zwischen zwei Chromosomenenden kann natürlich durch eine Gerinnselbildung der Kerngrundsubstanz sehr leicht vorgetauscht werden. Von Bedeutung ist die ganze Frage nur, wenn man sie mit gewissem Reduktionsproblemen in Zusammenhang bringt, doch werden wir später sehen, daß gewichtige Indizien gegen eine ubiquitäre richtige Kontinuität des Spirems gerade in diesen Stadien sprechen. Andererseits muß auch hier bereits

auf die Sammelchromosomenbildung hingewiesen werden; wo eine solche vorkommt, da ist natürlich an der partiellen Kontinuität des Spirems nicht zu zweifeln.

Über das Auftreten des Längsspalts¹⁾ ist wenig zu sagen. Manchmal wird er erst in der späten Prophase, hie und da sogar erst kurz vor Beginn der Anaphase (z. B. bei *Ascaris*) sichtbar; in anderen Fällen wieder ist er schon in den frühesten Prophasestadien nachweisbar (Abb. 15 b, 28 a) und die Zahl dieser letzteren Fälle ist in steter Zunahme begriffen. Denn der Nachweis des Längsspalts in der frühen Prophase ist nicht zuletzt eine Frage der verfeinerten Technik und besonderen Aufmerksamkeit (vgl. auch S. 353 Fußnote).

Wohl überall dürfte die Längsteilung in derselben Weise sich abspielen; es scheint, als ob das Chromosom zuerst Bandform annimmt, und dann durch zwei Längsfurchen, die an beiden Flachseiten des Bandes einschneiden, zerteilt wird. Angaben²⁾, denen zufolge in den frühesten Prophasestadien die Chromosomenhälften relativ weit voneinander entfernt sein sollen, um sich erst später einander zu nähern, dürfte wohl eine artifizielle Auflockerung des Spirems zugrunde liegen.

Die Längsteilung ist bekanntlich durch ROUX' teleologische Interpretation³⁾ zu einem Indizium für das Vorhandensein einer polaren Differenzierung innerhalb des Chromosoms (also einer irgendwie gearteten Verschiedenheit der in der Längsachse des Chromosoms aufeinanderfolgenden Abschnitte desselben) gestempelt worden. Da nun in der Folge auch noch andere derartige Indizien bekannt wurden und die polare Differenzierung der Chromosomen in gewissen Fällen direkt beobachtet werden konnte, so maß man begreiflicherweise den Fällen, in denen keine Längs- sondern eine Querteilung der Chromosomen stattzufinden schien, besondere Bedeutung bei. Zumal da diese Fälle ausnahmslos auf das Protistenreich beschränkt sind (vgl. Abb. 30). Es lag gewiß nahe, aus dem Vorhandensein der Querteilung eine geringere Ausbildung der polaren Differenzierung oder gar ihr völliges Fehlen⁴⁾ zu folgern und die Organisation des betreffenden Chromosoms als primitiv zu bezeichnen.

Es ist jedoch fraglich, ob echte Querteilung (als „Ersatz“ der Längsteilung⁵⁾) überhaupt vorkommt. Für eine ganze Reihe von Fällen konnte nachgewiesen werden, daß die Querteilung nur eine scheinbare ist, und dadurch vorgetäuscht wird, daß die späte Anaphase der betreffenden Kernteilungen relativ leicht analysierbar ist, während die vorausgehenden Phasen (in denen sich die typische Längsteilung abspielt) durch irgendeinen der auf S. 29 ff. genannten Faktoren der Analyse leicht entzogen werden. Für alle Fälle, in denen eine derartige Zurückführung der Querteilung auf die Längsteilung bisher nicht möglich gewesen ist, gilt jedoch, daß die frühen Kernteilungsstadien einer genauen Analyse nicht zugänglich gewesen sind⁶⁾.

Die Chromosomen kontrahieren sich im Verlauf der Kernteilung (vgl. Abb. 15, 136 i—x, fotogr. Tafel II 16—23); sie werden dicker und kürzer, ihre Färbbarkeit nimmt zu, ihre Kontur wird glatter und eine Reihe gesicherter Feststellungen⁷⁾ zeigt, daß auch ihre Konsistenz sich der eines relativ festen, aber zähen Gels nähert. Ihren Höhepunkt erreicht diese Kontraktion oft schon in

1) Vgl. S. 28 Fußnote.

2) LUNDEGARDH 1912 b, DIGBY 1919 u. a. m. (s. auch S. 231).

3) Vgl. S. 70.

4) Dieses Fehlen konnte ja durch die relativ hohe Zahl der Chromosomen, die wir bei vielen Protisten antreffen, als kompensiert angesehen werden.

5) Diese Spezifikation ist nötig, denn der Zerfall eines Sammelchromosoms in seine „Komponenten“ ist natürlich eine „echte“ Querteilung.

6) Vgl. BÉLAŘ 1926, S. 227 ff.

7) Vgl. CHAMBERS 1924, BÉLAŘ 1927.

der Metaphase, um dann stationär zu bleiben; oft aber schreitet sie bis zu dem Moment, wo die Chromosomen in der Telophase sich zum neuen Tochterkern vereinigen, fort (vgl. Abb. 27, 28). Es sind aber auch nicht wenige Fälle bekannt, in denen schon vorher wieder eine Verlängerung der Chromosomen eintritt (siehe weiter unten und Abb. 25, 42).

Über die verschiedenen Modifikationen des Auseinanderweichens der Chromosomenhälften gibt ein Vergleich der Abb. 15, 16, 17, 23, 42a, 120j, 138n Auskunft. Die Tochterchromosomen trennen sich zuerst an ihren sog. Insertionspunkten, d. h. den Stellen, an denen sie an oder in der Spindel befestigt sind, voneinander (s. auch S. 71, 80). Infolgedessen ist der Trennungsmodus nicht nur artspezifisch (also bei allen Teilungen ein und derselben Art oder Rasse derselbe), sondern auch für einzelne Chromosomen spezifisch; derart nämlich, daß ein bestimmtes Chromosom in allen Mitosen des betreffenden Lebewesens ein und denselben Teilungsmodus hat, der aber von dem eines anderen Chromosoms desselben Individuums verschieden sein kann. So werden z. B. die stäbchenförmigen Chromosomen von *Stenobothrus* stets an dem der Spindelmitte zugekehrten Ende, die haarnadelförmigen Chromosomen jedoch an ihrer Umbiegungsstelle zuerst in ihre Spaltheilungen zerlegt (Abb. 136 a, b, 138n).

Die genaue Verfolgung der Umwandlung der Tochterchromosomen in die Tochterkerne hat ähnliche Schwierigkeiten zu überwinden, wie die Analyse der Prophase. Allmählich gewinnt es aber doch den Anschein, als hätte die in den Anfangsperioden der Cytologie geprägte Formulierung: „die Telophase ist die Umkehr der Prophase“, das Richtige getroffen. Es lassen sich — bei ausgiebiger Berücksichtigung des Umstandes, daß in der Telophase die Fixierung ebensolche Verheerungen¹⁾ anrichten kann, wie in der Prophase — zwei Haupttypen der Telophase unterscheiden, die den beiden oben geschilderten Prophasentypen völlig entsprechen.

Beim ersten Typ verklumpen die Chromosomen zu einem mehr oder weniger homogen erscheinenden Körper, der allmählich unter Volumzunahme die regelmäßige Begrenzung eines Kerns annimmt; mit diesen Veränderungen geht eine Abnahme der Färbbarkeit Hand in Hand (vgl. Abb. 17, 27, 28). Die bei Vertretern dieses Typus beschriebene Vakuolisierung der Chromosomen, die uns eine konkrete Vorstellung von dem Übergang zur Struktur des Ruhekerns so sehr zu erleichtern scheint, dürfte in den meisten Fällen als Fixierungsartefakt anzusehen sein¹⁾; dasselbe gilt wohl auch für sehr viele²⁾ der ebenfalls oft beschriebenen Spiral- und Zickzackstrukturen in den Chromosomen. Doch dürfen wir vielleicht aus dieser Neigung zur artifiziellen Vakuolisierung die Folgerung ableiten, daß bei diesem Typ der Telophase die Chromosomen quellen³⁾; daß der Tochterkern seine Volumenzunahme einer Flüssigkeitsaufnahme (aus dem Cytoplasma) verdankt, steht wohl außer Frage⁴⁾.

Eine besondere Form der Telophase, deren Erwähnung aus theoretischen Gründen gerechtfertigt erscheint, vermittelt den Übergang zum zweiten Typ. Bei *Euglypha* sind nach erfolgter Kerndurchschnürung alle Tochterchromosomen zunächst in dem der Centrosphäre benachbarten Kernpol zusammengedrängt,

1) Man vergleiche die Abb. 17 mit den meisten der in der Literatur vorhandenen Abbildungen desselben Objekts oder der Telophase anderer Blütenpflanzen. Daß die Chromosomen auch auf andere Stadien zur artifiziellen Vakuolisierung neigen können, habe ich für das Radiolar *Thalassicolla* nachweisen können (vgl. Abb. 35).

2) Aber nicht alle! Es hat vielmehr den Anschein, als würden diejenigen dieser Spiralen, deren vitale Präformation wahrscheinlich oder sichergestellt ist (z. B. die von SAKAMURA [1927] intra vitam beobachteten), auf einer Verlängerung des ganzen Chromosoms oder eines Teiles desselben beruhen, die ähnlicher Art ist, wie die, welche wir bei der Karyomerenbildung beobachten.

3) Vgl. S. 269 Fußnote.

4) Abb. 17 k, l stellen ebenso wie Abb. 17 j optische Schnitte dar.

um sich sodann allmählich in der Kerngrundsubstanz gleichmäßig zu verteilen und schließlich zu verschwinden (vgl. Abb. 25 h—l). In diesem Fall kann jedoch nachgewiesen werden, daß diese Verteilung mit einer Verlängerung der Chromosomen, die ihren Anfang bereits in der frühen Anaphase genommen hat, verknüpft ist¹⁾. Da nun trotz dieser Verlängerung die Dicke der Chromosomen nicht nennenswert abnimmt, so ist der Schluß, daß die Chromosomen bei ihrer Verteilung im Kernraum die Kerngrundsubstanz allmählich „aufsaugen“, wohl gerechtfertigt. Da nun bei der Prophase die Chromosomen zuerst als relativ dicke dichtgedrängte Fäden entstehen, die in demselben Maße an Färbbarkeit zu und an Volumen abnehmen, als die Kerngrundsubstanz zwischen ihnen hervortritt, so kann bei *Euglypha* die Parallele zwischen Pro- und Telophase noch viel weiter gezogen werden, als etwa bei *Allium*.

Längenwachstum der Chromosomen sowohl, wie auch die Flüssigkeitsaufnahme seitens des Tochterkerns treten beim zweiten Telophasetyp in den Vordergrund und können bei den Extremfällen dieses Typs in schematischer Klarheit beobachtet werden. Diese Extremfälle sind als Karyomerenbildung schon seit langem bekannt²⁾, aber nur selten³⁾ richtig gedeutet worden. Ein Karyomer ist ein kleiner Kern, der durch Umwandlung eines Chromosoms entsteht und später meist mit seinesgleichen zu einem großen Kern verschmilzt; Karyomerenbildung ist typisch für die schnell aufeinanderfolgenden Kernteilungen der Furchung vieler tierischen Eier.

Den Verlauf dieses Vorgangs zeigt die Abb. 42. (Vgl. auch Abb. 40 b, 120 k—m, 212.) In der späten Anaphase haben sich die Schenkel jedes Chromosoms dicht aneinandergelegt. In engstem Kontakt mit der Umbiegungsstelle jedes Chromosoms, die sich dabei zu einer Schlinge erweitert, tritt nun eine Vakuole auf und zur selben Zeit beginnt das Längenwachstum des Chromosoms, welches sich an der Wand der Vakuole in Windungen legt und ausbreitet⁴⁾. Das junge Karyomer hat Rübengestalt; hat das Chromosom eine gewisse Länge erreicht, so verliert es seine glatte Kontur und treibt Auswüchse und Verästelungen nach allen Seiten aus, die mit ihresgleichen verschmelzen. Auf diese Weise wird die Vakuolenwand mit einem chromatischen Retikulum überzogen und auf diesem Stadium verschmelzen die Karyomeren miteinander; nur einige der Trennungswände bleiben erhalten. Das Prinzip dieses Vorgangs, Ausbreitung des in die Länge wachsenden Chromosoms an der Peripherie einer Vakuole, läßt sich nun auch in Fällen nachweisen, in denen eine Karyomerenbildung unterbleibt (Abb. 15 m—p, 137 j—m, 209 a, b).

Verschiebt sich das Verhältnis von Vakuolen- und Chromosomenvolumen zugunsten des letzteren, so erhalten wir Telophasetypen, die unserem ersten Telophasetypus schon sehr nahe kommen. Und dieser Umstand läßt im Verein mit anderen (auf S. 263 ff. mitgeteilten) Beobachtungen den Schluß gerechtfertigt erscheinen, daß bei allen Telophasetypen die Chromosomen früher oder später in eine Periode starken Längenwuchses eintreten. Und da wir selbst bei Teilungen, die unmittelbar aufeinanderfolgen, stets eine (wenn auch noch so kurz

1) Bekennt man sich zur Theorie der Individualitätserhaltung der Chromosomen, so muß man auch in den Fällen, wo die Telophase so verläuft wie bei *Allium* (Abb. 17), die Prophase aber ähnlich wie etwa bei *Ascaris* (Abb. 209), annehmen, daß der Kern irgendwann während der Interphase Flüssigkeit aufnimmt, welche nicht von den Chromosomen gebunden wird.

2) CONKLIN 1902, SMALLWOOD 1905, RICHARDS 1917,

3) BONNEVIE 1906, 1908 b, HEBERER 1927; meist hat man gemeint, daß das Karyomer durch starke Vakuolisierung des Chromosoms entsteht.

4) In anderen Fällen rollt sich das Chromosom (zumal seine Enden) spiralig auf.

andauernde) Interphase zwischen je zwei Teilungen eingeschaltet finden (siehe S. 269 Abb. 211), so dürfen wir vielleicht noch weiter folgern, daß dieses Längenwachstum der Chromosomen eine notwendige Bedingung ihrer Längsteilung darstellt.

Diese Schlußfolgerung steht in gewissem Widerspruch mit dem Vorkommen des sogenannten telophasischen Längsspalts. Bei manchen Kernteilungen erscheinen die Chromosomen in der späten Anaphase — wenn auch nicht längs-

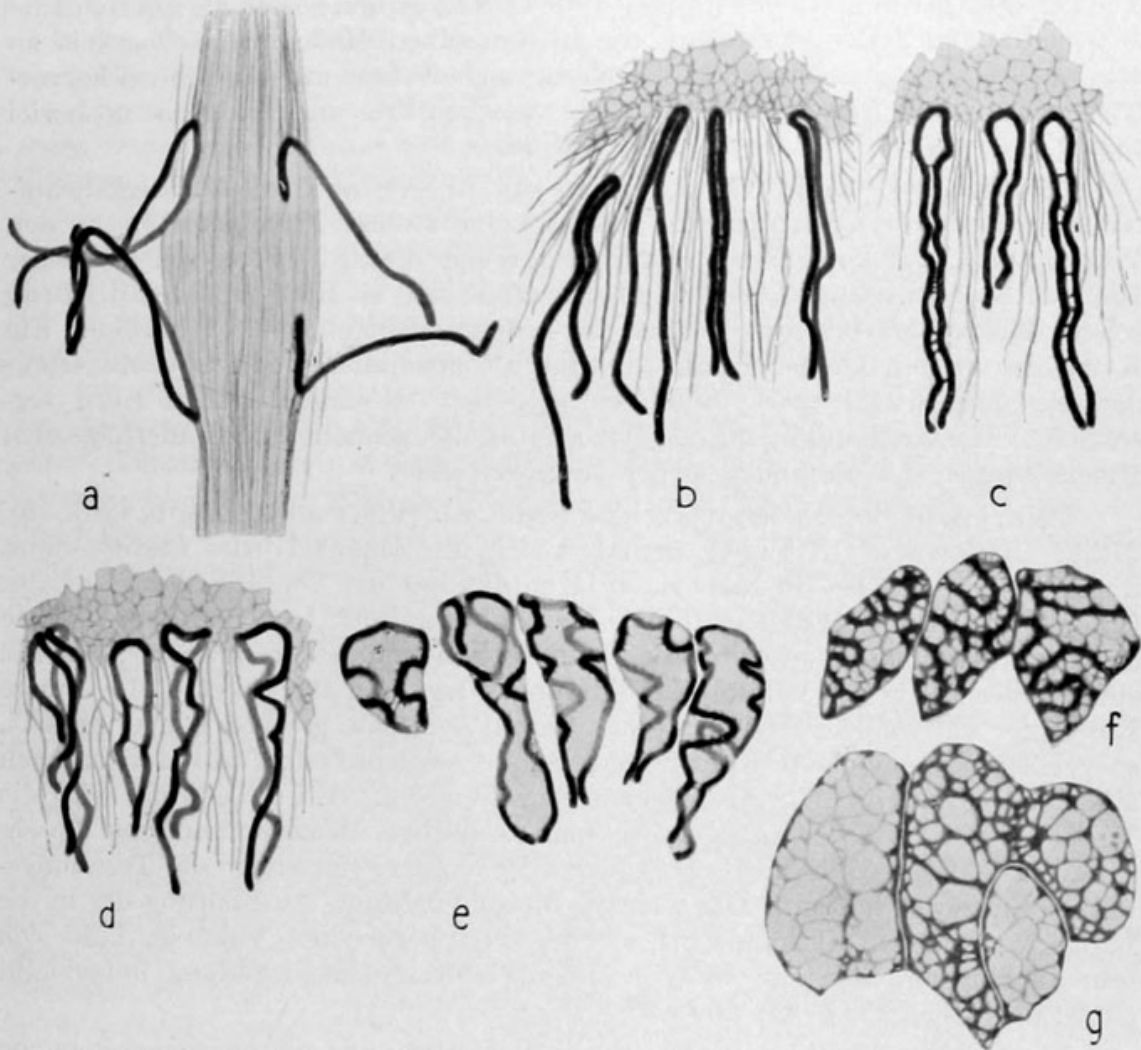


Abb. 42. *Amblystoma tigrinum* (Axolotl). Karyomerenbildung der Chromosomen von Furchungszellen des Blastulastadiums.

a Ausschnitt aus einer in Anaphase befindlichen Kernteilungsfigur. *b* Aneinanderlegen der Chromosomenschenkel. *c* Beginn des (telophasischen) Längenwachstums der Chromosomen. *d* Auftreten der Kern- (Karyomeren-) Vakuolen. *e—g* Weitere Ausbildung der Karyomeren und ihre Verschmelzung (vgl. hierzu Abb. 16). Nach Schnittpräparaten (Flemming, 7 μ , Eisenhämatoxylin) gezeichnet.

Vergrößerung ca. 1800fach. Original

gespalten — so doch deutlich bilateral gebaut, d. h. bandförmig mit einer längsverlaufenden Aufhellung. Wenn diese Struktur auch manchmal nur optisch oder durch artifizielle Vakuolisierung vorgetäuscht sein mag, so steht doch ihre reale Existenz in anderen Fällen außer Frage (siehe Abb. 17i, 29 d). Manche Autoren¹⁾ haben diesen „Doppelbau“ als Anbahnung einer Längsteilung gedeutet

1) Z. B. DEHORNE, DIGBY 1919, LUNDEGARDH 1912 b u. a. m., cf. hierzu: KUWADA (1921, 1926), MARTENS, DE LITARDIÈRE.

und weiterhin vermutet¹⁾, daß sie durch die Interphase hindurch erhalten bleibt und in der nächsten Prophase zum Längsspalt wird. Es ist jedoch hervorzuheben, daß das Auftreten eines telophasischen Längsspalts bis jetzt nur in wenigen Fällen einwandfrei nachgewiesen werden konnte und daß die Annahme seiner Persistenz zwar nicht unwahrscheinlich ist, aber vorläufig durch nichts gestützt werden kann.

Autonomie des Chromosomenformwechsels

Die Mehrzahl der im Vorangegangenen besprochenen Vorgänge, nämlich: die Ausbildung, Spaltung und Rückbildung der Chromosomen, sowie ein Teil ihrer Formveränderungen kann als autonom angesehen werden; als autonom in bezug auf den sogenannten achromatischen Apparat. Alle diese Vorgänge können unter Umständen vollkommen geregelt ablaufen, ohne daß Centrosomen und Spindel zu den Chromosomen in sichtbare Beziehung treten. Daß die Chromosomen nicht geteilt werden, sondern sich selbst teilen, geht daraus hervor, daß der Längsspalt oft zu einer Zeit auftritt, zu der von Spindelbildung noch überhaupt nichts zu sehen ist. Aber auch die Kontraktion, die die Chromosomen normalerweise während der Prophase erfahren, ist ein ebenso autonomer Vorgang. Wenn man von dem Kern eines merosperm befruchteten Nematodeneis²⁾ die (vom Spermium mitgebrachten und weitab liegenden) Centrosomen fernhält (durch Sauerstoffentzug), so nehmen die Chromosomen dieses Kerns (dessen Membran dabei ganz intakt bleibt), schließlich die Gestalt an, die sie sonst kurz vor der Anaphase haben; sie wandeln sich in Doppelkugelchen um³⁾. Und das, obwohl die Centrosomen weder eine Spindel gebildet haben, noch sonstwie zu dem Kern in sichtbare Beziehung getreten sind. Etwas ganz ähnliches spielt sich bei der sogenannten Monasterbildung ab (siehe S. 48). Diese letztere Anomalie zeigt auch, daß die Chromosomen, wenn die Ausbildung des achromatischen Apparats lange genug gehemmt bleibt, auch die regressiven Veränderungen, die für den normalen Verlauf der Mitose typisch sind, „selbständig“ durchmachen können. Sie tun das unter Umständen selbst dann, wenn eine Spindel bereits ausgebildet worden ist und auch die Anaphase bereits begonnen hat, aber aus irgendeinem Grund zum Stillstand gekommen ist (siehe S. 47).

Die hier angeführten Fälle reichen zur Illustration des eingangs Gesagten aus. Sie sind nicht etwa die einzigen, auf denen die Annahme der Autonomie des Chromosomenformwechsels fußt; vielmehr kennt man heute eine ganze Menge der verschiedensten Anomalien, die zur Gesamtheit denselben Schluß notwendig machen.

Nicht autonom (in dem soeben erörterten Sinn) ist hingegen die Anaphasebewegung der Chromosomen; sie ist von der Anwesenheit einer Spindel abhängig.

Zahl der Chromosomen.

Bei den Tieren ist die Zahl der Chromosomen in allen Kernteilungen einer Spezies (oder Rasse) ein und dieselbe (wenn man von gewissen Ausnahmen absieht); nur in den Reifungsteilungen ist sie scheinbar oder wirklich auf die Hälfte herabgesetzt (reduziert) und wird durch die Befruchtung wiederhergestellt. Man nennt die unreduzierte (diploide⁴⁾) Zahl die Normalzahl und bezeichnet die

1) Diese Deutung hat natürlich die Annahme einer morphogenetischen Kontinuität der Chromosomen (vgl. S. 263 ff.) zur Voraussetzung.

2) Vgl. S. 155, 159.

3) BÉLAÏ 1924.

4) Die Bedeutung der (von STRASBURGER 1905 eingeführten) Ausdrücke „haploid“ und „diploid“ hat sich im Laufe der Zeiten etwas verändert. Ursprünglich sollten diese Termini das Vorhandensein eines vollständigen idioplasmatischen (daher „haplo-id“)

eingangs erwähnte Tatsache als die Regel (nicht: „Gesetz“) der Zahlenkonstanz der Chromosomen. Bei den Pflanzen ist jedoch zwischen Reduktionsteilung und Befruchtung eine verschieden große Zahl von Zellteilungen eingeschaltet, in denen die halbe (haploide) Normalzahl („n“) auftritt; im Extremfall ist dann die „Normalzahl“ („2n“) auf eine einzige Kernteilung, nämlich die Reduktionsteilung beschränkt. In der Botanik ist es deshalb üblich geworden, als Normalzahl (n) nur die reduzierte (haploide) Zahl zu bezeichnen, ein Usus, der sich allmählich auch in der Zoologie einzubürgern beginnt und auch im folgenden befolgt werden soll.

Es ist bekannt, daß die Normalzahl („n“; also die reduzierte Normalzahl) alle möglichen Werte haben kann; häufig sind jedoch nur die mittleren Werte (etwa zwischen 6 und 20), seltener sind hohe Zahlen und am seltensten die Zahlen von 6 bis 1. Eine Zusammenstellung der verschiedenen Normalzahlen findet sich bei HARVEY 1916, 1920, BRESSLAU & HARNISCH 1927 (Tiere), TISCHLER 1922 u. 1927 und GAISER 1926 (Pflanzen) und BĚLAŘ 1926 (Protisten).

Es gibt nicht wenige Ausnahmen von der Regel der Zahlenkonstanz; sie sollen hier nur insoweit berücksichtigt werden, als sie allgemein verbreitet sind und als normal gelten können. Von der Inkonstanz, die in der regelmäßigen Aufeinanderfolge diploider und haploider Zellgenerationen besteht, ist schon oben die Rede gewesen. Nicht so allgemein verbreitet ist die Verschiedenheit

Anlagenkomplexes — resp. zweier gleichartiger — in einem Kern, einer Zelle oder gar einer Generation zum Ausdruck bringen, und das unter der Voraussetzung, daß dieser Anlagenkomplex durch eine Chromosomengarnitur repräsentiert wird. Daher hat man später diese Ausdrücke nicht nur auf den Ruhekern (von dem man „erwartete“, daß in ihm bei der nächsten Teilung $2n$ oder n Chromosomen entstehen würden; die übliche Ausdrucksweise: „der Kern enthält so und so viel Chromosomen“, hat eigentlich zur Voraussetzung, daß die morphogenetische Kontinuität der Chromosomen bewiesen ist) und ganze Individuen, sondern auch auf die Gesamtheit der Chromosomen einer Kernteilung appliziert. Man spricht also sowohl von haploiden Kernen, Zellen, Generationen, Tieren und Pflanzen, wie auch von haploiden Chromosomenbeständen und -zahlen.

Es folgt aber aus dem Obigen noch weiter, daß „n“ nicht bloß eine Zahl, sondern gleichzeitig eine bestimmte Konstellation von Chromosomen bezeichnet; mit anderen Worten: „n“ ist nicht nur die Bezeichnung für die haploide Normalzahl, sondern auch für: „1 Chromosomengarnitur“.

Im Anschluß an diese Auseinandersetzung seien auch noch die verschiedenen Termini, die sich für die Bezeichnung von abnormen Chromosomenzahlen eingebürgert haben, angeführt und kurz erläutert. Die Ausdrücke tri-, tetra-, pentaploid usw. bedürfen wohl keiner Erklärung. Polyploid nennt man jeden Kern, der mehr als zwei Chromosomengarnituren enthält. Orthoploid nennen wir Kerne mit normalem (und zwar einerlei ob diplo- oder haploidem), heteroploid solche mit abnormem Chromosomenbestand. Als euploid bezeichnet man Chromosomenzahlen, die ganzzahlige Vielfache von n sind, als aneuploid solche, die durch die Formel $a \cdot n + \frac{n}{x}$ dargestellt werden können. Aneuploid sind also Chromosomenbestände, die außer einer oder mehreren kompletten Chromosomengarnituren noch einen oder mehrere Bruchteile einer solchen enthalten. Der näheren Bezeichnung von aneuploiden Chromosomenbeständen dienen die Termini hyperdiploid (-triploid usw.) und hypodiploid (-triploid usw.). Hyperdiploid ist ein Kern, der außer zwei kompletten Chromosomengarnituren noch einige Einzelchromosomen enthält. Ist die Zahl dieser überzähligen Chromosomen so groß, daß sie sich n nähert, dann nennt man den Kern nicht mehr hyperdiploid, sondern hypotriploid. Können die überzähligen Chromosomen identifiziert werden, so ist in diesen Fällen jedoch der von BLAKESLEE & BELLING eingeführten Terminologie der Vorzug zu geben; BLAKESLEE & BELLING bezeichnen einen Kern der $2n + 1$ Chromosomen enthält (z. B. Abb. 44d, g) als einfach trisom, einen Kern, der $2n + 2$ (gleichartige) Chromosomen enthält als einfach tetrasom (da ein bestimmtes Chromosom in „vierfacher Auflage“ vorhanden ist) einen Kern in dem zwei bestimmte Chromosomen dreimal vertreten sind als zweifach trisom usw. Als syndiploid (syntetraploid) bezeichnet man einen ursprünglich heteroploiden Kern, dessen Chromosomenbestand derart stabilisiert ist, daß er sich so benimmt, wie wenn er haploid (oder diploid) wäre (vgl. S. 209, 218). Vgl. hierzu auch F. v. WETTSTEIN 1927.

der Chromosomenzahl beim männlichen und weiblichen Geschlecht, die für gewisse Typen des Geschlechtschromosomenmechanismus charakteristisch ist.¹⁾

Als normal kann auch die triploide Konstitution des Endosperms der Blütenpflanzen gelten (siehe S. 156, 160). Von den anderen Abweichungen von der Normalzahl soll erst weiter unten (S. 274) die Rede sein.

Form der Chromosomen, Garnituren, Homologie.

Von den verschiedenen Formen, die die Chromosomen haben können, ist schon verschiedentlich die Rede gewesen. Vergleicht man die Chromosomen verschiedener Organismen untereinander, so stellt es sich heraus, daß — wenn man dem Vergleich ein und dasselbe Stadium der Mitose, am besten die Metaphase — zugrundelegt, erstens die Form der Chromosomen art- oder rassen-spezifisch ist (vgl. Abb. 15, 22, 27, 200), zweitens aber, daß die Chromosomen ein und derselben Kernteilungsfigur sich ihrer Form und Größe nach voneinander unterscheiden können und daß diese Unterschiede in allen Kernteilungen der betreffenden Art oder Rasse die gleichen sind. Nur selten geht dies soweit, daß man jedes Chromosom²⁾ vom anderen unterscheiden kann³⁾; oft kann man jedoch wenigstens einige Chromosomen mit Bestimmtheit in jeder Kernteilung wiedererkennen (vgl. Abb. 43, 44, 136, 137, 138, 153, 154, 157, 254). Diese Form und Größendifferenzen ermöglichen bekanntlich auch die Feststellung, daß in den Kernteilungsfiguren eines diploiden Kerns jede Form- und Größenkategorie mindestens zweimal vertreten ist⁴⁾ (vgl. die vorhin aufgezählten Abbildungen). Gewöhnlich wird diese Tatsache mit dem Satze formuliert: „der diploide Kern enthält zwei Chromosomengarnituren, der haploide eine“. Nicht völlig kongruent sind die beiden Garnituren bei Organismen, die morphologisch unterscheidbare Geschlechtschromosomen besitzen (und auch da nur im heterogametischen Geschlecht), ferner bei Bastarden, deren Eltern sich in Form, Größe und Zahl ihrer Chromosomen unterscheiden und schließlich in manchen Fällen, in denen auf irgendwelche Weise die normale Zusammensetzung eines Satzes geändert worden ist (vgl. S. 71, 72).

Was man unter homologen Chromosomen versteht, ist nur schwer zu definieren und sei daher nur an Beispielen erläutert. Homolog sind z. B. die D-Chromosomen von *Crepis capillaris* (Abb. 44), die Mikrochromosomen von *Metapodius* (Abb. 166), X- und Y-Chromosom von *Drosophila* (Abb. 254). Man nimmt bekanntlich mit gutem Grund (vgl. S. 210 und Kap. VIII) an, daß jedes Paar homologer Chromosomen (eines diploiden Kerns) aus einem Chromosom väterlicher Herkunft und aus einem mütterlicher Herkunft besteht.

Über die absolute Größe der Chromosomen Angaben zu machen, ist wohl nicht nötig; sie sind im allgemeinen in großen Zellen größer als in kleinen; auch variieren ihre Dimensionen in verschiedenen Zellen ein und desselben Lebewesens; wenn auch nicht sehr beträchtlich.

Qualitative Unterschiede zwischen den Chromosomen der Haploidgarnitur

Während Größen- und Formunterschiede der einzelnen Chromosomen der haploiden Garnitur weit verbreitet sind, konnten qualitative Unterschiede nur in wenigen Fällen nachgewiesen werden; auch da meist nur auf indirektem Wege.

Direkt sichtbar sind qualitative (wenn auch schwer zu präzisierende) Unterschiede zwischen den Geschlechtschromosomen und den übrigen Chromosomen⁵⁾

1) Z. B. für den „X O“ (*Protenor*)typ; das heterogametische Geschlecht hat hier die Chromosomenformel $2A + X$ (A bedeutet hier die Gesamtheit der Autosomen einer haploiden Chromosomengarnitur), das homogametische die Formel $2A + 2X$.

2) Der haploiden Garnitur.

3) Zu dieser Unterscheidung muß man gelegentlich auch den Trennungsmodus heranziehen (vgl. S. 54).

4) Ist sie öfter als zweimal vertreten, dann sind zwei oder mehr Chromosomen des haploiden Satzes voneinander nicht unterscheidbar; ist sie nur einmal vertreten, dann handelt es sich meistens um ein Geschlechtschromosom (nur beim X O-Typ).

5) Die man im Gegensatz zu den Geschlechtschromosomen als Autosomen bezeichnet.

bei vielen Insekten; die Geschlechtschromosomen sind etwas anders färbbar, erscheinen (auf gewissen Stadien) weniger dicht und benehmen sich oft auch

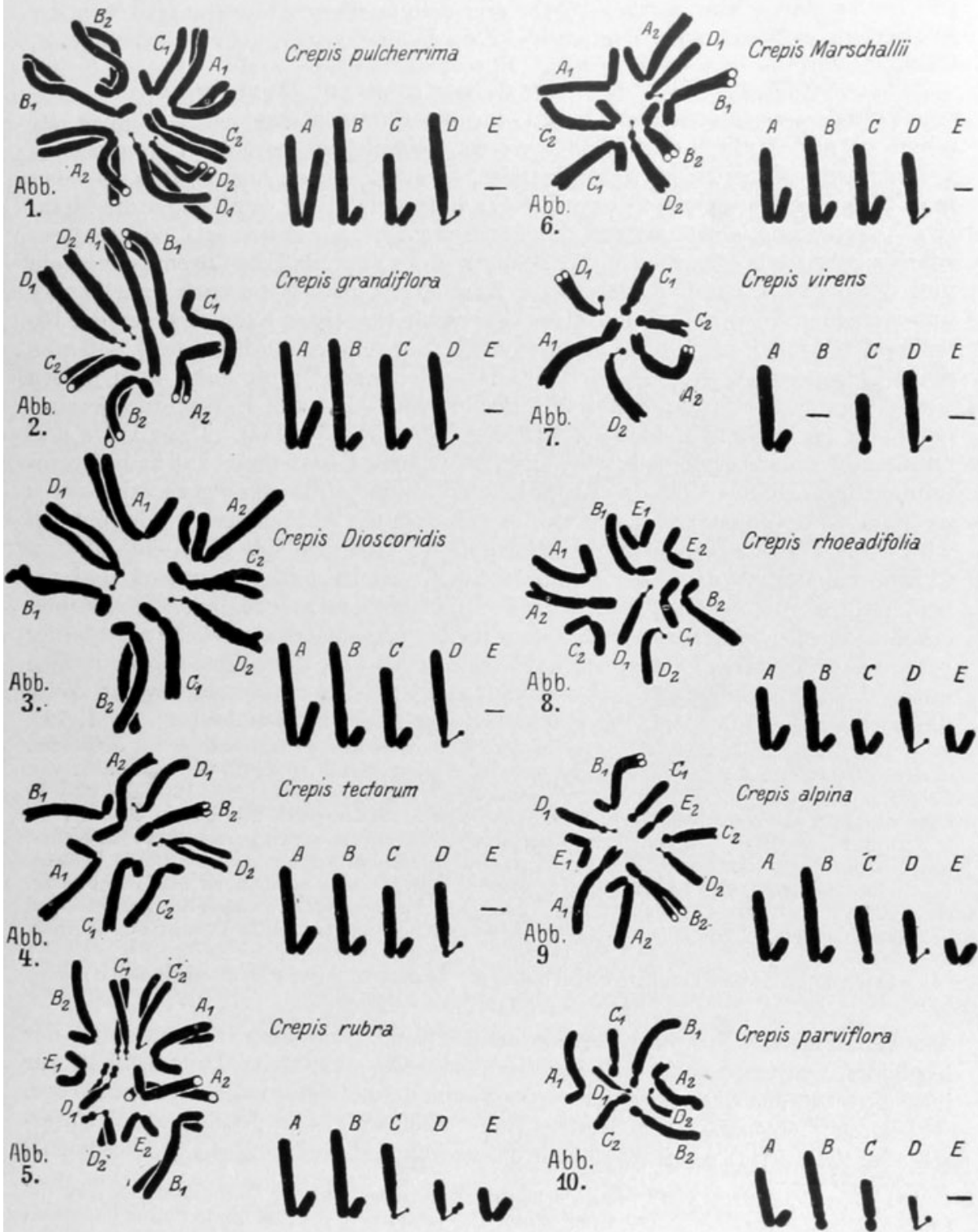


Abb. 43. Chromosomengarnituren. Äquatorialplatten (aus meristematischen — also diploiden — Zellen) verschiedener *Crepis*-Arten (Kompositen); neben jeder Platte ist die haploide Chromosomengarnitur schematisch dargestellt (die relative Länge der Chromosomen ist möglichst getreu wiedergegeben). Jedes homologe Chromosomenpaar ist durch einen großen Buchstaben bezeichnet. NB. Manche Chromosomen sind schon völlig gespalten; die dem Beschauer zugekehrten Enden der Chromosomen sind als weiße Kreise gezeichnet.

anders als die Autosomen¹⁾. Sie separieren sich von diesen und zwar nicht nur sozusagen, sondern oft auch sensu stricto; sie „kondensieren“ sich viel früher als die Autosomen (oft ohne vorher im Spirem dieselbe [relative] Länge erreicht zu haben, vgl. Abb. 45, 136, 137, fotogr. Tafel I 4—9), liegen abseits von ihnen in

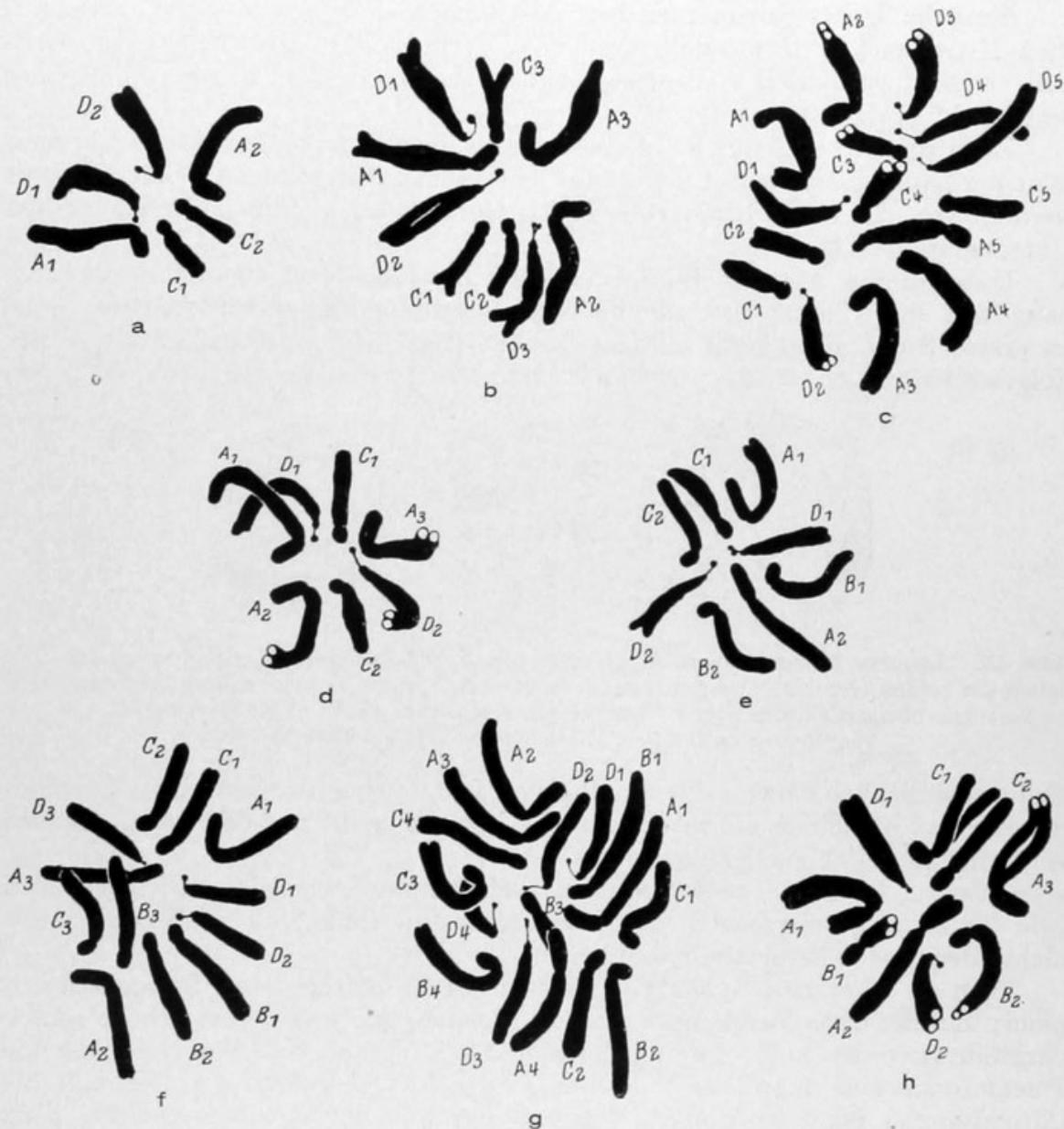


Abb. 44. Beispiele von partieller und totaler Polyploidie bei *Crepis capillaris* (a, b, c, d) und *Crepis tectorum* (e, f, g, h) (Kompositen). Alle Figuren stellen Äquatorialplatten aus Wurzelmeristemzellen dar.

a und e diploide, b und f triploide Chromosomenbestände. c pentaploider, g tetraploider Chromosomenbestand. d und h einfach trisome Bestände (überzählige A-Chromosomen). Homologe Chromosomen sind mit jeweils ein und demselben großen Buchstaben bezeichnet. Die dem Beschauer zugekehrten Chromosomenenden sind als weiße Kreise dargestellt.

Vergrößerung ca. 2500fach. Nach M. NAWASCHIN 1926

oder an den Spindeln (vgl. Abb. 138 Tafel I 4, 5), eilen bei der Anaphase den Autosomen voraus oder hinken umgekehrt etwas nach, bilden in der Telophase sepa-

1) Daher der Name „Heterochromosom“; die Bezeichnung „accessorisches Chromosom“ wäre am besten ganz abzuschaffen, da sie erstens überflüssig ist und zweitens auf Grund der irrigen Annahme, daß das Männchen (beim Protentyp) um ein Chromosom (nämlich das X-Chromosom) mehr hat, als das Weibchen, geschaffen wurde.

rate Karyomeriten und sind auch während der Interphase (in der sie sich oft viel weniger „auflockern“ als die Autosomen) deutlich von den Autosomen geschieden. Diese Unterschiede (besonders die des Verhaltens) treten allerdings meist nur während der Reifungsteilungen deutlich hervor (vgl. jedoch Abb. 136 a, b).

Ähnliche Unterschiede zwischen Autosomen sind bis jetzt nur bei manchen Heuschrecken festgestellt worden und sind auf die schnellere Entwicklung eines bestimmten Chromosomenpaars während der Konjugationsphase beschränkt (vgl. S. 83).

Ein indirekter Nachweis einer qualitativen Verschiedenheit der Chromosome der haploiden Garnitur konnte bis jetzt auch nur in wenigen Fällen erbracht werden; vor allem auf Grund von genetischen und entwicklungsphysiologischen Untersuchungen.

Unter diesen letzteren (die genetischen Beweise sollen erst im Zusammenhang mit der Chromosomentheorie der Vererbung behandelt werden) steht an erster Stelle die klassische von BOVERI (1907) durchgeführte Analyse der Folgeerscheinungen der dispermen Befruchtung des Seeigeleies, die einen



Abb. 45. *Lygaeus bicrucis* (Wanze). Kerne von Spermatocyten (Konjugationsphase), in denen die beiden Geschlechtschromosomen (großes X, kleines Y, jedes schon längsgespalten) von den übrigen Chromosomen deutlich unterschieden sind. (Vgl. hierzu Abb. 156.)

Vergrößerung ca. 2250fach. Nach WILSON 1912 aus DEPDOLLA 1927

Wahrscheinlichkeitsbeweis für qualitative Differenzen der einzelnen Chromosomen einer haploiden Garnitur erbracht hat, der nicht nur der erste, sondern vorläufig auch der einzige seiner Art ist.

Disperm (also von zwei Spermien) befruchtete Seeigeleier entwickeln sich (wie DRIESCH gezeigt hat), fast ausnahmslos pathologisch und zwar meist nicht über das Blastulastadium hinaus.

Nun ist aber das Synkaryon eines disperm befruchteten Seeigeleies triploid; und die erste Furchungsmitose ist vierpolig (da zwei Spermacentrosomen eingeführt worden sind, deren jedes sich zweiteilt), so daß die anschließende Plasmotomie eine simultane Vierteilung¹⁾ des Eies bewirkt. Da sich nun die Chromosomen einer vielpoligen Kernteilungsfigur nachgewiesenermaßen ganz zufallsmäßig in die verschiedenen Äquatorialplatten einordnen, so ist zu erwarten, daß die 108²⁾ Chromosomenspalthälften, die aus dem triploiden Synkaryon hervorgehen, ganz unregelmäßig auf die vier Tochterkerne der ersten Furchungsmitose verteilt werden. Es ist also zu erwarten, daß sich (in der Regel) die Kerne der vier ersten Blastomeren in ihrem Chromosomenbestand unterscheiden³⁾. „Die vier Blastomeren erhalten also nicht nur im Durchschnitt weniger Chromosomen als normal, sondern auch im allgemeinen eine verschiedene Anzahl und was uns vor allem wichtig ist, ganz verschiedene Kombinationen“⁴⁾. Außerdem

1) An der man daher die dispermen Eier mit Sicherheit erkennen kann.

2) $(3 \times 18) \times 2$; ($n = 18$).

3) Dies konnte von BOVERI direkt nachgewiesen werden; zwar nicht durch Zählung der Chromosomen, sondern durch Messung des Kerndurchmessers, der, wie auf S. 20 auseinandergesetzt, hier einen sicheren Maßstab der Chromosomenzahl darstellt.

4) BOVERI 1904 a, S. 46.

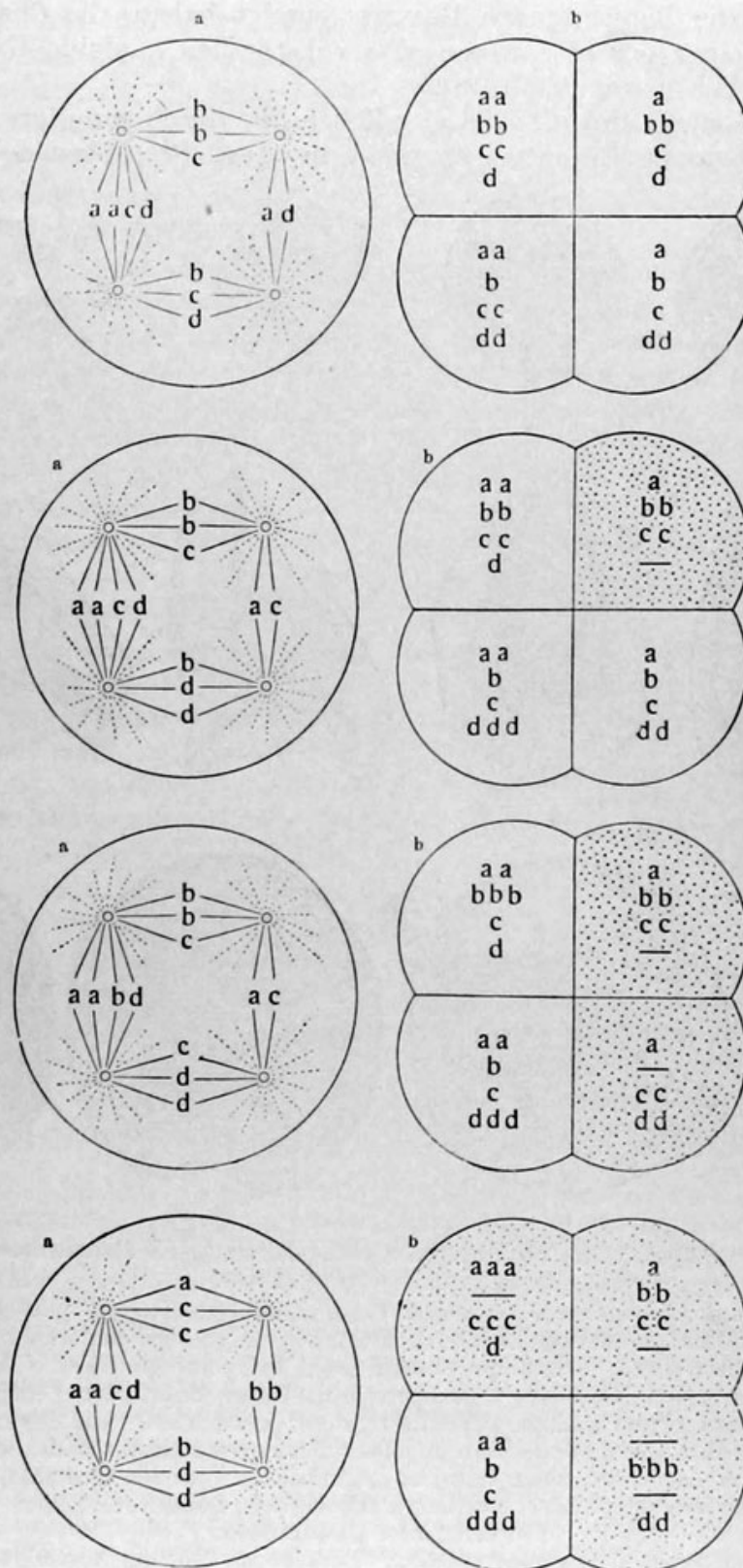


Abb. 46. Schematische Darstellung einiger der möglichen Verteilungsmodi der (durch kleine Buchstaben repräsentierten) Chromosomenspaltheilten eines triploiden Chromosomenbestandes bei simultaner Vierfachtteilung doppelt befruchteter Seeigelleier. Der Übersichtlichkeit halber ist eine Garnitur von vier Chromosomen (*a, b, c, d*) der Darstellung zugrundegelegt. Links Metaphase (Chromosomen noch nicht gespalten), rechts Telophase. Blastomeren, denen mindestens ein Chromosom der Haploidgarnitur fehlt und die sich daher pathologisch weiterentwickeln dürften, sind punktiert.

Nach BOVERI 1907 aus BUCHNER 1915

sind aber, wie die Berechnungen BOVERIS gezeigt haben, die Chancen dafür, daß auch nur einer der vier Kerne eine vollständige haploide Garnitur mitbekommt, ziemlich gering (Abb. 46).

„Die Sachlage ist also die: die vier Zellen, die durch simultane Vierteilung aus einem dispermen Ei entstehen, sind in allen Protoplasmaeigenschaften

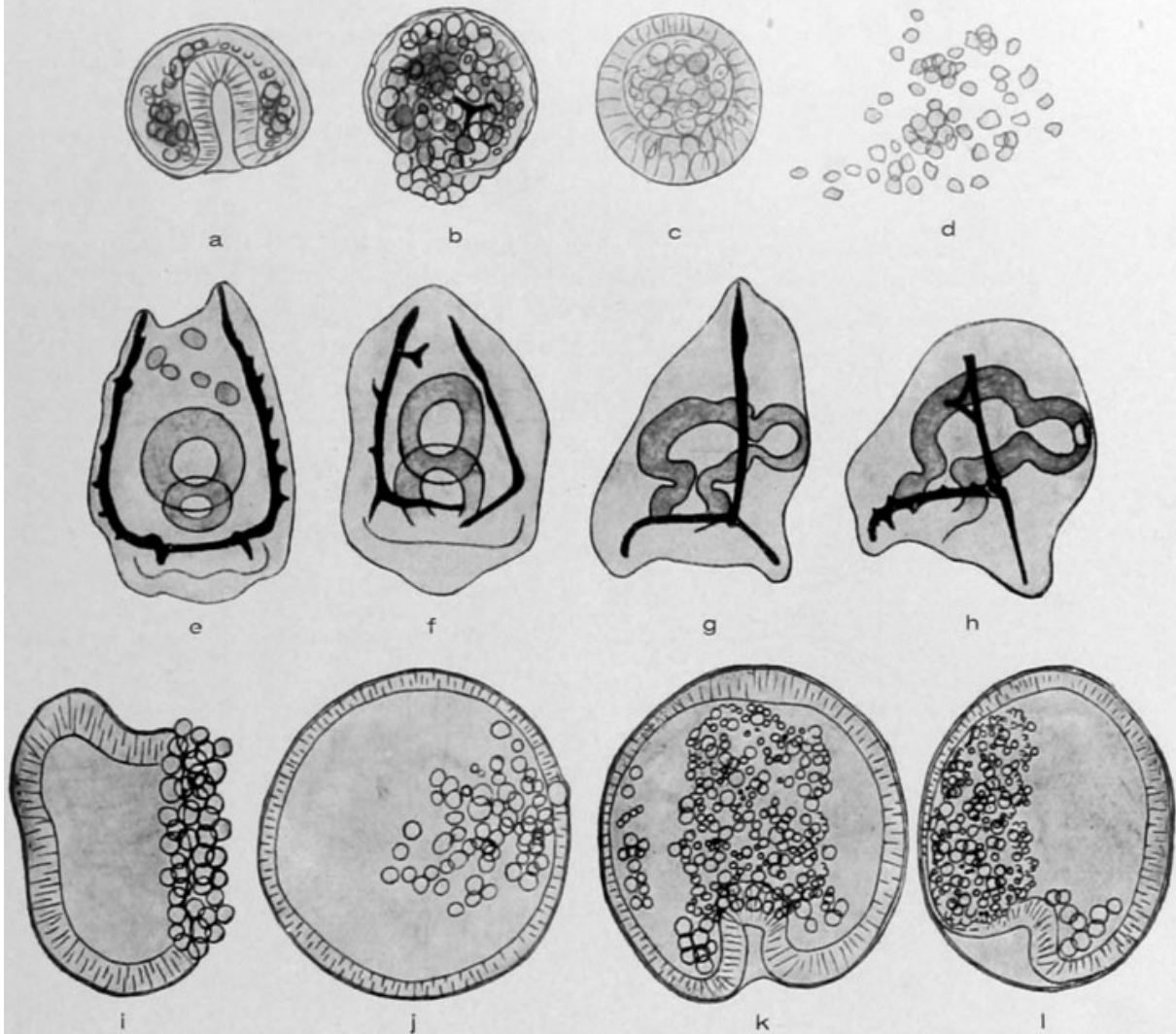


Abb. 47. Effekte dispermer Befruchtung von Seeigeleiern (*a—h Paracentrotus lividus*, *i—l Parechinus microtuberculatus*).

a—d Die vier aus den isolierten Blastomeren eines „Simultan-Vierers“ gezüchteten gleichaltrigen Keime (48 Stunden nach der Befruchtung). *e—h* Vier gleichaltrige Plutei, gezüchtet aus den vier isolierten $\frac{1}{4}$ -Blastomeren eines normal befruchteten Eies. *i* Ältere Blastula; aus einem ganzen „Simultanvierer“ gezüchtet; partieller Zufall der Zellen. *j* „Partielle Stereoblastula“ aus einem ganzen „Simultanvierer“ gezüchtet. Die losen Zellen rechts sind pathologisch verändert, sie nehmen ungefähr den Bereich eines Quadranten ein. *h* und *l* Zwei verschiedene Ansichten einer teilweise „erkrankten“ jungen Gastrula, die aus einem ganzen Simultanvierer gezüchtet wurde. Pathologisch veränderte Zellen im ungefähren Bereich eines Quadranten.

Vergrößerung nicht genau feststellbar. Nach BOVERI 1907 aus HERBST 1926

(inklusive Centrosomen) essentiell gleichwertig. Sie sind dagegen im allgemeinen verschieden voneinander in ihrem Chromatinbestand. Beruht die pathologische Entwicklung dispermer Keime auf einer Störung im Protoplasma, so müssen die Derivate aller vier Zellen in gleicher Weise pathologisch sein, beruht sie auf dem abnormen Chromatinbestand, so ist zu erwarten, daß sie sich verschieden verhalten. Die Versuche ergaben in eklatanter Weise das letztere“ (BOVERI 1904 a, S. 47).

BOVERI hat die vier ersten Blastomeren dispermer Seeigeleier isoliert und weitergezüchtet; in den meisten Fällen entwickelten sie sich zu pathologisch veränderten Keimen, die früher oder später abstarben.

„Zwar bis zur Blastula geht die Entwicklung fast bei allen normal vor sich, dann aber zeigen sich Unterschiede: das eine Viertel z. B. löst sich in isolierte Zellen auf, während die anderen noch mehrere Tage als Larven herumschwärmen“ (BOVERI 1904 a, S. 47/48).

Nur hier und da entwickelte sich ein Keim zu einem normalen Pluteus¹⁾. Die Hauptsache ist aber: die vier von den Blastomeren eines dispermen Eies abstammenden Keime entwickelten sich fast stets verschiedenartig und verschieden weit (Abb. 47 a—h). Und dementsprechend waren auch Keime, die aus ganzen simultan viergeteilten dispermen Eiern gezüchtet wurden, meist aus vier Bereichen zusammengesetzt, die sich verschieden weit und verschieden stark pathologisch entwickelten (Abb. 47 i—l) und sich außerdem sehr oft in ihrer Größe unterschieden²⁾.

Da nun sowohl aus haploid parthenogenetisch sich entwickelnde Seeigeleiern wie auch aus den vier nach der zweiten Furchungsteilung isolierten Blastomeren eines normal befruchteten Eies normale Plutei entstehen können, so kann die abnorme Entwicklung der Blastomeren eines dispermen Eies nicht auf dem verminderten Chromosomenbestand ihrer Kerne³⁾ beruhen und kann auch nicht eine Folge der Manipulation, durch die die Isolierung der Blastomeren herbeigeführt wird, sein.

Daher ist, wie BOVERI ausführlich auseinander gesetzt hat, die Verschiedenheit der vier Abkömmlinge eines dispermen Eies auf keine andere Weise plausibel zu erklären, als durch die Annahme, daß sie auf der unregelmäßigen Verteilung der Chromosomen beruht⁴⁾: Keime, deren Kerne mindestens eine komplette haploide Garnitur enthalten, entwickeln sich normal; Keime, deren Kerne nur unvollständige Garnituren enthalten, entwickeln sich pathologisch und zwar um so mehr pathologisch, je mehr Chromosomen des haploiden Satzes vollständig fehlen (mögen dafür auch andere mehr als zweimal vertreten sein). Das heißt aber nichts anderes als: die einzelnen Chromosomen der haploiden Garnitur sind untereinander nicht gleichartig, sondern sie sind irgendwie voneinander qualitativ verschieden.

1) BOVERI hat insgesamt 23 simultan viergeteilte Eier in Blastomeren zerlegt und 92 dieser Blastomeren analysiert; in 36,5% aller Fälle waren die Abkömmlinge aller vier Zellen pathologisch, in 54,5% der Fälle entwickelte sich je eine Blastomere zu einer normalen Gastrula, in je 4,5% der Fälle entwickelten sich je zwei und je drei Blastomeren zu normalen Gastrulis.

2) „... das Studium der ganzen dispermen Keime, die gar keiner weiteren Prozedur unterworfen worden sind, läßt eine ganz entsprechende verschiedene Potenz einzelner Bereiche erkennen“ (BOVERI 1904 a, S. 48).

3) Zudem zeigte es sich, daß aus den Blastomeren simultan dreifach geteilter dispermen Eier normale Larven entstehen könnten, obwohl ihre Kerne dreierlei Größenkategorien angehörten (vgl. Abb. 49).

4) Die Möglichkeit einer abnormen Verteilung organbildender Keimbezirke des Cytoplasmas wird von BOVERI 1907 ausführlich diskutiert und mit zureichenden Gründen für nicht in Frage kommend erklärt; so unterscheidet sich z. B. die Entwicklung dispermer simultanviergeteilter Eier, in denen die vier Halbspindeln in einer Ebene liegen, in nichts von der solcher Eier, in denen die Achsen der vier Spindeln so angeordnet sind, wie die Achsen eines Tetraeders. Oder: disperm befruchtete Eier, bei denen aber nur ein Spermakern mit dem Eikern verschmolzen ist, während der andere eine eigene Spindel bildet, liefern auch bei simultaner Vierteilung normale Plutei.

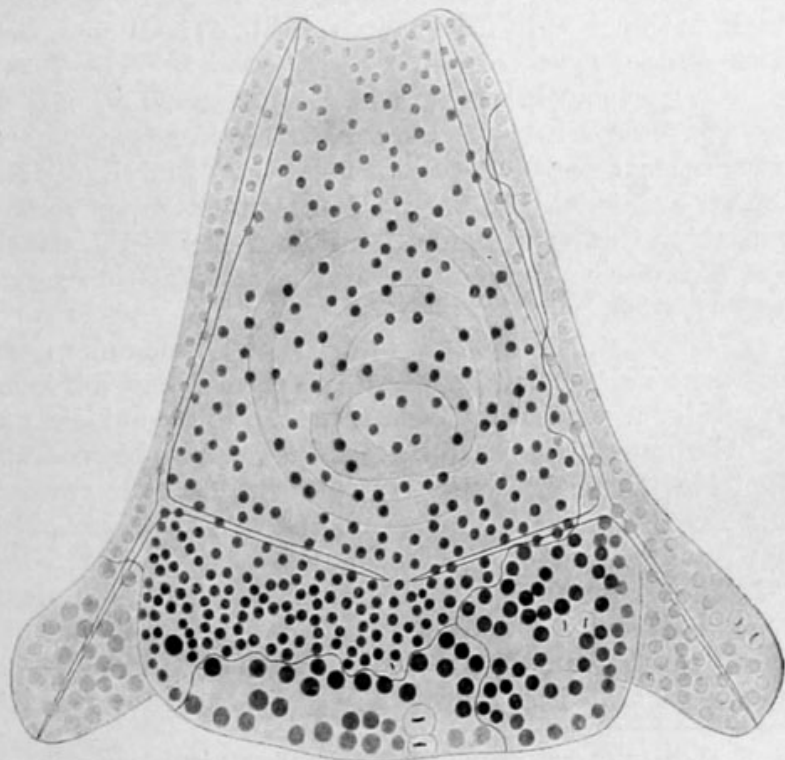
Und schließlich sei noch erwähnt, daß BOVERI durch Eingriffe das Auftreten mehrpoliger Teilungsfiguren, in normalbefruchteten Eiern veranlassen konnte; auch hier traten im Gefolge dieser mehrpoligen Mitosen dieselben Entwicklungsstörungen auf, wie bei disperm befruchteten Eiern.

Noch ein weiteres Versuchsergebnis BOVERIS spricht für die Richtigkeit dieser Annahme. Durch bestimmte Eingriffe (Schütteln) konnte BOVERI es erreichen, daß die erste Furchungsspindel nicht vierpolig, sondern dreipolig wurde¹⁾; dementsprechend wird das Ei nachher nur in drei Blastomeren (simultan) zerlegt. Die Berechnung zeigte, daß in diesem Fall die Chancen für das Zustandekommen wenigstens einer kompletten haploiden Chromosomengarnitur in einem der drei Blastomerenkerne viel günstiger liegen, als bei simultaner Vierfachtteilung. Und dementsprechend fanden sich unter den aus unzerlegten simultan dreigeteilten Eiern aufgezogenen Keimen viel mehr normale oder fast normale Plutei, als unter den Abkömmlingen viergeteilter Eier (aus 719 Eiern wurden 79 Plutei²⁾ gezüchtet, davon waren 4 ganz normal, 58 waren nicht defekt, sondern nur mehr oder minder asymmetrisch) (Abb. 48).

Abb. 48.

Paracentrotus lividus. Eine normal aussehende Pluteuslarve (konserviert und gefärbt), die aus einem ganzen, simultan dreigeteilten, doppeltbefruchteten Ei gezüchtet wurde. Man kann drei Bezirke (auf der Abbildung durch geschlängelte Linien abgegrenzt) unterscheiden, die sich in den Dimensionen ihrer Kerne unterscheiden. Nach BOVERIS Berechnung dürften die kleinsten Kerne ca. 18 (n), die mittleren ca. 36 (2n) und die größten ca. 54 (3n) Chromosomen „enthalten“ (vgl. mit Abb. 9). Die Larve dürfte daher von einem Ei stammen, bei dessen Teilung zwar drei Centrosomen mitgewirkt haben, aber nur zwei Äquatorialplatten (eine zu 18, die andere zu 36 Chromosomen) gebildet wurden. Daraus geht hervor, daß Hyper- oder Hypoploidie an sich keine abnorme Entwicklung hervorrufen muß.

Vergößerung ca. 650fach. Nach BOVERI 1907 aus GURWITSCH 1913



Ein weiterer Indizienbeweis qualitativer Differenzen von Chromosomen wurde von BALTZER (1910) aus der Tatsache abgeleitet, daß bei gewissen Seeigelbastarden stets nur vier bestimmte³⁾ Chromosomen der vom Männchen gelieferten haploiden Garnitur an der Entwicklung teilnehmen, während alle anderen eliminiert werden (Abb. 40). Da die Elimination in diesen Fällen sicher auf irgendeine Beeinflussung der Chromosomen (wahrscheinlich durch das artfremde Cytoplasma) zurück-

1) Das Schütteln unterdrückt in diesem Fall die Teilung eines der beiden Spermiumcentrosomen.

2) = 8%; von 1500 (unzerlegten) „Simultanvierern“ wurden hingegen nur zwei zu normalen Pluteis; also 0,13%; da überdies einer dieser Plutei zweifelhaft, d. h. möglicherweise nicht aus einem Ei mit vier Spindeln entstanden ist, so wäre der Prozentsatz 0,065. Die Zerlegungsversuche an 34 Simultan dreigeteilten Eiern ergaben folgendes Resultat: alle drei Blastomeren entwickeln sich zu normalen Gastrulis in 14,4%, je zwei in 22,8%, je ein in 40% aller Fälle; alle drei Blastomeren entwickeln sich pathologisch in 22,8% aller Fälle.

3) An ihrer relativen Länge erkennbare.

zuföhren ist, so kann man mit zureichendem Grunde annehmen, daß die vier Chromosomen, welche nicht eliminiert werden, sich irgendwie von ihren Genossen unterscheiden.

Ein anderes Indizium kann man mit KEUNEKE in der Tatsache erblicken, daß bei den Reduktionsteilungen mancher Fliegen nur bestimmte Chromosomen zur Fragmentation neigen (Abb. 153i), und schließlich kann man auch die Affinität zwischen den homologen Chromosomen, welche sich in ihrer Konjugation kundtut, als Indizium qualitativer Verschiedenheiten ansehen, da anderenfalls nicht einzusehen wäre, wieso ein Chromosom immer nur seinen homologen Partner aufsucht.

Im Verein mit gewissen aus der Chromosomentheorie der Vererbung (besser gesagt: aus den Beweisen dieser Theorie) abgeleiteten Folgerungen gestatten die soeben angeführten Tatsachen sicherlich den Schluß, daß in sehr vielen Fällen einige, wenn nicht alle Chromosomen der haploiden Garnitur sich voneinander irgendwie qualitativ unterscheiden. Von einer unbedingten Verallgemeinerung dieses Schlusses wird uns aber der Umstand abhalten, daß bei vielen Organismen die haploide Garnitur wahrscheinlich aus mehreren (durch Reduplikation vermehrten) mehr oder weniger gleichartigen haploiden Garnituren besteht. Es ist jedoch nicht unwahrscheinlich, daß sich bei einer derartigen „stabilisierten Polyploidie“ Verschiedenheiten zwischen einzelnen (innerhalb einer synhaploiden Garnitur vereinigten) ursprünglich homologen Chromosomen herausbilden.

Stoffliche Beschaffenheit der Chromosomen

Davon wissen wir noch sehr wenig. Auf den Mittelstadien der Mitose (späte Prophase, Metaphase und frühe Anaphase) haben die Chromosomen offenbar die Konsistenz einer zähen Gallerte: Chromosomen, die durch Anstechen oder Zerreißen der Zelle isoliert werden, behalten ihre Gestalt eine Zeitlang mehr oder weniger unverändert bei. In der frühen Prophase und in der Telophase dürften die Chromosomen jedoch erheblich weicher sein, was wohl in erster Linie darauf beruhen dürfte, daß sie mehr Quellungswasser enthalten als in den „Mittelstadien“ der Kernteilung, in denen sie demgemäß auch in der lebenden Zelle am deutlichsten sichtbar sind (vgl. fotogr. Tafel I). Mit dieser Auffassung steht auch die allmähliche Zunahme der Färbbarkeit der Chromosomen im Verlauf der Prophase und ihre Abnahme während der Telophase (sog. Anachromase und Katachromase) gut im Einklang. Auf den Höhepunkten der Kernteilung färben sich die Chromosomen der meisten Organismen intensiv mit Kernfarbstoffen¹⁾, doch kennen wir manche Fälle, in denen sie sich fast „achromatisch“ verhalten (z. B. in den großen Stammzellen der parasitischen Peridinee *Blastodinium*).

Struktur der Chromosomen

Chromosomenstrukturen sind seit langem bekannt und es werden immer noch neue beschrieben. Die Mehrzahl der diesbezüglichen Angaben kann hier unberücksichtigt bleiben, da sie wohl sicher auf Fixierungs- und Färbungsartefakten beruht²⁾.

1) Sie lösen sich auch in Reagenzien, in welchen sich auch Nukleoproteide lösen und geben auch in allen untersuchten Fällen positive Nuklealreaktion (KOCH u. a.). Außerdem dürften sie aber auch andere Eiweißkörper enthalten, da auch die MILLONSCHE Reaktion positiv ausfällt.

2) Hierher gehört wohl die Mehrzahl aller Fälle von Vakuolisierung der Chromosomen. Vgl. hierzu auch: MARTENS 1927, DE LITARDIÈRE, LUNDEGARDH 1912 b, CHAMBERS 1924, KUWADA & SUGIMOTO.

Statt eingehender Begründung dieses Urteils sei nun auf die Tatsache hingewiesen, daß diese Strukturen fast nur an den Chromosomen der Prophase und Telophase festgestellt werden konnten; also während derjenigen Stadien der Kernteilung, in denen die Fixierlabilität der Chromosomen am größten ist (vgl. S. 52, 54).

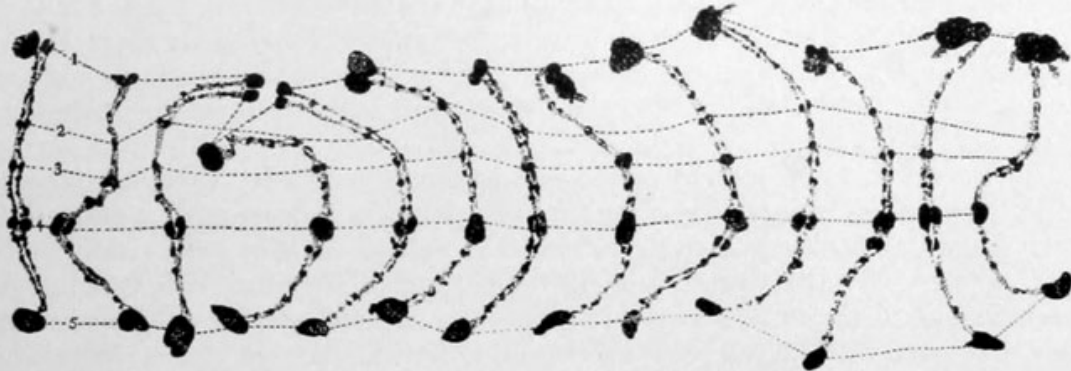


Abb. 49. Chromomeren. Ein und dasselbe (konjugierte) Chromosomenpaar „B“ (vgl. Abb. 178), aus Spermatocytenkernen (Pachytänstadium) 13 verschiedener Individuen von *Phrynotettix magnus* (Heuschrecke) herausgezeichnet. Die fünf größten Chromomeren sind mit Ziffern bezeichnet und durch Punktreihen verbunden.

Vergrößerung ca. 2600fach. Nach WENRICH 1916 aus MORGAN-NACHTSHEIM

Nur auf die Chromomeren und Chromonemata sei hier näher eingegangen.

Als Chromomeren¹⁾ bezeichnet man knotige Verdickungen der Chromosomen, die diesen das Aussehen von (meist ziemlich struppigen) Perlenketten verleihen. Am deutlichsten sind sie in der frühen Prophase. Als reines Artefakt

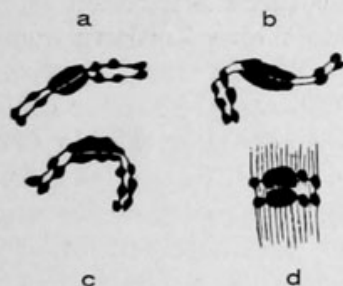


Abb. 50. Chromomeren. Vier X-Chromosomen von *Notonecta indica* (Wanze) aus verschiedenen Spermatocyten herausgezeichnet.

a—c Diakinese. d Metaphase der ersten Reifungsteilung.

Vergrößerung 2000fach.
Nach E. N. BROWNE 1916 aus WILSON 1925

kann diese Perlenkettenstruktur deshalb nicht angesehen werden, weil sie erstens an geeigneten Objekten im Leben beobachtet werden konnte²⁾ (vgl. fotogr. Tafel I¹⁾), und weil man zweitens in manchen Fällen konstante Größenunterschiede und eine bestimmte Lokalisation der Chromomeren festgestellt hat³⁾. (Abb. 49, 50, vgl. auch Abb. 178, 180.) Damit ist natürlich nicht gesagt, daß die Chromomerenstrukturen der fixierten und gefärbten Chromosomen in allen Einzelheiten als lebenswahr anzusehen sind; wahrscheinlich wird durch die Fixierung eine vorhandene Struktur übertrieben verdeutlicht.

Die Einteilung der Chromosomen in Chromomeren ist durch allmähliche Übergänge mit einer viel größeren Einteilung der Chromosomen verbunden; die Chromosomen mancher Organismen sind durch Einschnürungen in mehrere Stücke abgeteilt.

Während die Konstanz der relativen Größe und Anordnung der Chromomeren eines bestimmten Chromosoms bis jetzt nur selten beobachtet werden

1) Nicht zu verwechseln mit Chromiolen, winzigen Chromatingranulis, aus denen die Chromosomen mancher Organismen nach bestimmter Vorbehandlung zusammengesetzt erscheinen (vgl. HEIDENHAIN, EISEN); ob diese Struktur ein Artefakt ist oder nicht, kann vorläufig nicht entschieden werden.

2) Von CHAMBERS 1924 und mir an Heuschreckenchromosomen und Spermatocyten von *Paludina* (unveröffentlicht); als Entdecker der Chromomeren kann wohl PFITZNER gelten.

3) WENRICH 1916, BROWNE 1916 u. a. m.

konnte, ist ein entsprechendes Verhalten dieser größeren Teilstücke viel öfter festgestellt worden¹⁾; nur sind es hier vorwiegend konstante Längenunterschiede, die ins Auge fallen (vgl. Abb. 43, 44 179). Terminal gelegene Chromomeren, die mit dem Hauptteil der Chromosomen nur durch einen dünnen Faden verbunden sind, werden auch als Trabanten bezeichnet (vgl. Abb. 43, 44, 277).

Als Chromonema bezeichnet man einen spiralig gewundenen Chromatinfaden, der in manchen Chromosomen unter Umständen sichtbar wird; der Rest des Chromosoms erscheint dann „achromatisch“. Nach VEJDOVSKY soll das Chromonema stets, nach BONNEVIE (1908 a, 1913) nur in der Telophase vorhanden sein, um sich auch während der Interphase zu erhalten und in der nächsten Prophase in ein Chromosom umzuwandeln, in dem dann (in der Telophase) ein neues Chromonema „endogen“ entsteht. In vielen Fällen dürften die als Chromonemata beschriebenen Strukturen als Fixierungs- und Färbungsartefakte anzusehen sein²⁾, dort aber wo die Existenz eines Spiralfadens sichergestellt erscheint, handelt es sich meistens wohl um nichts anderes, als um spiralig gewundene Chromo-

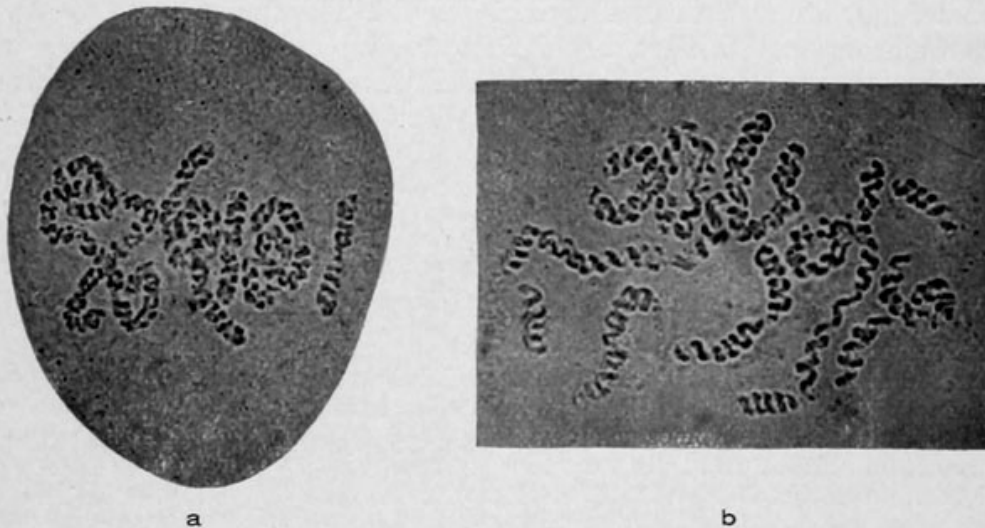


Abb. 51. *Tradescantia virginica*. Chromosomen (Gemini!) von mit siedendem Wasser fixierten, etwas gepreßten Pollenmutterzellen (Metaphase der ersten Reifungsteilung). Spiralstruktur; auf *b* ist an einigen Stellen der Doppelbau des Spiralfadens sichtbar. Die Chromosomen von *b* sind etwas gequollen.

Mikrophotographie des ungefärbten in Wasser liegenden Präparats.
Vergrößerung ca. 730fach. Nach SAKAMURA 1927

somen. Und zwar gilt dies in gleicher Weise für die Telo- wie für die Prophase; im ersten Fall haben wir es mit der oben behandelten Erscheinung des telophasischen Längenwachstums der Chromosomen zu tun; im zweiten Fall aber mit einem späteren Sichtbarwerden dieses Längenwachstums, welches sich an einem mit seinesgleichen eng zusammengepreßten Chromosom abgespielt hat und erst deutlich wird, wenn sich der Chromosomenverband in der nächsten Prophase lockert³⁾; die „achromatische Grundsubstanz“ des Chromosoms wäre dann als durch Entmischung des gequollenen Chromosoms⁴⁾ freigewordene Kerngrundsubstanz anzusehen (vgl. Abb. 140 b, c). Allerdings hat SAKAMURA kürzlich eine Spiralstruktur beschrieben (und auch intra vitam beobachtet), die vielleicht doch anders aufzufassen ist (vgl. Abb. 51).

1) SAKAMURA 1920, M. NAWASCHIN, TAYLOR, BELLING 1925 b, 1926 a u. a. m.

2) Durch Vakuolisierung entsteht eine chromatische Rinde, die in verschiedene dicke Teile zerlegt sein kann, die dann zu einem Zickzackfaden angeordnet erscheinen.

3) Diese Deutung gilt z. B. m. E. für die Chromosomen der Spermatogonien von Heuschrecken.

4) Vgl. S. 5, 11.

Oft ist auch eine ganz andersartige Differenzierung des Chromosoms in eine achromatische Achse und chromatische Rinde beschrieben worden. Bei der Beurteilung dieser Angaben ist die Frage, ob und inwieweit sie auf Artefakte beruhen, noch schwerer zu beantworten als vorhin. Manche Erscheinungen¹⁾ sprechen dafür, daß eine derartige Differenzierung tatsächlich (vielleicht überall) vorhanden ist, doch trifft die von manchen Forschern geäußerte Vorstellung, daß bei der Mitose die im Kern verstreuten Chromatinkörner der achromatischen Achse einfach aufgelagert werden, sicher nicht das Richtige; sie ist vor allem zu sehr an der „Zelleichenhistologie“ orientiert.²⁾

Von allen diesen Strukturen müssen uns ohne Zweifel die Chromomeren vorläufig am bedeutungsvollsten erscheinen, da wir an ihnen — wenn auch nur in wenigen Fällen — eine polare Differenzierung innerhalb des Chromosoms direkt ablesen können. Die Bedeutung dieser polaren Differenzierung liegt auf der Hand, wenn man sich an ROUX' klassische „Sinnggebung“ der Mitose³⁾ und an MORGAN'S Theorie der linearen Anordnung der Gene erinnert. Allerdings ist die polare Differenzierung, die sich in den verschiedenen Dimensionen der Chromomeren eines Chromosoms manifestiert, noch nicht die, welche wir im Chromosom vermuten, denn die bis jetzt nachgewiesenen Unterschiede zwischen den Chromomeren sind nur quantitativ, nicht qualitativ.

1) Einzelheiten des Chromatinelimationsvorgangs (vgl. S. 102, Abb. 70 f—k), ferner die von CHAMBERS und mir an lebenden Chromosomen von Heuschrecken beobachtete axiale Aufhellung (die nicht optisch vorgetäuscht sein kann, da sie auch am optischen Querschnitt des Chromosoms zu sehen ist) und schließlich die von mir festgestellte, ungleichmäßige (und reversible) Quellung der Chromosomen in hypotonischen Medien, wobei eine Achse, die viel länger dicht bleibt als die peripheren Schichten des Chromosoms, sichtbar wird (meine hier angeführten Befunde sind noch nicht veröffentlicht).

2) Außerdem sind die in vivo sichtbaren Chromiolen, welche den Chromosomen mancher Organismen (z. B. der Heuschrecken) (vgl. Abb. 138a) aufgelagert sind, sicher keine wesentlichen Bestandteile der Chromosomen, wie vor allem aus dem Umstand, daß sie sich oft vom Chromosom ablösen und frei in der Kerngrundsubstanz flottieren können, hervorgeht (nach eigenen unveröffentlichten Beobachtungen); es handelt sich hier offenbar um Gebilde ähnlicher Natur, wie die mysteriösen Oxychromiolen. Ein noch schwerer wiegendes Argument gegen die Annahme des Vorhandenseins eines achromatischen Chromosomensklettes läßt sich aus der vollständigen Löslichkeit der Chromosomen in „chromatinlösenden“ Reagentien herleiten. Diese Reagentien, welche aus dem Ruhekern nur das Chromatin herauslösen, das achromatische Gerüst hingegen intakt lassen, lösen die Chromosomen einer Kernteilungsfigur vollständig auf (vgl. BRÜEL S. 843).

3) „Die Kerntheilungsfiguren sind Mechanismen, welche es ermöglichen, den Kern nicht bloß seiner Masse sondern auch der Masse und Beschaffenheit seiner einzelnen Qualität nach zu theilen. Der wesentliche Kerntheilungsvorgang ist die Theilung der Mutterkörner; alle übrigen Vorgänge haben den Zweck, von den durch diese Theilung entstandenen Tochterkörnern desselben Mutterkorns immer je eines in das Centrum der einen, das andere in das Centrum der anderen Tochterzelle sicher überzuführen“ (ROUX 1883, S. 15).

ROUX' „Mutterkörner“ sind nichts anderes als die Chromomeren oder, wie man sie damals nannte, Pfitznerschen Körner, wie aus folgendem hervorgeht:

„Solange nur wenige und relativ große Körner die Äquatorialplatte bilden, kann man sich denken, daß die Anordnung der Körner zu einer allenthalben bloß einschichtigen Platte durch Verklebung oder durch Anziehung der Körner untereinander, sofern diese polarisirt sind, genügend sicher erhalten werden kann. Schwieriger wird dies sein, wenn die Zahl der zu halbirenden Mutterkörner eine sehr große ist, wenn sie selber aber sehr klein sind. Noch schwieriger werden aber die Verhältnisse, wenn die Mutterkörner sich wegen zu großer Zahl überhaupt nicht in dem für die Äquatorialplatte vorhandenen Raum zu einer einschichtigen Anordnung bringen lassen“ (l. c., S. 9).

„Denken wir nun also bloß, die Körner seien durch eine Kraft fest zu einreihigen Fäden angeordnet . . .“ (l. c., S. 10).

„Die einfache und leicht in Ordnung zu haltende Gliederung der Äquatorialplatte bewirkende Aufreihung der Mutterkörner zu Fäden kann aber noch einen weiteren wesentlichen Nutzen gewähren, sofern sie nämlich bei der Theilung der Körner sich auf die Tochterkörner überträgt, der Art, daß der Mutterfaden sich durch diese Theilung unter Erhaltung der Anordnung der Länge nach in zwei Tochterfäden spaltet“ (l. c., S. 11).

Für das Vorhandensein einer qualitativen polaren Differenzierung innerhalb des Chromosoms sprechen bis jetzt nur einige wenige ziemlich vereinzelt dastehende Tatsachen¹⁾. Vor allem der Verlauf der Diminution bei *Ascaris megalocephala* (vgl. S. 98); in den somatischen Zellen werden dabei die Enden jedes Chromosoms abgestoßen und im Cytoplasma zurückgelassen; nur die mittleren Partien der Chromosomen gehen (fragmentiert) auf die Tochterkerne über. Hier offenbart sich also ein Qualitätsunterschied zwischen den einzelnen Teilen des Chromosoms, wenn auch nur indirekt, und zwar in ihrer verschiedenen Reaktion auf eine äußere Einwirkung; denn die Diminution wird ja, wie BOVERI gezeigt hat²⁾, durch die Beschaffenheit des Cytoplasmas dem Chromosom aufgezwungen.

Direkt bewiesen ist eine qualitative polare Differenzierung innerhalb des Y-Chromosoms von *Drosophila melanogaster* (STERN 1927 b), doch soll davon erst weiter unten (S. 329) die Rede sein.

Als Indizium einer polaren qualitativen Differenzierung innerhalb des Chromosoms ist auch die in sehr vielen Fällen nachgewiesene konstante Lage der sog. „Insertionsstelle“³⁾ der „Zugfaser“ anzusehen (S. 82). Mag man den Anaphasemechanismus auffassen wie man will, so muß man doch dieser Insertionsstelle irgendeine Besonderheit, die sie von den übrigen Teilen des Chromosoms unterscheidet, zuschreiben⁴⁾.

Fragmentation und Sammelchromosomenbildung

Unter Chromosomenfragmentation versteht man einen Zerfall eines Chromosoms in zwei oder mehrere Stücke, die sich dann wie selbständige Chromosomen benehmen. Direkt beobachtet ist dieser Vorgang nur bei der Diminution der Chromosomen in den somatischen Zellen mancher Ascariden (vgl. S. 98). Doch kann man auch in anderen Fällen mit nahezu völliger Sicherheit behaupten, daß eine Fragmentation stattgefunden hat. Eines der schönsten Beispiele einer dermaßen erschlossenen Fragmentation ist auf Abb. 52 dargestellt⁵⁾. Es handelt sich um die Kernteilungsfiguren einer Pflanze, bei der jedes Chromosom des haploiden Satzes an verschiedenen Merkmalen mit Sicherheit von seinen Gefährten unterschieden werden kann (vgl. Abb. 43, 44). In den Kernteilungsfiguren eines der von NAWASCHIN untersuchten Individuen von *Crepis tectorum* war nun stets nur ein typisches „D-Chromosom“ nachweisbar, statt des zweiten aber war ein winziges mit einem Trabanten versehenes Chromosom und ein längeres fast ungegliedertes Chromosom vorhanden. Die Abbildungen zeigen ohne weiteres, daß man diese beiden atypischen Chromo-

1) Wenn wir die von MORGAN und seiner Schule auf genetischem Wege beigebrachten und in diesem Zusammenhang noch sehr problematischen Indizien einer linearen Anordnung der Gene unberücksichtigt lassen.

2) Vgl. den Abschnitt „Entwicklungsphysiologie“ dieses Handbuches.

3) Die überdies in manchen Fällen durch ein stark färbbares Körnchen (Heuschrecken [JANSSENS 1924], *Galtonia* [S. NAWASCHIN 1927]) oder durch eine Einschnürung (*Drosophila*, Amphibien, Heuschrecken) markiert ist (vgl. Abb. 136 a, b, 137 d).

4) Und schließlich wäre noch die von JANSSENS (1924) beobachteten Unterschiede in der „Dichte“ zwischen den einzelnen Teilen bestimmter Chromosomen von *Mecostethus grossus* zu erwähnen.

5) Auf die Überlegungen die NAWASCHIN an die Beobachtung, daß das „Rumpfstück“ des „D“-Chromosoms ein „Endköpfchen“ abgegliedert, knüpft, braucht hier nicht eingegangen zu werden. Überhaupt habe ich hier wie auch im folgenden nur die tatsächlichen (und durchaus zuverlässigen) Angaben dieses Autors berücksichtigt, da seine theoretischen Ausführungen — soweit sie sich gegen die Theorie der Chromosomenindividualität richten —, nur auf einem Mißverstehen der Theorie und unzulässigen Schlußfolgerungen beruhen, wie eine Lektüre seiner Arbeit auf den ersten Blick zeigt.

somen als die beiden Teile des fragmentierten zweiten D-Chromosom ansehen kann und muß. Auch auf die erschlossene Chromosomenfragmentierung bei *Oenothera scintillans*, von den noch weiter unten (S. 278) die Rede sein wird, sei hier hingewiesen¹⁾.

Chromosomenfragmentation tritt auch oft im Gefolge einer Schädigung der Zelle durch Radiumbestrahlung, Narcotica und hohe Temperaturen auf. Als Beginn einer Fragmentation oder als Indizium einer stattgefundenen Sammelchromosomenbildung ist wohl auch die Kerbenbildung mancher Chromosomen²⁾ aufzufassen.

Sammelchromosomenbildung (Chromosomenkoppelung) ist das Gegenstück zur Chromosomenfragmentation: zwei oder mehrere Chromosomen vereinigen sich mit ihren Enden zu einem mehr oder weniger einheitlichen „Sammelchromosom“.

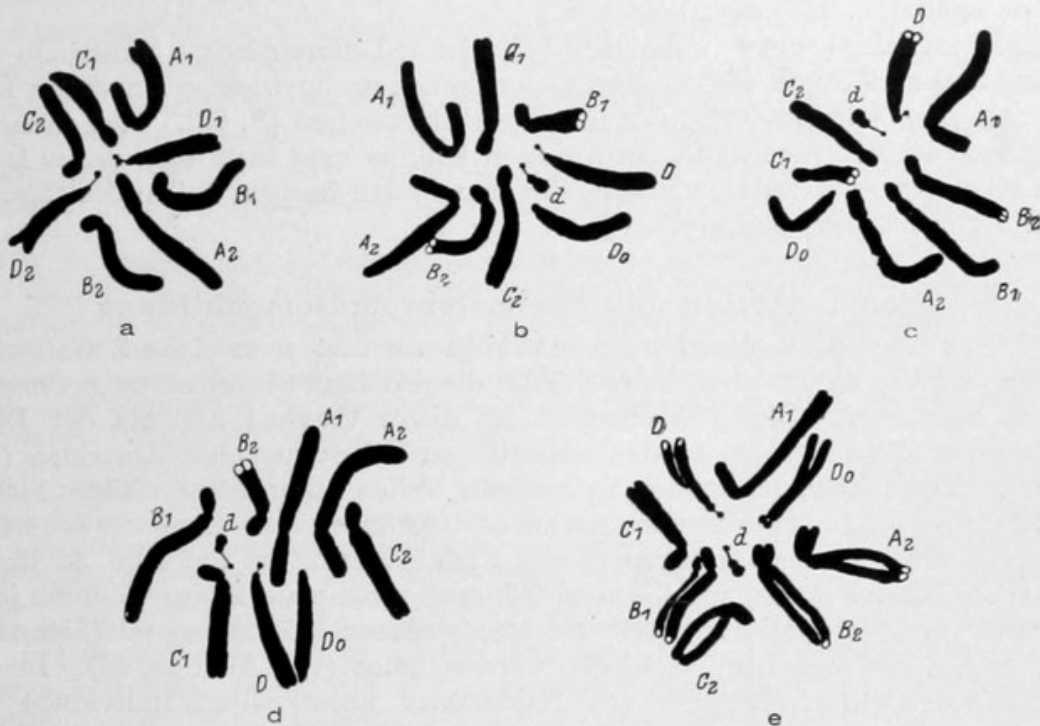


Abb. 52. Chromosomenfragmentation bei *Crepis tectorum* (Compositae).

a Normale diploide Äquatorialplatte. b–e Äquatorialplatten aus dem Wurzelmeristem ein und derselben Pflanze. Eines der „D“-Chromosomen fragmentiert (in „Do“ und „d“ zerlegt).

Vergrößerung ca. 2500fach. Nach M. NAWASCHIN 1926

Dieser Vorgang wurde — zum Unterschied von der Fragmentation — überhaupt noch nicht direkt beobachtet, sondern wurde vorläufig nur erschlossen. Zwei Beispiele mögen zeigen, auf welchen Grundlagen diese Schlüsse ruhen.

Bei *Lymantria monacha* (der Nonne) enthalten die Spermato- wie Oogonienmitosen stets 62 Chromosomen. In der Spermatogenese treten nun in der ersten Reifungsteilung statt der zu erwartenden 31 Gemini nur 28 auf, darunter ein auffallend großer, dessen Äquivalent man in den Spermatogonienmitosen vergeblich sucht. Die Zahl 28 findet sich auch in allen späteren Stadien der Spermatogenese. SEILER & HANIEL (denen wir die Aufklärung dieser Verhältnisse verdanken) sehen nun diesen großen Geminus als ein Paar von Sammelchromo-

1) Vgl. ferner: AGAR 1912b, BELLING 1925a.

2) Z. B. bei Copepoden (KORNHAUSER 1915) und Nematoden (WALTON).

somen an, deren jedes vier Chromosomen der Spermatogonienmitose entspricht. Daß diese Deutung zutrifft, zeigt die Untersuchung der Oogenese. Hier treten in der ersten Reifungsteilung noch 31 Gemini auf, in der Interkinese zählt man aber schon nurmehr 28 Dyaden (darunter wieder eine sehr große) und die Zahl 28 findet sich auch in allen späteren Stadien. $28 + 28$ gibt 56; diese Zahl wäre also in den Furchungsmitosen zu erwarten; statt dessen finden sich aber wieder 62 Chromosomen, von denen sich keines durch besondere Größe auszeichnet. Die Bindung zwischen den vier Komponenten des Sammelchromosoms wird also in der Oogenese später eingegangen, als in der Spermatogenese und wird nach der Karyogamie wieder gelöst.

Während bei *Lymantria monacha* das Verhalten der Chromosomen bei sämtlichen untersuchten Individuen dasselbe war, sind bei manchen Heuschreckenarten die Chromosomenzahlen innerhalb des Individuums konstant, wechseln aber von Individuum zu Individuum. Bei *Hesperotettix viridis* konnte MC CLUNG sechs Klassen von Individuen unterscheiden: Bei den Tieren, die die höchste Chromosomenzahl aufweisen (Klasse 1), sind alle 23^1) Chromosomen stabförmig; andere Individuen, deren (diploide) Chromosomenzahl kleiner war als 23, besaßen soviel V-förmige Chromosomen, als die Differenz der Diploidzahl von 23 betrug, der Rest der Chromosomen war wieder stabförmig (Abb. 53, 54)²). Eine genaue Analyse gestattete nun die Behauptung, daß bei den verschiedenen Klassen von Individuen verschiedene Chromosomen des haploiden Satzes miteinander verbunden sein können. Besonders deutlich ist das in den Fällen, in denen das X-Chromosom mit einem Autosom verbunden war, da das X-Chromosom in seiner Struktur von den Autosomen abweicht³) (Abb. 55). Andere Beispiele⁴) von Sammelchromosomenbildung werden weiter unten behandelt werden (vgl. S. 326, 331, ferner NACHTSHEIM 1913, WOOLSEY, VOGEL).

Man hat gelegentlich gesagt, daß die Einführung des Begriffes „Sammelchromosom“ eine scharfe Fassung des Begriffes „Einzelchromosom“ (also des Chromosomenindividuum) unmöglich macht. Denn das Einzelchromosom kann ja durch Fragmentation zerlegt werden und demnach seinerseits wieder als Sammelchromosom angesehen werden.

Aus dieser Überlegung (die an sich ganz richtig ist) kann aber nur auf Grund einer nicht besonders eingehenden Betrachtungsweise der Tatsachen, von denen ein Teil oben geschildert wurde, ein Einwand gegen den Individualitätsbegriff abgeleitet werden. Denn die Feststellung einer Fragmentation oder eines Zusammentretens von Chromosomen hat ja überhaupt zur Voraussetzung, daß man weiß, was man als Einzelchromosom anzusehen hat. Und es braucht wohl nicht ausführlich auseinander gesetzt zu werden, daß und weshalb diese Entscheidung in jedem Einzelfall möglich ist (vgl. Abschnitt VIII). Es sei hier nur auf

1) $= 2a + X$; aus technischen Gründen konnte großes Zahlenmaterial nur beim Männchen gewonnen werden.

2) Bei manchen Acridiern ist eine solche Koppelung offenbar zur Norm geworden (ROBERTSON 1916); das Männchen von *Stenobothrus* hat z. B. stets nur 17 Chromosomen, darunter 6 hufeisenförmige, die gelegentlich ihre Zusammensetzung aus je zwei stabförmigen Chromosomen daran erkennen lassen, daß sie an ihrer Umbiegungsstelle eine Einkerbung (oder schwächer färbare Stelle) aufweisen (vgl. Abb. 136 a, b). Solche Querkerben sind auch in anderen Fällen beobachtet worden (z. B. bei Copepoden [KORNHAUSER], wo sie die Analyse der Chromosomenreduktion lange Zeit so sehr erschwert haben); auch bei manchen Nematoden ist ganz entsprechendes festgestellt worden (WALTON 1926).

3) Eine solche Koppelung des X-Chromosoms mit einem Autosom ist auch in anderen Fällen nachgewiesen worden: *Leptynia*, *Dixippus* (DE SINÉTY), *Mermiria* (MCCLUNG 1914), *Anopheles* (STEVENS 1908 a), *Ascaris megalocephala* (GEINITZ u. a.).

4) Die von GOLDSCHMIDT (1923) in den Spermatocyten von *Lymantria dispar* und anderen Schmetterlingen beobachteten Sammelchromosomen sind m. E. Fixierungsartefakte; ich habe mich durch Untersuchung desselben Objektes davon überzeugt, daß bei sehr sorgfältiger Fixierung die Tetraden stets gleichmäßig an der Kernperipherie verteilt sind; und zwar gilt das für sämtliche Stadien, in denen nach GOLDSCHMIDT Sammelchromosomen vorhanden sein sollen. Umgekehrt konnte eine (mit Agglutination vergleichbare) Verklumpung der Tetraden durch Verwendung bestimmter Fixierungsmittel hervorgerufen werden.

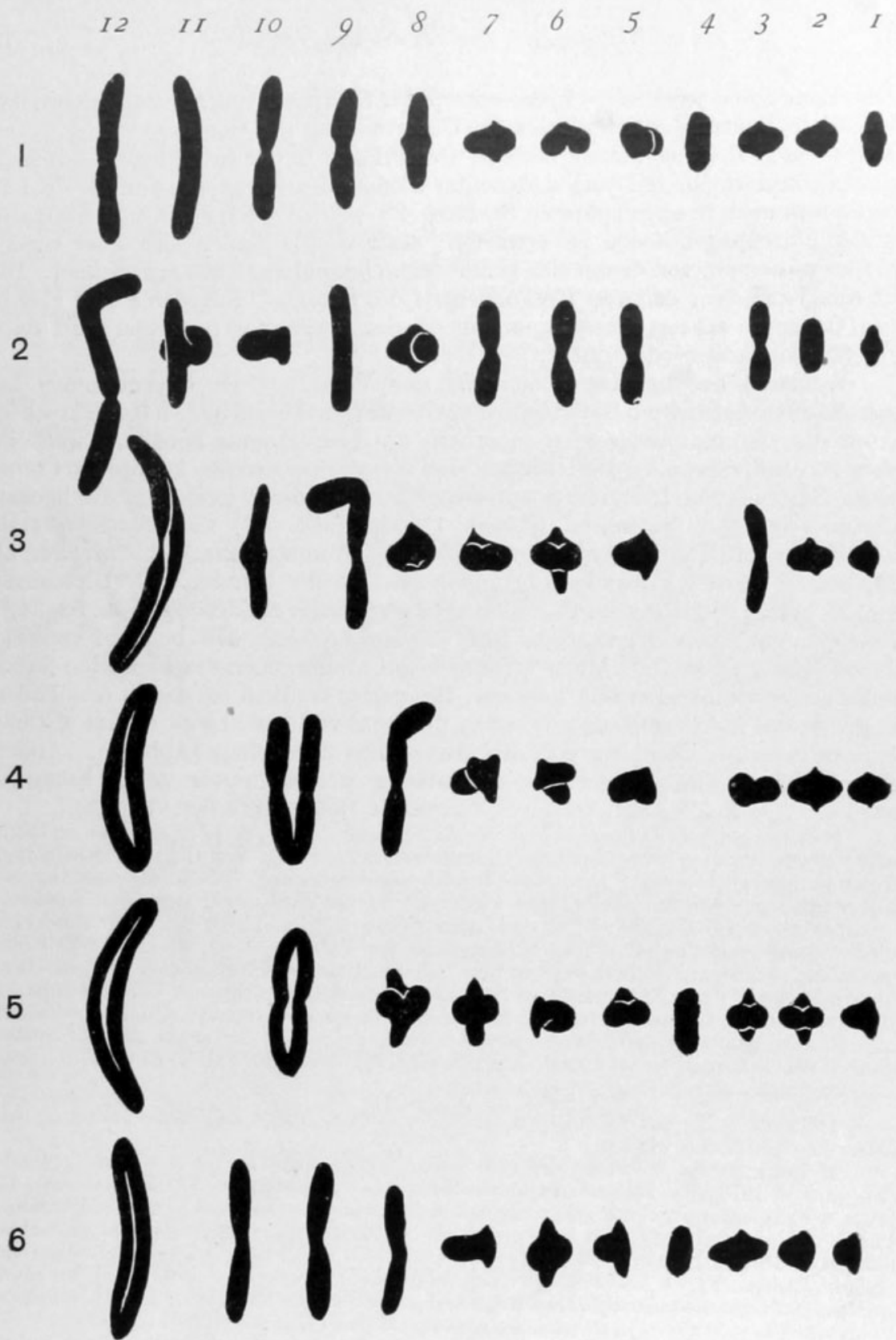


Abb. 53. *Hesperotettix viridis* (Heuschrecke). Halbschematische Darstellung der verschiedenen „Chromosomenklassen“ (Klassennummern: linke senkrechte Zahlenreihe). Jede Horizontalreihe stellt den Chromosomenbestand einer Spermatocyte (Metaphase der ersten Reifungsteilung) dar (es handelt sich also mit Ausnahme des X-Chromosoms [Nr. 4] um Gemini!). Schematisch ist nur die Anordnung der Gemini, jede Einzelfigur ist hingegen eine getreue Umrißzeichnung. Die Ziffern 12—1 bezeichnen die verschiedenen Chromosomen der haploiden Garnitur. Gemini, die nicht genau unter einer Ziffer, sondern in der Mitte unter zwei Ziffern stehen (z. B. der erste Geminus in Reihe 3), sind aus zwei bivalenten Sammelchromosomen zusammengesetzt.

Vergrößerung ca. 1800fach. Nach McCLUNG 1917

die so demonstrativen Fälle von Sammelchromosomenbildung und deren Kombination mit Chromosomenfragmentation bei *Drosophila melanogaster* hingewiesen, wo diese Vorgänge nicht nur deskriptiv, sondern auch experimentell nachgewiesen werden konnten (vgl. S. 326, 331).



Abb. 54. *Hesperotettix viridis*.

a—d Äquatorialplatten von Spermatogonienmitosen verschiedener Individuen (vgl. mit Abb. 53). *a* Chromosomenklasse 3 (20 Chromosomen, darunter 3 Sammelchromosomen). *b* Klasse 4 (19 Chromosomen, darunter 4 Sammelchromosomen). *c* Klasse 5 (19 Chromosomen, darunter 4 Sammelchromosomen). *d* Klasse 6 (21 Chromosomen, darunter 2 Sammelchromosomen).

e 5 Gemini Nr. 9 und 10 aus Spermatocyten (Metaphase der ersten Reifungsteilung) von Individuen der Chromosomenklasse 4 herausgezeichnet. Jeder Geminus ist aus einem bivalenten Sammelchromosom (9 + 10) und zwei freien Chromosomen (9 und 10) zusammengesetzt. X = X-Chromosom (mit einem Autosom verbunden).

Vergrößerung ca. 1800fach. Nach McCLUNG 1917



Abb. 55. *Hesperotettix speciosus* (*a, b*) und *Mermiria bivittata* (*c*) (Heuschrecken). Sammelchromosomen, die ihre Zusammensetzung aus einem X-Chromosom („X“, glatt, kompakt) und einem Autosomengeminus (locker, struppig) deutlich erkennen lassen (es sind also eigentlich Dreiergruppen, bestehend aus dem bivalenten Sammelchromosom und dem homologen Konjugationspartner des Autosoms). Aus Diakinesestadien von Spermatocyten herausgezeichnet.

Vergrößerung 1800fach. Nach McCLUNG 1914

Beziehungen zwischen Chromosomen und Cytoplasma

Unsere Kenntnisse über die Beziehungen zwischen Chromosomen und Cytoplasma beschränken sich in der Hauptsache auf das, was wir von der Ver-

schiebung der Kernplasmarelation durch eine Erhöhung der Chromosomenzahl und von der Lokalisation der Erbanlagen in den Chromosomen wissen (vgl. S. 20 und Abschnitt IX).

In manchen Fällen ist außerdem eine Beeinflussung der Chromosomen durch das Cytoplasma, von deren Wesen wir uns allerdings vorläufig keine rechte Vorstellung machen können, nachgewiesen worden. Die Art und Weise wie sich diese Beeinflussung bemerkbar macht, ist in den einzelnen Fällen ganz verschieden: bei *Ascaris* entscheidet die Beschaffenheit des Plasmas darüber, ob eine Chromatindiminution stattfindet oder nicht¹⁾; bei Schmetterlingen findet nur bei der Eireifung, nicht aber in der Samenreifung, eine Chromatinelimination statt²⁾. Bei *Lymantria monacha* erfolgt die Vereinigung von vier (bestimmten?) Chromosomen zu einem Sammelchromosom in der Spermatogenese viel später, als in der Oogenese³⁾. Bei *Perla marginata* verhalten sich die Geschlechtschromosomen in den Zellen des akzessorischen Ovar der Männchen, (welche denselben Geschlechtschromosomenbestand haben wie die Spermatozyten), ebenso wie in der Oogenese der Weibchen⁴⁾, d. h. sie unterscheiden sich nicht von den Autosomen, während die beiden X-Chromosomen in den Spermatozyten typische „Heterochromosomen“ sind. Bei manchen zwitterigen Nematoden kommt es in den (gewissermaßen abortiven⁵⁾) männlichen Keimzellen zu einer mehr oder minder unvollständigen Chromosomenkonjugation, während sie in den Oocyten ganz unterbleibt⁶⁾. Bei *Melandrium* ist das X-Chromosom des Männchens und des Zwitters etwas größer als das des Weibchens⁷⁾. In den Zygoten der Kreuzung *Paracentrotus lividus* ♀ × *Sphaerechinus granularis* ♂ werden alle Chromosomen väterlicher Provenienz bis auf vier eliminiert, während bei der reziproken Kreuzung väterliche wie mütterliche Chromosomen an der Entwicklung teilnehmen⁸⁾. Wird ein Seeigellei auf dem Stadium der Reifungsteilungen polysperm befruchtet, so passen sich sämtliche eingedrungenen Spermkerne dem Eikern gewissermaßen an; d. h.: wenn z. B. das polysperm befruchtete Ei sich gerade im Stadium der Metaphase der ersten Reifungsteilung befindet, so zerfallen die Spermkerne sofort in Chromosomen, ist das Ei dagegen im Stadium der Interkinese, so wandelten sich die Spermkerne in Bläschen um⁹⁾.

Ob und inwieweit in manchen dieser Fälle auch eine gegenseitige Beeinflussung der Chromosomen stattfindet, kann vorläufig nicht gesagt werden; nachgewiesen ist eine solche in einem andern Fall, der weiter unten (S. 367) beschrieben werden soll.

b) Verhalten der Nukleolen.

Schon eine vergleichende Betrachtung verschiedener Kernteilungstypen läßt vermuten, daß die Nukleolen bei der Kernteilung bestenfalls eine ganz untergeordnete Rolle spielen. Bei den Vielzelligen verschwinden sie meist in der

1) BOVERI 1910 (vgl. S. 98).

2) SEILER 1914.

3) SEILER & HANIEL (vgl. S. 72).

4) JUNKER 1923. Übrigens ist dies nur ein besonders instruktiver Fall, da auch bei sehr vielen anderen Insekten die X-Chromosomen des Weibchen (von denen eines ja vom Männchen stammt) sich von den Autosomen nicht in demselben Grade unterscheiden, wie das X-Chromosom des Männchens.

5) Weil sie ja nur zur merospermen Befruchtung (vgl. S. 155, 159) verwendet werden.

6) BÉLAŘ 1923.

7) BÉLAŘ 1925.

8) BALTZER 1910.

9) BRACHET 1922.

späten Prophase oder in der Metaphase und tauchen erst in der Telophase wieder auf (Abb. 17). Ebenso verhalten sich die Nukleolen vieler Protisten; bei manchen Formen verschwinden sie jedoch nicht, sondern werden (meist nach vorhergegangener Streckung) zweigeteilt und auf die Tochterkerne verteilt (Abb. 30, 31).

Bei der Teilung von Kernen stark herangewachsener Zellen, die eine ungewöhnlich lange Teilungsrufe hinter sich haben (z. B. tierische Eier, Sporozoenschizonten und -zygoten, Gregarinengamonten) bleibt der größte Teil der Nukleolen außerhalb der Kernteilungsfigur liegen und wird vom Cytoplasma resorbiert (Abb. 108a, b, 109b, 111a, b). Auch in manchen anderen Fällen ergeht es den Nukleolen ähnlich.

An der Chromosomenbildung sind die Nukleolen wahrscheinlich in keinen Falle beteiligt, weder substanzuell noch anderswie. Sämtliche Angaben über Chromatinabgabe der Nukleolen an die in Ausbildung begriffenen Chromosomen haben sich als irrtümlich herausgestellt und beruhen auf unkritischer Interpretation von Färbungsumschlägen¹⁾.

Daß heutigentags auch nurmehr recht wenig dafür spricht, daß bei manchen Protozoen die Chromosomen aus dem Nukleolus (Karyosom) entstehen, ist schon oben (S. 16) erwähnt worden.

Nicht selten zeigen in fixierten Präparaten die Chromosomen eine bestimmte Orientierung zum Nukleolus: sie scheinen mit ihren Enden an ihn angeheftet²⁾. In den meisten Fällen dürfte diese Beziehung durch ein Artefakt vorgetäuscht sein: die Kerngrundsubstanz ist, wie oben erwähnt, in der Prophase relativ dünnflüssig und bildet bei der Fixierung leicht Gerinnsel; man kann sich unschwer vorstellen, daß diese Gerinnsel (welche sich bekanntlich gerne an feste Körper anlagern) den Nukleolus mit den Chromosomen verkitten, wobei die durch die Fixierung bewirkte Kontraktion der Chromosomen diese Verbindung noch inniger gestaltet. In manchen Fällen³⁾ konnte nachgewiesen werden, daß sich dieser Vorgang tatsächlich so abspielt; und da außerdem eine Reihe einwandfreier Beobachtungen vorliegt, die das völlige Unbeteiligtbleiben des Nukleolus an der Chromosomenbildung zeigen, so kann die Richtigkeit der eingangs aufgestellten Behauptung durch gegenteilige Angaben, denen nicht so genau analysierte Fälle zugrunde liegen, nicht in Frage gestellt werden.

c) Der achromatische Apparat.

Unter diesem Terminus, der sich nun einmal eingebürgert hat, werden Dinge, die sicher recht heterogener Natur sind, zusammengefaßt: Centrosomen, Zentralspindel, Polstrahlung, die sogenannten Halbspindeln (Spindelpolteile = respektive deren Äquivalente, die Mantelfasern) und die sogenannten Verbindungsfasern (oder Stemmkörper). Bei ihrer Betrachtung gehen wir am besten von dem Metaphasestadium aus: eine vergleichende Betrachtung verschiedener Kernteilungstypen (vgl. Abb. 15, 16, 17, 25, 26, 27) zeigt sofort, daß Zentralspindel und Polstrahlung als unwesentliche Bestandteile des achromatischen Apparats anzusehen sind; unwesentlich in dem Sinne, als ihr Fehlen den sonstigen Verlauf der Kernteilung nicht alteriert⁴⁾. Für die Centrosomen scheint

1) Sehr oft ist ja das Karyoplasma des Ruhekerns nahezu achromatisch, während sich der Nukleolus mit gewissen „Kernfarbstoffen“ intensiv färbt. In den Prophasestadien nimmt dann die „Chromatizität“ des Karyoplasmas (= des Spirems) zu, während die des Nukleolus in vielen Fällen konform abnimmt (vgl. Abb. 25 a—d).

2) Besonders oft ist dies in den Prophasen der Reifungsteilungen der Fall (vgl. Abb. 175 e, f, 183 a); allerdings handelt es sich da meist um synaptisch geballte Chromosomen. Beachtenswert ist auch die von S. NAWASCHIN (1927) bei *Gallonia* beschriebene Anheftung der Trabanten an die Nukleolen.

3) Z. B. bei der somatischen Mitose von *Allium Cepa* (eigene unveröffentlichte Befunde; vgl. außerdem Abb. 17 und 41).

4) Dies gilt nur für die vergleichende Betrachtung; es ist hingegen sehr wohl möglich, ja sogar wahrscheinlich, daß die Zentralspindel in manchen Fällen, in denen sie so stark ausgebildet ist, wie etwa bei den Gewebszellen der Molche (Abb. 15), bei der Kernteilung eine wesentliche Rolle spielt.

zunächst dasselbe zu gelten; doch werden wir bald sehen, daß man das nicht so ohne weiteres sagen kann.

Daß die Zentralspindel im Grunde nichts anderes ist, als eine Verbindungszone der Centrosomen, die durch ihr Auseinanderweichen entsteht, und mit den eigentlichen Spindelfasern nichts zu tun hat (mögen ihr auch sonst besondere Eigenschaften zukommen), zeigen besonders deutlich zwei Fälle; erstens manche völlig intranukleär verlaufende Mitosen, wo die Zentralspindel dem Kern, in dessen Innern die „richtige“ Spindel gebildet wird, außen anliegt (z. B. bei *Lophomonas* Abb. 26), zweitens ein Vergleich der Kernteilung verschiedener Zellen ein und derselben Molchart (z. B. des Axolotl); die Furchungsmitosen sind hier zentralspindellos, die Gewebsmitosen hingegen mit Zentralspindeln versehen¹⁾; der Übergang zwischen diesen beiden Typen ist stetig und vollzieht sich in der Weise, daß die in der Furchungsmitose nur in der Prophase andeutungsweise vorhandene Zentralspindel allmählich stärker ausgebildet und beständiger wird.

Die Polstrahlung erscheint uns im fixierten Präparat als ein Aggregat von feinen auf die Centrosomen zentrierten Fasern, die in vielen Fällen durchaus dieselbe Beschaffenheit zu haben scheinen, wie die Spindelfasern. Im Gegensatz zu diesen kann die vitale Existenz der Polstrahlung leicht konstatiert werden. Man sieht dann zwar nicht die Fasern selbst, sondern nur ihnen parallel verlaufende Reihen verschiedener Inhaltkörper des Cytoplasmas (Dotterkörner usw.), oder radiär verlaufende Streifen homogenen Protoplasmas, die zwischen diesen Granulis liegen. Verschiedene Erfahrungen lassen den Schluß zwingend erscheinen, daß die Polstrahlung etwas von der Spindelfaserung²⁾ wesentlich verschiedenes ist. Schon ihr Erhaltungszustand (im fixierten Präparat) weicht von dem der Spindel nicht selten beträchtlich ab (vgl. Abb. 120). Durch Narcotica, Kälte und andere Faktoren werden die Polstrahlen schneller zum Schwinden gebracht als die Spindelfasern. Und während, wie wir sehen werden, viel dafür spricht, daß die Spindelpolteile relativ starr gallertig sind, hat CHAMBERS nachweisen können, daß die hyalinen Polstrahlen des in Furchung begriffenen Seeigeleies in Wirklichkeit Kanäle oder sonstwie geformte Bahnen darstellen, in denen hyalines Cytoplasma langsam auf die Centrosomen zufließt³⁾.

Aus der Tatsache, daß bei vielen Kernteilungen die Ausbildung einer Polstrahlung entweder ganz unterbleibt oder doch nur sehr gering ist, hat man oft den Schluß gezogen, daß die Polstrahlung etwas ganz Belangloses ist. Dieser Schluß ist gewiß richtig, soweit er sich gegen die von der Zugfasertheorie angenommene mechanische Leistung des „Asters“ richtet; voreilig ist er jedoch in seiner allgemeinen Fassung; da es erstens in Anbetracht des Vorkommens unscheinbarer Polstrahlungen immerhin gewagt ist, das gänzliche Fehlen einer Polstrahlung zu behaupten und da es zweitens durchaus möglich ist, daß die Polstrahlung einen Nebeneffekt einer durchaus wesentlichen Veränderung oder Wirkung der Centrosomen darstellt.

Derjenige Bestandteil der achromatischen Figur, der bei jedem Typus der Mitose vorhanden ist, ist die „eigentliche“ Spindel, also das, was ich die Spindelpolteile (sie werden auch als Halbspindeln bezeichnet) nenne; bei den sogenannten Zentralspindeltypen ist vielleicht die Gesamtheit der „Mantelfasern“ als ihr Äquivalent anzusehen, eine Annahme, die weiter unten begründet werden soll.

Wie ein Vergleich der Abb. 15 bis 33 zeigt, hat diese Spindel nicht immer richtige Spindelgestalt, sondern kann auch tonnen- manchmal sogar scheibenförmig sein. In allen Fällen ist sie jedoch deutlich „polarisiert“; diese Polarisierung dokumentiert sich im fixierten Präparat an dem mehr oder minder parallelen Verlauf der so ungemein charakteristischen Spindelfasern.

Die vitale Realität der Spindelfasern steht noch zur Diskussion; im Leben hat sie noch niemand gesehen und im Präparat sind sie umso unscheinbarer, je besser die Fixierung ist. Trotzdem spricht die (im Leben feststellbare) dem Verlauf der Spindelfasern parallele reihenweise Anordnung von Körpern, die

1) Vgl. Abb. 15 und 16.

2) Gemeint ist hier die Faserung der Spindelpolteile und die Mantelfasern.

3) Mit diesem Befund ist die Frage nach der vitalen Realität der in fixierten Präparaten sichtbaren Polstrahlungsfasern natürlich keineswegs erledigt; zeigen doch gerade die Untersuchungen CHAMBERS, daß zwischen den hyalinen Kanälen relativ festes Cytoplasma sich befindet; und die Tatsache, daß man durch Zentrifugieren aus dem Polstrahlungsbereich Inhaltkörper entfernen kann, ohne jenen zu zerstören (GURWITSCH 1904, S. 287), zeigt auch, daß diesem Bereich eine gewisse Stabilität zukommt.

bei manchen Mitosen¹⁾ in der Spindel eingeschlossen sind, dafür, daß irgend etwas an der Spindelfaserung vital präformiert ist. Und kürzlich habe ich durch Eingriffe²⁾, die den Verlauf der Kernteilung nicht erheblich störten, eine der Spindelfaserung konforme „Zerklüftung“ der Spindel hervorrufen können (Abb. 56a). Auch LEWIS (1923) hat beobachtet, daß nach Ansäuerung des Mediums eine faserige Struktur in der Spindel zum Vorschein kommt, die nach Neutralisierung wieder verschwindet; auch dieser Eingriff war, wenn er nicht zu lange dauerte, nicht von nachteiliger Wirkung auf den Verlauf der Kernteilung. Muß

Abb. 56. Beschaffenheit der Spindel.

a—d Verschieden stark (in hypertonschen Medien) entquollene Spermatozyten (alle in Metaphase der ersten Reifungsteilung) von *Stenobothrus lineatus* (vgl. mit Abb. 137d und Abb. 18); a, c, d lebend, b fixiert und gefärbt (Photographien). a und d Mäßig entquollen (entspricht also Schema f); auf a sind links die Spindelklüfte sichtbar. b Stärker entquollen (= Schema g). c Sehr stark entquollen; Zelle parallel zur Spindelachse zusammengedrückt (die Spindelachsen liegen auf a—c horizontal!).

e—f Schematische Darstellung der Wirkung der Entquellung. e normale Zelle, f mäßig, g, h stark entquollene Zelle (h = Polansicht von g); die Spindel gibt ihr Quellungs-wasser nicht so leicht ab, wie das Cytoplasma (punktiert) und wird daher bei Entquellung „herausmodelliert“; die Chromosomen werden noch weniger leicht entquollen wie die Spindeln und beulen daher bei starker Entquellung die Zelloberfläche nach außen vor. Die auf g parallel zur Spindelachse, auf h zwischen den Chromosomen verlaufenden zarten Linien stellen die Klüfte dar, die in der Spindel bei Entquellung auftreten (vgl. a) und als Indizium ihres faserigen Baus angesehen werden können. Man beachte ferner, wie undeutlich die Chromosomen auf a, c und d zu sehen sind (im Gegensatz zu den Chromosomen einer in isotonischem Medium liegenden Zelle [vgl. Tafel I, 4 und Abb. 18]).

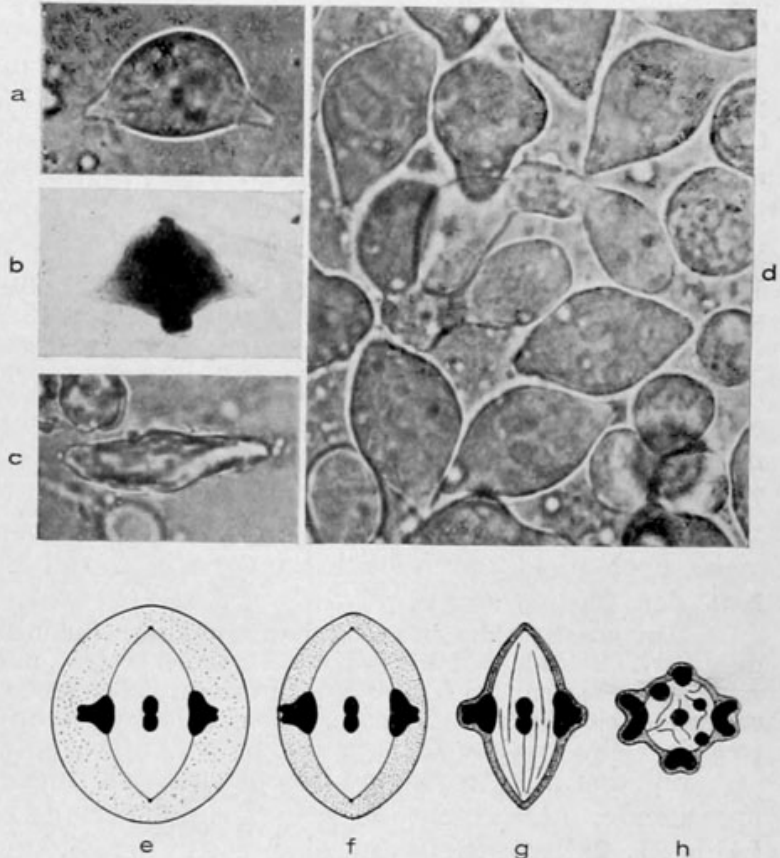
Vergrößerung, von a—d 680fach. Nach BĚLAŘ 1927

man auch die im fixierten Präparat sichtbaren Spindelfasern als Artefakte bezeichnen, so sind sie doch insofern mehr als reine Artefakte, als eine mit den fixierten Spindelfasern richtungsgleiche Struktur³⁾ der Spindelpolteile als sicher gestellt gelten kann. Welcher Art diese Struktur ist, das kann heute noch nicht

1) Z. B. bei *Actinophrys* und *Euglypha* (vgl. BĚLAŘ 1926, S. 124 und Abb. 26).

2) Entquellung in hypertonschen Medien.

3) Manche Autoren haben die Spindelfasern als durch die Koagulation bewirkte „Niederschläge“ von Diffusionsströmungen gedeutet; doch kann diese Deutung nach dem, was man heute über den Viskositätsgrad der Spindel weiß, als ziemlich unwahrscheinlich gelten.



gesagt werden; es ist jedoch gar nicht unwahrscheinlich, daß sie sich schließlich als eine richtige Faserstruktur herausstellen wird¹⁾.

Es kann heute durch verschiedene Beobachtungen als erwiesen gelten, daß die Spindelpolteile einen relativ hohen Viskositätsgrad besitzen, (was um so merkwürdiger ist, als die Kernsubstanz, aus der die Spindel entsteht, kurz vor der Spindelbildung recht dünnflüssig ist, wenigstens in gewissen, in dieser Hinsicht analysierten Fällen). Die Spindel besitzt überdies eine axiale Druckfestigkeit; sie läßt sich, wie ich nachweisen konnte, durch einen normal auf die Spindelachsel angreifenden Druck leichter komprimieren, als durch einen Druck, der parallel zur Spindelachse wirkt (Abb. 56 b—d). Auch das spricht für die Existenz einer faserigen Struktur der Spindel.

Obwohl von den Beziehungen zwischen Spindel und Chromosomen erst weiter unten ausführlich die Rede sein soll, so mag schon hier erwähnt werden, daß die Chromosomen in oder an der Spindel befestigt sind und zwar nur insoweit, als sie in oder an der Spindel liegen. Liegt z. B. nur die Umbiegungsstelle eines hufeisenförmigen Chromosoms in der Spindel, seine freien Enden hingegen im Cytoplasma, so kann man unter Umständen beobachten, daß diese freien Enden von Plasmaströmungen hin- und herbewegt werden, während die Umbiegungsstelle ihre Lage nicht verändert (vgl. auch Abb. 138 j—l).

Eine genaue Analyse der Entstehung der Spindelpolteile resp. Mantelfasern zeigt, daß sie durch eine von zwei einander opponierten Stellen (Bildungsherden) ausgehende gerichtete Umwandlung eines vorher nicht faserig strukturierten Cyto- oder Karyoplasmabezirks entstehen²⁾ (Abb. 16, 25, 120, 137 a—d). Der Orientierungspunkt dieser Umwandlung, das Ziel, auf welches die Spindelfasern zuwachsen (wie man gewöhnlich sagt; möglicherweise ist aber diese Ausdrucksweise doch nicht nur bildlich zu verstehen, vgl. Fußnote 1), ist die Gesamtheit der Chromosomen.

Man unterscheidet intra- und extranukleäre Spindeln und hat früher viel darüber diskutiert, ob das Material, aus dem die Spindel besteht, aus dem Cytoplasma oder aus dem Kern stammt; wengleich diese Frage in vielen Fällen heute nicht entschieden werden kann, so mehren sich doch die Indizien, welche dafür sprechen, daß das Spindelmaterial in den meisten Fällen von der Kerngrundsubstanz geliefert wird.

Bei den „Centrosomenmitosen“ nehmen die Centrosomen (oder ihnen entsprechende, aber nicht so scharf „definierte“ Gebilde, die Centrosphären [Abb. 21, 25]) die Stelle der obenerwähnten Bildungsherde ein und eine Reihe von Erfahrungen legt es nahe, jene mit diesen zu identifizieren; schreibt man aber den Centrosomen Spindelbildungspotenz zu, dann muß man entweder annehmen, daß bei den Mitosen des Cormophytentyps die Spindelpolteile auf andere Weise entstehen, als bei den Centrosomenmitosen oder aber, daß auch dort unsichtbare Äquivalente der Centrosomen vorhanden sind³⁾.

1) Es spricht hierfür vor allem die „Spaltbarkeit“ der Spindel; wenn man eine Spermatoocyte von *Stenobothrus* während des Übergangs von der Pro- zur Metaphase der Entquellung aussetzt, so „wachsen“ die Spindelpolteile zwar weiter „aus“, aber sie werden dabei unter Umständen gespalten und zwar dadurch, daß sie auf die Chromosomen treffen und die ganze Zelle sich nicht entsprechend ausdehnen kann; die einzelnen Bündel von Spindelfasern schieben sich gleichsam an den Chromosomen vorbei (photogr. Tafel I Fig. 13).

2) Manchmal hat es den Anschein, als würde die Spindel durch Sammlung und Ordnung vorher wirt durcheinanderliegender Fasern gebildet; doch ist es mehr als wahrscheinlich, daß diese „präformierten“ Spindelfasern nur Artefakte sind. Dasselbe gilt für die sog. multipolare Anlage der Spindel, die bei vielen Blütenpflanzen beobachtet worden ist (vgl. DÉVISÉ 1922).

3) Näher kann diese Frage hier nicht erörtert werden (man vergleiche meine diesbezüglichen Ausführungen 1926, S. 240ff.); es mag nur erwähnt sein, daß ich als eine der Hauptstützen meiner Annahme das Vorhandensein aller möglichen Übergänge zwischen typischen Centrosomen- und Cormophytenmitosen (also anders ausgedrückt: zwischen ganz deutlichen und kaum sichtbaren Centrosomen) ansehe.

Angesichts der neuerdings öfters (GURWITSCH 1926, WASSERMANN 1926) vertretenen Anschauung, daß die Centrosomen ebensogut als akzessorische Differenzierungen der Spindelpole, als „Ergebnisse der Vorgänge, die zur Ausbildung der Pole führen und nicht [als] deren Verursacher“ (KÜHN 1921, S. 320 [allerdings vertritt K. diese Ansicht nicht ausdrücklich, sondern stellt sie nur als möglich hin]) aufgefaßt werden können, erscheint es mir angebracht, auch hier nochmals auf die Tatsachen hinzuweisen, welche für die hier angenommene Natur der Centrosomen sprechen; es sind das:

1. Die Zweiteilung der Centrosomen und das Auseinanderweichen ihrer Teilungsprodukte vor einer Kernteilung; vor allem aber ihr allmähliches In-Beziehung-treten zum Kern. Dieser Vorgang wird besonders dann auffällig, wenn die Centrosomen in der ruhenden Zelle vom Kern weit entfernt sind und in einem Fall vom Kern aufgesucht werden (*Trichonympha*), im anderen wieder sich zum Kern hinbegeben (*Holomastigotoides*).

2. Die Vielpoligkeit der Kernteilungsfiguren nach Polyspermie (Beispiel: Seeigellei).

3. Das Phänomen der physiologischen und experimentellen Merospermie (BOVERI 1888, KUPELWIESER 1913, BĚLAŘ 1924), welches darin besteht, daß der an sich teilungsunfähige Kern eines Eies durch die Centrosomen eines Spermiums, dessen Chromatin an der Furchungsmiitose unbeteiligt bleibt, seine Teilungsfähigkeit wiedererlangt (Abb. 130).

Über die Beschaffenheit der Centrosomen und Centrosphären sowie über ihr Verhalten bei der Teilung ist nicht viel zu sagen. Über ihren Aggregatzustand wissen wir so gut wie nichts; wahrscheinlich sind sie — wenigstens während gewisser Phasen des Teilungsvorgangs — relativ fest. Daß sie sich sehr oft schon während der Anaphase neuerdings teilen (um aber bis zur Prophase der nächsten Teilung beisammen zu bleiben), ist schon oben erwähnt worden (vgl. Abb. 15n—p); es sei nur noch hinzugefügt, daß sie gerade während dieser Teilung sich der Beobachtung am leichtesten entziehen (vgl. Abb. 20f—h, 120j—l). Auf die mannigfachen Veränderungen, die sich an den Centrosomen sowohl wie auch an ihrer unmittelbaren Umgebung abspielen, soll hier nicht eingegangen werden; zumal zur Zeit weder über ihr Wesen noch über ihre Bedeutung irgendetwas bekannt ist.

Der Stemmkörper (wie ich das, was man früher als „Gesamtheit der Verbindungsfasern“ bezeichnet hat, nenne), entsteht bei der Anaphase und wird in der Regel schließlich viel länger als die Spindel des Metaphasestadiums. Er wird dabei immer schlanker und löst sich schließlich, wenn sein Längenzwachstum in der Telophase zum Stillstand gekommen ist, im Cytoplasma (resp. Karyoplasma) auf¹⁾. Auch dieser Teil des achromatischen Apparates hat im fixierten Zustand faserige Struktur, die aber in der Regel etwas verschieden ist von der der Spindelpolteile. Neuere Untersuchungen²⁾ lassen es als so gut wie sicher erscheinen, daß auch der Stemmkörper eine relativ starr gallertige Beschaffenheit hat und schon im lebenden Zustand ähnlich „polarisiert“ ist, wie die Spindelpolteile (vgl. Abb. 57g; der Stemmkörper dieser Zelle ist durch einen hineingepreßten Mitochondrienklumpen gespalten). Ob diese letzteren zum Stemmkörper in irgendeiner morphogenetischen Beziehung stehen³⁾ und welcher Art diese Beziehung ist, kann heute nicht gesagt werden.

Beziehungen zwischen Chromosomen und Spindel.

Eine bloße Betrachtung des Kernteilungsvorganges zeigt, daß er sich aus zwei entgegengesetzten Bewegungsprozessen zusammensetzt: auf die „zentripetale“ Wanderung der gespaltenen Chromosomen in die Äquatorialebene folgt das „zentrifugale“ Auseinanderweichen der Chromosomenspalthälften.

Die Beobachtung zeigt ferner, daß die zentripetale Umordnung des Chromosomenhaufen oder -knäuels zur Äquatorialplatte mit der Ausbildung der Spindelpolteile streng koordiniert ist und einige genauer analysierte Fälle lassen den Schluß gerechtfertigt erscheinen, daß zwischen beiden Vorgängen ein direkter Kausalnexus besteht: daß also die progressive Struktur- (und Aggregatzustands-)

1) Ein kleiner Rest kann als sog. Zellkoppel übrigbleiben (s. Abb. 15n, 138a—d, 150a, 170a—d).

2) BĚLAŘ 1927, SCHAEDE 1925.

3) Etwa in der Weise, daß die Fasern der Spindelpolteile sich direkt in die des Stemmkörpers umwandeln; denn würden also die Chromosomen (zunächst! vgl. S. 82) zwischen den Spindelfasern polwärts gleiten.

Veränderung des „Spindelmaterials“, die wir als Spindelbildung bezeichnen, die Chromosomen in die Äquatorialebene befördert. Die Tatsache, daß bei den Zentralspindelmitosen nur die der Zentralspindel anliegenden Teile der Chromosomen äquatorial angeordnet werden, diese Teile aber im Bereich der Mantelfasern liegen, die auf ganz ähnliche Weise gebildet werden, wie die Spindelpolteile (während die Zentralspindel selbst auf ganz andere Weise entsteht), liefert die Begründung der oben erwähnten Homologisierung von Mantelfasern und Spindelpolteilen. Ein Verständnis der verschiedenen Abarten der Einordnung der Chromosomen in die Spindel (vgl. Abb. 15, 16, 17, 21, 22, 25, 27, 137, 254) ist zur Zeit unmöglich.

Des weiteren ist hier daran zu erinnern, daß die Chromosomen in oder an der Spindel irgendwie befestigt sind (vgl. S. 80) und daß die Trennung der Spalhhälften eben an diesen Befestigungs- (Insertions-) Punkten beginnt (S. 54).

Welches ist nun der Sinn dieses Inbeziehungtretens der Chromosomen zur Spindel? Der Gedanke, daß die Spindel der Teilungsapparat der Chromosomen ist, ist fast so alt wie unsere Bekanntschaft mit der Karyokinese. Inwieweit trifft er das Richtige?

Jede Diskussion dieser Frage hat von drei Tatsachen auszugehen, es sind dies: erstens die oben (S. 57) erörterte Autonomie der Chromosomenausbildung und -spaltung, zweitens die enge Korrelation zwischen der geregelten Verteilung der Tochterchromosomen und der äquatorialen Anordnung der Mutterchromosomen einerseits, sowie (drittens) der „ordnungsgemäßen“ Ausbildung der Spindelpolteile und des Stemmkörpers andererseits.

Aus der ersten dieser Tatsachen folgt zunächst, daß wir die Spindel nicht als Teilungsapparat der Chromosomen ansehen dürfen; die beiden anderen Tatsachen zeigen, daß die Spindel als Trennungs- und Verteilungsapparat der Chromosomenhälften anzusprechen ist¹⁾.

Aber auch das ist nicht so zu verstehen, als würde nun jedes gespaltene Chromosom, welches zur rechten Zeit an die richtige Stelle der Spindel kommt, vom Spindelmechanismus in seine Hälften zerlegt. Denn der Beginn der Trennung der Spalhhälften ist allem Anschein nach ein ebenso autonomer selbsttätiger Akt des Chromosoms wie die Längsspaltung. Es hat also den Anschein, als könnte der Spindelmechanismus das gespaltene Chromosom nur dann zerlegen, wenn dieses dazu quasi seine Einwilligung gibt. Andernfalls wird das gespaltene Chromosom bloß polwärts transportiert;²⁾ dies ist z. B. bei der ersten Reifungsteilung der Pollenmutterzellen haploider *Datura*-Pflanzen der Fall, wo die (n) Chromosomen zwar einen deutlichen Längsspalt zeigen, in der Anaphase aber nicht zerlegt werden, sondern ungeteilt auf die beiden Pole der Kernteilungsfigur verteilt werden und das ganz regellos (vgl. S. 216).

Die Autonomie der anfänglichen Trennung der Spalhhälften wird durch den soeben erwähnten Fall nicht strikte bewiesen, ist aber durch andere Befunde als gesichert anzusehen. Von diesen wäre an erster Stelle das Verhalten der Chromosomen bei der sogenannten Monasterbildung zu nennen, von dem schon an anderer Stelle die Rede gewesen ist (vgl. S. 48 u. Abb. 38). Ähnliche Beobachtungen sind an verschiedenen Objekten schon des öfteren gemacht worden³⁾.

1) BOVERIS prägnante Formulierung des Fundamentalprinzips der Karyokinese: „der Kern teilt sich nicht, sondern er wird geteilt“ (1907, S. 29) ist demnach cum grano salis zu verstehen: sofern wir die Chromosomen als die Hauptbestandteile des Kerns ansehen, kann man wohl sagen, daß sich der Kern teilt; der Ausdruck „er wird geteilt“ ist nur insofern am Platze, als die geordnete Verteilung der Tochterchromosomen, die der von außen in den Chromosomenformwechsel eingreifende Spindelmechanismus „besorgt“, ebenso wesentlich (für die Kernteilung) ist, wie die Spaltung der Mutterchromosomen.

2) Oder aber im Äquator liegen gelassen.

3) Z. B. VON SAKAMURA (1920) und NĚMEC (1904) an Pflanzenzellen.

Sehr hübsch lassen sich diese Wechselbeziehungen (also die Autonomie der Chromosomenausbildung und der anfänglichen Trennung der Tochterchromosomen einerseits und andererseits die Abhängigkeit der weiteren disjunktiven Bewegung der Tochterchromosomen von der Spindel) an dem Verhalten der sogenannten vorauseilenden Tetrade von *Stenobothrus lineatus* demonstrieren. (Daß es sich in diesem Fall nicht um ein gespaltenes Chromosom, sondern um ein konjugiertes Chromosomenpaar handelt, welches bei der Reduktionsteilung in die Paarlinge zerlegt wird, tut nichts zur Sache, da sich die beiden zu einem Geminus vereinigten Chromosomen in der Anaphase genau so verhalten, wie Spalthälften eines einzigen Chromosoms.)

In den Spermatozyten dieser Heuschrecke macht sich ein Geminus vom Pachytänstadium an dadurch bemerkbar, daß er in seiner Entwicklung (Kontraktion, Spaltung) den anderen Geminis vorauseilt. (Bei manchen Individuen besteht er außerdem aus zwei ungleichgroßen Chromosomen und kann daher mit noch größerer Sicherheit von den anderen Chromosomenpaaren unterschieden werden [Abb. 136, 137; „h“].)

Und diesen Vorsprung behält dieser Geminus auch dann bei, wenn die anderen Chromosomenpaare soweit entwickelt sind, daß sie sich in ihrer Struktur (besser gesagt: Dichte) nicht mehr von ihm unterscheiden; der Vorsprung dokumentiert sich dann darin, daß sich die beiden Komponenten (Einzelchromosomen) des Geminus schon zu einer Zeit voneinander trennen, zu der die übrigen Gemini noch in kompakter Form in der Äquatorialplatte liegen (Abb. 137d, fotogr. Tafel II 22, 23). Damit ist aber das Vorauseilen zu Ende; wenn nunmehr die Anaphasebewegung aller übrigen Gemini einsetzt, so werden die beiden vorausgeeilten Komponenten des „frühreifen“ Geminus ausnahmslos in einem „mittleren“ Anaphasestadium von den anderen Chromosomen eingeholt (Abb. 137f—j).

Das heißt aber nichts anderes als: die anfängliche Trennung der beiden gepaarten Chromosomen ist der letzte Akt, in dem sich ihre (autonome) schnellere Entwicklung manifestiert; zum weiteren Fortführen der Anaphasebewegung reichen die in den Chromosomen gelegenen Kräfte gleichsam nicht aus: da muß jetzt der Trennungsmechanismus der Spindel eingreifen (der wahrscheinlich dadurch in Gang gesetzt wird, daß sich die übrigen Chromosomenpaare [ebenfalls autonom], in Tochterchromosomen zerlegen, der aber offenbar nur durch die Gesamtheit der Chromosomen, nicht durch ein einzelnes, aktiviert werden kann). Endlich könnte man zugunsten der Annahme der Autonomie der primären Trennung der Spalthälften auch noch den Umstand anführen, daß sich die Spalthälften bei manchen Mitosotypen zwar in der späten Anaphase so deformieren, als ob sie nur an einer Stelle an der Spindel befestigt wären und auseinander gezogen würden, in der frühen Anaphase aber zunächst ganz gleichmäßig sich voneinander entfernen. (Dies ist z. B. bei *Ascaris* der Fall.)

Andererseits zeigt die enge Korrelation zwischen einer mangelhaften Ausbildung der Spindel (oder gar ihrem Fehlen) und dem Fehlen einer geregelten Anaphasebewegung der Chromosomen, daß wir diese letztere nicht gänzlich auf eine wie immer geartete „Repulsion“ der Chromosomenhälften zurückführen dürfen.

Alles in allem kann man also von der Funktion der Spindel heute bereits etwa folgendes aussagen: Die Spindel bereitet erstens die geregelte Verteilung der Tochterchromosomen dadurch vor, daß sie die Mutterchromosomen (oder wenigstens Teile derselben) in den Spindeläquator transportiert¹⁾, (gleichsam

1) Dies ist wahrscheinlich die Rolle der Spindelpolteile, resp. Mantelfasern, zu denen die Chromosomen mit ihren Insertionsstellen in Beziehung treten.

in Reih und Glied bringt) und sie führt zweitens die von den Chromosomen autonom begonnene Trennung der Spaltheilungen weiter durch.¹⁾

Die Frage, auf welche Art und Weise nun die Anaphasebewegung der Chromosomen mechanisch zu erklären ist, kann heute noch nicht befriedigend beantwortet werden. Lange Zeit fand die sogenannte Zugfasertheorie fast allgemein Anklang; nach ihr sollten die Chromosomenhälften durch den Zug der Spindelpolteile (innerhalb deren man sogenannte Zugfasern unterscheiden zu können glaubte)²⁾, auseinandergezogen werden. Die Zugwirkung sollte entweder durch Kontraktion der Zugfasern oder durch Kontraktion der Polstrahlen (welche die ganze karyokinetische Figur in der Zelle verankern sollte) zustandekommen. Gegen die Richtigkeit der Zugfasertheorie spricht aber eine ganze Reihe einwandfrei gesicherter Tatsachen: erstens hat sie zur Voraussetzung, daß die Spindelpole in der Zelle verankert sind; daß wir aber nach dem, was wir heute von der Natur und der Verbreitung der Polstrahlung wissen, nicht das Recht haben, ihr Zentrum oder gar ihre Ansatzstellen an der Zelloberfläche als Widerlager anzusehen, liegt wohl auf der Hand. Gegen eine Verankerung der Spindel spricht außerdem ihre Verschiebbarkeit innerhalb der Zelle, die wir in manchen Fällen³⁾ direkt beobachten, in anderen experimentell demonstrieren können⁴⁾. Zweitens geht die Verkürzung der Spindelpolteile der Anaphasebewegung der Chromosomen (also dem Wachstum des Stemmkörpers) durchaus nicht immer parallel; manchmal fehlt sie überhaupt, manchmal aber hält die Anaphasebewegung noch an, selbst wenn die Spindelpolteile schon gänzlich geschwunden sind. METZ hat überdies kürzlich einen Teilungstyp beschrieben, bei dem nur einer Tochterplatte ein Spindelpolteil zugeordnet ist; trotzdem verläuft die Anaphasebewegung völlig normal (vgl. S. 199).

Drittens ist auch die Tatsache, daß in ein und derselben Kernteilungsfigur Tochterchromosomenpaare, die auseinander gezogen zu werden scheinen, neben solchen vorkommen, bei denen je ein Arm jedes Chromosoms nach dem Spindelpole gerichtet ist, dem es sich nähert (Abb. 17 i), mit der Zugfasertheorie nicht vereinbar.

Man wird vielleicht all dem entgegenhalten, daß die eigenartige Deformation der Tochterchromosomen, die zur Aufstellung der Zugfasertheorie Anlaß gegeben hat (vgl. Abb. 15 j, 27 e, 42 a), schwer anders als durch die Annahme einer Zugwirkung erklärt werden kann. Das kann ruhig zugegeben werden; ja noch mehr, ich habe kürzlich (1927) beweisen können, daß die Tochterchromosomen bei den Reifungsteilungen von Heuschreckenspermatocyten tatsächlich auseinandergezogen werden (Abb. 265). Aber: diese Zugwirkung kann und muß anders erklärt werden, als es die Zugfasertheorie tut. Angenommen die Anaphasebewegung würde in allen Fällen durch einen Druck des Stemmkörpers bewirkt, so könnte eine Zugwirkung doch sekundär dadurch zustandekommen, daß nur ein Teil jedes Chromosoms (die sog. Insertionsstellen der Zugfaser) mit den Stellen der karyokinetischen Figur, an die der Druck ansetzt, verbunden ist; werden nun die Insertionsstellen durch Druck voneinander entfernt, so wird der Rest jedes Chromosoms gezogen (Abb. 58).

1) Dies wird zum Teil vom Stemmkörper besorgt.

2) Diese Zugfasern sind auch tatsächlich in Präparaten sehr oft nachweisbar; doch dürften sie bei den zentralspindellosen Mitosotypen als Artefakte anzusehen sein. Denn in guten fixierten Präparaten ist von ihnen so gut wie nichts zu sehen; je schlechter aber die Fixierung ist, desto deutlicher werden die Zugfasern und es hat durchaus den Anschein, als würden sie in vielen Fällen aus Bündeln von Spindelfasern bestehen, in die die Spindelpolteile durch Schrumpfung oder vitale Entmischung zerlegt worden sind. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß manches von dem, was als Zugfaser beschrieben worden ist, vital präformiert ist, allerdings wohl kaum als feste Fibrille.

3) Furchungsteilung mancher Nematoden, wo die ganze Spindel hin und her oszilliert; (ZIEGLER 1895, SPEK 1918); Drehung der Spindel bei der Kernteilung von *Euglypha* (Abb. 25).

4) Z. B. durch Zentrifugieren: LILLIE (1909), ANDREWS, MOTTIER (1899). LILLIE hat an solchen verlagerten Spindeln nachweisen können, daß die Polstrahlung zuerst zerstört und dann sehr schnell neugebildet wird.

Auf die Zugfasertheorie bin ich hier nur deshalb so ausführlich eingegangen, weil sie, obwohl von der Mehrzahl der Cytologen, die sich mit Dynamik der Mitose beschäftigen, abgelehnt, doch noch in der deskriptiven Cytologie eine gewisse Rolle spielt und weil speziell die genetisch orientierte Cytologie von dem Terminus „Zugfaser“ gern Gebrauch macht.

Auf alle anderen Erklärungsversuche des Kernteilungsmechanismus braucht hier nicht eingegangen zu werden; nicht nur deshalb, weil keiner von ihnen als befriedigend angesehen werden kann, sondern deshalb, weil ich unlängst¹⁾ nachweisen konnte, daß der Stemmkörper aktiv in die Länge wächst und dabei eine Druckwirkung ausübt, welche die Tochterplatten auseinander treibt (Abb. 57). Allerdings konnte dieser Nachweis nur für die beiden Reifungsteilungen der Spermatocyten von *Stenobothrus* geführt werden; doch steht einer Verallgemeine-

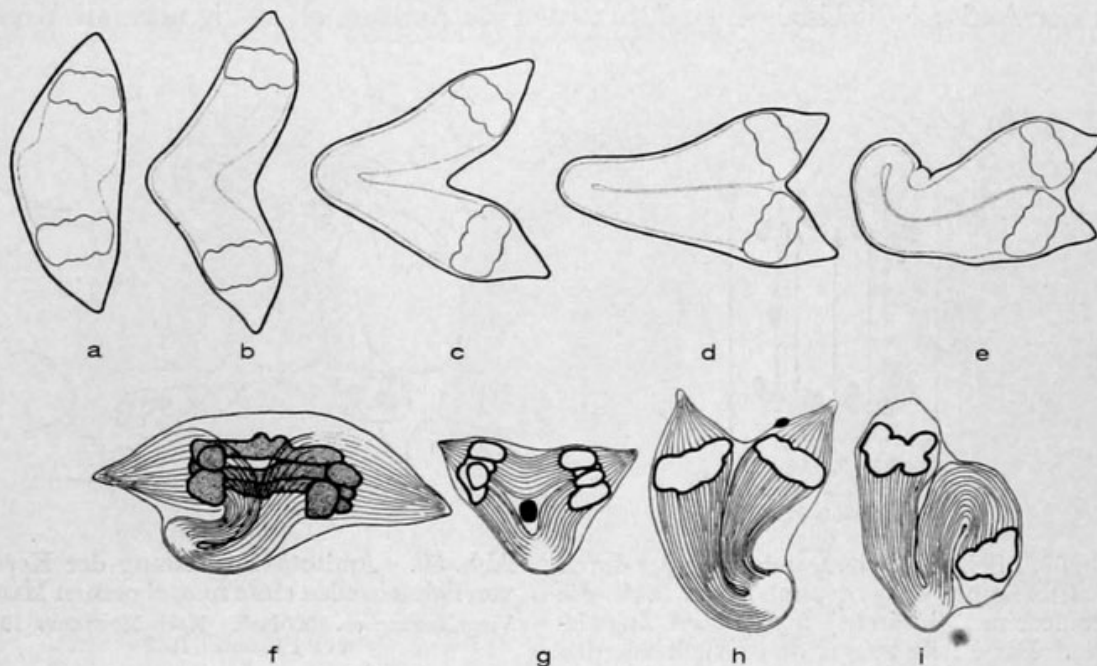


Abb. 57. Nachweis des aktiven Längenwachstums des zwischen den Tochterplatten gelegenen Spindelteils (Stemmkörper). Spermatocyten von *Stenobothrus lineatus* (a—e, f, h, i: erste, g: zweite Reifungsteilung). Vgl. mit Abb. 137 h, i.

a—e Verlauf der Anaphase bei starker Entquellung der Zelle (nach dem lebenden Objekt gezeichnet); das durch die Entquellung auf eine dünne Haut reduzierte Cytoplasma hindert den in die Länge wachsenden Stemmkörper am Geradestrecken. Umriss des Stemmkörpers punktiert, Umriss der Tochterplatten einfache Linien. Die Zelldurchschnürung bleibt infolge der Entquellung aus. f—i Spermatocyten, bei denen der Stemmkörper (infolge Entquellung) sich verbogen hat; fixiert und in Wasser liegend gezeichnet. Chromosomen auf f punktiert, auf g—i nur im Umriß gezeichnet.

Nach BÉLAŘ 1927

rung meiner Befunde nicht nur keine gesicherte Beobachtungstatsache im Wege, sondern es hat auch KÜHN (1921) bei einer Amöbe nachweisen können, daß der Stemmkörper aktiv wächst und dabei eine Druckwirkung ausübt. Auf welchem Vorgang aber dieses Wachstum des Stemmkörpers beruht, das ist vorläufig noch nicht bekannt.

Mögen wir auch über die Mechanik der Karyokinese noch sehr wenig wissen, so können wir doch eine Aussage von dem Wesen dieses Prozesses machen: er kommt zustande durch das genau geregelte Ineinandergreifen zweier²⁾ Vor-

1) 1927.

2) BOVERI hat das schon 1888 als den „Dualismus der karyokinetischen Phänomene“ bezeichnet.

gänge, die wir durch das Experiment voneinander trennen können: 1. Chromosomenbildung und -teilung, 2. Spindelbildung und -veränderung.

3. Amitose

Deskriptives — Verbreitung — „Physiologische Minderwertigkeit“ — Anhang: Chromidien und freie Kernbildung aus Chromidien; akzessorische Kerne der Hymenoptereiereier

Als Amitose bezeichnen wir einen Kernteilungsvorgang, bei dem es nicht zur Ausbildung von Chromosomen und achromatischem Apparat kommt. Sehr oft, speziell bei den Vielzelligen, erfährt dabei die Ruhekernstruktur keinerlei Veränderung. In anderen Fällen gehen der Amitose regelmäßige Strukturveränderungen voraus (Abb. 60), deren Wesen jedoch vorläufig völlig unverständlich ist; doch ist es beachtenswert, daß diese Fälle regelmäßiger Strukturveränderung vor der Amitose die einzigen sind, in denen die Amitose als völlig normale Kern-

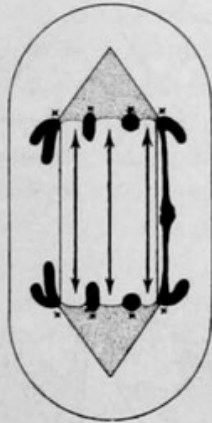


Abb. 58. Schematische Darstellung der durch die Streckung des Stemmkörpers auf die Chromosomen (indirekt) ausgeübten Zugwirkung. Die Pfeile zeigen den Druck an, den der Stemmkörper auf die (mit Kreuzchen bezeichneten) Stellen, an denen die Chromosomen an der Spindel befestigt sind, ausübt (vgl. Abb. 265).

Nach BĚLAŘ 1927

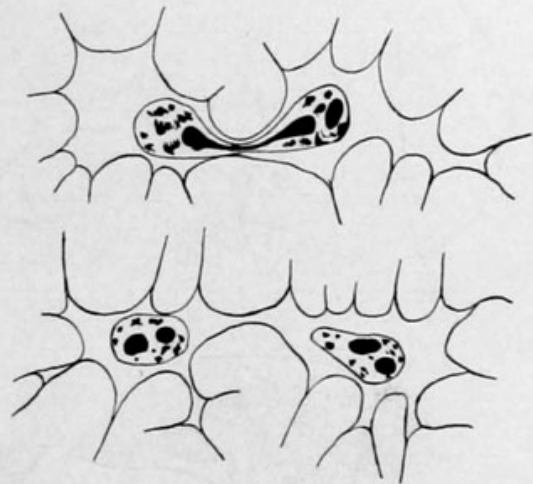


Abb. 59. Amitotische Teilung der Kerne von Sehnenzellen einer neugeborenen Maus. Vergrößerung ca. 1000fach. Nach NOWIKOFF 1910 aus PETERSEN 1922

vermehrung angesehen werden darf; es sind dies die Makronukleusteilungen der Infusorien. Die Teilung selbst ist eine mehr oder weniger einfache Furchung; geht ihr eine Längsstreckung des Kerns voraus, dann wird die Furche entsprechend seichter und breiter, so daß das Endstadium der Teilung hantel- oder sanduhrförmig aussieht (Abb. 59, 60). Die Nukleoli bleiben meist ungeteilt; manchmal aber machen sie die Teilung mit.

Die Amitose, ist wie man zu sagen pflegt, der Karyokinese „physiologisch“ nicht „gleichwertig“. Es ist nicht leicht, diese dunkle und ziemlich nichtssagende Formulierung durch eine bessere zu ersetzen; alle Definitionen der Amitose, die mit dem Ausdruck „pathologisch“ operieren, meinen zwar das richtige, geben aber nur zu leicht ein schiefes Bild von der Stellung der Amitose.

Zu einer richtigen Vorstellung von der „physiologischen Minderwertigkeit“ der Amitose gelangen wir am ehesten, wenn wir ihre Verbreitung¹⁾ betrachten.

1) Es ist hier darauf hinzuweisen, daß der Nachweis einer amitotischen Kernteilung gar nicht so leicht ist, wenn er nicht durch Lebendbeobachtung geführt werden kann. Sehr viele Angaben über Amitosen beruhen auf einer falschen Interpretation einer Teilungshem-

Ihr Vorkommen in pathologisch veränderten Geweben und Zellen kann dabei zunächst aus dem Spiele bleiben. Einwandfrei nachgewiesen ist das regelmäßige Vorkommen der Amitose bei Tieren: in der Decidua und den Embryonalhüllen der Vertebraten, im Periblast meroblastischer Eier, in Eifollikelzellen; bei Pflanzen: in Endospermhaustorien und Antipoden von Blütenpflanzen und in den Internodialzellen der Characeen. Allen diesen Geweben und Zellen ist aber das gemeinsam, daß sie erstens normalerweise keine lange Lebensdauer haben, zweitens aber, daß aus ihnen niemals (wenigstens nach unseren heutigen Erfahrungen) undifferenzierte, omnipotente, ja nicht einmal richtig meristematische Zellen hervorgehen. Und schließlich ist nur in wenigen Fällen die Amitose von einer Zellteilung gefolgt.

Nur die Teilungen der Infusorien-Makronuklei (die sich nur auf amitotischen Wege vermehren), bilden eine Ausnahme und zwar die einzige¹⁾. Wenn gleich die Makronuklei mancher Formen²⁾ wahrscheinlich „potentiell unsterb-

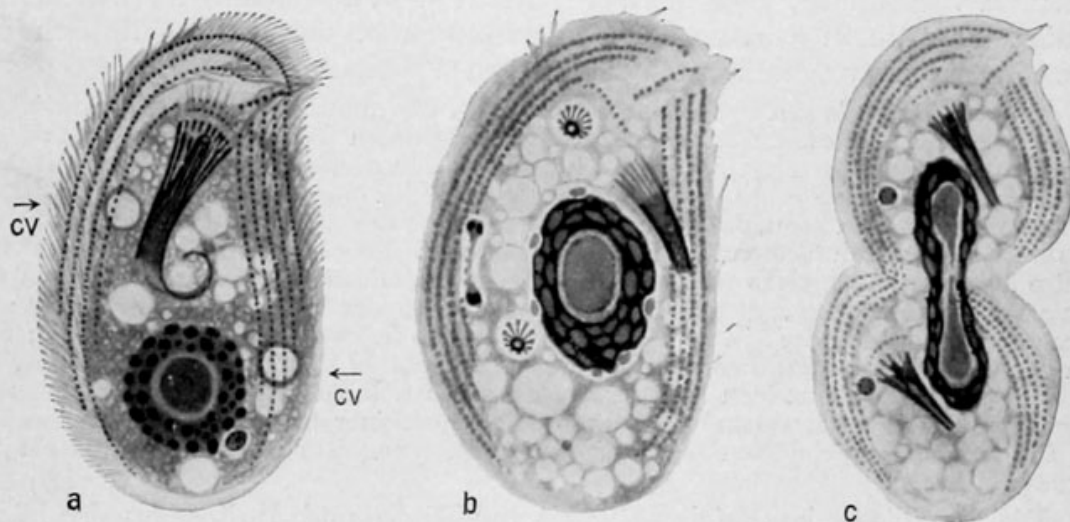


Abb. 60. *Chilodon uncinatus* (Infusor). Amitotische Teilung des Makronukleus.

a Vegetatives Individuum; der Mikronukleus liegt dem Makronukleus rechts unten an. cv = kontraktile Vakuole. Oberhalb des Makronukleus die Schlundreuse (Stützfibrillen!). b Mittelstadium der Teilung. Telophase der Mikronukleusteilung (links). Die peripheren Granula des Makronukleus sind zu einer spongiösen Masse zusammengeflossen. Neubildung der Reusen (links unter- und oberhalb vom Makronukleus; rechts die alte Reuse). c Spätes Teilungsstadium; links die Mikronuklei.

Vergrößerung 1300fach. Original aus HARTMANN'S Praktikum der Protozoologie (1921)

lich“ sind und auch (wie Erfahrungen an Infusorien, welche ihren Mikronukleus eingebüßt haben, zeigen) allein den ungehinderten Weitergang aller vegetativen Funktionen gewährleisten, so können doch niemals „Chromosomenkerne“, also

mung des Cytoplasmas: wenn nach einer (mitotischen) Kernteilung die Zelle ungeteilt bleibt und die beiden Schwesterkerne sich dicht aneinander legen, so sieht dies ganz so aus, als wären sie durch Amitose entstanden. Auch Pseudoamitosen (vgl. S. 48) sind oft für echte Amitosen gehalten worden.

1) Früher hat man geglaubt, daß bei sehr vielen Protozoen Amitose als normale Kernvermehrung vorkommt; es hat sich aber später herausgestellt, daß diese Annahme in fast allen Fällen falsch war und darauf beruhte, daß die typischen Mitosencharaktere der betreffenden Kernteilung übersehen worden waren (vgl. Abb. 33). Die wenigen Fälle, die noch keine derartige Aufklärung gefunden haben, sind also zumindest mit Zurückhaltung zu beurteilen. Dasselbe gilt für die Fälle sog. multipler Kernfragmentation, die z. B. bei Foraminiferen beschrieben worden ist (vgl. hierzu BÉLAË 1926, S. 133 und 144).

2) Z. B. *Spathidium spathula* (WOODRUFF & SPENCER).

Mikronuklei aus ihnen entstehen¹⁾: mikronukleuslose Infusorien können nicht konjugieren.

Und damit kommen wir zur Hauptsache: es ist noch niemals nachgewiesen worden, daß Kerne, die durch Amitose entstanden sind, einer völlig normalen Mitose fähig sind. Und man kann wohl hinzufügen: „es ist höchst unwahrscheinlich“; denn man hat sich um den Nachweis eines derartigen Vorgangs viel Mühe gegeben.

Es hat zwar nicht an Angaben gefehlt, die als Belege für eine solche Aufeinanderfolge von Amitose und Mitose angesehen wurden und sie tauchen immer wieder auf. Soodft sie nachgeprüft werden konnten, hat es sich immer wieder herausgestellt, daß sie auf zwei Beobachtungsfehler beruhten: entweder wurden abnorme Endstadien von Mitosen²⁾ für Amitosen gehalten (dann verliert aber die Tatsache, daß auf diese Pseudoamitose eine Mitose folgt, die ihr beigemessene Bedeutung) oder aber es wurden die Mitosen in Geweben, in denen sie neben Amitosen vorkommen, übersehen; herrschten dann auf späteren Entwicklungsstadien die Mitosen vor, so lag der Schluß nahe, daß diese mitotisch sich teilenden Kerne von amitotisch entstandenen abstammen³⁾.

Letzten Endes laufen natürlich alle Versuche, die „physiologische Gleichwertigkeit“ von Mitose und Amitose zu erweisen, auf Einwände gegen die Individualitätserhaltungstheorie der Chromosomen hinaus; und es ist klar, daß in diesem Zusammenhang selbst der Nachweis, daß auf eine echte Amitose eine Mitose folgen kann, solange irrelevant ist, als nicht bewiesen werden kann, daß in dieser Mitose der normale Chromosomenbestand auftritt. Dies letztere hat noch niemand zu beweisen vermocht. Im Gegenteil: bis jetzt spricht die einzige Beobachtung, welche meines Wissens über die mitotische Teilung amitotisch entstandener Kerne vorliegt, ganz entschieden zugunsten der Individualitätserhaltung: die Kerne der Leukocyten der Molche zerfallen nicht selten in zwei oder mehrere Stücke; folgt nun auf diese Kernfragmentierung eine Mitose, so stellt es sich ausnahmslos heraus, daß die Zahl der in den einzelnen amitotisch entstandenen Kernen gebildeten Chromosomen kleiner ist als die Normalzahl und zwar um so kleiner, je kleiner das betreffende Kernfragment ist. Die Summe aller gebildeten Chromosomen ist jedoch ungefähr gleich der Normalzahl ($2n$), keineswegs höher.

Die physiologische Gleichwertigkeit von Mitose und Amitose ist also höchst fraglich und man wird angesichts des bis jetzt vorliegenden Tatsachenmaterials zugeben müssen, daß weit mehr für als gegen die Annahme einer (im weitesten Sinn des Wortes) pathologischen Determiniertheit der Amitose spricht.

Anhang: Chromidien und freie Kernbildung.

Lange Zeit galten Mitose und Amitose als die beiden einzigen Arten der Kernvermehrung; erst kurz vor der Jahrhundertwende wurden Vorgänge bekannt, die man zunächst nur als „freie“ Kernbildung deuten zu können glaubte. Im wesentlichen sollte diese „Sekundärkernbildung“ (wie der Vorgang auch genannt wurde) in folgendem bestehen: aus einem „Chromidium“, welches durch Auswanderung feinverteilter „chromatischer Substanz“ aus dem Kern entstanden sein sollte, sollten sich durch allmähliche Verdichtung des Chromatins an mehreren Stellen gleichzeitig zahlreiche Kerne herausdifferenzieren, die dann zu den Gameten- oder Sporenkernen werden sollte, während der „Primärkern“ (der das Chromidium geliefert hatte) degenerierte. Dieser Sekundärkernbildung schien eine weite Verbreitung im Protozoenreiche zuzukommen.

1) Daß sämtliche Angaben über eine Entstehung von Mikronukleis aus Makronukleis einer Nachprüfung bedürftig (also recht fragwürdig) sind, und auch anders gedeutet werden können, habe ich 1926 (S. 190) zu zeigen versucht.

2) Wie HAECKER (1900) zuerst gezeigt hat; vgl. auch CONKLIN 1917, SAKAMURA 1920.

3) CHILD (dessen Angaben von RICHARDS [1911] und HARMAN [1913] richtiggestellt wurden), WARREN.

Neuere Untersuchungen haben jedoch die Existenz dieser freien Kernbildung sehr in Frage gestellt. In manchen Fällen (Gamogonie mancher Gregarinen, Coccidienmikrogametogenese) hat die Nachprüfung ergeben, daß die scheinbare Kondensation der Sekundärkerne in Wirklichkeit nur ein spätes Stadium einer irgendwie „maskierten“ Mitosenfolge darstellt, deren Anfänge von den früheren Untersuchern übersehen worden waren; wohl löst sich in diesen Fällen der Primärkern im Cytoplasma auf, aber ein kleiner Teil von ihm wird zu den Chromosomen einer oft sehr unscheinbaren Kernteilungsfigur¹⁾.

In anderen Fällen wieder besteht der begründete Verdacht, daß die „Sekundärkernbildung“ durch eine Infektion des betreffenden Protozoons mit einzelligen Parasiten vorgetäuscht worden ist. Dieser Verdacht gründet sich in erster Linie auf die Beurteilung der Abbildungen, welche die Existenz der Sekundärkernbildung aus Chromidien belegen sollten, in zweiter Linie darauf, daß nur in wenigen Fällen²⁾ durch genau kontrollierte Zuchtversuche der Nachweis erbracht werden konnte, daß die angeblichen Gameten oder Sporen in den Entwicklungskreis der untersuchten Protozoen hinein gehören. In anderen dieser problematischen Fälle sind alle späteren Untersuchungen, welche das Auffinden der von früheren Autoren beschriebenen Fortpflanzungsvorgänge zum Ziel hatten und an Reinkulturen vorgenommen wurden, resultatlos verlaufen.

Wenngleich also vorläufig noch nicht sämtliche Angaben über Sekundärkernbildung aus Chromidien als widerlegt oder anders deutbar gelten können, so kann doch keine von ihnen den Anspruch auf völlige Beweiskraft erheben; in keinem Fall gründet sich die betreffende Darstellung auf völlig lückenlose Serien von Stadien; und ebenso können die beiden oben erörterten Fehlerquellen (Infektion und Maskierung) in keinem Fall als ausgeschaltet gelten.

Diese beiden Einwände gewinnen an Gewicht, wenn wir bedenken, wieviele cytologische Beobachtungen an Protozoen, die zunächst ganz eindeutig und endgültig sichergestellt schienen, sich später als falsch herausgestellt haben oder ganz anders interpretiert werden mußten³⁾.

Da somit die Existenz einer freien Kernbildung aus Chromidien niemals einwandfrei bewiesen, ja nicht einmal wahrscheinlich gemacht werden konnte, so darf man wohl vermuten, daß es eine freie Kernbildung überhaupt nicht gibt.

In aller Kürze sei noch darauf hingewiesen, daß die sog. akzessorischen Kerne⁴⁾, die sich in den Eiern vieler Hymenopteren und einiger Dipteren finden, nach Ansicht mancher Forscher⁵⁾ auch durch freie Kernbildung entstehen sollen. Da jedoch diese Gebilde, welche durchaus den Habitus „richtiger“ Kerne tragen⁶⁾, früher oder später spurlos verschwinden und ihre Entstehung in keinem Fall befriedigend aufgeklärt werden konnte, so könnte die Frage berechtigt erscheinen, ob es sich hier überhaupt um Kerne handelt. Wenn man den Begriff „Kern“ so definiert, wie es hier (S. 7) geschehen ist, so kann man die Frage verneinend beantworten, denn BUCHNER gibt ausdrücklich an, daß die akzessorischen Kerne keine Chromosomen „enthalten“. Ist dem jedoch so, dann sind die akzessorischen Kerne der Hymenopteren von den Sekundärkernen der Protozoen wesentlich verschieden und ihre Entstehung nicht dasselbe wie die freie Kernbildung im gewöhnlichen Sinn.

1) Etwas Ähnliches hat JOLLOS (vgl. HARTMANN 1925, S. 80) für die sog. Chromidialtiere von *Arcella* (die also nur ein Chromidium, aber keine geformten Kerne enthalten sollten) nachweisen können; durch Verdauung kann man in den Chromidialtieren zahlreiche normale Kerne sichtbar machen, welche vorher durch das Chromidium vollständig verdeckt worden waren.

2) Nämlich bei den Foraminiferen; und gerade deren Sekundärkernbildung ist seit dem Erscheinen der Arbeiten von SCHAUDINN und WINTER noch niemals unter Berücksichtigung der ersten der oben erörterten beiden Fehlerquellen nachuntersucht worden.

3) Vgl. BĚLAŘ 1926, S. 291 ff.

4) Nicht zu verwechseln mit dem Dotterkern.

5) Z. B. BUCHNER (1918; hier eine ausführliche Behandlung der Frage).

6) Noch mehr: ihre Struktur stimmt stets mit der des Eikerns der betreffenden Spezies ganz genau überein (BUCHNER).

4. Zellteilung (Plasmotomie)

Furchung — Diastemenbildung, endogene Zellabgrenzung — Zellplatten der Cormophyten — Lage der Teilungsebene — Strömungen — Strukturveränderungen des Cytoplasmas während der Zellteilung — Verhalten der teilungsfähigen Differenzierungen des Cytoplasmas — Entstehung von Centrosomen de novo — Beziehungen zwischen Plasmotomie und Kernteilung — Qualitativ inäquale Plasmotomie

a) Allgemeines

Teilt sich ein einheitlicher Protoplasmakörper, mag er nun einkernig sein oder nicht — in zwei oder mehrere Stücke, so nennen wir diesen Vorgang Plasmotomie; ein Spezialfall von Plasmotomie ist die gewöhnliche Zellteilung.

Es gibt zahlreiche Modifikationen der Plasmotomie, die sich jedoch zwanglos auf zwei Gruppen aufteilen lassen. In die erste dieser Gruppen gehören alle Vorgänge, die wir als Furchungen (im weiteren Sinn) bezeichnen können. An irgendeiner¹⁾ (im Einzelfall aber meist streng fixierten) Stelle schneidet eine Furche in die Zelloberfläche ein; erfolgt währenddessen keine Streckung des Protoplasmakörpers, so wird die Furche allmählich zur Kluft, die immer weiter vordringt; sobald sie auf ihresgleichen oder auf eine andere Stelle der Zelloberfläche trifft, ist die Zertrennung der Zelle vollendet. Bei der gewöhnlichen Zellteilung hat die Furche meist Ringform. Streckt sich die Zelle während der Ausbildung der Furche in die Länge, dann wird die Furche entsprechend seichter, so daß die Zelle schließlich Hantel- oder (modifizierte) Sanduhrform annimmt²⁾.

Im Einzelnen können sich nun diese Vorgänge — wie schon die etwas vage Fassung der vorausgegangenen Beschreibung vermuten läßt — auf die mannigfaltigste Weise abspielen³⁾. Einzelne der verschiedenartigen Modifikationen der Furchungsteilung, auf die hier natürlich nicht näher eingegangen werden kann, sind auf den Abb. 15, 18, 60, 72, 109 c, d, 115 c, d, 120, 136 bis 138 abgebildet.

Zu den Furchungsteilungen gehört die Mehrzahl aller Plasmotomievorgänge der Metazoen, wie: die eigentlichen Eifurchungen, die „typische“ Zellteilung, die verschiedenen Knospungsarten (Richtungskörperbildung usw.). Auch bei den Protozoen herrschen Furchungsteilungen vor und sie sind auch bei den Pflanzen weit mehr verbreitet, als man früher annahm; z. B. bei der Bildung der Pollen- und Sporentetraden mancher Angiospermen resp. Moose (Abb. 65).

Zur zweiten Gruppe von Plasmotomievorgängen, denen man den Namen „Diastemenbildung“ geben könnte, gehören alle Teilungen, bei denen im Innern des Cytoplasmas zunächst eine flächig entwickelte besonders strukturierte Zone (Diastema) auftritt, in oder an der weiterhin intraplasmatische Membranbildungen einsetzen, durch die der Protoplast zerteilt wird. Die Struktur dieser Trennungszonen ist nur in wenigen Fällen genau analysiert worden; doch dürfte es sich in allen Fällen im wesentlichen um eine Ansammlung und Abscheidung von membranbildenden Substanzen im Bereich des Diastemas handeln.

Außer der eigentlichen Diastemenbildung, die wir bei manchen tierischen Zellen (gewisse Blastomeren der Urodelen und Fische) aber auch bei Thalloyphyten und höheren Pflanzen antreffen (vgl. Abb. 61, 62), gehört hierher die

1) „Irgendein“ hat nicht etwa den Sinn von „beliebig“; es soll nur besagen, daß man keine allgemeine Regel über die Lokalisation der Furche aufstellen kann.

2) Die Streckung beruht in sehr vielen (aber keineswegs allen) Fällen auf der Dehnung des Stemmkörpers, wie ich kürzlich (1927) nachweisen konnte; bei lokomotionsfähigen (z. B. mit Geißeln versehenen) Zellen beruht sie oft darauf, daß die Tochterzellen auseinander streben.

3) Wie bei der Kernteilung, so unterscheiden wir auch hier binäre und multiple Plasmotomie; letztere ist im Gegensatz zur multiplen Kernteilung sehr oft ein durchaus normales Geschehen.

sogenannte endogene Zellabgrenzung (z. B. die Sporenbildung der Ascomyceten) und die für die Zellteilung der Cormophyten so charakteristische Zellplattenbildung. Bei dieser tritt bekanntlich die intraplasmatisch angelegte Membran in engsten Kontakt mit den Fasern des Stemmkörpers¹⁾ (der als Phragmoplast bezeichnet wird) auf²⁾ (Abb. 17, 19, 197 a—c). Furchung und Diastemenbildung können schließlich in manchen Fällen miteinander kombiniert sein (Abb. 62) und wir werden weiter unten sehen, daß eine Zurückführung dieser beiden Zellteilungstypen auf ein Grundprinzip nicht außer dem Bereich aller Möglichkeit liegt.

Die Lagebeziehung³⁾ der Teilungsebene zur Zellachse ist nur in wenigen Fällen unbestimmt; es handelt sich dann meist um mehr oder weniger sphärische Protoplasma-körper, welche bei der Teilung „ungefähr“ halbiert werden. Zu allermeist ist jedoch die Lage der Teilungsebene streng fixiert und wir sehen in fast allen Fällen, wo sie von der Norm abweicht, schwere Störungen und Mißbildungen im Gefolge dieser Abweichung auftreten. Als Beispiele dieser strengen Fixierung der Teilungsebene seien genannt: die Längs- und Querteilung vieler Protisten, die „Embryo“-bildung der Suctorien, die Eifurchung. Dem Walten der geheimnisvollen Gesetzlichkeit, die uns dieses Phänomen ahnen läßt, begegnen wir immer wieder, wenn wir die Einzelheiten des Zellteilungsvorganges weiter verfolgen.

Mit der eigentlichen Plasmotomie, also dem Abgrenzungsvorgang, der uns bisher allein beschäftigt hat, sind nun auch noch andere Veränderungen des Protoplasmas verknüpft.

In erster Linie orientierte Strömungen, deren Verlauf aus Abb. 63 ersichtlich ist und die wahrscheinlich bei keinem Plasmotomietyp fehlen; daß sie bis

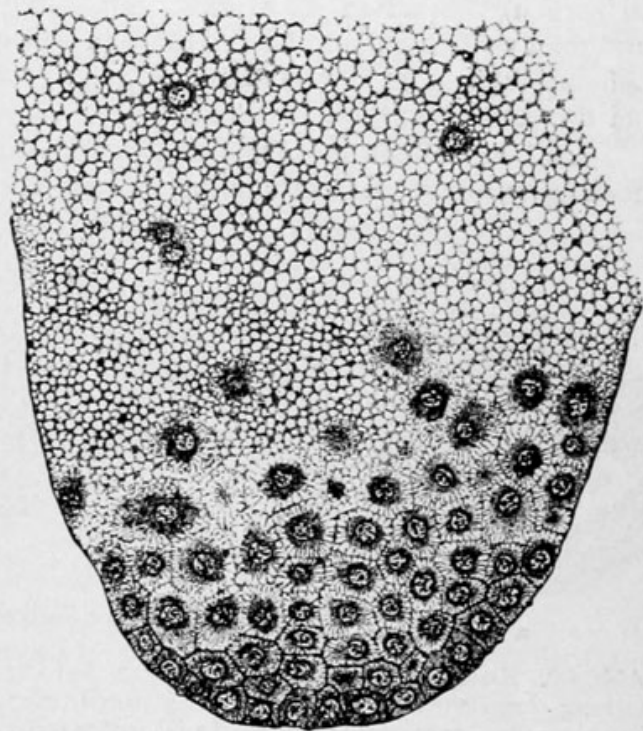


Abb. 61. Diastemenbildung. Längsschnitt durch das untere Ende eines in „Furchung“ befindlichen Eies von *Stangeria paradoxa* (Cycadaceae) (vgl. Abb. 110). Die Plasmotomie dringt von außen nach innen vor.

Vergrößerung 140fach. Nach CHAMBERLAIN 1916

1) Allem Anschein nach tritt diese Membranbildung erst ein, wenn der Stemmkörper seine Rolle als Anaphasemechanismus ausgespielt hat (die Tochterkerne sind zu Beginn der Zellplattenbildung oft weniger weit voneinander entfernt als vorher; rücken also offenbar etwas zusammen; vgl. Abb. 17). Und der Phragmoplast ist wahrscheinlich ein durch die spezifisch plasmotomischen Vorgänge hervorgerufenen Umwandlungsprodukt des Stemmkörpers; gleichsam eine Pseudomorphose desselben. Dafür spricht vor allem die Tatsache, daß Phragmoplasten auch zwischen Kernen, die nicht Schwesterkerne sind, auftreten können (z. B. im Embryosackwandbelag vieler Blütenpflanzen; vgl. auch Abb. 61).

2) Auch hier scheint es sich nicht um eine völlig isolierte Erscheinung zu handeln; denn auch bei tierischen Zellen tritt eine zellplattenähnliche Differenzierung nicht selten auf, die allerdings nie so stark entwickelt ist, wie die Zellplatte der Blütenpflanzen (vgl. Abb. 138 a—c, 170 e, g).

3) Die mit ihrer Orientierung zur Achse der Kernteilungsfigur durchaus nicht immer zusammenfällt.

jetzt nur in wenigen Fällen beobachtet und genau verfolgt werden konnten, liegt wohl an ihrer meist recht geringen Geschwindigkeit¹⁾.

Daß auf dem Vorhandensein dieser sog. Fontänenströmung eine wohlbegründete Theorie des Mechanismus der Furchung fußt²⁾, soll hier nur kurz erwähnt werden; da auf diese Frage hier nicht näher eingegangen werden soll. Diese Strömungen sind aber außerdem wahrscheinlich das Mittel, durch welches jene geheimnisvolle Umordnung innerhalb des Protoplasmas, die mit jeder Zellteilung verknüpft zu sein scheint, bewerkstelligt wird. Die beiden Tochterzellen erhalten ja nicht immer gleichviel von allem, was die Mutterzelle besessen hat (und auch da, wo das der Fall ist, scheinen die Strömungen für eine „gerechte“ Verteilung zu sorgen)³⁾, sondern sie werden mindestens ebenso oft verschieden bedacht und man weiß auch bereits, daß diese in bezug auf das Cytoplasma differentiellen Zelleinteilungen in der Ontogenese eine große (wenn nicht die Haupt-) Rolle bei der Determination spielen⁴⁾.

Und schließlich gestattet uns das Vorhandensein dieser Strömungen auch noch Furchung und Diastemenbildung zueinander in Beziehung zu setzen.

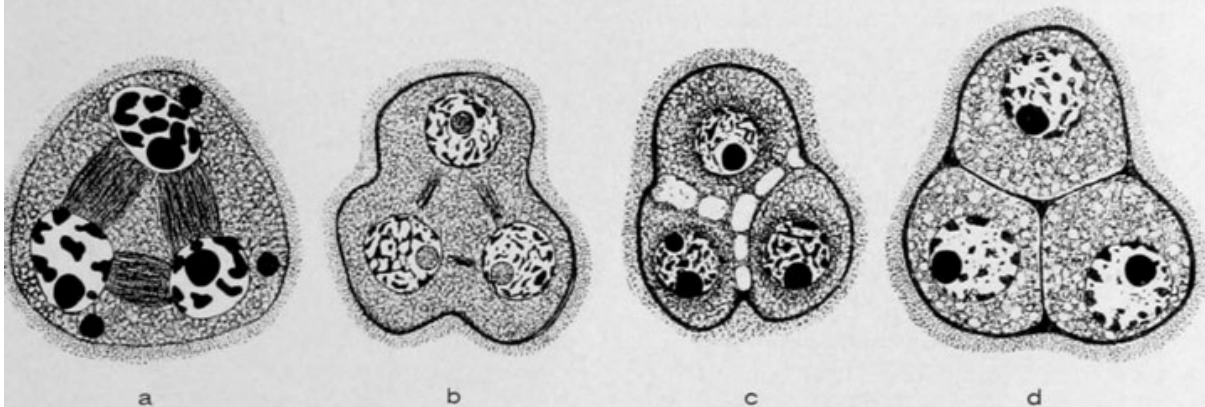


Abb. 62. Kombination von Diastemenbildung und Furchung. Simultane Vierfachteilung der Pollenmutterzellen von *Melilotus alba* (Leguminose). NB. Es sind nur drei Tochterzellen dargestellt; die vierte ist unter (oder über) der Mitte jeder Abbildung liegend zu denken.

a Telophase der zweiten Reifungsteilung. b Auftreten der Furchen. c Bildung des Vakuolendiastems. d Ende der Plasmotomie.

Vergrößerung 1500fach. Nach CASTEITER 1925

Denn auch bei der Furchung wird nicht selten die Ebene, in die später die Furchung einschneidet, durch eine Strukturveränderung markiert. Und in diesen Fällen könnte wohl ein Kausalnexus zwischen dem Auftreten des Diastemas und der Fontänenströmung bestehen.

Da nun, wie oben angedeutet wurde, wahrscheinlich auch zwischen Fontänenströmung und Furchung ein ursächlicher Zusammenhang besteht, so besteht

1) Man kann jedoch sehr oft ihr Vorhandensein daran erkennen, daß kurz vor dem Beginn der Furchenbildung verschiedene Einschlüsse des Cytoplasmas (z. B. Mitochondrien, vgl. Abb. 137) an die Stelle, an der später der Furche einschneidet, zusammengeschleppt werden.

2) Nach dieser von BÜTSCHLI begründeten und von SPEK (1918) so gut wie bewiesenen Theorie ist das primum movens eine Erniedrigung der Oberflächenspannung an zwei einander gegenüberliegenden „Polen“ der Zelle; diese Oberflächenspannungserniedrigung ist sowohl Ursache der Strömungen, wie auch der Längsstreckung der Zelle, wie auch der Furchenbildung; die Furche schneidet da ein, wo die Oberflächenspannung am größten ist (Abb. 63).

3) Vgl. Abb. 64, 137, 138 (Mitochondrien und Golgiapparat).

4) Vgl. BOVERI 1910.

eine gewisse Aussicht darauf, daß es einmal möglich sein wird, auf diesem Wege Furchung und Diastemenbildung quasi auf eine Formel zu bringen¹⁾.

Soviel von den Bewegungsvorgängen. Nicht so allgemein verbreitet, aber immerhin nicht selten, sind Formveränderungen des Protoplasten vor oder während der Plasmotomie. In den meisten Fällen bestehen sie in einer Art Abrundung (Oberflächenverkleinerung)²⁾, in anderen wieder in einer Streckung in der Richtung der Teilungsachse (vgl. S. 90). Diese Veränderungen scheinen, wie gesagt, in vielen Fällen zu fehlen, doch ist zu bemerken, daß sie bei Zellen, die im Gewebsverbande stehen, nicht leicht feststellbar sind³⁾. Steht die Streckung nach der obenerwähnten Theorie des Zellteilungsmechanismus mit den Strömungen und der Ausdehnung des Stemmkörpers in Beziehung, so steht die Abrundung höchstwahrscheinlich in Beziehung zu einer der Strukturveränderungen, die ebenfalls mit der Plasmotomie wesentlich verknüpft zu sein scheinen. Als die wichtigsten (NB. der bis jetzt bekannten) dieser Strukturveränderungen seien genannt: 1. lokale Verflüssigungen, speziell solche der

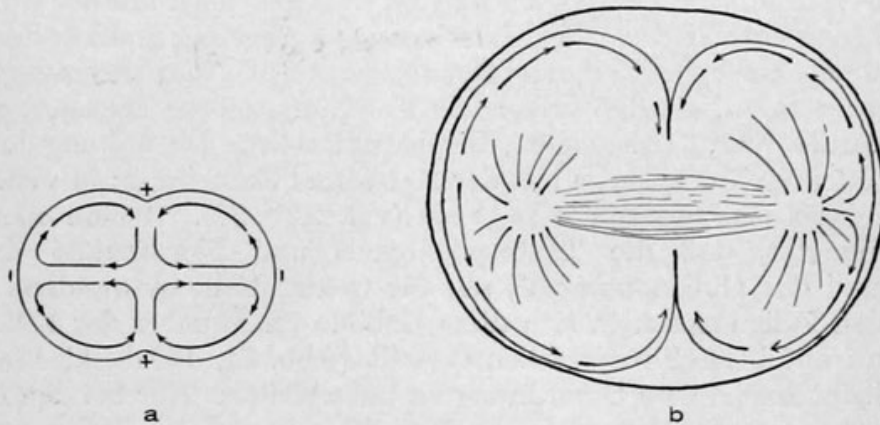


Abb. 63. Beziehungen zwischen Fontänenströmung und Furchung.

a Schema des (theoretisch abgeleiteten, wie auch faktisch beobachteten!) Verlaufs der Strömungen in einem Flüssigkeitstropfen, dessen Oberflächenspannung an zwei einander diametral gegenüberliegenden Stellen (mit „-“ bezeichnet) erniedrigt wurde und der sich infolgedessen streckt und einschnürt. „+“ = Stellen (relativ) erhöhter Oberflächenspannung. b Erste Furchungsteilung eines Eies von *Rhabditis dolichura* (Nematode); die beobachteten Strömungen sind eingezeichnet.

Nach SPEK 1918

Zelloberfläche⁴⁾ und der peripheren Protoplasmaschichten (diese waren gemeint, als oben von Beziehung zwischen Struktur- und Formveränderung die Rede war, denn die Oberflächenverflüssigung macht die Oberflächenspannung frei, die dann die Abkuglung bewirkt). 2. Wasseraufnahme (wohl infolge von Permeabilitätsveränderungen, die in manchen Fällen nachgewiesen sind). 3. Resorption ergastischer Strukturen (Stützfibrillen u. dgl.), der wir besonders bei Protozoen oft begegnen (vgl. Abb. 26, 60). Über die Verbreitung all dieser Vorgänge sind wir vorläufig sehr mangelhaft informiert; nur von einigen können wir mutmaßen, daß sie zueinander in Beziehung stehen; überzeugt dürfen wir

1) Diese Ansicht ist m. W. zuerst von TISCHLER (1922, p. 350) geäußert worden.

2) Beispiel: Abkuglung vieler Protisten und der meisten Epithelzellen.

3) Man vergleiche z. B. die Richtungskörperbildung zart behäuteter Eier mit der von Eiern, die feste Hüllen haben; bei jenen ragt der Richtungskörper als Knospe über die Eioberfläche hinaus (Abb. 108 c), während er bei letzteren in die Eioberfläche hineingepreßt ist (Abb. 80, 111 h, 134 a).

4) Vielleicht stehen hiermit auch die „Häutungsprozesse“ (Abwerfen von Wimpern oder die Abscheidung von Teilungscystenwänden), die bei manchen Protisten mit der Teilung verbunden sind, im Zusammenhang.

aber davon sein, daß viele von ihnen als belangvoll für den Zellteilungsvorgang anzusehen sind.

Bis jetzt hatte unser Augenmerk dem Verhalten des Protoplasten (resp. der Zelle) als Ganzem resp. einiger seiner ergastischen Differenzierungen gegolten; wir müssen nun in aller Kürze das Verhalten der Plasten (teilungsfähige Cytoplasmabestandteile) betrachten. Es ist nicht leicht hier zwischen aktiver und passiver Teilung zu unterscheiden (man erinnere sich an das Verhalten mancher Nukleolen während der Kernteilung). Denn es liegt auf der Hand, daß das was bei der Zellteilung mit einem Aggregat von Körnchen geschehen kann (nämlich eine gleichmäßige Verteilung auf Grund ihrer Kondensation im Zellenäquator [vgl. Abb. 1381—v]) unter Umständen auch mit einem leichtflüssigen größeren Gebilde, welches an derselben Stelle liegt, geschehen kann. Und tatsächlich konnte solche passive Durchschnürung (und Verteilung auf die Tochterzellen) von Gebilden, die nicht einmal aus Protoplasma bestehen (z. B. Glykogen oder Leukosinballen) beobachtet werden¹⁾.

Das aktive Teilungsvermögen der Plasten erschließen wir aus der vergleichenden Betrachtung verschiedener Modifikationen ihrer Teilung und aus der Analyse von Anomalien. Über den Teilungsvorgang selbst ist in den allermeisten Fällen wenig mehr zu sagen, als daß er uns als Furchungsteilung erscheint (Chromatophoren, Basalkörner, Centrosomen, Blepharoplasten). Die Teilung der Plasten verläuft meist ungefähr synchron mit der Kern- und Zellteilung; in vielen Fällen nehmen sei dabei eine bestimmte Lage ein (vgl. Abb. 32). Schon oben (S. 23) wurde angedeutet, daß die Teilungsfähigkeit und Kontinuität der Mitochondrien und des Golgiapparates²⁾ nur für wenige Fälle einwandfrei erwiesen ist. In vielen Fällen sammeln sich diese Gebilde im Äquator der Zelle an und werden dann auf beide Tochterzellen verteilt (Abb. 64, 137 d—k, 1381—s), in anderen scheint sogar diese Umordnung zu unterbleiben. Nur bei den Reifungsteilungen der Spermatozyten mancher Tiere ist eine richtige Teilung der Mitochondrien (manchmal nach vorhergehender Verschmelzung) beobachtet worden (Abb. 98). Ähnliches soll auch bei manchen Protozoen (z. B. *Carchesium* nach FAURÉ FRÉMIET) stattfinden³⁾; doch sind diese Angaben noch nicht nachgeprüft worden.

Das Verhalten der Mitochondrien bei der Teilung gestattet also keine Stellungnahme zur Frage ihrer Kontinuität; denn sie benehmen sich nicht viel anders als andere Zellbestandteile. Ob die vielfach beschriebenen Teilungs- und Fragmentationsstadien der Mitochondrien, die auch in den Zellen, die sich nicht gerade teilen oder geteilt haben, vorkommen, wirklich als solche anzusehen sind, ist vorläufig noch fraglich, wenn auch nicht unwahrscheinlich.

Aber es steht auch die Kontinuität mancher Plasten, deren Teilung einwandfrei nachweisbar ist, noch zur Diskussion. Allerdings nur ihre unbedingte Kontinuität, also die Tatsache, daß sie nicht bloß durch viele Zellgenerationen aus ihresgleichen entstehen, sondern überhaupt nur auf diese Weise entstehen. Nachgewiesen ist solche unbedingte Kontinuität nur für die Plastiden, sowie für manche Centrosomen. Den Basalkörnern kommt wahrscheinlich in allen Fällen nur eine beschränkte Kontinuität zu; daß sie in manchen Fällen überhaupt bei jeder Teilung zuerst resorbiert oder abgeworfen und dann wieder de novo gebildet werden, ist schon oben erwähnt worden (vgl. Abb. 26); sie werden aber auch bei Formen,

1) Z. B. bei *Prowazekella lacertae* (Glykogen) und Chrysoomonaden (Leukosin), vgl. BĚLAŘ 1921 und DOFLEIN 1922.

2) Die sogenannte Längsspaltung der Dictyosomen wird nach BOWEN nur vorgetäuscht durch das Vorhandensein einer nicht färbbaren axial gelegenen Innenschicht.

3) Vgl. BĚLAŘ 1926, S. 125.

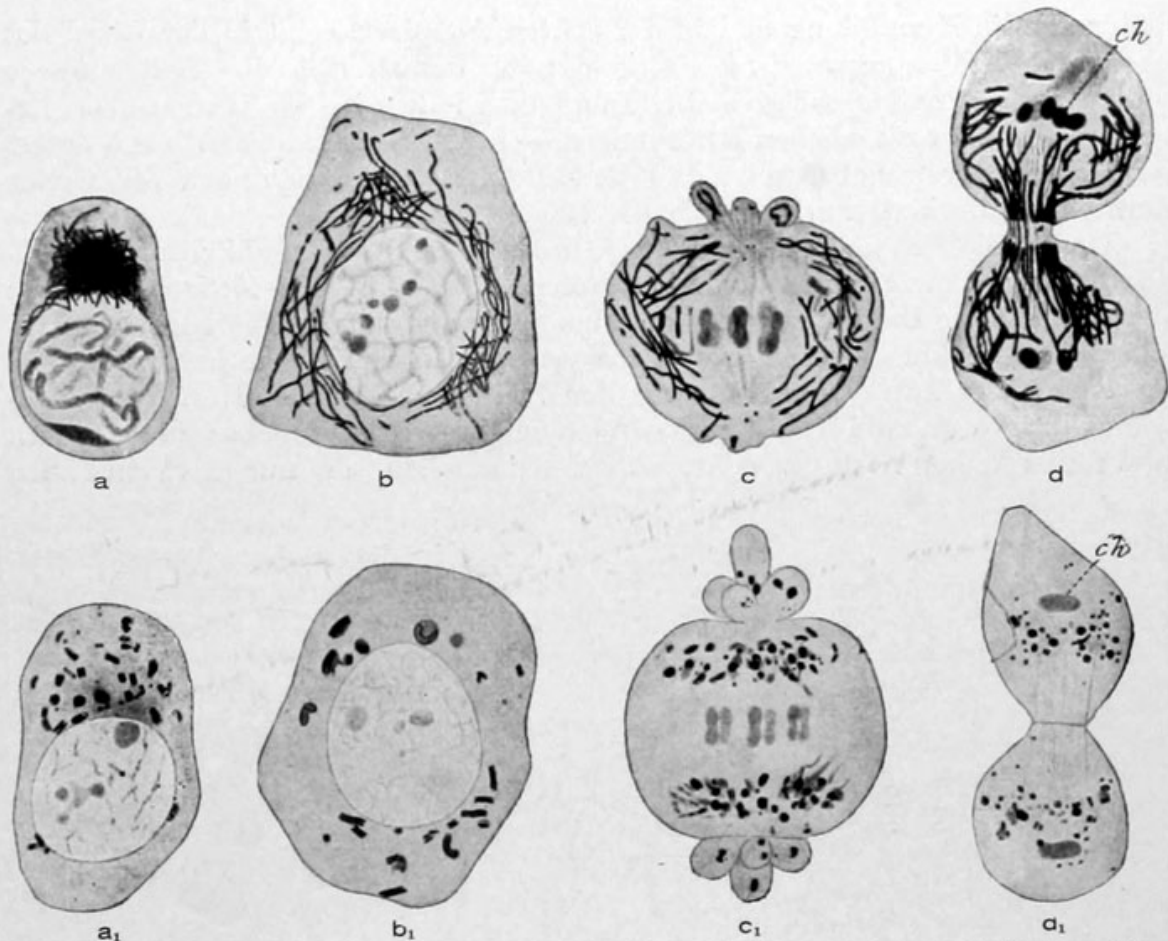


Abb. 64. Verhalten der Mitochondrien (*a—d*) und des Golgiapparats (*a₁—d₁*) bei der Plasmotomie. Spermatocyten von *Euschistus euschistoides* (*a, b, c, d*), *Euschistus variolarius* (*a₁, b₁*) und *Brochynema quadripustulata* (*c₁, d₁*) (Wanzen).

a, a₁ Pachytänstadium. *b, b₁* Späte Wachstumsperiode. *c, c₁* Metaphase, *d, d₁* Späte Anaphase der ersten Reifungsteilung. *ch* = Chromosomen (Tochterplatten).

Vergrößerung ca. 1840fach. Nach BOWEN 1920 aus DEPDOLLA 1927

bei denen sie sich für gewöhnlich durch Zweiteilung vermehren, bei gewissen Formwechselfvorgängen (z. B. Encystierung) resorbiert und später wieder neugebildet. Manche (vorläufig allerdings recht vereinzelt dastehende) Beobachtungen gestatten die Vermutung, daß in diesen Fällen die Entstehung der Basalkörner auf eine noch nicht näher analysierte Weise vom Centrosom „ausgeht“ (vgl. Abb. 26 und 113 f, g).

Und schließlich muß auch noch erwähnt werden, daß die unbedingte Kontinuität aller Centrosomen, die eine Zeitlang völlig sichergestellt schien, durch die zahlreichen Angaben über Entstehung von teilungsfähigen Centrosomen in kernlosen Eifragmenten immer noch in Frage gestellt wird¹⁾.

Beziehungen zwischen Plasmotomie und Kernteilung

Im einfachsten Fall ist die Plasmotomie mit der Kernteilung sowohl zeitlich wie auch räumlich verknüpft: das Vorspiel der Plasmotomie beginnt nicht viel

1) Und nicht mehr; statt aller Argumente sei ein Satz WILSONS zitiert, dem um so mehr Gewicht zukommt, als er von dem Forscher stammt, der (auf Grund seiner bekannten Beobachtungen) die Frage der „freien“ Centrosomenbildung zuerst aufgeworfen hat: „In the writer's judgment, therefore, the origin of true central bodies or division centers de novo has been rendered at least probable; but the questions here involved are too fundamental to be accepted unreservedly without additional proof.“ (The Cell S. 690, Fußnote 1.) Auch die neuen Versuchsergebnisse THARALDSENS beweisen nicht mehr, als die alten Befunde WILSONS;

später als die Kernteilung und in der späten Anaphase setzt in der Regel der eigentliche Zellteilungsvorgang ein, und zwar derart, daß die Teilungsebene normal zur Kernteilungsachse steht. In anderen Fällen jedoch können — bei Erhaltenbleiben der räumlichen Beziehungen — die Abläufe beider Prozesse derart gegeneinander verschoben sein, daß die Zellteilung erst lange nach vollendeter Kernteilung beginnt¹⁾. (Vgl. Abb. 61, 109).

Und schließlich kennen wir einige Fälle, in denen Kern- und Zellteilung vollständig unabhängig voneinander verlaufen. So z. B. bei *Actinosphaerium*; hier erhellt diese Unabhängigkeit ganz unzweideutig aus der Tatsache, daß verschiedene Individuen dieser Protozoons verschieden viel Kerne haben²⁾.

Aus dieser Tatsache können wir den Schluß ziehen, daß Kern- und Zellteilung nicht etwa zwei Manifestationen ein und desselben Vorgangs sind, sondern zwei ihrem Wesen nach gesonderte Prozesse darstellen, die nur in vielen Fällen

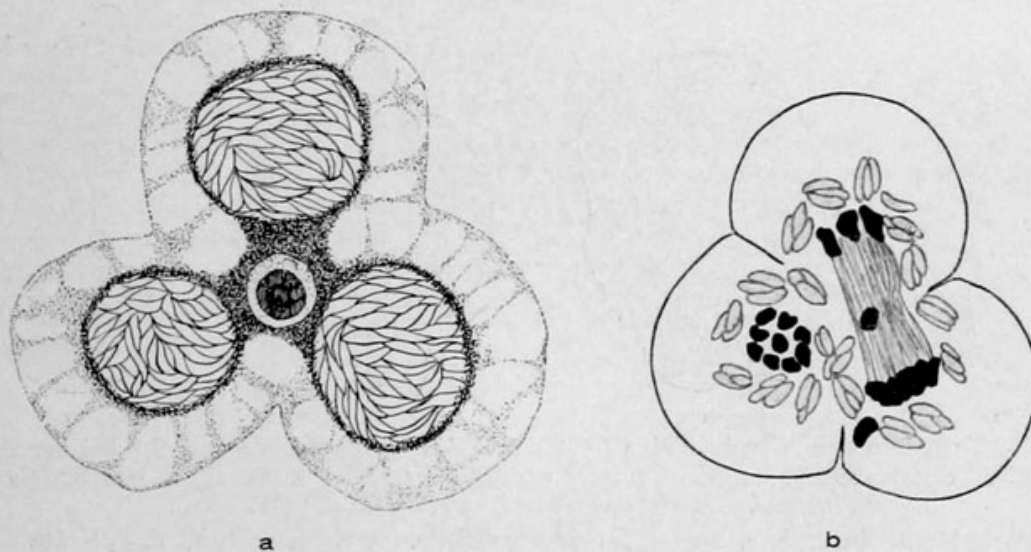


Abb. 65. Unabhängigkeit der Plasmotomie von der Kernteilung. Sporenmutterzellen von *Blasia pusilla* (a) und *Pallavicinia Lyelli* (b) (Lebermoose).

a Vor Beginn der ersten Reifungsteilung; die spindelförmigen Chloroplasten liegen in den präformierten Aussackungen, die später zu den Sporen werden. (Nur drei Aussackungen gezeichnet, die vierte ist über [oder unter] der Mitte der Abbildung liegend zu denken.) Der Kern liegt in der Mitte. b Anaphase der zweiten Reifungsteilung; die beiden Spindeln (eine in Seiten-, die andere in Polansicht) haben sich so eingestellt, daß jede Tochterplatte in eine der vier Aussackungen zu liegen kommt.

a Nach LORBEER 1927, b nach A. C. MOORE 1903 aus TISCHLER 1922

eng miteinander verknüpft sind. Über die kausale Verknüpfung zwischen Kern- und Zellteilung sei hier nur soviel gesagt, daß die Lage der Teilungsebene zwar in vielen Fällen von der Lage der Kernteilungsachse bestimmt wird, daß aber im übrigen die oft angenommene generelle Abhängigkeit der Zellteilung von der Kernteilung wahrscheinlich nicht existiert. Jeder der beiden Vorgänge dürfte vielmehr für sich in Gang gesetzt oder ausgelöst werden, wobei natürlich Abhängigkeitsverhältnisse untergeordneter Art sekundär vorhanden sein können

denn auch THARALDSEN hat nicht nachweisen können, daß die von ihm erzeugten und zweifellos de novo entstandenen Centrosomen als Spindelbildner fungieren können; und das ist der springende Punkt.

1) Sie kann aber bekanntlich auch völlig ausbleiben; dies ist z. B. der Fall bei der Entstehung der plasmodialen Protoplasten.

2) Dies könnte nicht der Fall sein, wenn die Plasmotomie stets nur im Anschluß an eine Kernteilung, wenn auch noch so spät, stattfinden würde.

oder nicht. Diese wesentliche Unabhängigkeit beider Prozesse (bei ganz enger sekundärer) Verknüpfung wird vielleicht am schlagendsten durch die Sporentetradenbildung mancher Algen und Moose demonstriert. Hier beginnt die simultane Vierteilung des Protoplasten schon zu einer Zeit, wo die erste der beiden Kernteilungen, die die für die 4 Sporen bestimmten Kerne liefern, erst in ihren Anfängen steht (Abb. 65).

Mit voller Absicht wurde der Schilderung der Zellteilung, die nicht nur in Darstellungen der cytologischen Grundlagen der Vererbung, sondern auch in solchen, die die allgemeine Cytologie zum Gegenstand haben, meist etwas stiefmütterlich behandelt wird, hier ein so großer Raum gewährt. Der Hinweis auf die Tatsache, daß das Verhalten des Kernes von der Beschaffenheit des Plasmas abhängen kann¹⁾, und daß diese letztere wieder davon, wie bestimmte Plasmaanteile bei der Plasmotomie verteilt werden, abhängt, zeigt — unabhängig von jeder Vorstellung, die wir uns von der letzten kausalen Verknüpfung zwischen all diesen Vorgängen machen mögen — daß die Plasmotomie bei der Entfaltung der Anlagen irgendwie im Spiele sein muß. So manche unfruchtbare Erörterung wäre wohl unterblieben, wenn das Vorhandensein einer determinativ-inäqualen Plasmotomie in Betracht gezogen worden wäre.

1) Chromatindiminution von *Ascaris*!

IV. Zelldifferenzierung

Inter- und intracelluläre Differenzierung — Inaequale Zellteilung — Chromatindiminution bei *Ascaris* und *Miastor* — Chromatinelimination der Schmetterlinge — Chromatindiminution der Dytisciden — Entstehung der ergastischen Gebilde — Beziehung des Kerns zur intracellulären Differenzierung — Austritt geformter Substanzen aus dem Kern

Im Vergleich zu anderen Erscheinungen des Zellenlebens ist die Zelldifferenzierung nicht nur der kausalen sondern auch der deskriptiven Analyse relativ wenig zugänglich gewesen. Allerdings gilt das in erster Linie für die intracelluläre¹⁾ Differenzierung, die von der intercellulären Differenzierung streng zu trennen ist.

Letztere, die Herausbildung von Unterschieden zwischen gleichartigen (meist hinsichtlich ihrer intrazellulären Differenzierung indifferenten) Zellen, treffen wir überall da an, wo eine Embryonalentwicklung vor sich geht oder wo Gewebsbestandteile aus Meristemreserven ergänzt werden. Schon oben ist angedeutet worden, daß dieser Vorgang in sehr vielen Fällen (nämlich dort, wo er als rein oder vorwiegend innerlich bedingt angesprochen werden darf) höchstwahrscheinlich auf qualitativ inäquater Plasmotomie beruht. Wie eine solche ungleiche Plasmateilung zustande kommt, wissen wir nicht; daß sie wahrscheinlich nirgends als Folge einer sogenannten erbungleichen Kernteilung anzusehen ist, wie man früher — nicht ohne Grund — annehmen zu dürfen geglaubt hat, darf aus den Ergebnissen vieler entwicklungsmechanischer Experimente geschlossen werden.

Mit der intercellulären Differenzierung stehen ohne Zweifel Vorgänge, die man als Chromatindiminution bezeichnet, im wesentlichen Zusammenhang; wenngleich dieser heute noch nicht näher präzisiert werden kann. Einer der experimentellen Beweise dafür, daß qualitative inäquale Plasmotomie das Verhalten des Kerns beeinflussen kann, ist bekanntlich durch Versuche an einem Objekt erbracht worden²⁾, welches zunächst die Existenz einer erbungleichen Kernteilung ad oculos zu demonstrieren schien: den ersten Embryonalstadien von *Ascaris megalocephala*. Schon oben wurde erwähnt, daß die langen Chromosomen der ersten Furchungsmiiose, deren Größe und geringe Zahl dem Einblick in das Wesen des Befruchtungsvorgangs so förderlich war, als Sammelchromosomen angesehen werden können. Und das deshalb, weil sie in allen Embryonalzellen, die nicht zur Keimbahn gehören, in eine große Zahl³⁾ kleiner Chromosomen zerfallen⁴⁾. Man bezeichnet diesen Vorgang deshalb als Chromatindiminution, weil dabei außerdem die beiden Enden jedes Sammelchromosoms bei der Anaphase im Spindeläquator zurückgelassen werden und im Cytoplasma der Resorption anheimfallen (Abb. 66). Die Chromatindiminution beginnt in der Regel⁵⁾

1) Leider werden heutzutage dreierlei Dinge mit ein und demselben Wort „Differenzierung“ bezeichnet; nämlich: Verschiedenheit zwischen Zellen oder Zellbestandteilen, Entstehung dieser Verschiedenheit und ergastische „Gebilde“.

2) BOVERI 1910.

3) 22 bis 30 (nach GEINITZ 1915).

4) BOVERI 1899.

5) Sie kann sich nicht selten bis in die Prophase der dritten Furchungsteilung verspäten; man kann dann sehr gut sehen, daß schon das Spirem fragmentiert ist (Abb. 67).

während der zweiten Furchungsteilung und wiederholt sich jedesmal, sooft eine zur Keimbahn gehörige Zelle eine Somazelle abspaltet. Daß die Diminution von *Ascaris megalcephala* eigentlich aus zwei Vorgängen, der Fragmentation der Chromosomen und dem Abstoßen der Chromosomenenden (nur dieser letztere Vorgang ist als die eigentliche Diminution zu bezeichnen) besteht, zeigt die Art und Weise, wie sich die Chromatindiminution bei *Ascaris lumbricoides*¹⁾ abspielt²⁾.

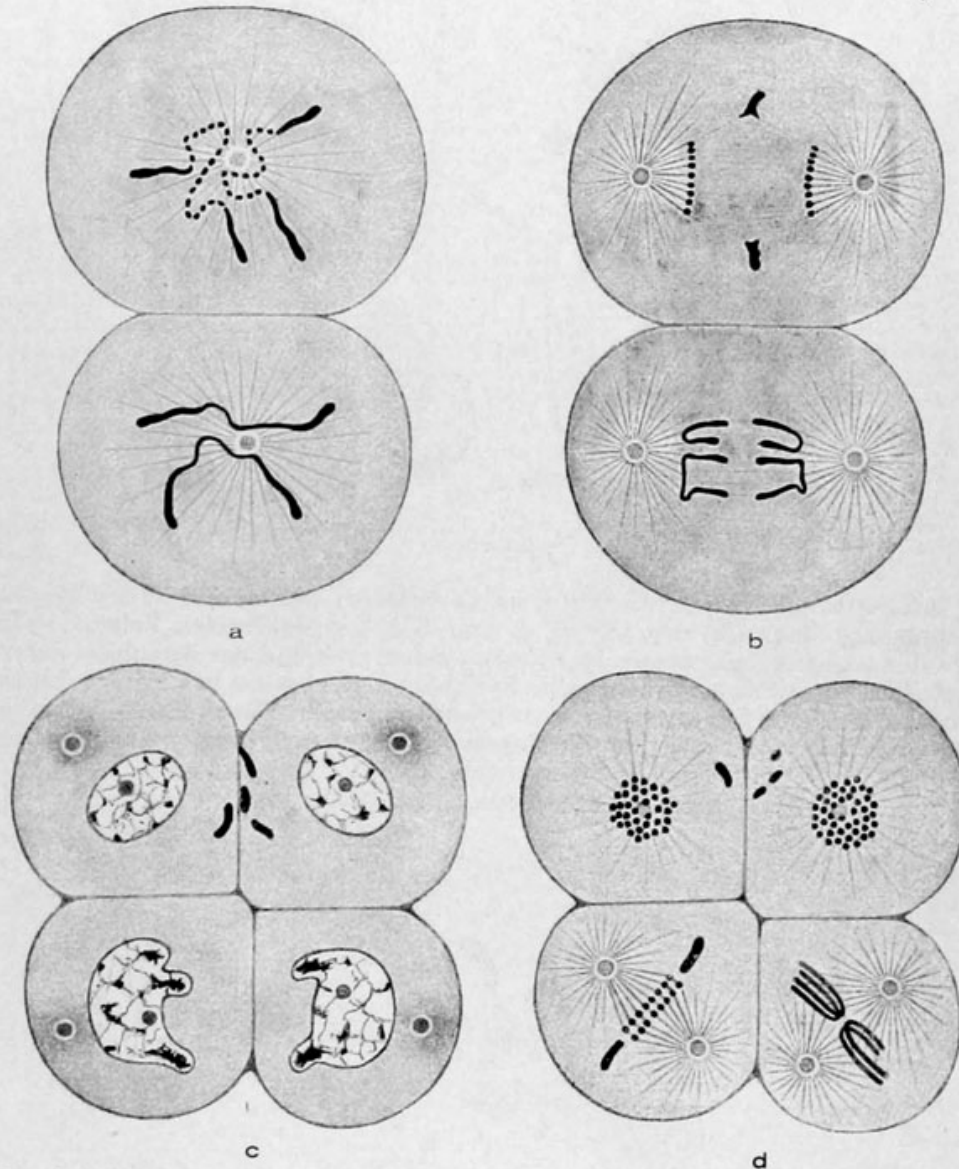


Abb. 66. *Ascaris megalcephala* var. *univalens*. Chromatindiminution während der zweiten (*a-c*) und dritten Furchungsteilung (*d*). Halbschematisch; in natura stehen die Spindelachsen in der zweiten Furchungsteilung zueinander normal (wie die Balken eines T).

a Metaphase in Polansicht; Diminution in der oberen Blastomere. *b* Späte Anaphase in Seitenansicht; die abgestoßenen Chromosomenenden (nur zwei gezeichnet) im Spindeläquator. *c* Telophase; an der Berührungsfläche der beiden oberen Blastomeren die abgestoßenen Chromosomenenden (den Kernen fehlen infolgedessen die charakteristischen Zipfel, die an den beiden unteren Kernen zu sehen sind). *d* Metaphase (oben in Pol-, unten in Seitenansicht). Diminution in der links unten gelegenen Blastomere.

Nach BOVERI 1904a

1) Und einige andere Ascariden: *Belascaris mystax*, *Belascaris triquetra* (hier zerfällt jedes Chromosom, dessen Zusammensetzung aus zwei Chromosomen bereits in der Reifungsteilung an einer Querkerbe zu erkennen ist, außerdem in zwei Einzelchromosomen) und *Toxascaris canis* (WALTON 1924).

2) BONNEVIE 1901, MEYER 1895.

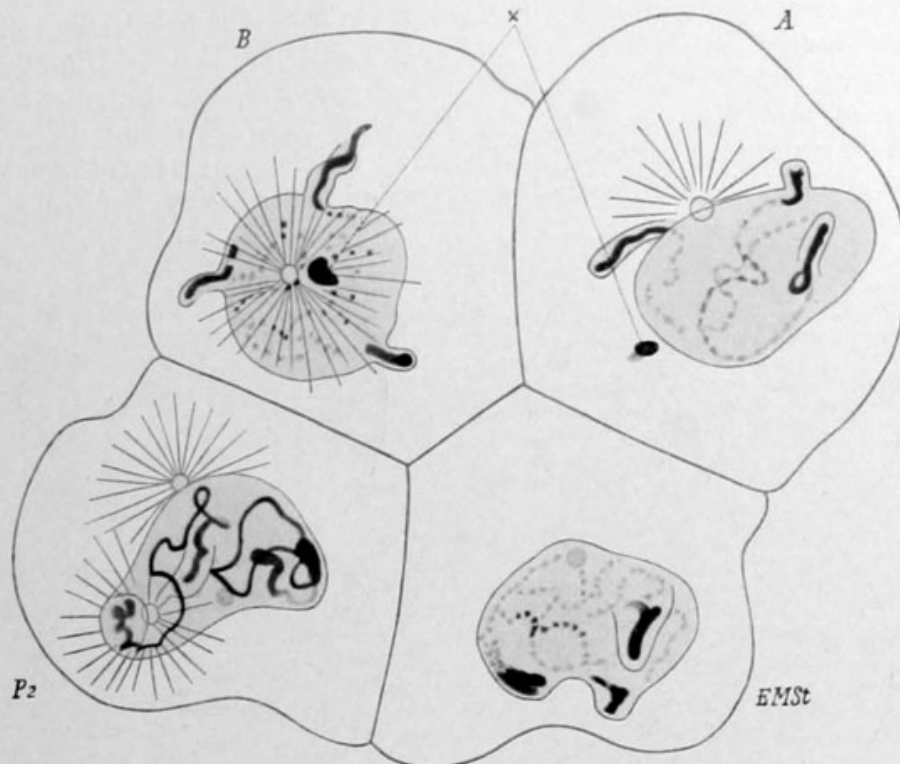


Abb. 67. *Ascaris megalcephala* var. *univalens*. Verspätete Diminution in der Prophase der dritten Furchungsteilung (in den mit B, A und EMSt bezeichneten Zellen). Das eine Ende eines der beiden Chromosomen ist offenbar schon während der Anaphase der zweiten Furchungsteilung abgestoßen worden, seine Spalthälften sind mit x bezeichnet. Links unten die Keimbahnzelle (deren Chromosomen ganz geblieben sind). Die großen Buchstaben sind die konventionellen Bezeichnungen für die einzelnen Blastomeren, die deren künftiges Schicksal angeben.

Vergrößerung ca. 2000 fach. Nach BOVERI 1909



Abb. 68. Schema der Chromatindiminution bei *Ascaris lumbricoides*.

a „Urchromosomen“ der ersten Furchungsteilung (es sind ihrer in Wirklichkeit 48!). b Beginn der Diminution; Differenzierung jedes Chromosoms in den übrigbleibenden Mittelteil (schwarz) und die „abzustößenden“ Enden (punktiert). c Die Mittelteile treten in die Spindel ein, die Enden bleiben ausgeschlossen.

Nach BOVERI 1904a

Hier werden wohl auch die beiden Enden jedes Chromosoms¹⁾ abgestoßen, die Fragmentation bleibt aber aus (Abb. 68).

1) Die Chromosomenzahl ist hier (bezeichnenderweise!) viel größer (= 48), als bei *Ascaris megalcephala*.

Eine ganz ähnliche Diminution spielt sich auch während der dritten und vierten Furchungsteilung der parthenogenetischen Eier von *Miastor* ab¹⁾; nur mit dem Unterschied, daß die somatischen Kerne nicht — wie bei den Ascariden — nur eine einmalige Diminution erfahren, sondern diesen Prozeß zweimal durch-

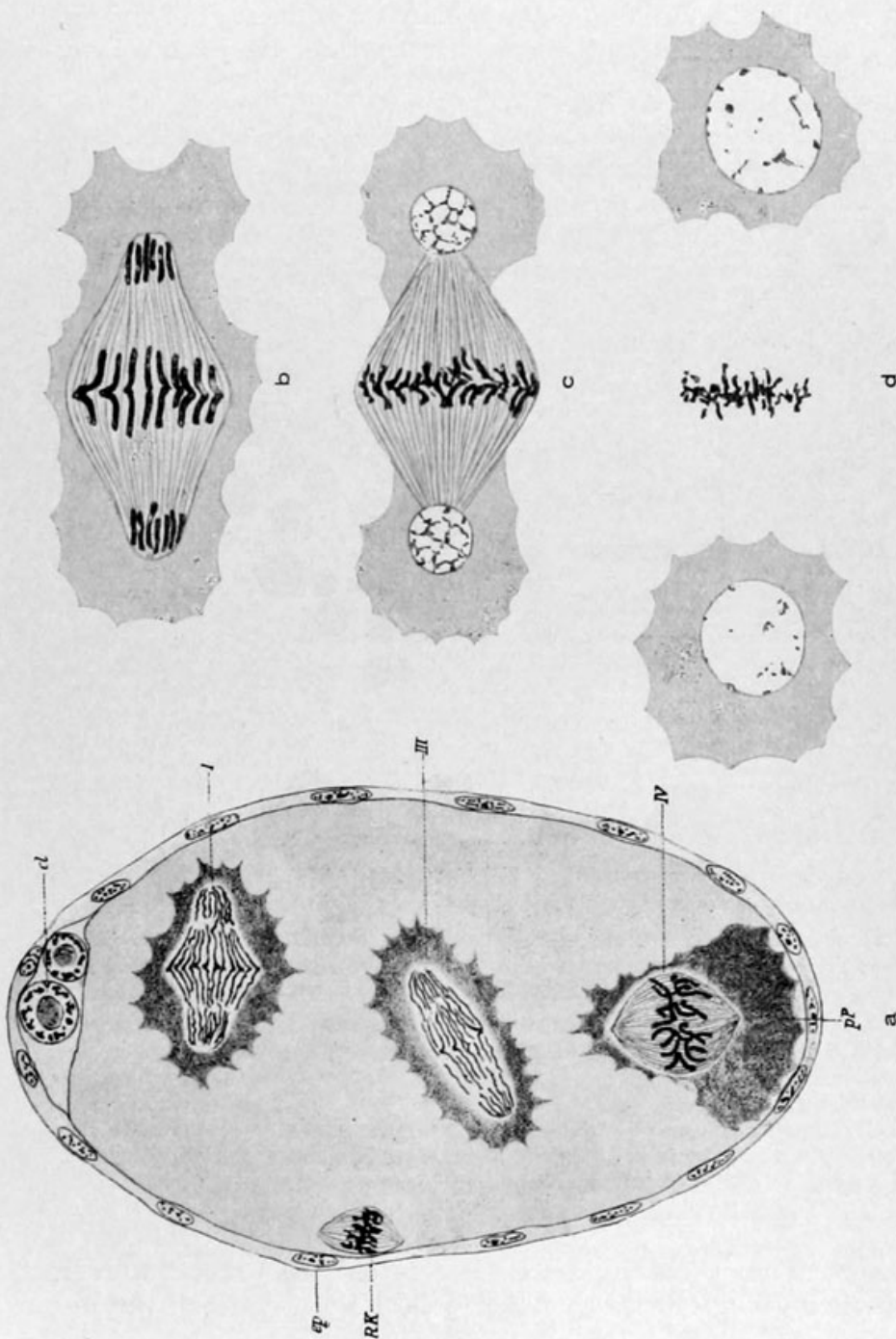


Abb. 69. Chromatindiminution bei *Miastor metraloas* (Gallmücke [Diptere]).
 a Längsschnitt durch das ganze Ei; dritte Furchungsteilung; die Spindeln der vier Descendenten des Eikerns (die Entwicklung ist parthenogenetisch!) sind mit römischen Ziffern bezeichnet; Spindel II liegt nicht im Schnitt (sieht ebenso aus wie I und III). I, III Teilungsfiguren der „somatischen Kerne“; die Chromosomenenden sind soeben abgestoßen worden. IV Teilungsfigur des Keimbahnkerns (nach dieser Teilung schnürt sich das Polplasma [p. P.] mit dem unteren Tochterkern als Urgeschlechtszelle ab). RK = Teilungsfigur des ersten (und einzigen) Richtungskerns. cl = sog. corpus luteum (Reste der Eimärzellen). ep = Follikelepithel. b, c, d Weiterer Verlauf der Diminution (vierter Teilungsschritt).
 Nach KAHLE 1908

machen. Bald nach dem Ende der zweiten Furchungsteilung wandert der für die Urgeschlechtszelle bestimmte Kern in das Hinterende des Eies (und teilt sich ganz normal weiter); bei der Teilung der drei anderen Kerne schnürt jede Chromosomenhälfte während der Anaphase ein dem Spindelpol zugekehrtes Stück

1) KAHLE 1908.

ab, welches in den Tochterkern einbezogen wird. Die distalen Teile jedes Spalthälftenpaars bleiben — miteinander an einem Ende verbunden — im Spindeläquator liegen und werden schließlich resorbiert. Dieser Vorgang wiederholt sich bei nächstfolgendem Teilungsschritt¹⁾ der sechs aus der dritten Teilung hervorgegangenen somatischen Kerne (Abb. 69).

An diese letzte Modifikation der Chromatindiminution erinnert ein Vorgang, den man als Chromatinelimination²⁾ bezeichnet, und der bis jetzt bei der

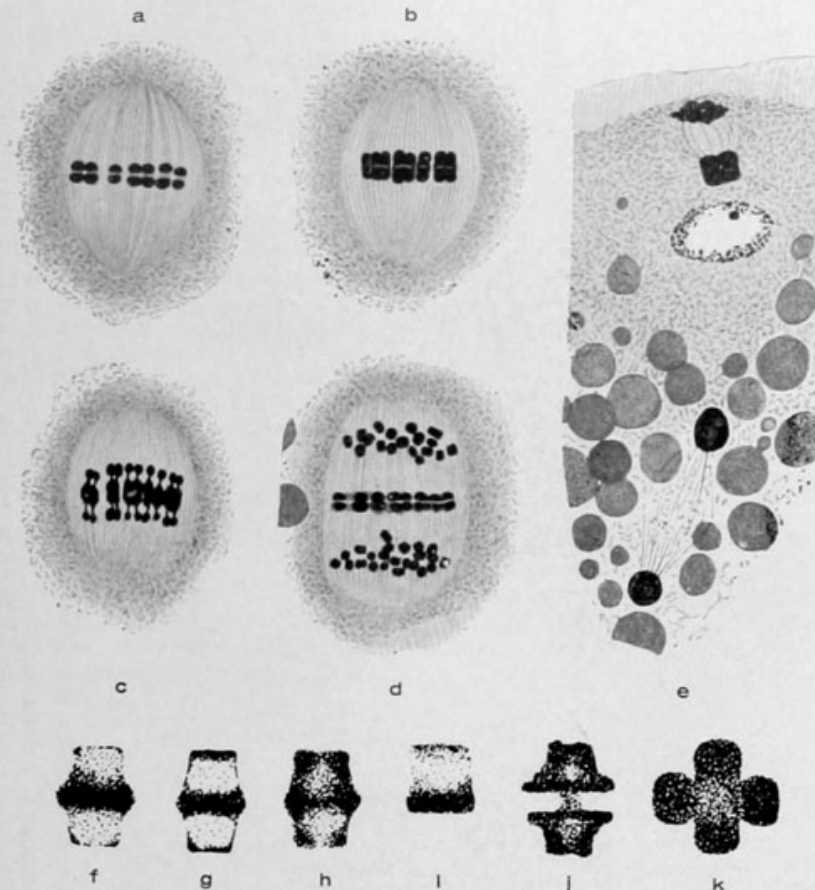


Abb. 70. Chromatinelimination in den Reifungsteilungen von Schmetterlingseiern. *a—e* *Lymantria dispar*. *f—i* *Fumea casta*. *j* *Solenobia pineti* (bisexuelle Rasse). *k* *Solenobia triquetrella* (parthenogenetische Rasse).

a—e Übersicht über den Verlauf (*a—d* erste Reifungsteilung, *e* Telophase der zweiten Reifungsteilung). Auf *e* liegt ganz oben die Spindel des ersten Richtungskernes, darunter der Eliminationskern, ganz unten die Spindel des Oocytenkerns zweiter Ordnung (der untere Tochterkern dieser Mitose wird zum Eikern). *f—k* Verschiedene Modifikationen der Elimination (einzelne Tetraden; *i* stellt das [unpaare!] X-Chromosom dar, von dem das Eliminationschromatin daher einseitig abfließt). Eliminationschromatin auf *f—j* stärker gefärbt, als die Substanz der Tochterchromosomen.

a—e Nach SEILER 1914 aus BUCHNER 1915, *f—k* nach SEILER 1923

Eireifung vieler Schmetterlinge³⁾ und eines Coelenteraten⁴⁾ beobachtet worden ist. Die Chromatindiminution unterscheidet sich jedoch auch dadurch von der

1) Die von KAHLE beschriebene Reduktion der Chromosomenzahl, die während des zweiten Diminutionsaktes erfolgen soll, dürfte höchstwahrscheinlich auf einer Sammelchromosomenbildung beruhen.

2) Nicht zu verwechseln mit Chromosomenelimination (vgl. S. 49).

3) *Phragmotobia fuliginosa*, *Fumea casta*, *Solenobia pineti*, *Solenobia triquetrella*, *Lymantria dispar* und *monacha*, *Abraxas grossulariata*, *Talaeporia tubulosa*, *Orgyia antiqua* und *gonostigma* (vgl. SEILER 1923).

4) *Haliclystus octoradiatus* (WEILL 1924).

Chromatindiminution, daß sie nicht so direkt mit einem ontogenetischen Differenzierungsvorgang in Zusammenhang zu stehen scheint. Jedes der beiden, zu einem Geminus vereinigten Chromosomen sondert zu Beginn der Anaphase ein Klümpchen färbbarer¹⁾ Substanz ab, welches im Spindeläquator zurückgelassen wird (Abb. 70). Es sieht ganz so aus, als würde von jedem Chromosom, während es sich von seinem Partner entfernt, ein Teil einer chromatischen Hülle abströmen (vgl. besonders Abb. 70f—i). Auf diese Weise entsteht eine zwischen den beiden Tochterplatten gelegene, scheinbare dritte Chromosomenplatte, in der die gegenseitige Lage der Tochterchromosomen ziemlich getreu kopiert erscheint, nicht aber ihre relative Größe. Die Menge des Eliminationschromatins ist nämlich ziemlich variabel²⁾ (in der Regel büßt jedes Chromosom etwa die Hälfte seines Volumens bei der Elimination ein), doch geben die beiden zum Geminus vereinigten Chromosomen stets gleichviel Eliminationschromatin ab. Auch der Zeitpunkt der Elimination kann wechseln; in der Regel beginnt sie während der

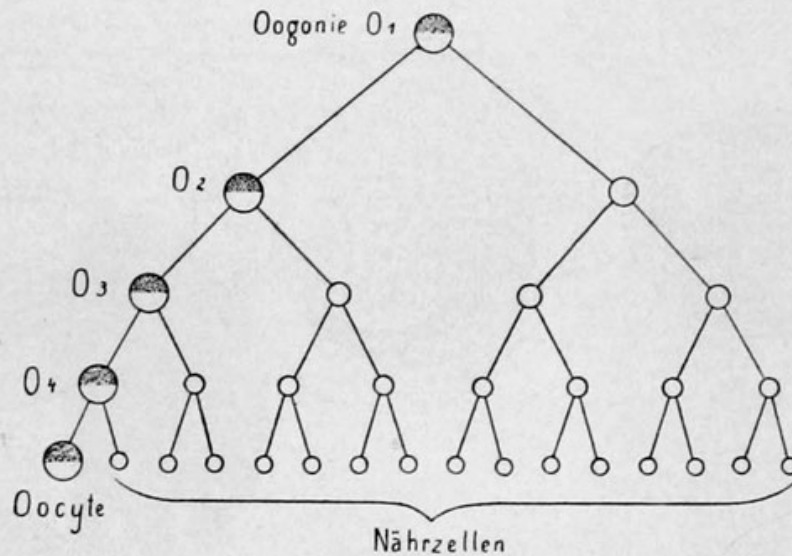


Abb. 71. Schema der Differenzierung der Uroogonie eines Dytisciden (Käfer) in Nährzellen und Oocyte. Die Ziffern bezeichnen die Teilungsschritte.

Nach GIARDINA 1901 aus BOVERI 1904

Anaphase, manchmal aber auch viel später. Gelegentlich erfolgt auch in der zweiten Reifeteilung neuerdings eine Elimination.

In allen Fällen wird das Eliminationschromatin früher oder später vom Cytoplasma resorbiert; manchmal bildet es vorher kleine karyomeritenähnliche Kernchen (Abb. 70e).

Über die Bedeutung dieses Vorgangs wissen wir ebensowenig, wie über die der Diminution; SEILERS Annahme, daß die Elimination eine Regulierung der Kernplasmarelation des Eies bewirkt, braucht nach dem, was oben über die Kernplasmarelation im allgemeinen gesagt worden ist, nicht weiter erörtert zu werden. Hingegen wird man SEILER wohl zustimmen müssen, wenn er in der Chromatinelimination ein gewichtiges Indizium einer Zusammensetzung des Chromosoms aus einer Achse und einem flüssigen Mantel erblickt.

In diesem Zusammenhang muß schließlich noch eines Vorgangs gedacht werden, der ähnlich wie Diminution und Chromatinelimination auf eine kleine Organismengruppe (nämlich die Käferfamilie der Dytisciden) beschränkt erscheint

1) Und zwar mit Kernfarbstoffen (DONCASTER 1922).

2) Gelegentlich kann die Elimination vollständig unterbleiben (SEILER 1923, S. 31).

und (irreführender Weise) auch als Chromatindiminution bezeichnet wird. Er ist aber wieder mit einem Differenzierungsvorgang verknüpft, nämlich mit der

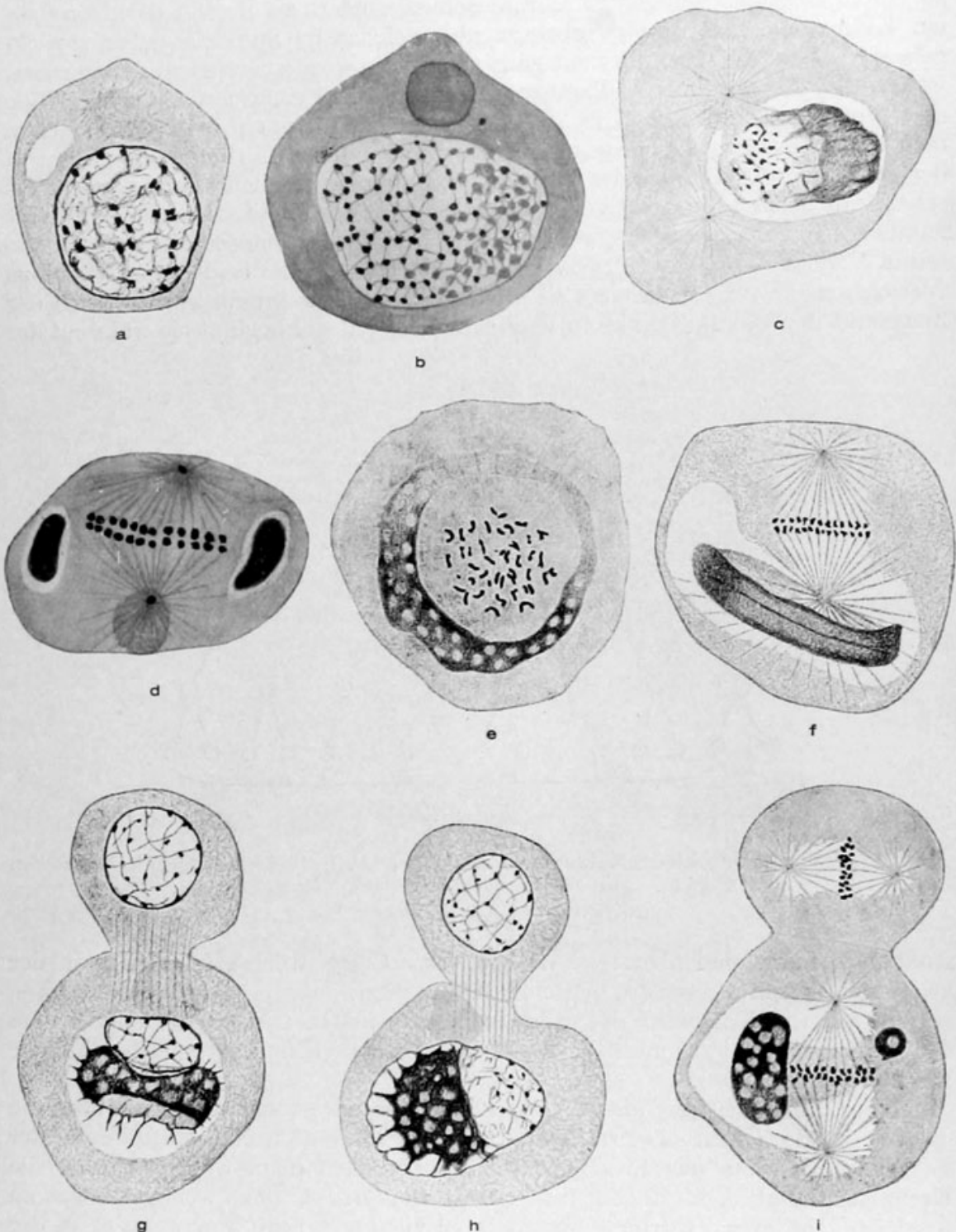


Abb. 72. Chromatindiminution bei *Dytiscus marginalis* (a, c, e, f, g, h, i) und *Colymbetes fuscus* (ein anderer Dytiscide) (b, d).

a Urogonie in früher Prophase. b Sonderung der Chromosomen vom „Ringchromatin“. c Späte Prophase; Ringchromatin rechts. d Metaphase in Seitenansicht, Ringchromatin in optischem Schnitt. e Metaphase in Polansicht. f Frühe Anaphase. g Telophase; Tochterkern noch vom Ring gesondert. h Verschmelzung von Ringchromatin und Tochterkern. i (unten) Metaphase der zweiten „Differentialmitose“.

a, c, e—i ca. 1200fach vergrößert.

a, c, e, f, g, h, i nach GIARDINA (1901) aus BOVERI 1904; b, d nach GÜNTHERT 1910 aus BUCHNER 1915

Scheidung der 16 Abkömmlinge einer Oogonie in 15 Einährzellen und eine Oocyte (vgl. Abb. 71). Diese Differenzierung beginnt damit, daß in dem Kern einer Oogonie (die durch eine gewöhnliche Mitose aus ihresgleichen entstanden ist) eine Sonderung des Karyoplasmas in einen chromosomenhaltigen und einen mit stark färbbaren Körnern angefüllten Bezirk eintritt (Abb. 72). Dieser letztere Kernbereich wandelt sich während des Übergangs von der Pro- zur Metaphase in einen ziemlich kompakten Ring um, der ungeteilt von der einen Tochterzelle übernommen wird und in der Telophase mit dem Kern dieser Zelle verschmilzt (ohne sich jedoch mit dem

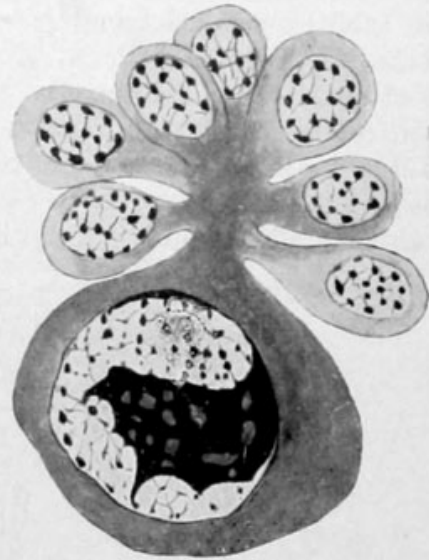


Abb. 73. *Dytiscus marginalis*. Oocyte mit einigen der ihr zugehörigen 15 Nährzellen nach Beendigung der letzten Differentialmitose. „Ringchromatin“ zackig begrenzt.

Nach GÜNTHERT 1910 aus BUCHNER 1915

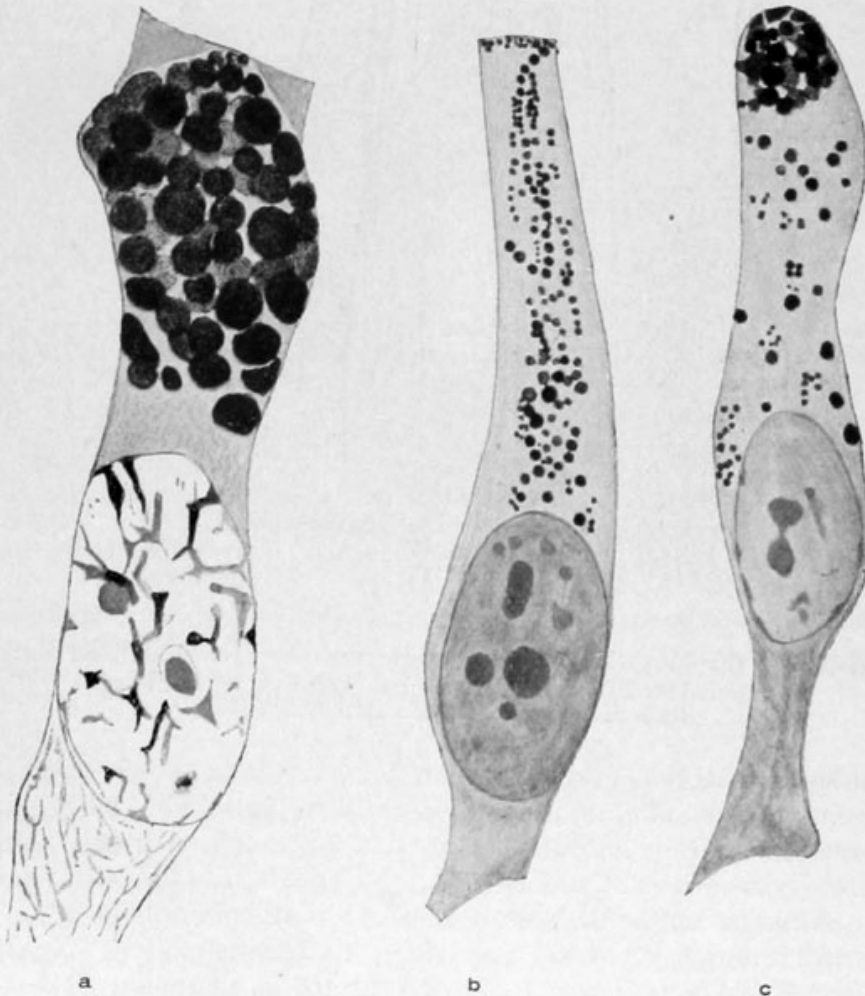


Abb. 74. Entstehung der Schleimgranula (blau) in den Becherzellen des Darms von *Salamandra maculosa*.
 a „Reife“ Zelle, deren „Becher“ mit großen Sekretkugeln gefüllt ist. b Beginn der Sekretbildung. c Etwas späteres Stadium: Anlage des Bechers.

Nach HEIDENHAIN 1907

Karyoplasma zu vermengen). Bei der nächsten Teilung dieser Zelle wiederholt sich Bildung und „Übernahme“ des „Chromatinrings“ (nur unterbleibt selbstverständlich die vorausgehende Sonderung im Karyoplasma), während die (gleichzeitig erfolgende) Teilung der ringlosen Schwesterzelle ganz typisch verläuft. Und dasselbe wiederholt sich noch zweimal, so daß schließlich ein rosettenähnliches Aggregat von 15 ringlosen Zellen und einer ringhaltigen entsteht; letztere wird zur Oocyte, aus den übrigen werden Nährzellen (Abb. 73). Während der Wachstumsperiode der Oocyte bleibt die Ringsubstanz zunächst als kompakter Klumpen liegen und zerfällt (nach der Annahme DEBAISIEUX¹⁾ wahrscheinlich später in nukleolenähnliche Kugeln.

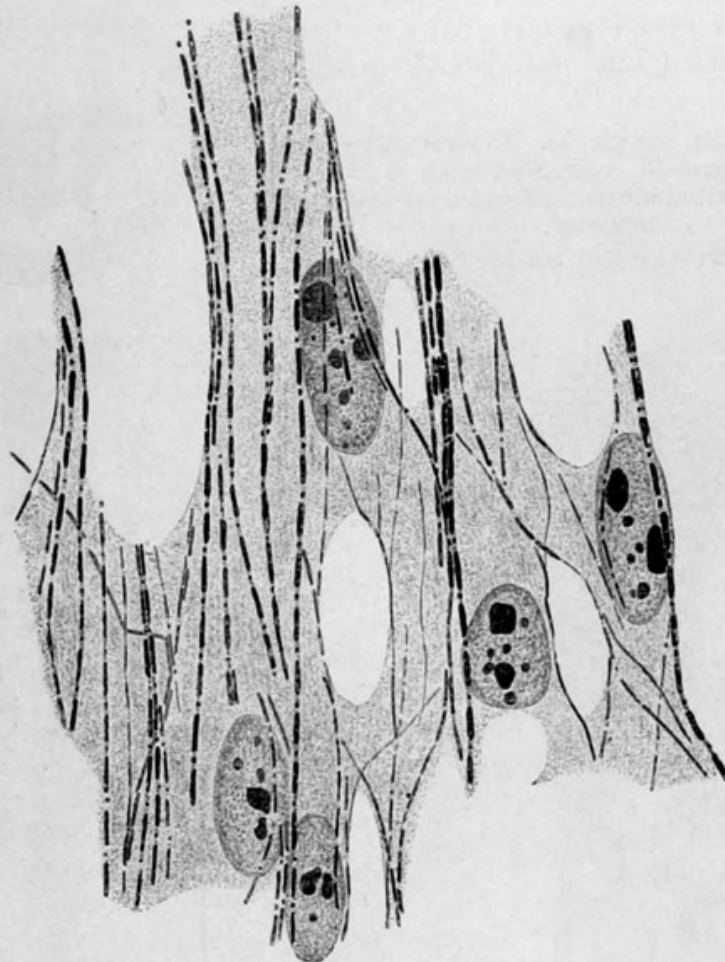


Abb. 75. Entstehung der Muskelfibrillen in der Herzwand eines dreitägigen Entenembryos; die feinsten Fibrillen zeigen noch keine Querstreifung.
Nach HEIDENHAIN 1899 aus HEIDENHAIN 1911

Aus diesem späteren Verhalten der Ringsubstanz sowie aus der schon viel früher eintretenden Vakuolisierung derselben (vgl. Abb. 72 e, g—i, 73) darf man wohl mit Recht den Schluß ziehen, daß es sich bei diesen „Differentialmitosen“ der Dytisciden um nichts anderes handelt, als um eine eigentümlich modifizierte Abscheidung und Weitergabe der Nukleolarsubstanz¹⁾. In dieser Annahme wird uns der Umstand bestärken, daß ausgestoßene Nukleolen und ihnen ähnliche Gebilde (deren nukleäre Herkunft in manchen Fällen durchaus wahrscheinlich ist), bei manchen Tieren eine (vorläufig allerdings rätselhafte) Rolle als keimbahnbestimmende Körper spielen.

1) Ein Schluß, der merkwürdigerweise nur von DEBAISIEUX gezogen worden ist.

Nicht besser als um unser Wissen von der intercellulären Differenzierung steht es um unsere Kenntnisse über die intracelluläre Differenzierung, die Entstehung ergastischer Differenzierungen. Wohl verfügen wir über ein reichliches Tatsachenmaterial — vorwiegend deskriptiver Art — aber eine befriedigende Deutung dieses Materials ist in den meisten Fällen bis jetzt nicht möglich gewesen.

Die Entstehung dieser Gebilde können wir in vielen Fällen mehr oder weniger genau verfolgen (Abb. 74, 75), aber wir wissen nicht, worin diese Abscheidung der geformten Substanz seitens des undifferenzierten Protoplasmas eigentlich

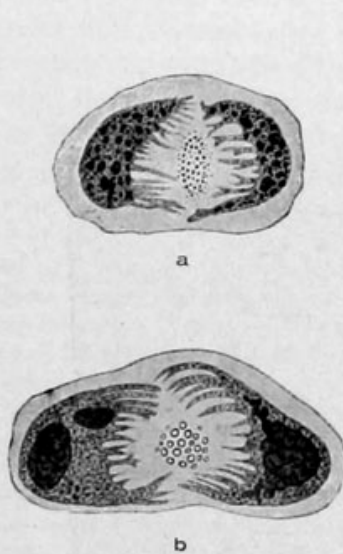


Abb. 76. Beziehungen zwischen Kern und Entstehung alloplasmatischer Differenzierungen. *Nepa cinerea* (Wanze); Querschnitte durch zweikernige Eifollikelzellen, in denen die sog. „Strahlen“ (poröse Chitinstäbe, die der Eimembran aufsitzen und den Zutritt der Luft zu dem Ei vermitteln) gebildet werden. Die Kerne entsenden in die Richtung des entstehenden Strahls (der im Querschnitt dargestellt ist) Pseudopodien.

a Erste Anlage. *b* Späteres Entwicklungsstadium des Strahls.

Vergrößerung 270fach. Nach KORSCHOLT 1889 aus VERWORN'S allgemeiner Physiologie

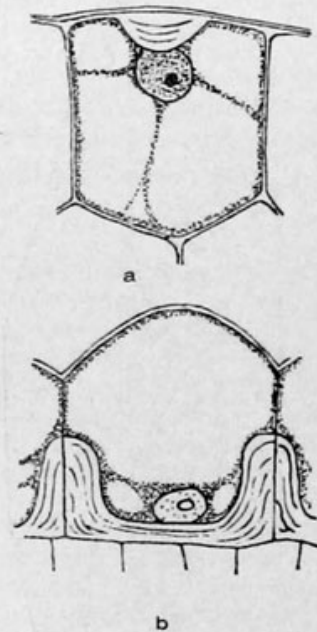


Abb. 77. Beziehungen zwischen Kern und Bildung alloplasmatischer Differenzierungen.

a Epidermiszelle von *Aloë verrucosa* (Liliacee) im optischen Durchschnitt; der Kern liegt der entstehenden Zellwandpapille dicht an. *b* Epidermiszelle der Samenschale von *Scopolina atropoides* (Blütenpflanze); der Kern liegt der verdickten Stelle der Membran an.

Nach HABERLANDT 1887 aus TISCHLER 1922

besteht. Meistens scheinen die ergastischen Differenzierungen „frei“ aus dem undifferenzierten Cytoplasma zu entstehen, in manchen Fällen werden sie aber von Plasten gebildet: Stärkekörner, Eiweißkristalle und Öltropfen entstehen in Chloro- und Leukoplasten, Farbstoffkristalle in Chromoplasten, die Entstehung von Achsenfäden von Geißeln und anderen fibrillären Differenzierungen geht oft von Centrosomen oder Basalkörnern aus (vgl. Abb. 26, 32, 94, 96, 112, 113). Ein ähnlicher Entstehungsmodus wird von manchen Forschern fast allen ergastischen Differenzierungen, zumal den Sekrettropfen und fibrillären Gebilden, zugeschrieben: sie sollen unter unmittelbarer Mitwirkung der Mitochondrien oder gar durch deren Umwandlung entstehen. Diese Annahme ist, soweit nötig, bereits oben (S. 24, 26) erörtert worden.

An der Entstehung der intracellulären Differenzierung ist ohne Zweifel der Kern in vielen Fällen beteiligt. Es kann das aus einer Reihe von Tatsachen gefolgert werden; in erster Linie aus dem Ausbleiben der Bildung ergastischer Differenzierungen (z. B. Membranen) nach Entfernung des Kerns, zweitens aus bestimmten Lageveränderungen des Kerns, die in manchen Fällen mit der Entstehung ergastischer Differenzierungen in unverkennbarem, wenn auch nicht näher bekanntem Zusammenhang steht (Abb. 76, 77). Und schließlich können wir zumindest einen modifizierenden Einfluß des Kerns auf die Bildung ergastischer Differenzierungen aus der Chromosomentheorie der Vererbung postulieren.

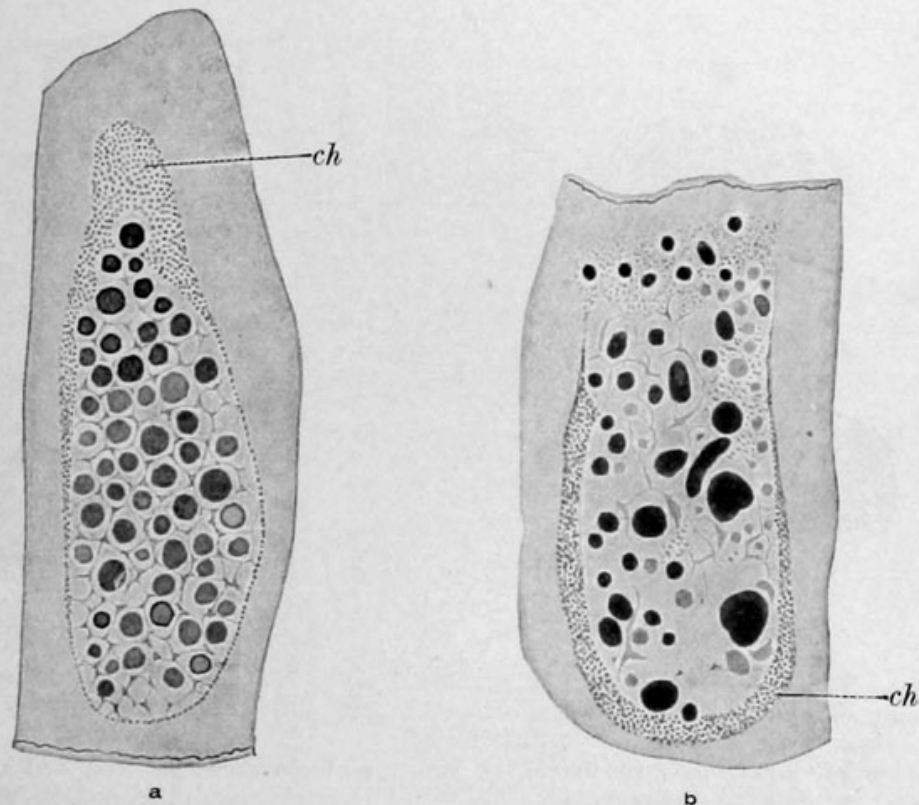


Abb. 78. Entstehung von Sekret aus Stoffen, die aus dem Kern ins Cytoplasma entleert werden. Längsschnitte durch Spinnrüsenzellen der Raupe von *Phalera bucephala* (Schmetterling). Die Kerne dieser Zellen sind verzweigt (vgl. Abb. 4 k); auf den Schnitten ist nur je ein Kernast getroffen.

a Kern noch geschlossen; sein „Chromatin“ (ch) ist auf einen dünnen Wandbelag reduziert; den Hauptinhalt bilden acidophile (d. h. mit sauren Anilinfarben färbbare) Körner. *b* Austritt der acidophilen Körner (deren Umwandlung in die Spinnmasse zwar wahrscheinlich, aber nicht ganz einwandfrei erwiesen ist) ins Cytoplasma.

Nach MAZIARSKI 1911 aus GURWITSCH 1913

Welcher Art die solchermaßen erschlossenen Beziehungen zwischen Kern und intracellulärer Differenzierungen sind, darüber kann man bis jetzt nur Mutmaßungen hegen, die so vager Natur sind, daß ihre Erörterung hier nicht berechtigt erscheint. Eine Zeitlang hatte es den Anschein, als ob dieses Problem seiner Lösung um einen Schritt näher gerückt wäre: man glaubte nachweisen zu können, daß der Kern sowohl gelöste Substanz ans Cytoplasma abgibt, wie auch geformte Gebilde, und daß aus diesem „emittierten“ Material dann alle möglichen ergastischen Gebilde, ja sogar persistente Zellorganellen (wie Centrosomen, Plastiden) und Kerne¹⁾ entstehen können. Die wenigsten dieser Angaben haben einer kri-

1) Vgl. hierzu S. 88.

tischen Nachprüfung standhalten können: zu allermeist gründen sie sich auf übereinstimmende Färbbarkeit der „emittierten“ Substanzen und der Elemente der Kern„gerüste“¹⁾. Insbesondere gilt dies für die Angaben über den Austritt gelöster Stoffe aus dem Kern; man kann ruhig sagen, daß er bis jetzt noch nie einwandfrei nachgewiesen werden konnte²⁾. Nicht viel besser steht es um den Nachweis des Austretens geformter Substanzen, da ja hier als zweite Fehlerquelle die Bildung von Koagulations- und anderen Artefakten dazukommt. In manchen Fällen erscheint nun tatsächlich der Austritt von Nukleolen einigermaßen sicher festgestellt zu sein³⁾ (Abb. 78); was aber im Cytoplasma aus diesen Nukleolen wird, wissen wir trotzdem nicht mit Sicherheit⁴⁾. Hervorzuheben ist aber, daß vorläufig nichts dafür spricht, daß eine Chromatinemission, also eine Abgabe von Chromosomensubstanz irgendwo vorkommt⁵⁾.

Wie vorsichtig man alle diese Angaben zu beurteilen hat, das kann man nicht zuletzt auch daraus ersehen, daß eine ganze Reihe von ihnen mit den auf S. 24 erwähnten Befunden über Entstehung ergastischer Differenzierungen aus Mitochondrien, die ebenso großen Anspruch auf Verlässlichkeit erheben (und wohl auch verdienen) in Konflikt stehen.

1) So z. B. die diesbezüglichen Angaben SCHAXELS (1910, 1911).

2) Diese Konstatierung bleibt natürlich von dem Umstand, daß wir eine stoffliche Interaktion zwischen Kern und Cytoplasma annehmen müssen, völlig unberührt.

3) Auch bei manchen Kernteilungen (Reifungsteilungen vieler Eier, *Aggregat*schizonten und sporonten Gregarinengamonten) gerät der Nukleolus ins Cytoplasma, wird aber allem Anschein nach resorbiert, ohne weitere (nachweisbare) Verwendung zu finden. Die in viele Lehrbücher übergegangene Angabe MONTGOMERYS (1898), daß in den Hautdrüsen von *Piscicola* eine Massenauswanderung von Nukleolen ins Cytoplasma stattfindet, kann jedoch als widerlegt gelten (vgl. JÖRGENSEN 1913 c).

4) Bei dem Infusor *Frontonia leucas* entstehen aus solchen emittierten Nukleolen die Trichocysten. Es ist dies meines Wissens der einzige Fall, in dem die Entstehung einer ergastischen Struktur aus dem Kern einwandfrei nachgewiesen ist (vgl. BÉLAËR 1926, S. 33); die übrigen in dem betreffenden Kapitel meiner Abhandlung erwähnten Fälle möchte ich jetzt noch zurückhaltender beurteilen, als ich es damals getan habe; speziell gilt dies für den Austritt von intranukleären Centrosomen.

5) Vgl. hierzu v. KEMNITZ 1912.

V. Befruchtung

Morphologie der Eizellen und Makrogameten — Morphologie der Spermien und Mikrogameten — Spermazellen und -kerne der Angiospermen. — Gametenbildung: Spermatogenese der Metazoen, oligo- und apyrene Spermien — Oogenese der Metazoen — Reservestoffspeicherung und Kernhypertrophie — Richtungskörperbildung — Eidimorphismus — Oo- und Spermatogenese anderer oogamer Organismen. — Befruchtung: Übertragung „männlichen“ Cytoplasmas — Übertragung der Plastiden — Rolle der Centrosomen — Polyspermie. — Anhang: „vegetative“ (nicht-sexuelle) Kernverschmelzung

Ein Überblick über die verschiedenen Typen der Befruchtung findet sich im ersten Kapitel dieses Handbuches. Dort ist auch bereits auseinandergesetzt worden, welche Vorgänge als wesentlich für die Befruchtung anzusehen sind, so daß ich mir die Begründung der im folgenden getroffenen Stoffabgrenzung und -anordnung unter Hinweis auf die betreffenden Stellen des I. Kapitels ersparen kann.

1. Gametenmorphologie

Ein ausführliches Eingehen auf die Morphologie der Gameten ist wohl nicht nötig. Überall da, wo die Befruchtung den Charakter der Oogamie, d. h. der Vereinigung eines Eis mit einem Spermium trägt, ist der weibliche Gamet, das Ei, relativ groß, zumeist gänzlich oder fast unbeweglich und in sehr vielen (wenn auch nicht allen) Fällen mit Reservestoffen (Dotter) reichlich versehen; auch dotterarme oder -lose Eier besitzen jedoch relativ viel Cytoplasma (Abb. 79, 82, 120, 130). Das Ei der Cormophyten (wahrscheinlich auch das aller anderen grünen Pflanzen) enthält außerdem noch Leukoplasten. Der Eikern ist — dementsprechend — auch ziemlich groß, wenngleich seine Volumenzunahme hinter der des Cytoplasmas oft beträchtlich zurückbleibt. Gleichwie die Hypertrophie des Eicytoplasmas zum großen Teil auf eine Speicherung alloplasmatischer Substanzen beruht, so liegt auch dieser (im Vergleich zu Gewebszellen oft ganz enormen) Volumenzunahme des Eikerns in erster Linie eine Vermehrung der Kerngrundsubstanz, die er bei der Reifungsteilung zum großen Teil einbüßt, zugrunde. In sehr vielen Fällen ist das unbefruchtete Ei nackt, in anderen ist es von verschiedenen Hüllen umgeben, die es teils selbst bildet oder von besonderen Zellen (Follikelzellen) geliefert bekommt¹⁾; sind diese Hüllen relativ fest, so weisen sie an irgendeiner Stelle eine Öffnung (Mikropyle) auf, durch die das Spermium eindringen kann (Abb. 79, 80).

In sehr vielen Fällen weist bereits das unbefruchtete Ei eine Art von Architektur auf, die sich oft morphologisch (Schichtenbildung, Präformation der Lage der Richtungskörper [Abb. 80]) manifestiert, und auf eine entsprechende regionale Gliederung des (nach der Befruchtung) sich entwickelten Embryos bezogen werden kann (Abb. 79). Im Cytoplasma des Eies ist in diesen Fällen also eine geordnete qualitative Differenzierung vorhanden, welche die Embryonalentwick-

1) Die sogenannten tertiären Eihüllen, die zumeist von den Ausführungsgängen der weiblichen Gonade abgesondert wurden (Beispiel: Eiweiß und Kalkschale des Vogeleies), gelangen fast in allen Fällen erst nach der Befruchtung zur Ausbildung.

lung beeinflusst, ihren Gang sozusagen vorschreibt: das Ei ist in organbildende Keimbezirke eingeteilt.

Die männlichen Gameten der oogamen Organismen (das sind: alle Tiere, viele Protisten und vielzellige Pflanzen) haben meist den Habitus des Spermiums oder Spermatozoids; es sind relativ gedrungene und durch Geißeln zur Lokomotion befähigte Zellen. Die Spermien fast aller Tiere sind eingeißelig, die vieler Algen und der Moose sind zweigeißelig, die der Farne und Schachtelhalme und mancher Gymnospermen vielgeißelig (Abb. 83 bis 86, 113h). Als Spermien bezeichnet man (aus begrifflichen Gründen) mitunter auch die unbeweglichen

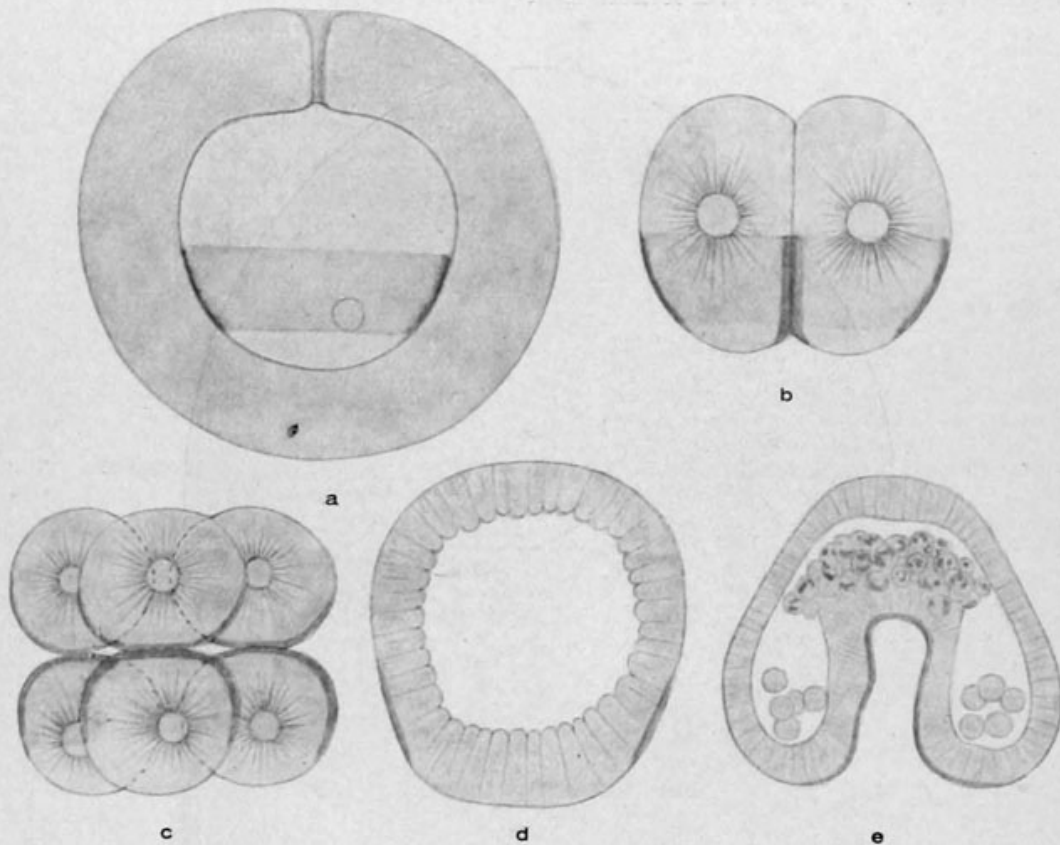


Abb. 79. Der Pigmentring des Eies von *Paracentrotus lividus* und sein Verhalten während der Anfänge der Embryonalentwicklung (nach dem Leben); Beispiel eines dotterarmen Eies und eines (nur indizierten!) organbildenden Keimbezirks. Die pigmentierten Zellen bilden den Urdarm, das von diesem gebildete sekundäre Mesenchym (*e*, oben) ist pigmentiert, das von andern Partien der Blastula gebildete primäre Mesenchym (*e* links und rechts vom Urdarm), welches die Skelettstäbe des Pluteus bildet, ist nicht pigmentiert.

a Reifes Ei in seiner Gallerthülle (mit Mikropyle). *b*, *c* Furchungsstadien. *d* Blastula. *e* Gastrula im optischen Längsschnitt.

Nach BOVERI 1901 aus BUCHNER 1915

männlichen Gameten der Crustaceen, die von einer Chitinkapsel umgeben und mit einem Explosionsmechanismus, der das Eindringen in das Ei bewerkstelligt, versehen sind (Abb. 87, 99 e, f); ebenfalls geißellos aber amoebid beweglich sind die Spermien der Nematoden und mancher niederen Krebse (Abb. 88, 95, 278).

Das Spermium unterscheidet sich vom Ei nicht nur durch seine Beweglichkeit, sondern vor allem durch das Überwiegen der Kernmasse über die des Cytoplasmas¹⁾; manche Spermien scheinen infolgedessen nur aus Kern und Geißel

1) Relativ reich an Cytoplasma sind jedoch die Spermien der Nematoden und Crustaceen, sowie die Spermatozoide der Farne, Schachtelhalme und Cycadeen (Abb. 85 d, 86, 87, 95, 99 e, 113 h).

zu bestehen. Der Kern, der den Hauptteil des sogenannten Kopfes des Spermiums bildet (und daher oft schlechtweg als Kopf bezeichnet wird) ist fast ausnahmslos relativ gedrunken, von dichtem Gefüge und (wohl infolgedessen) viel stärker färbbar¹⁾ wie der Eikern. Von den cytoplasmatischen Bestandteilen des Spermiums erscheint uns gegenwärtig neben den Geißeln²⁾ als das wichtigste das Centrosom (resp. seine Derivate)³⁾, welches meistens im sogenannten Mittel- oder Halsstück gelegen ist (Abb. 83, 84). Dieses Centrosom ist (im Gegensatz zu dem des Eies, welches wir mit [BOVERI] als weitgehend rückgebildet oder in Rückbildung begriffen ansehen dürfen) meist sehr gut ausgebildet und oft in mehrere Stücke zerlegt. In dieser verschiedenartigen Ausbildung der Centrosomen von

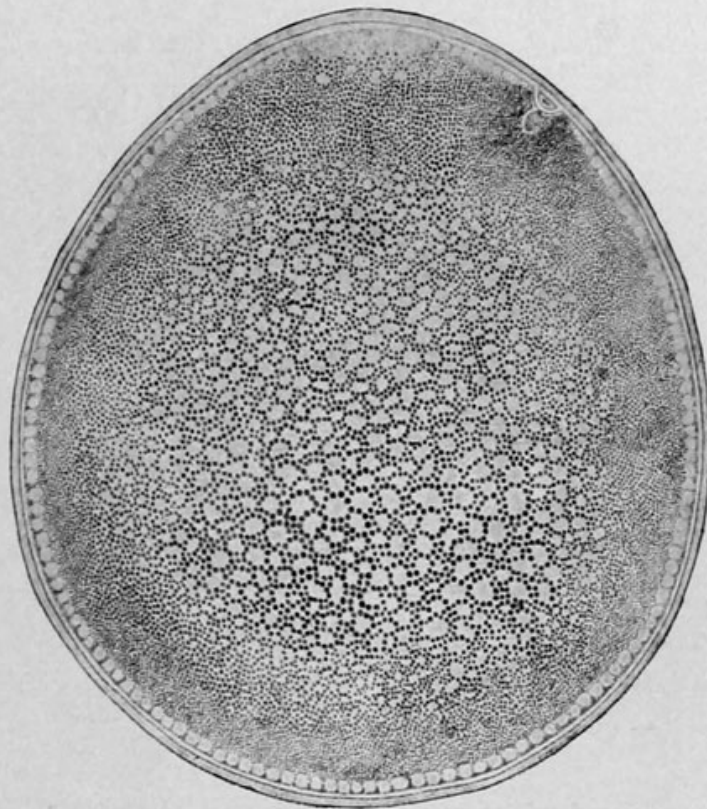


Abb. 80. *Petromyzon fluviatilis* (Cyclostome), reifes Ei; Beispiel eines dotterreichen Eies. Oben der animale Pol mit der Keimscheibe (eine Ansammlung einschlußarmer Cytoplasmas, in der sich die Karyogamie und die ersten metagamen Teilungen abspielen), rechts unterhalb davon die Spindel der zweiten Reifungsteilung in „Bereitschaft“ und der in die Eioberfläche eingesenkte erste Richtungskörper.

Nach HERFORT 1900 aus WALDEYER

Ei und Spermium dürfen wir wohl mit Recht die Manifestation eines ganz wesentlichen Gegensatzes zwischen diesen beiden Gametensorten erblicken, da ähnliche Unterschiede auch bei den verschiedenen Übergangstypen zwischen oogamen und nicht oogamen Befruchtungstypen vorhanden sind. Die übrigen cytoplasmatischen Bestandteile des Spermiums (Mitochondrien, Golgiapparat, formgebende

1) Seine Färbbarkeit stimmt fast stets mit der der Chromosomen überein.

2) Deren Ausbildung aber mit den Centrosomen in wesentlichem Zusammenhang steht.

3) Einwandfrei als solches erkennbar ist das Centrosom nur bei den Spermien der meisten Metazoen und in einigen anderen Fällen; bei den vielgeißeligen Spermien der Farne und Cycadeen sind nur Derivate der in der letzten progamen Teilung auftretenden Centrosphäre nachweisbar (Abb. 113).

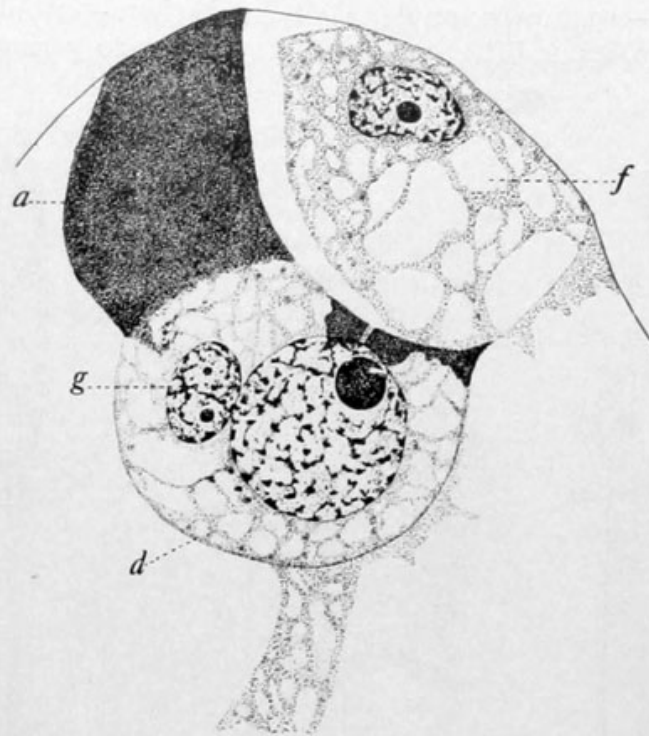


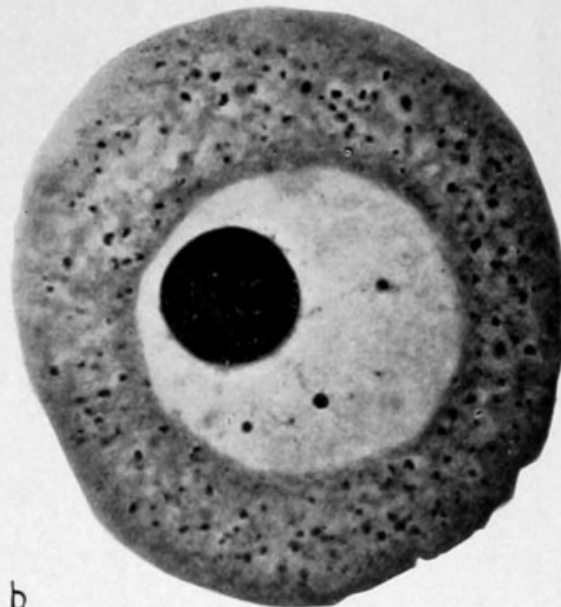
Abb. 81. „Eiapparat“ (oberer Pol des Embryosacks) von *Vallisneria spiralis* (Hydrocharitacee) im Längsschnitt. Das Ei ist bereits befruchtet.

a Kolbenförmiges Ende des Pollenschlauches. *f* Synergide (Schwesterzelle der Eizelle).
d Ei (der große Kern rechts ist der Eikern). *g* Spermakern.

Nach WYLIE 1923



a



b

Abb. 82. *Aggregata eberthi* (Coecidium aus dem Darm von *Sepia officinalis*).

a Junger (spindelförmiger) Mikro- oder Makrogametocyt (diesen Jugendformen kann man es noch nicht ansehen, was aus ihnen wird). *b* Erwachsener Makrogamet (Ei) mit „chromatinarmem“ Kern, der einen großen Nukleolus enthält. Kern bei *a* nur undeutlich begrenzt. Mikrophotogramme nach Schnittpräparaten (Flemming, 6 μ , Eisenhämatoxylin).

Vergrößerung 750fach. Original

Fibrillen) treten, — wenn wir von den Geißeln absehen — wohl nur deshalb hervor, weil die Menge des undifferenzierten Cytoplasmas so gering ist (Abb. 89, 90, 97, 98).

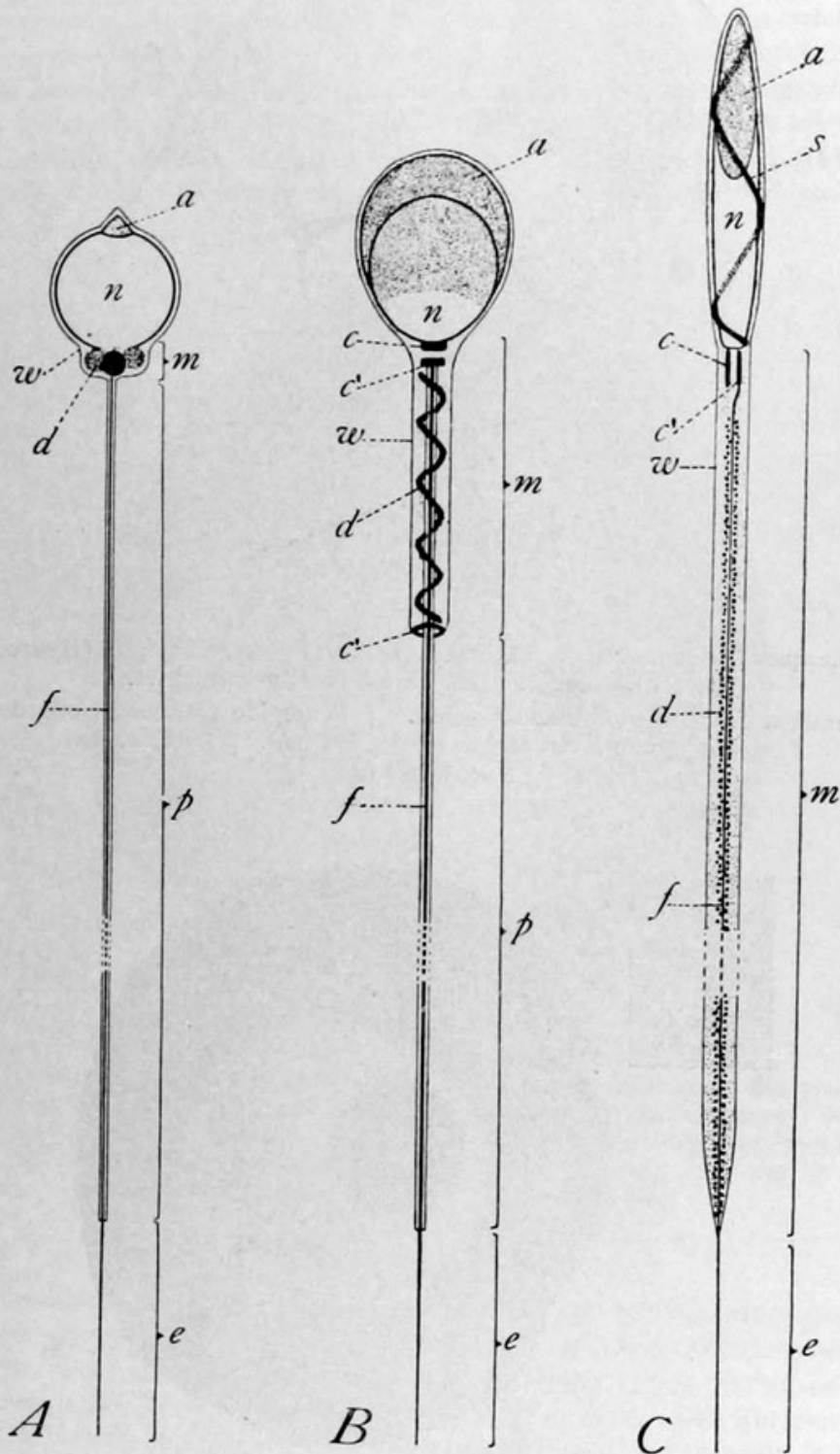


Abb. 83. Schemata verschiedener Typen tierischer Spermien. Die Unterbrechung des Schwanzfadens deutet an, daß dieser (im Verhältnis zum Kopf) viel länger ist oder sein kann. *A* Echinodermen, Anneliden, Mollusken. *B* Säugetiere. *C* Insekten, Mollusken. *a* Acrosom. *c* proximales, *c'* distales Centrosom (resp. deren Derivate). *d* Mitochondrien. *e* Endfaden. *f* Achsenfaden. *m* Mittelstück. *n* Kern. *p* Hauptstück des Schwanzfadens. *s* Skelettfibrille. *w* Oberfläche des cytoplasmatischen Überzugs.

Nach BOWEN 1924 aus SHARP 1926

Bei den Blütenpflanzen (die wir ja auch als oogam bezeichnen können) scheinen die männlichen¹⁾ Gameten oft nur aus gedrunghenen oft wurmförmigen oder schraubig tordierten²⁾ dicht gefügten Kernen zu bestehen; doch ist in manchen Fällen nachgewiesen worden, daß jeder dieser Kerne in einem von dem Cytoplasma des Pollenschlauches mehr oder weniger gut abgegrenzten Cytoplasmabereich liegt (Abb. 91, 128), in dem sogar Chloroplasten nachgewiesen worden sind (Abb. 91 a)³⁾; das vollständige Fehlen eines wenn auch noch so dünnen Cytoplasmaüberzuges dürfte sich hingegen schwer nachweisen lassen.

Auf die Besonderheiten des Baus der Gameten der nicht oogamen Organismen kann hier nicht eingegangen werden, da wir hier einer derart großen Mannigfaltigkeit begegnen, daß die Schilderung sich ins Detail verlieren müßte. Unter Hinweis auf die Abbildungen 92, 115—119 sei hier nur soviel gesagt, daß in sehr vielen Fällen mehr oder weniger weit gediehene Ansätze zu einer divergenten Entwicklung der Gameten der beiden Geschlechter, als deren Endglied uns die Oogamie erscheint, deutlich erkennbar sind.

2. Gametenbildung

Die allgemeine Entwicklungsgeschichte der Gameten ist bereits im ersten Kapitel dieses Buches geschildert worden; hier soll nur ein Abschnitt dieser Entwicklungs-

1) NB.: Das Pollenkorn ist bekanntlich nicht dem Gameten, sondern einer Spore, die einen rudimentierten Gametophyten produziert, gleichzusetzen.

2) Man hat diese Gestalt als Indizium einer selbständigen Beweglichkeit dieser Spermakerne angesehen; doch ist es noch niemals möglich gewesen, durch Beobachtung des Befruchtungsvorgangs *intra vitam* festzustellen, ob diese Annahme zutrifft oder nicht.

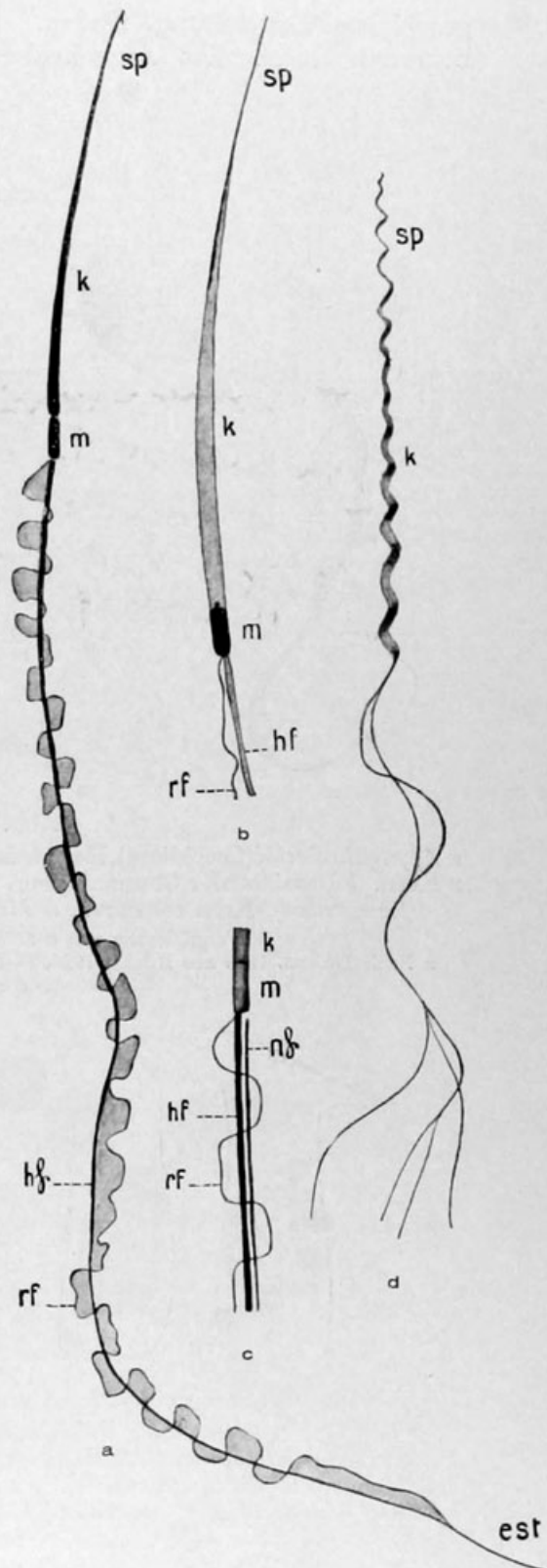
3) Vergl. ferner GUIGNARD, SARGANT, FINN, SCHÜRHOFF, DAHLGREN 1927.

Abb. 84. Spermatozoen verschiedener Amphibien.

(a *Triton marmoratus*. b *Triton taeniatus* [Vorderende]. c *Triton helveticus* [Mittelstück und Anfang des Schwanzfadens]. d *Pelobates fuscus* [mazeriert, Schwanz in Fibrillen aufgelöst].)

est Endfaden. hf Hauptfaser (Achsenfaden). k Kopf. m Mittelstück. nf Nebenfaser. rf Randfaden der undulierenden Membran. sp Spitzenstück (Acrosom).

Nach BALLOWITZ aus KORSCHULT-HEIDER



geschichte Darstellung finden. Bei den Metazoen wird dieser Abschnitt begrenzt durch das Ausscheiden der Geschlechtszelle aus dem Verband

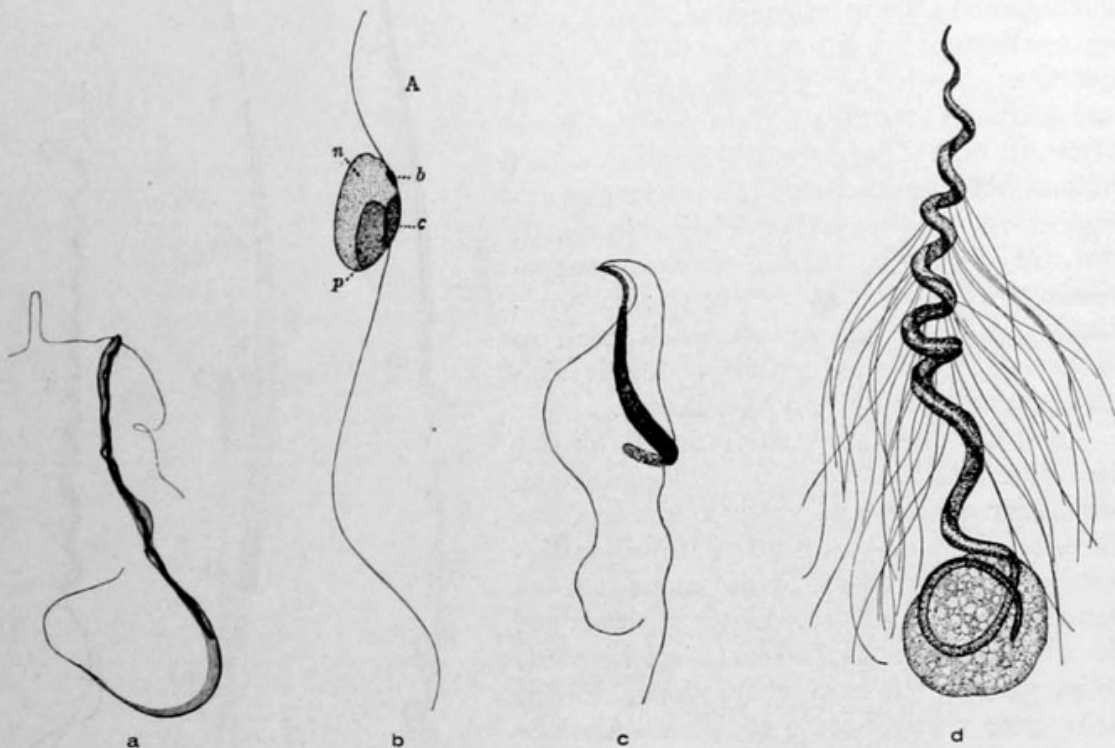


Abb. 85. Spermien.

a *Aggregata eberthi* (Coccidium), Kern fadenförmig, schwarz. *b* *Fucus Areschougii* (Phaeophyceae), *n* Kern. *b* Basalkorn. *c* Chromatophor. *p* Mitochondrienaggregat. *c* *Marchantia polymorpha* (Lebermoos), Kern schwarz. *d* *Marsilia quadrifolia* (Farn), Kern spiralig gedreht.

Vergrößerung von *a* 2000fach, von *b* 2200fach, von *d* 1400fach.

a Nach DOBELL 1925 aus BÉLAÏ 1926, *b*—*d* aus SHARP 1926, *b* nach KYLIN 1920, *c* nach IKENO 1903, *d* nach SHARP 1914 b

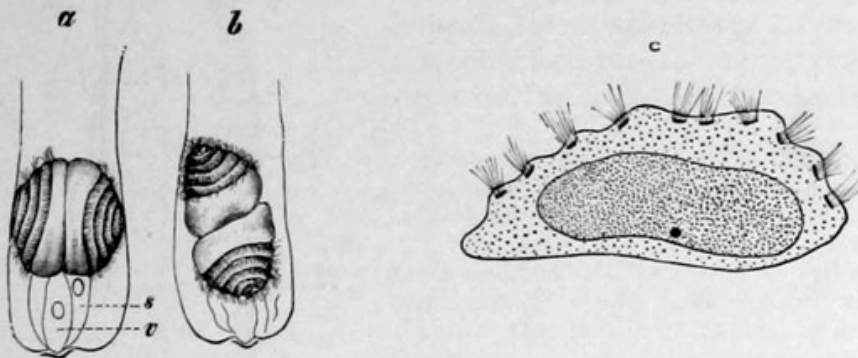


Abb. 86. Spermatozoiden von Cycadaceen. *a*, *b* *Zamia floridana*. *c* *Cycas revoluta*.

a, *b* Die beiden (von einem Pollenkern gebildeten) Spermatozoiden im distalen Ende des Pollenschlauches; *v* = vegetative (Prothallium-)Zelle. *s* = sog. Stielzelle (sterile Schwesterzelle der Antheridiummutterzelle). *c* Längsschnitt durch ein Spermatozoid; oben die Querschnitte der (spiralig verlaufenden) Cilienbänder und ihrer Basalplatten; in der Mitte der Kern (punktiert).

c 300fach vergrößert.

a, *b* Nach WEBBER 1901 aus HARTMANN 1927, *c* nach IKENO 1898 b aus WILSON 1925

meristematischer Urkeimzellen und durch die „Befruchtungsreife“; bei allen übrigen Organismen ist das Ende dieses Abschnittes ebenfalls durch die Befruchtung markiert, sein Beginn ist aber — angesichts der Mannigfaltigkeit

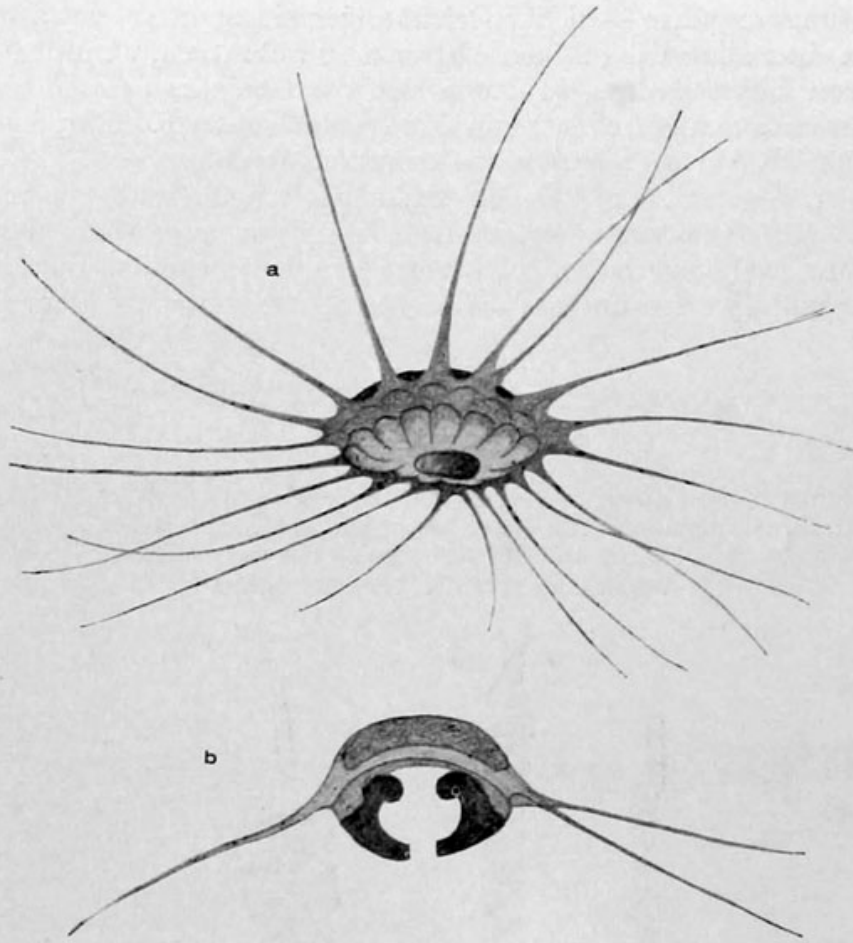


Abb. 87. *Potamobius astacus* (Crustacee). *a* Ausgebildetes Spermium, Habitusbild. *b* Durchschnitt durch ein fast fertiges Spermium. Kern dunkelgrau, Mitochondrienderivate hellgrau, Chitinkapsel schwarz.

Nach G. HERRMANN aus BUCHNER 1915

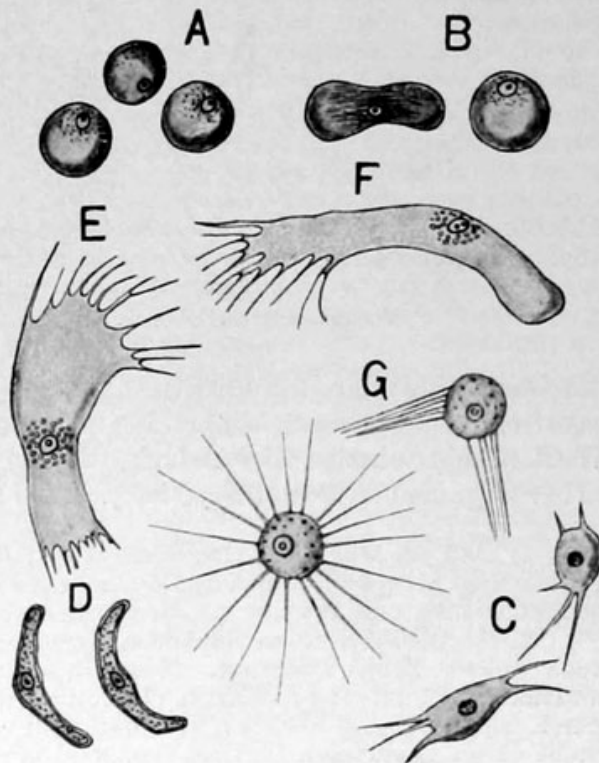


Abb. 88. Amoeboider Spermien verschiedener Cladoceren (Crustaceen).

A *Latona setifera*. *B* *Daphnella brachyura*. *C* *Polyphemus pediculus*. *D* *Moina paradoxa*. *E, F* *Sida crystallina*. *G* *Moina rectirostris*.

C Nach O. ZACHARIAS 1885, *G* nach LEYDIG, alle anderen Figuren nach WEISMANN aus KORSCHELT-HEIDER

der Befruchtungsvorgänge — nicht so leicht allgemein zu präzisieren; am nächsten kommt man einer allgemeingültigen Abgrenzung wohl dann, wenn man das erste Auftreten von Eigenschaften, in denen sich die Gameten oder ihre Vorfahren (nach Zellgenerationen gerechnet) von den vegetativen resp. embryonalen Zellen unterscheiden, als den Anfang dieses Abschnittes ansieht.

In diesem Abschnitt spielen sich diejenigen Vorgänge ab, die man als geschlechtliche Differenzierung im histologischen Sinne¹⁾ bezeichnen kann, also die Ausbildung der Eigenschaften, in denen sich männliche und weibliche Gameten voneinander und von den übrigen Zellen der Spezies unterscheiden. Faßt man

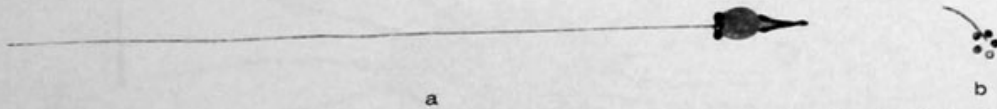


Abb. 89. *Mytilus edulis* (Muschel). Spermium in Seiten- (a) und „Caudal“-Ansicht (b). Kern dunkelgrau, Acrosom und Mitochondrienkugeln schwarz. Auf b sind nur die fünf Mitochondrienkugeln und der Anfang des Schwanzfadens zu sehen.

Vergrößerung 1900fach. Nach MEVES 1915 b

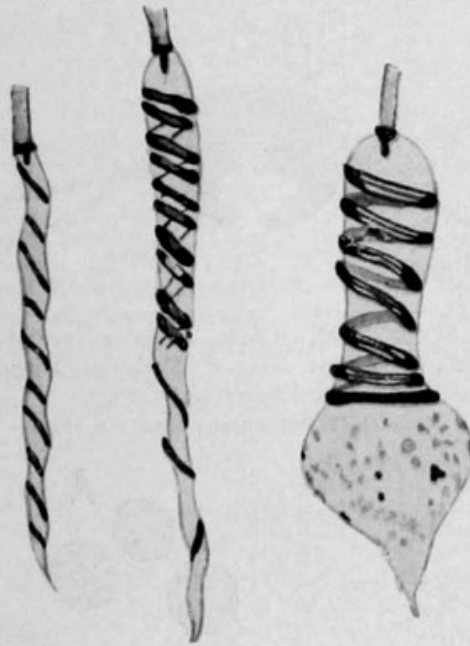


Abb. 90. *Viviparus viviparus* (*Paludina*) (Schnecke). Verschieden stark gequollene Spermienköpfe (die normalerweise korkzieherartig gedreht sind). Durch die Quellung werden die (roten) Skelettfibrillen sichtbar.

Vergrößerung ca. 3500fach. Nach KOLTZOFF 1908 aus BUCHNER 1915

die Gesamtheit der Organismen ins Auge, so ist es wohl unmöglich, diese Eigenschaften in allgemeingültiger Form zu präzisieren; wir kennen mit anderen Worten keine einzige Eigenschaft, die den männlichen resp. weiblichen Gameten aller Organismen gemeinsam ist²⁾. Dies zeigt allein die Tatsache, daß man bei

1) Daß bei sehr vielen Organismen auch die Somazellen, resp. die vegetativen Individuen nicht als geschlechtlich indifferent angesehen werden dürfen, darf als bekannt vorausgesetzt werden und tut hier nichts zur Sache.

2) Abgesehen von der haploiden Kernkonstitution, die aber bei manchen Lebewesen auch anderen Zellen zukommt. Neuerdings scheint ein — allerdings nicht morphologisch und auch nicht auf die Gameten beschränkter Unterschied zwischen den beiden Geschlechtern durch die sogenannte Reaktion von MANOILOV nachweisbar zu werden, von dem an anderer Stelle dieses Handbuchs (Artikel CORRENS) ausführlicher die Rede ist.

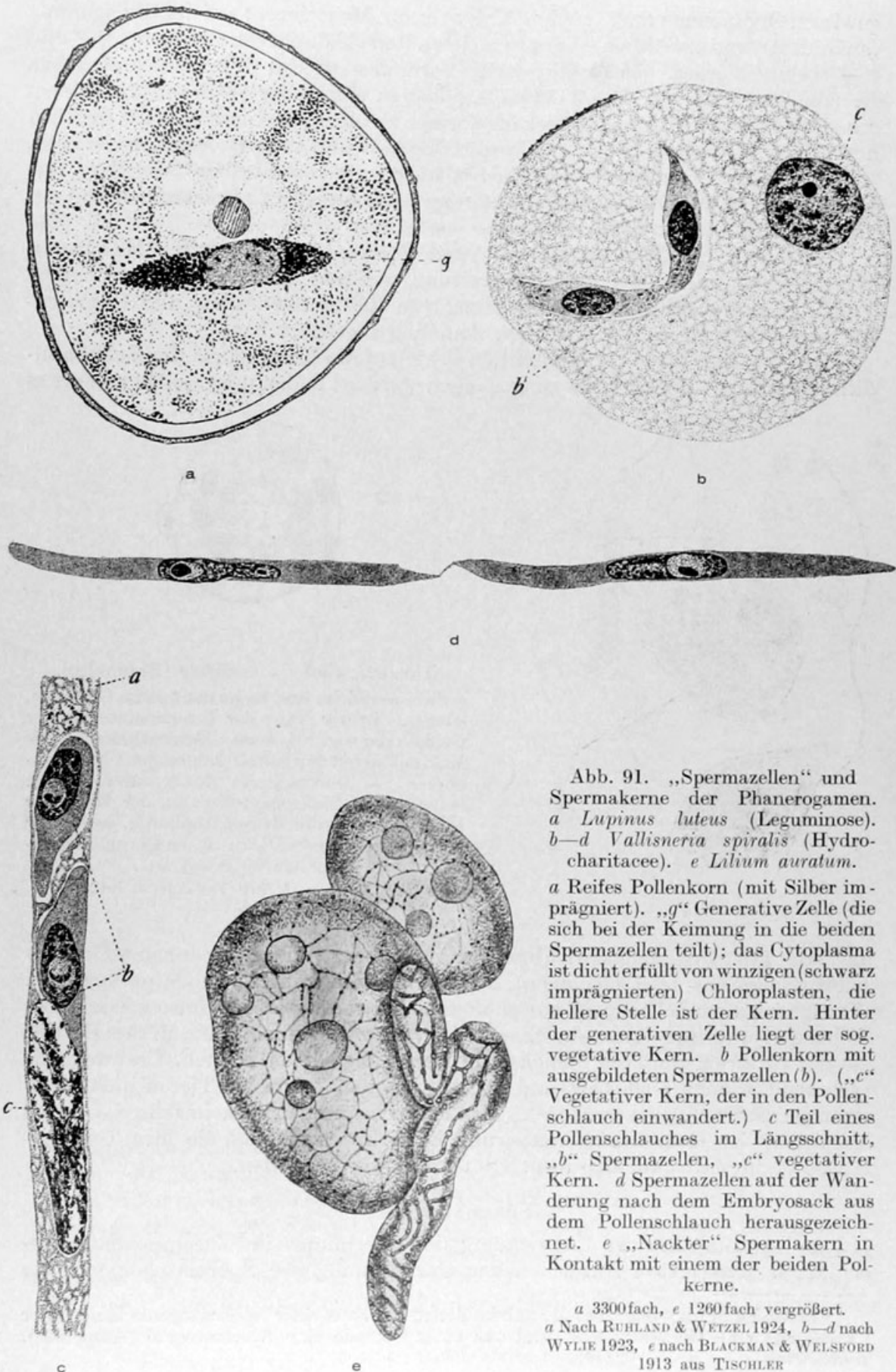


Abb. 91. „Spermazellen“ und Spermakerne der Phanerogamen. *a* *Lupinus luteus* (Leguminose). *b—d* *Vallisneria spiralis* (Hydrocharitacee). *e* *Lilium auratum*.

a Reifes Pollenkorn (mit Silber imprägniert). „*g*“ Generative Zelle (die sich bei der Keimung in die beiden Spermazellen teilt); das Cytoplasma ist dicht erfüllt von winzigen (schwarz imprägnierten) Chloroplasten, die hellere Stelle ist der Kern. Hinter der generativen Zelle liegt der sog. vegetative Kern. *b* Pollenkorn mit ausgebildeten Spermazellen (*b*). („*c*“ Vegetativer Kern, der in den Pollenschlauch einwandert.) *c* Teil eines Pollenschlauches im Längsschnitt, „*b*“ Spermazellen, „*c*“ vegetativer Kern. *d* Spermazellen auf der Wanderung nach dem Embryosack aus dem Pollenschlauch herausgezeichnet. *e* „Nackter“ Spermakern in Kontakt mit einem der beiden Polkerne.

a 3300fach, *e* 1260fach vergrößert. *a* Nach RUHLAND & WETZEL 1924, *b—d* nach WYLIE 1923, *e* nach BLACKMAN & WELSFORD 1913 aus TISCHLER

gewissen Organismen (z. B. niedere Volvocineen, Mucorineen) auf die Bezeichnung „männlich“ und „weiblich“ Verzicht leisten und sie durch die Symbole „+“ und „—“ ersetzen muß. Die traditionelle Formulierung des Gegensatzes zwischen Ei und Spermium (S. 110, 111) paßt selbst in abgeänderter Form (die seinem relativen Charakter, der bei Übergangsformen zwischen Iso- und Oogamie deutlich hervortritt, Rechnung trägt) nur für die Oogamie und manche Anisogamietypen.

Es bleibt daher vorderhand nichts übrig, als verschiedene besonders verbreitete Typen der Gametendifferenzierung nacheinander zu beschreiben und auf die übrigen Fälle kurz hinzuweisen.

An erster Stelle möge die Oo- und Spermatogenese der Metazoen stehen; nicht nur wegen ihrer Verbreitung, sondern weil die für diese beiden Vorgänge charakteristische Verknüpfung von Reduktionsteilung und Gametendifferenzierung zu manchen irrigen Annahmen geführt hat.

Auf die Genealogie der Keimzellen sowie auf die Morphologie der Keimbahndifferenzierung soll hier nicht eingegangen werden; früher oder später kommt es

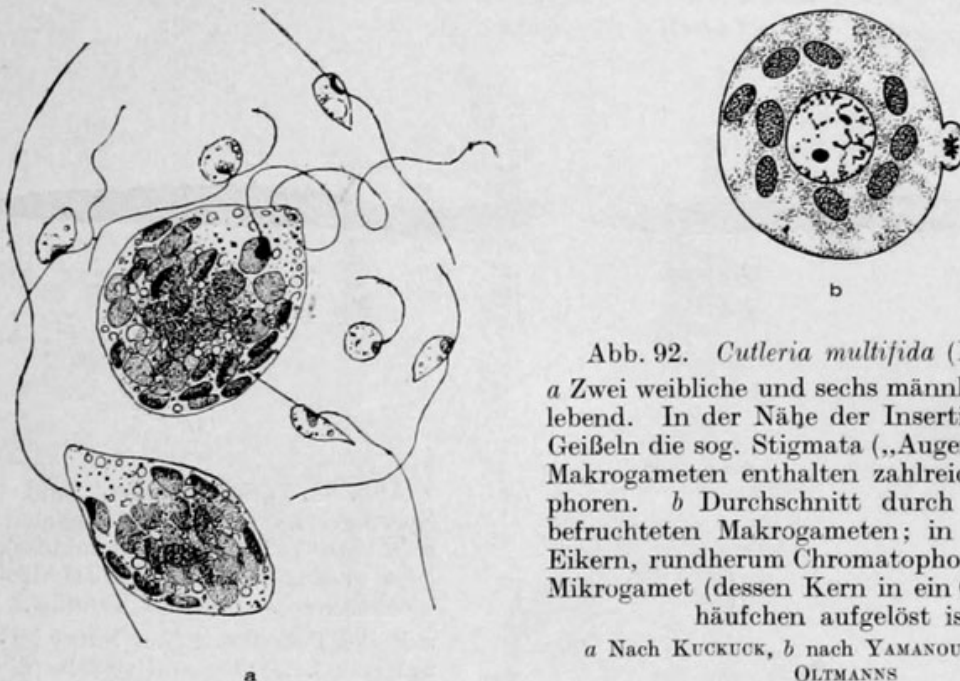


Abb. 92. *Cutleria multifida* (Braunalge).

a Zwei weibliche und sechs männliche Gameten, lebend. In der Nähe der Insertionsstellen der Geißeln die sog. Stigmata („Augenflecke“). Die Makrogameten enthalten zahlreiche Chromatophoren. *b* Durchschnitt durch einen siebenbefeuchteten Makrogameten; in der Mitte der Eikern, rundherum Chromatophoren, rechts der Mikrogamet (dessen Kern in ein Chromosomenhäufchen aufgelöst ist).

a Nach KUCKUCK, *b* nach YAMANOCHI 1912 aus OLTMANN'S

im Verlauf der Gonadenentwicklung zur Ausbildung von teilungsfähigen Urkeimzellen (Spermato- resp. Oogonien), die von da ab nur ihresgleichen produzieren. Wengleich diese Zellen meist morphologisch gut charakterisiert (also von anderen Zellen gut unterscheidbar sind), so weisen sie meist doch keine Merkmale auf, die wir zu ihrem weiteren Schicksal in Beziehung setzen können. Und dementsprechend können auch Oog- und Spermatogonien bei vielen Tieren nicht voneinander unterschieden werden¹⁾. Machen sich an einer Urkeimzelle die ersten Anzeichen der Gametendifferenzierung bemerkbar, so büßt sie ihre Teilungsfähigkeit ein; sie ist zur Oo- resp. Spermatoocyte geworden.

Spermatogenese

Es sei zunächst die Entwicklung des Spermiums im Zusammenhang geschildert. Die ersten Anzeichen der Umwandlung der Spermatogonie in die

1) Und können sogar einander substituieren, d. h. aus einer Spermatogonie kann unter Umständen eine Oocyte werden und aus einer Oogonie eine Spermatoocyte (Amphibien, *Lymantria*).

Spermatocyte machen sich meist kurz nach der letzten Spermiogonienteilung bemerkbar; eigentlich haben sie mit der Gametendifferenzierung nichts zu tun, denn sie bestehen in nichts anderem, als in den Vorbereitungen auf die Reduktionsteilung. Da aber bei den Tieren Chromosomenreduktion und Gametenbildung so fest miteinander verknüpft sind, und man außerdem das Vorhandensein von eigentlichen Gametendifferenzierungsvorgängen auch in den Frühstadien nicht strikte in Abrede stellen kann, so sei auch diese Periode schon hier kurz berührt.

Während also die Spermatocyte langsam heranwächst, durchläuft ihr Kern alle die Stadien, von denen erst weiter unten die Rede sein soll: Leptotän-, Amphitän-, Pachytän- und Strepsitänstadium (Abb. 136).

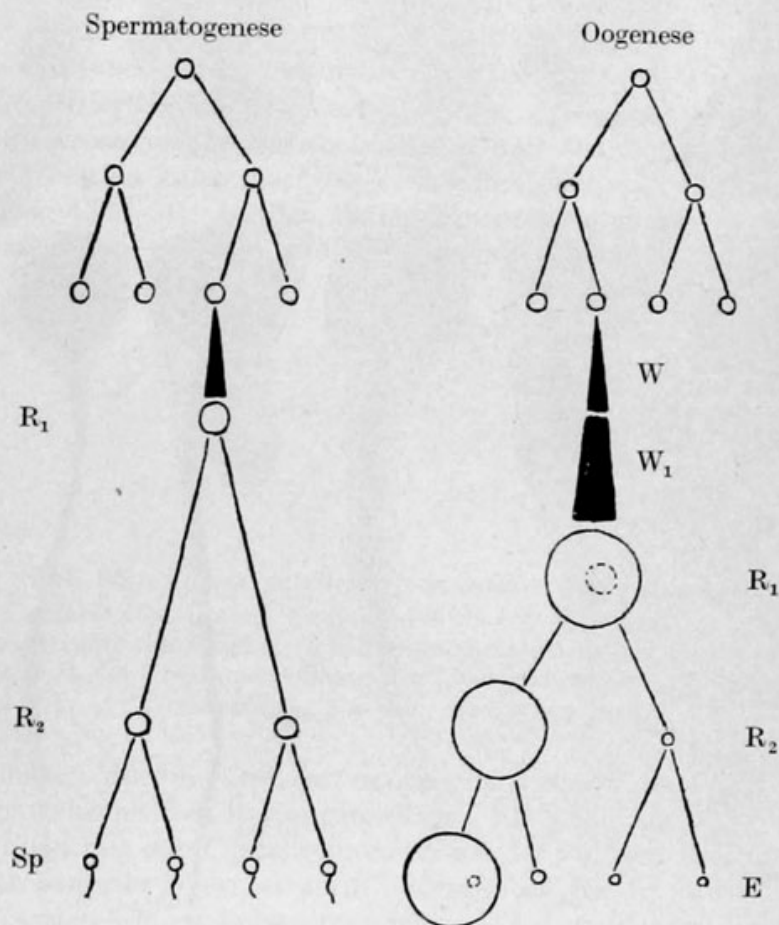


Abb. 93. Schema der Spermato- und Oogenese der Metazoen. W , W_1 erste und zweite Wachstumsphase. Die zwei obersten Horizontalreihen: Spermato- und Oogonien. Dritte Reihe: Junge Spermato- und Oocyten. Vierte und fünfte Reihe: Reifungsteilungen (R_1 = erste, R_2 = zweite). Sp = fertige Spermien; E = reifes Ei und die drei Richtungskörper.

Nach BUCHNER 1915

Ihren Abschluß findet diese „Wachstumsperiode“ in den beiden Reifungsteilungen, die, kurzaufeinanderfolgend, die Spermatocyte in vier gleichartige¹⁾ Spermatiden zerlegen. Diese wandeln sich nun in Spermien um. Dieser Umwandlungsprozeß, die Spermiohistogenese, kann sich in ganz verschiedener Weise abspielen; alle die zahlreichen Modifikationen dieses Umwandlungsprozesses, der Spermiohistogenese (deren es so viele gibt als Spermientypen existieren), stimmen aber in zwei Punkten überein: in der Umwandlung des

1) Abgesehen von den eventuell verschiedenen Geschlechtschromosomenbeständen.

Kerns in den Kopf des Spermiums¹⁾ und in der Einordnung von Centrosomen und Centrosomerivaten in das Gefüge des Spermiums. Die Bedeutung dieser Vorgänge ist ohne weiteres ersichtlich, wenn man sich das Verhalten des Spermiums bei der Befruchtung vergegenwärtigt; ob wir einigen anderen Teilprozessen

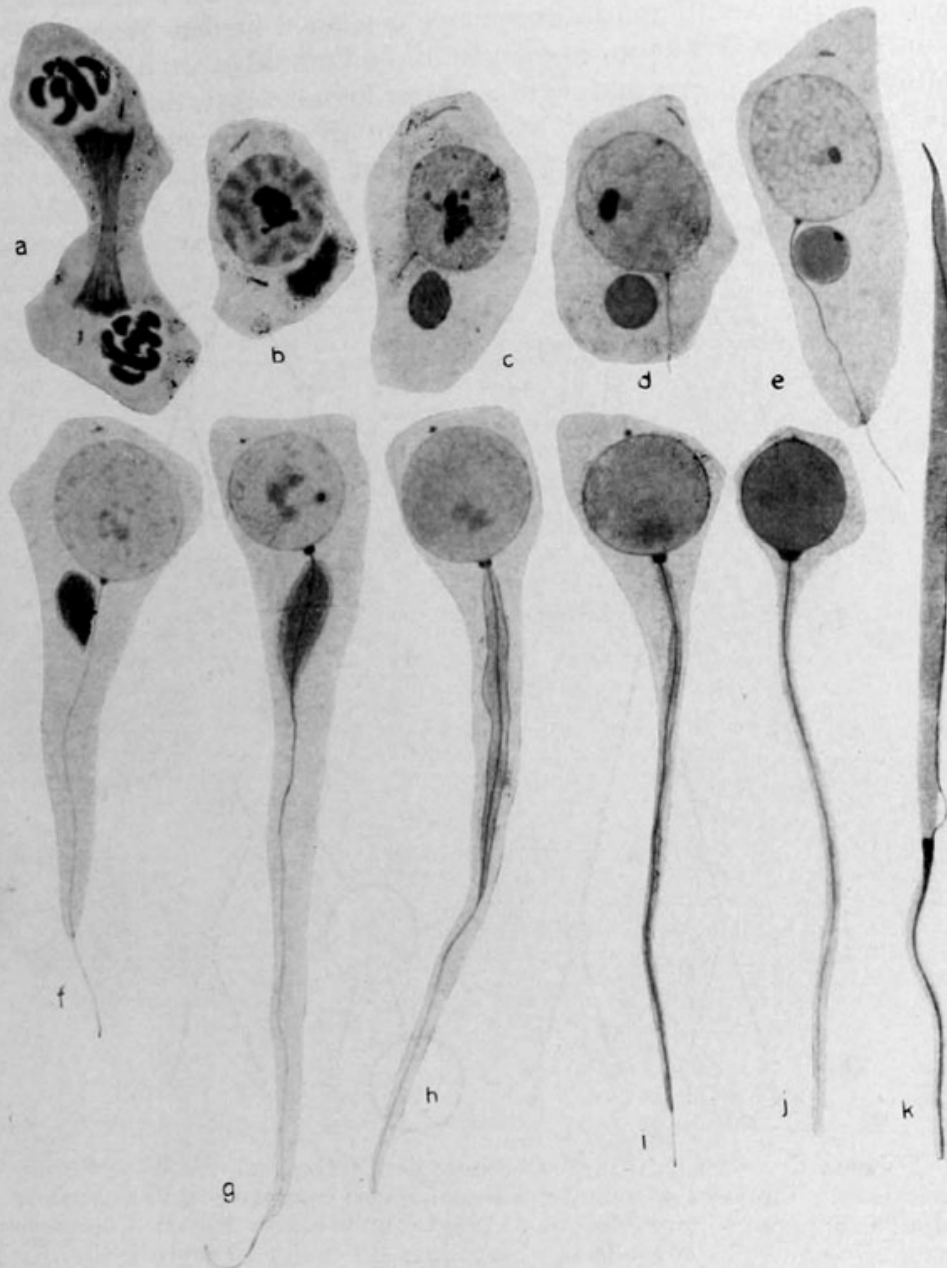


Abb. 94. *Stenobothrus lineatus*. Anfangsstadien der Spermiohistogenese.

a Telophase der zweiten Reifungsteilung. b—f Auswachsen des Achsenfadens vom proximalen Centrosom aus. Verklumpung der Mitochondrien (vgl. Abb. 138 t—w) zum sog. Nebenkern. h—k Umwandlung des Nebenkerns in die Hülle des Achsenfadens (es sind nur Vorder- teile von Spermatiden dargestellt). Wachstum des proximalen Centrosoms. NB. Diese Figurensérie schließt an die Abb. 138 an!

Vergrößerung 1000fach. Original aus HARTMANN 1925

der Spermiohistogenese (Umwandlung der Mitochondrien und des Golgiapparates) eine entsprechende Bedeutung zuschreiben dürfen, ist vorderhand noch fraglich;

1) Nur selten unterbleibt diese Umwandlung; so z. B. bei den Cladoceren, wo von einer richtigen Spermiohistogenese kaum die Rede sein kann (vgl. Abb. 88).

möglicherweise beschränkt sich ihre Rolle nur auf die Bildung von statischen¹⁾ motorischen und anderen im Dienste der Annäherung des Spermiums an das Ei und seiner Vereinigung mit diesem stehenden Differenzierungen.

Die wichtigsten aller dieser Formbildungsprozesse seien im folgenden kurz beschrieben.

Nach der zweiten Reifungsteilung rekonstruiert sich der Kern der Spermatide meist²⁾ in mehr oder minder typischer Weise und wandelt sich erst dann unter Struktur- und Formveränderungen in den sogenannten Kopf des Spermiums um. Die Formveränderungen sind aus den Abb. 94, 96—99 ersichtlich; die Strukturveränderung besteht in der Hauptsache in einer weitgehenden Homogenisierung des Karyoplasmas, die wahrscheinlich auch mit einer Gelatinierung verbunden ist; der Kopf des Spermiums ist meist relativ starr, stark lichtbrechend und färbt sich intensiv mit Kernfarbstoffen (Abb. 94, 96)³⁾.

Weit komplizierter ist das Verhalten der cytoplasmatischen Differenzierungen: der Centrosomen, der Mitochondrien und des Golgiapparats. Schon in jungen Spermatocyten kann man das Vorhandensein dieser Gebilde konstatieren (Abb. 64 a, 98 a, 136 f—i); in der Wachstumsperiode gehen verschiedene Veränderungen an ihnen vor sich, die wir wohl als Vorbereitung auf die Spermio-



Abb. 95. *Filaria papillosa* (Nematode). Reife Spermien.

a Mit Safranin gefärbt; im untern Ende sind fünf Chromosomen zählbar. „Nebenkern“ (Mitochondrienaggregat) dunkelgrau. *b* Mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Chromosomen verklumpt; dafür tritt die Zusammensetzung des „Nebenkerns“ aus Mitochondrien hervor.

Vergrößerung ca. 2750 fach. Nach MEVES 1915 a

histogenese deuten dürfen, und erst recht gilt das für die Veränderungen, die sich an ihnen während der Reifungsteilungen abspielen.

Wir beginnen mit den Centrosomen. Nach der zweiten Reifungsteilung teilt sich das Centrosom der Spermatide in den meisten Fällen in zwei Teile. Diese beiden Centrosomen können beisammen bleiben und schließlich in das sogenannte Mittelstück des Spermiums zu liegen kommen; oft aber bleibt nur das eine in der unmittelbaren Nähe des Kerns, während sich das andere⁴⁾ — oft unter erheblichen Formveränderungen und starkem Wachstum — an das distale Ende des Mittelstückes, oft aber auch in den Schwanzfaden begibt (Abb. 94, 96). In manchen Fällen scheinen Centrosomenderivate auch in den Kopf hineinzuwachsen. Bei den Geißelspermien entsteht schon auf sehr frühen Stadien dieser Umbildungsvorgänge in unmittelbarem örtlichem (wahrscheinlich aber auch

1) Z. B. bei den Spermien der Krebse und Schnecken (Abb. 90) (KOLTZOFF).

2) In manchen Fällen (z. B. bei vielen Nematoden) unterbleibt diese Rekonstruktion; die Chromosomen bilden dann ein ziemlich kompaktes Häufchen oder Klümpchen, welches sich erst nach der Befruchtung in einen Kern umwandelt (Abb. 95); gelegentlich kann man sogar im fertigen Spermium die Chromosomen zählen (z. B. bei *Filaria papillosa* und *Ancyracanthus cystidicola* [MULSOW]).

3) Außerdem dürften auch chemische Veränderungen mit all dem verknüpft sein (vgl. S. 15, Fußnote 3).

4) Welches sich nochmals teilen kann.

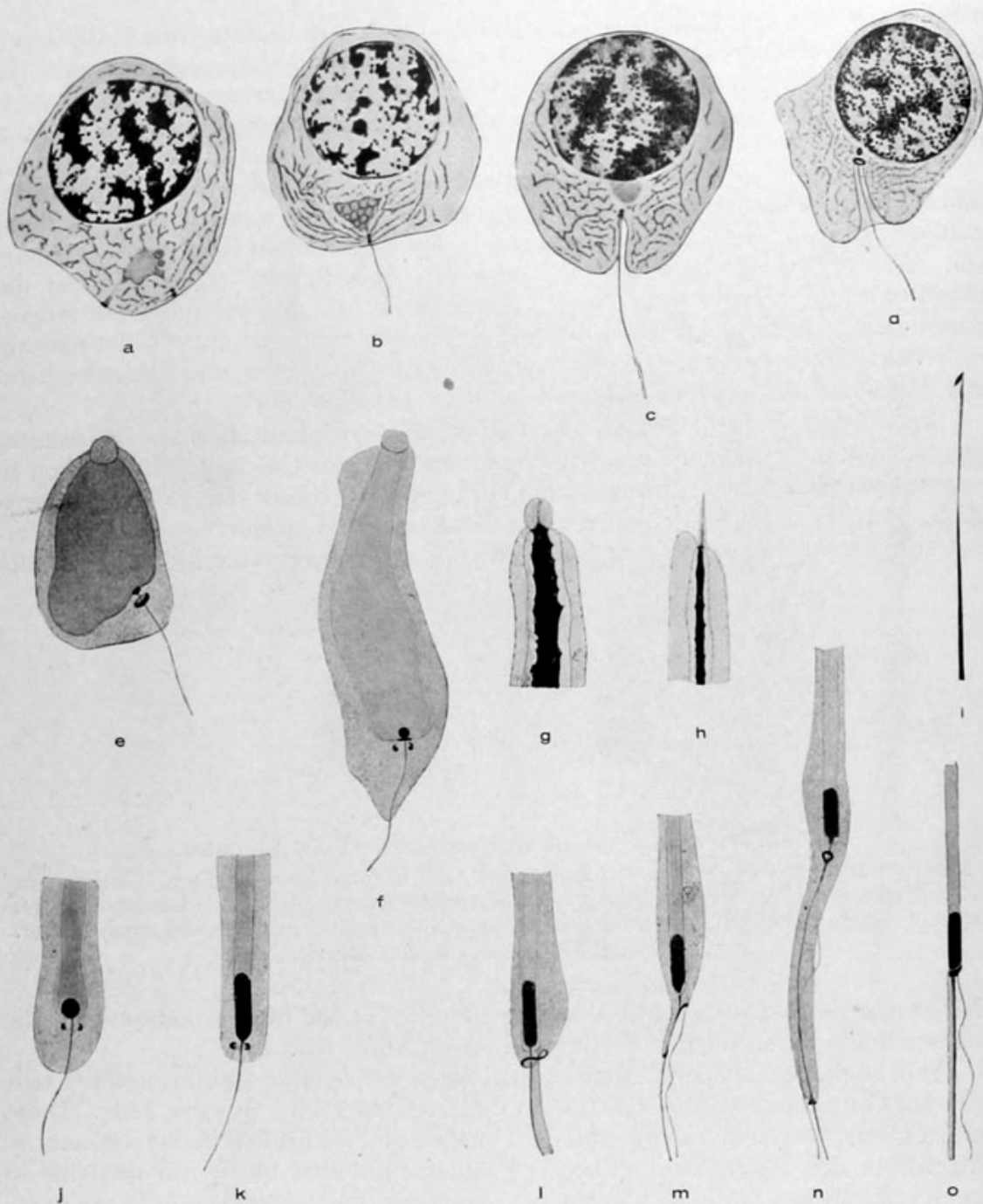


Abb. 96. *Salamandra maculosa*; Spermiohistogenese.

a Spermatide kurz nach dem Ende der zweiten Reifungsteilung; Centrosom geteilt (unten). *b* Auswachsen des Endfadens. *c, d* Annäherung der beiden Centrosomen (das distale hat sich auf *d* bereits in einen Ring umgewandelt) an den Kern. *e* Verdichtung des Karyoplasmas (durch die Fixierung übertrieben). *f* Streckung des Kerns; das Idiosom (Hülle des Centrosoms = Homologon des Golgiapparats) hat sich an das Vorderende begeben; das proximale Centrosom ist in den Kern eingedrungen. *g—i* Vorderenden von Spermatiden, die die weitere Ausbildung des Acrosoms (= Idiosom) und die Streckung des Kerns zeigen (*i*: Spitze eines reifen Spermiums). *j—o* Hinterenden von Spermatiden. *j—l* Umwandlung des proximalen Centrosoms in das Mittelstück. *l—m* Streckung des ringförmigen distalen Centrosoms. *m, n* Teilung des distalen Centrosoms in zwei Stücke, deren eines dem Achsenfaden entlang ans Hinterende des Spermiums wandert. *o* Mittelstück und proximaler Teil des Schwanzfadens eines reifen Spermiums. „*ax*“ = Achsenfaden, „*c*“ = Centrosom, „*k*“ = Keru (Kopf), „*m*“ = Mittelstück, „*s*“ = Idiosom und Acrosom (= Golgiapparat, vielleicht etwas artifizial verändert).

Vergrößerung ca. 1600fach. Nach MEVES 1897 b

morphogenetischem) Zusammenhang mit dem distalen Centrosom eine Geißel¹⁾, die bei vielen Formen später in Hauptstück und Endfaden gegliedert wird (und zwar dadurch, daß die Cytoplasmahülle des Achsenfadens (der hier, wie bei jeder Geißel, die Grundlage bildet) verdickt wird; in manchen Fällen enthält sie auch akzessorische Fibrillen [Abb. 84 D]). Bei den „Explosivpermien“ der Decapoden scheinen ebenfalls Centrosomenderivate an der Ausbildung des Explosionsmechanismus beteiligt zu sein (Abb. 99).

Bei der Schilderung des Verhaltens der Mitochondrien und des Golgiapparates kann ich mich unter Hinweis auf die Abbildungen 97 und 98 kürzer fassen. Denn die Bedeutung dieser Vorgänge ist uns (wie schon oben erwähnt) in den

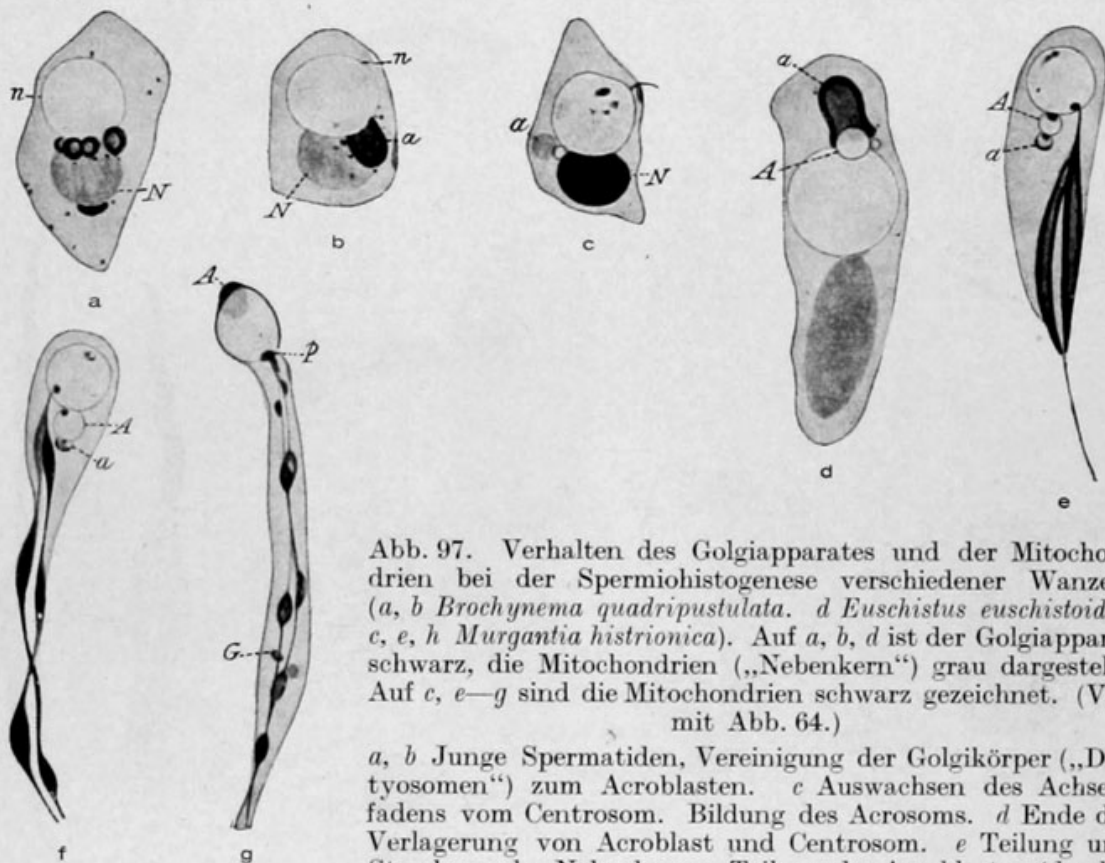


Abb. 97. Verhalten des Golgiapparates und der Mitochondrien bei der Spermiogenese verschiedener Wanzen. (a, b *Brochynema quadripustulata*. d *Euschistus euschistoides*. c, e, h *Murgantia histrionica*). Auf a, b, d ist der Golgiapparat schwarz, die Mitochondrien („Nebenkerne“) grau dargestellt. Auf c, e—g sind die Mitochondrien schwarz gezeichnet. (Vgl. mit Abb. 64.)

a, b Junge Spermatiden, Vereinigung der Golgikörper („Dicytosomen“) zum Acroblasten. c Auswachsen des Achsenfadens vom Centrosom. Bildung des Acrosoms. d Ende der Verlagerung von Acroblast und Centrosom. e Teilung und Streckung des Nebenkerne. Teilung des Acroblasten (der bei dieser Form nicht so groß wird, wie bei *Euschistus*) in Acrosom und Restkörper (der später ausgestoßen wird; hier noch als a bezeichnet). f, g Wachstum der Mitochondrienscheide. a = Acroblast, A = Acrosom, c = Centrosom, g = Restkörper des Acroblasten. n = Kern, N = Nebenkerne (Mitochondrienaggregat), p = „Pseudoblepharoplast“ (Centrosom?).

Vergrößerung ca. 1840fach. Nach BOWEN 1920 aus DEPDOLLA 1927

meisten Fällen gänzlich unbekannt. In manchen Fällen scheinen die Mitochondrien sich in statische Differenzierungen, in Stütz fibrillen umzuwandeln, welche den einzelnen Teilen des Spermiums ihre typische Form aufprägen²⁾; in anderen Fällen jedoch bleibt der größte Teil der Mitochondrien³⁾ an solchen Umwandlungen sicher unbeteiligt. Der Golgiapparat beteiligt sich in vielen Fällen ausschließlich an der Bildung des sogenannten Acroblasten (vgl. Abb. 97); ob

1) Manchmal auch zwei (z. B. bei manchen Turbellarien).

2) KOLTZOFF 1908 (Abb. 90).

3) Die sich in den Anfangsstadien der Spermiogenese zu einem dichten Aggregat vereinigen, welches den zwar irreführenden, aber gut eingebürgerten Namen „Nebenkerne“ führt (vgl. Abb. 94, 97, 98).

dieses Gebilde tatsächlich den Namen „Perforatorium“¹⁾ verdient, also das Einbohren des Spermiums in die Eioberfläche erleichtert, erscheint im Hinblick auf die weiter unten erwähnte Beteiligung des Eis an den eigentlichen Verschmelzungsvorgängen fraglich.

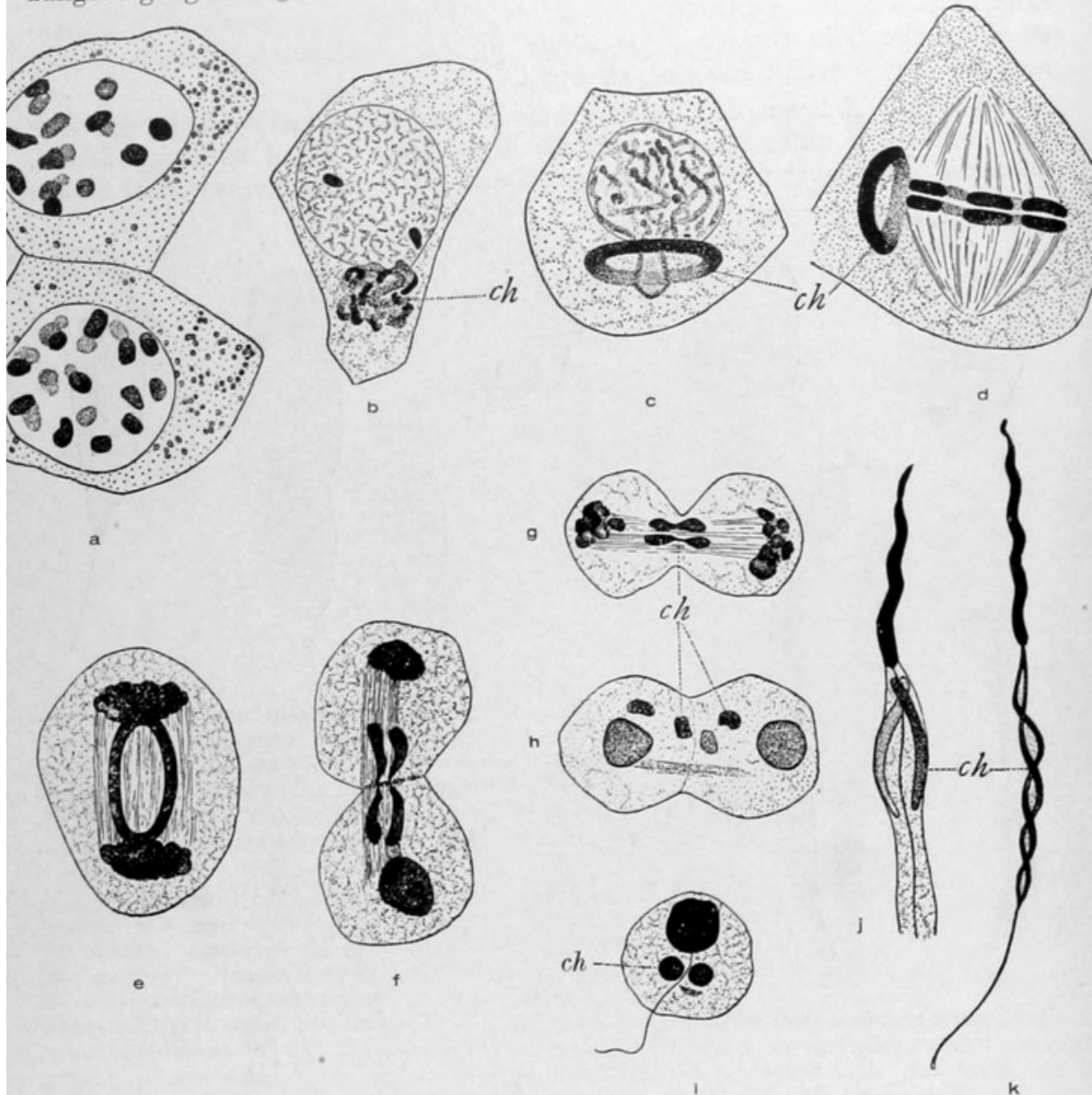


Abb. 98. Verhalten der Mitochondrien bei der Spermiogenese von *Centruroides* sp. (Skorpion). *a* Zwei Spermatogonien; Mitochondrien, klein, kugelförmig, zahlreich. *b* Spermatocyte (Leptotänstadium); Ansammlung der Mitochondrien (ch) um die Centrosphaere. *c* Spermatocyte (spätes Pachytänstadium); Verschmelzung der Mitochondrien zu einem Ring. *d* Metaphase. *e* Anaphase, *f* Telophase der ersten Reifungsteilung. Teilung des Rings und sein Zerfall in vier Stücke. *g*, *h* Frühe und späte Telophase der zweiten Reifungsteilung; Teilung der beiden Mitochondrienkörper. *i* Spermatide mit Achsenfaden; oben der Kern, darunter die beiden Mitochondrienkörper. *j*, *k* Streckung des Kerns, Auswachsen der Mitochondrienkörper zur Hülle des Achsenfadens.

Nach WILSON 1925.

Man hat früher geglaubt, daß das Spermium fast nur aus einem Kern besteht, weiß aber seit langem, daß dem nicht so ist. Das ausgebildete Spermium enthält nicht nur außer dem Kern eine beträchtliche Menge cytoplasmatischer

1) Wie es bei Wirbeltierspermien (Abb. 96) genannt wird.

Differenzierungen, sondern sicherlich auch einen dünnen Überzug undifferenzierten Cytoplasmas, dessen Vorhandensein man wohl nur selten konstatieren, nirgends aber in Abrede stellen kann. Nicht immer wird jedoch das gesamte

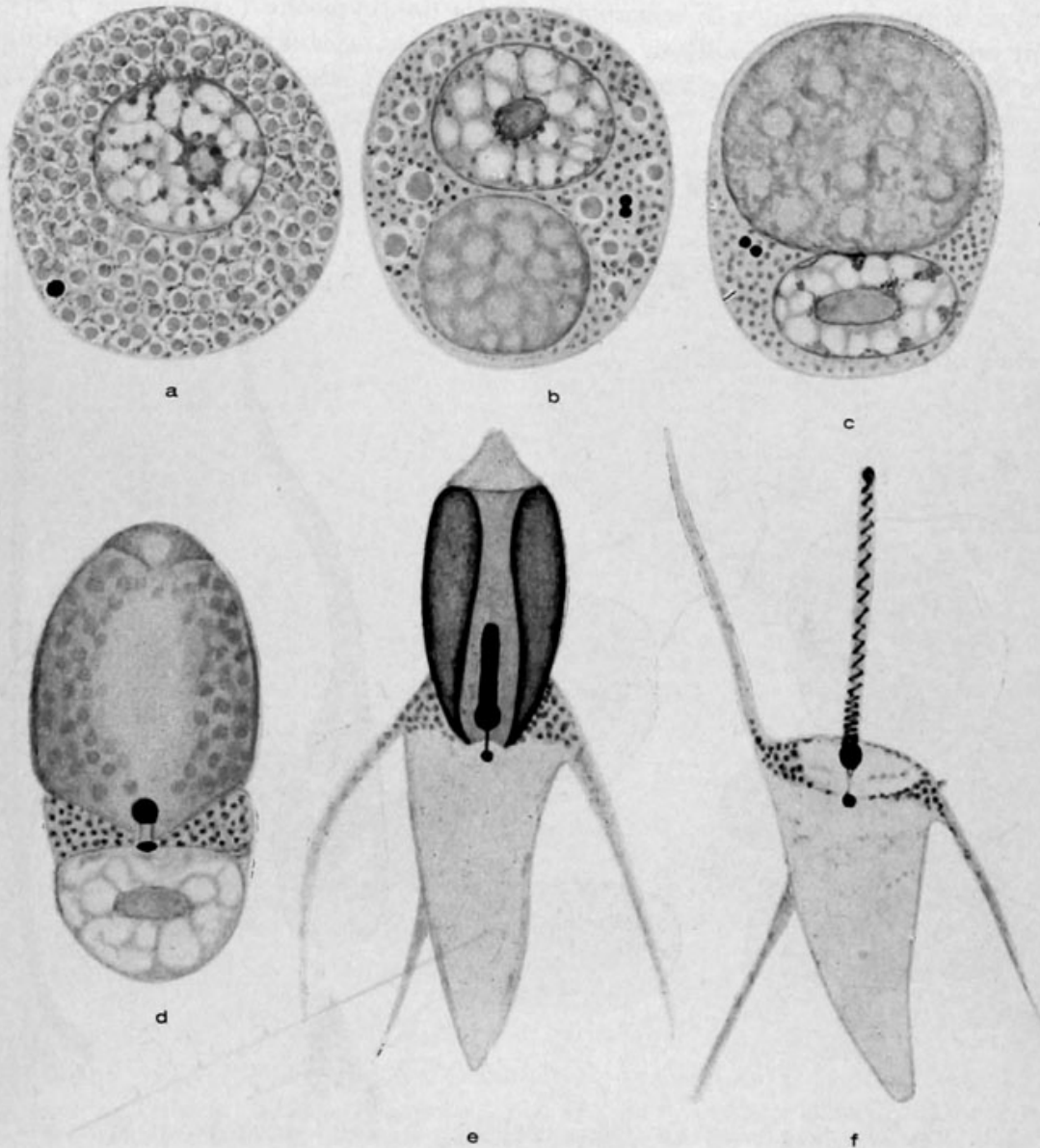


Abb. 99. Spermiohistogenese von *Pagurus striatus* (Crustacee).

a Junge Spermatide; im Cytoplasma sind die gelbgefärbten „Kapselkörner“ verstreut; links unten (vielleicht) das Centrosom. *b, c* Die Kapselkörner vereinigen sich zu einem Aggregat; die Mitochondrien (grau) sammeln sich zwischen diesem Aggregat und dem Kern an; das Centrosom ist als Doppelkörnchen deutlich sichtbar. *d* Teilung des Centrosoms. *e* Reifes Spermium im Längsschnitt, das distale Centrosom ist stäbchenförmig; gelb: die von den Kapselkörnern gebildete Chitinkapsel; darunter der blaßgraue, strukturlose Kern. Mitochondrien an der Basis der drei Fortsätze. *f* „Explodiertes“ Spermium; der Kapselinhalt ist verquollen (die Chitinmembran fehlt), das distale Centrosom offenbart seine Zusammensetzung aus einem Knopf und einer elastischen Spirale.

Vergrößerung 3500fach. Nach KOLTZOFF 1906 aus BUCHNER 1915

Cytoplasma der Spermatide bei der Spermiumbildung aufgebraucht; manchmal wird eine recht beträchtliche Portion desselben abgestoßen (z. B. bei den Nage-tieren [MEVES 1899]).

Oligo- und apyrene Spermien¹⁾

Bei manchen Prosobranchiern und Schmetterlingen werden normalerweise außer „richtigen“ befruchtungsfähigen Spermien auch noch atypische Spermien²⁾ gebildet. Man nennt diese oligo- oder apyren, je nachdem sie in ausgebildetem Zustand weniger Kernsubstanz³⁾ als das typische („eupyrene“) Spermium oder gar keine enthalten. Auf die oft recht absonderliche Entstehungsweise dieser atypischen Spermien kann hier nicht eingegangen werden (vgl.



Abb. 100. *Pygaera bucephala* (Schmetterling). Bildung der apyrenen Spermien. *a* Atypische Interkinese; die Chromosomen liegen einzeln in Bläschen. *b* Anaphase, *c* Telophase der zweiten Reifungsteilung. *d* Junge, *e* ältere Spermatide. *f* Vorderende eines noch nicht ganz fertigen Spermiums (die Chromosomenbläschen werden später ausgestoßen). Die schwarzen Klumpen auf *a*, *c*, *d* sind Mitochondrienaggregate.

Vergrößerung ca. 2300fach. Nach MEVES 1902 aus DEPDOLLA 1927

Abb. 100); um so mehr als es so gut wie sicher ist, daß sie bei der Befruchtung keine Rolle spielen. Wohl sind sie bei manchen Tieren imstande, in Eier ein-

1) Vgl. MEVES 1902, KUSCHAKEWITSCH, ANKEL, v. KEMNITZ 1914.

2) Abnorme Spermien kommen auch sonst ab und zu vor; z. B. entstehen bei Heuschrecken recht oft aus zwei- oder vierkernigen Spermatocyten, diplo- und tetraploide Spermien, die — ihrer Entstehung gemäß — auch zwei oder vier Mittelstückcentrosomen enthalten; auch diese Monstra sind wohl nicht befruchtungstüchtig.

3) D. h. vom Spermatocytenkern oder von den Chromosomen der Reifungsteilungen direkt ableitbare färbare Substanz; in umgewandelter „abgebauter“ Form kann die Kernsubstanz natürlich noch vorhanden sein.

zudringen¹⁾, aber offenbar nicht fähig, das Ei zur normalen Entwicklung anzuregen²⁾.

Das regelmäßige³⁾ Vorkommen der oligo- und apyrenen Spermien legte natürlich die Annahme nahe, daß ihr eine besondere Funktion zukommt; es ist nicht nur (bis jetzt wenigstens) nicht möglich gewesen, eine solche Funktion

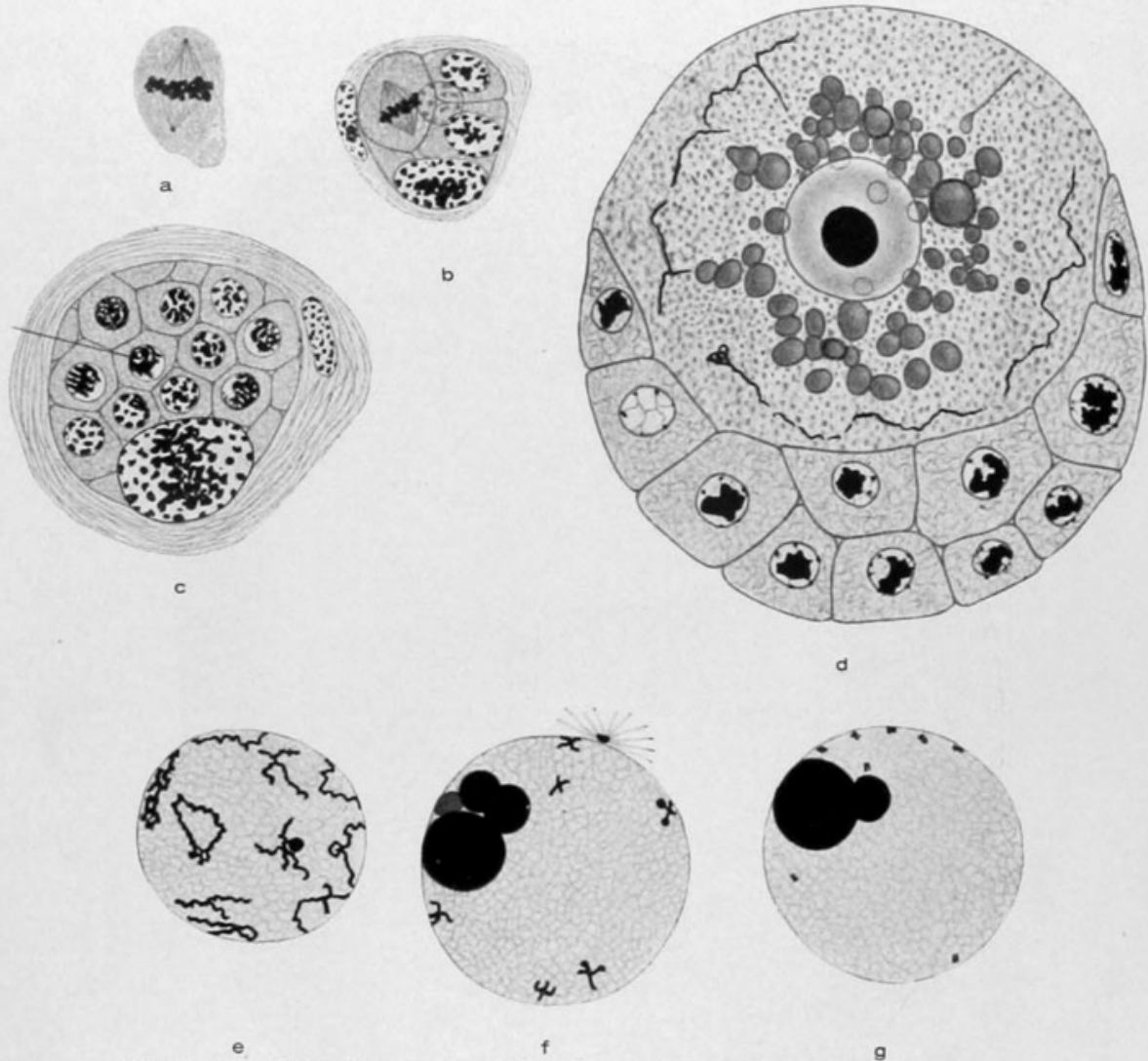


Abb. 101. *Piscicola geometra* (Hirudinee). Einige Stadien der Oogenese.

a Oogonie in Teilung. *b* Einige Oogonien haben sich zu einer „Nährkammer“, die von einer Bindegewebshülle umgeben ist, vereinigt. *c* Nährkammer, die Oogonien sind in die erste Wachstumsphase eingetreten (Buketstadium des Kerns). Eine (bindegewebige) Zwischenzelle (zu der der unten liegende große Kern gehört) ist in die Nährkammer eingedrungen. *d* Nährkammer; eine Oocyte hat sich enorm vergrößert; sie wird zum Ei, die übrigen werden als Nährzellen verbraucht. (Zweite Wachstumsperiode: im Cytoplasma der Oocyte werden verschiedene Einschlüsse abgelagert.) *e* Kern einer älteren Oocyte im Diplotänstadium, *f* desgl., noch älter. *g* Diakinesestadium; die winzigen Doppelstäbchen sind die Gemini.

a-c 1500fach, *d-g* 1080fach vergrößert. Nach JÖRGENSEN 1913 aus BUCHNER 1915 b

1) HYMAN 1922, 1925.

2) Vgl. GOLDSCHMIDT 1921: Stark intersexuelle Männchen (die also bereits in Umwandlung zum Weibchen begriffen sind) bilden nur apyrene Spermien; werden normale Weibchen von solchen Männchen (deren Kopulationsapparat noch völlig in Ordnung sein kann) begattet, so legen sie nicht entwicklungsfähige (also wohl unbefruchtete) Eier.

3) Das Zahlenverhältnis zwischen den typischen und atypischen Spermien scheint nach den Untersuchungen von GOLDSCHMIDT (1921) u. a. doch nicht so konstant zu sein, wie man früher annehmen zu dürfen glaubte.

festzustellen, sondern die Versuche von GOLDSCHMIDT (1917 a) haben wahrscheinlich gemacht, daß die atypischen Spermien Mißbildungen sind, die durch eine irgendwie (wahrscheinlich durch Milieufaktoren) bedingte Störung der Spermatogenese zustande kommen.

Es sei noch hier erwähnt, daß bei manchen Tieren zwei Größenkategorien von typischen Spermien vorkommen¹⁾; dies beruht wahrscheinlich auf dem

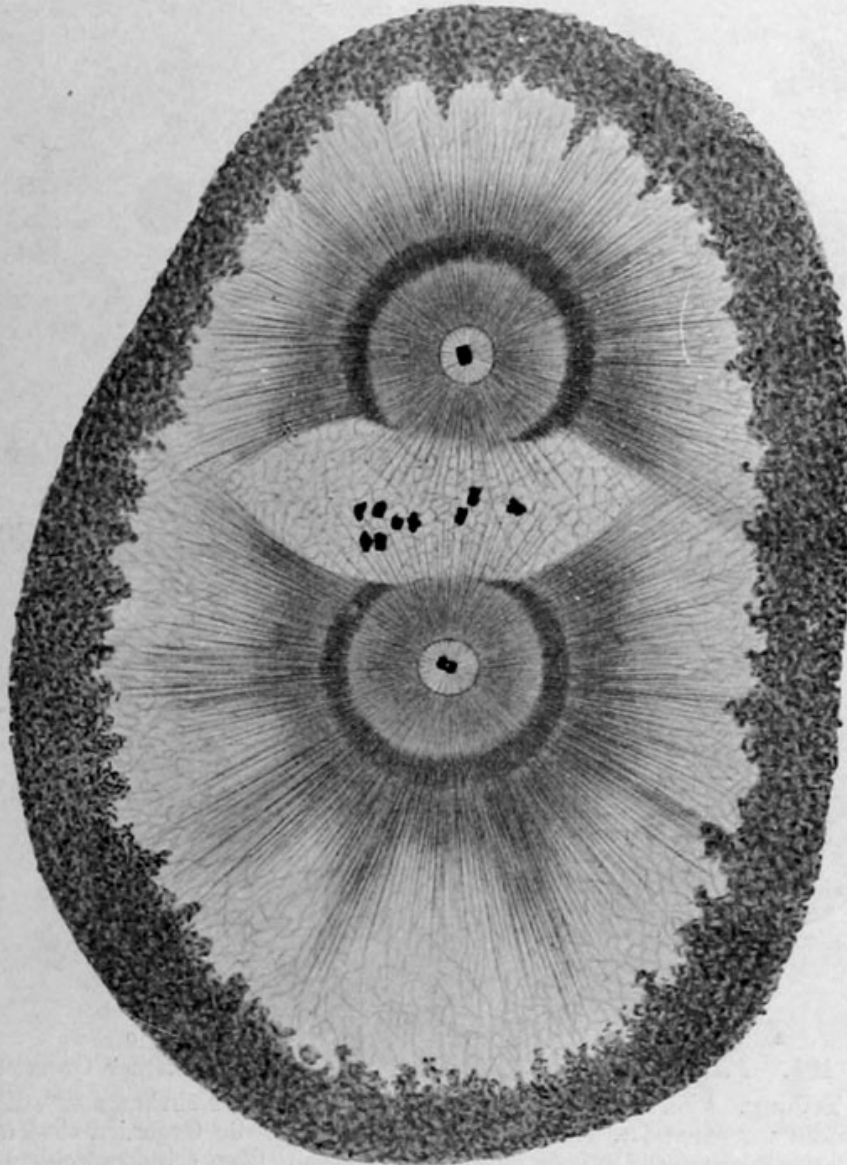


Abb. 102. *Piscicola geometra*. Erwachsene Oocyte im Bereitschaftszustand (Metaphase der ersten Reifungsteilung), in dem sie solange verharret, bis sie befruchtet wird.

Vergrößerung 1500fach. Nach JÖRGENSEN 1913 b aus BUCHNER 1915

verschiedenen Geschlechtschromosomenbestand der männchen- und weibchenbestimmenden Spermien²⁾.

Oogenese

Die Anfangsstadien der Oogenese sind denen der Spermatogenese sehr ähnlich. Auch im Oocytenkern spielt sich nach der letzten Oogonienteilung die Chromosomenkonjugation ab; während aber in der Spermatogenese die Reifungs-

1) FAUST 1913, GOODRICH 1916, WODSEDALEK, ZELENY & FAUST, ZELENY & SENEY.

2) Vgl. jedoch KRALLINGER 1927.

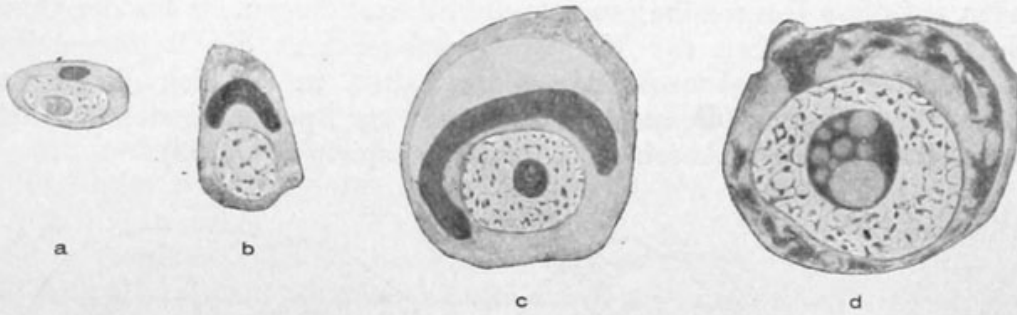


Abb. 103. *Pholcus phalangioides* (Spinne), verschieden alte Oocyten. Wachstum (*a—c*) und Auflösung des Dotterkerns (dunkelgrau).

Alle Figuren gleich stark vergrößert. Nach VAN BAMBEKE 1898 aus KORSCHULT-HEIDER

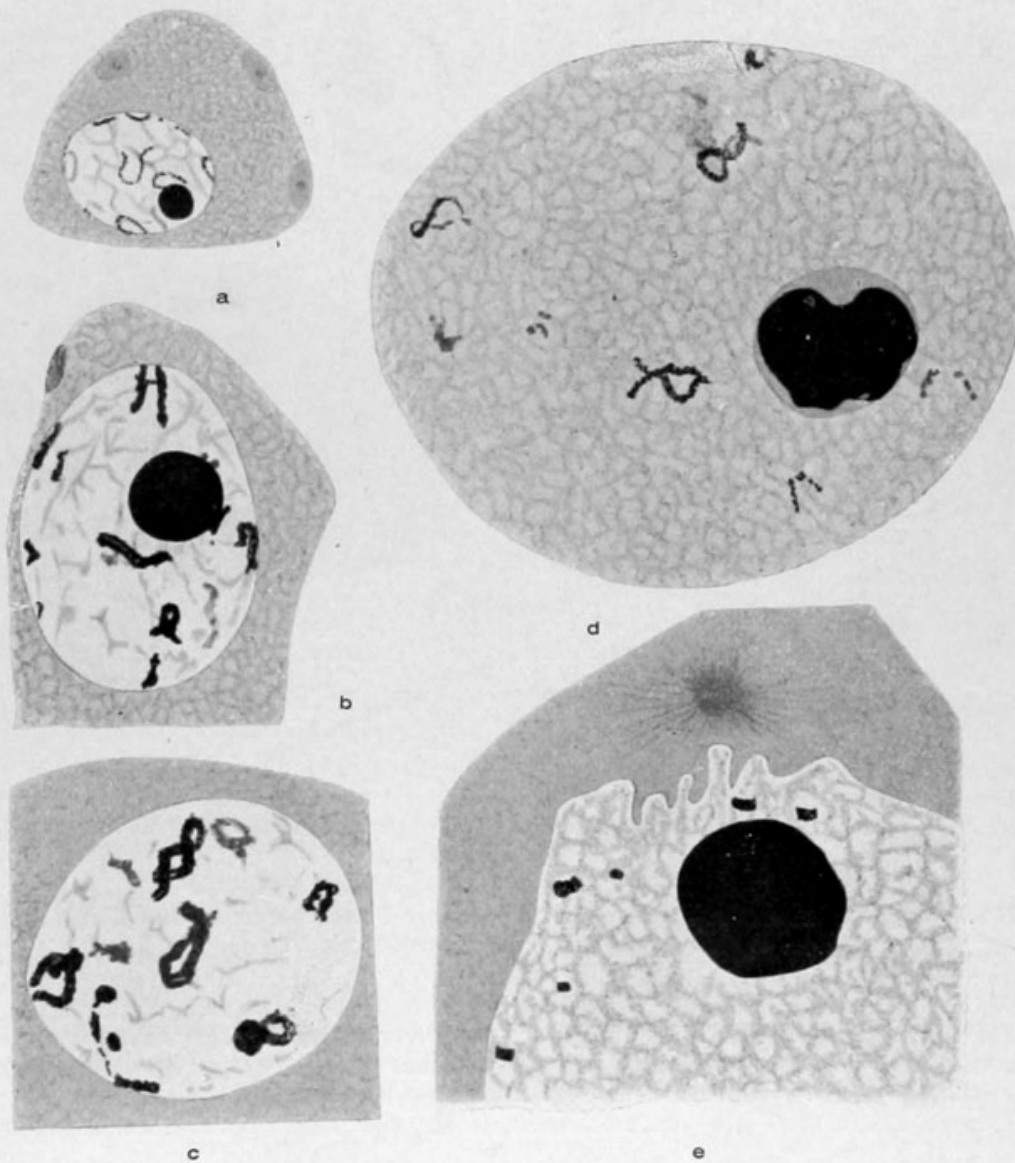


Abb. 104. *Asterias glacialis* (Seestern). Oocytenkerne in verschiedenen Stadien der zweiten Wachstumsperiode. Die Gemini bleiben stets deutlich sichtbar!

a Spätes Pachytänstadium. *b—d* Diplo- und Strepsitänstadium. *e* Diakinese; Auftreten der Centrosomen der Reifungsspindel. *a*: Ganze Oocyte, *d*: herausgezeichneter Kern, alles andere Ausschnitte.

Nach BUCHNER 1911 aus BUCHNER 1915

mehr in vielen Fällen unter der Mitwirkung von Hilfszellen, die in unmittelbarem Kontakt mit der Oocyte stehen: Nähr- und Follikelzellen (vgl. Abb. 101). Die Leistungen des Eis und dieser Hilfszellen gegeneinander abzugrenzen ist nicht leicht, oft wohl unmöglich.

Entsprechendes gilt für die Beantwortung der Frage nach der Rolle des Eicytoplasmas und des Eikerns während der zweiten Wachstumsperiode; haben wir es doch hier nur mit einem Teilproblem des allgemeinen Problems der Arbeitsteilung zwischen Cytoplasma und Kern zu tun.

Während man die Veränderungen, die das Eicytoplasma in der zweiten Wachstumsperiode durchmacht, nicht nur nicht ausreichend deuten, sondern auch nicht in allgemeingültiger Form kurz beschreiben kann¹⁾, sind uns die ent-

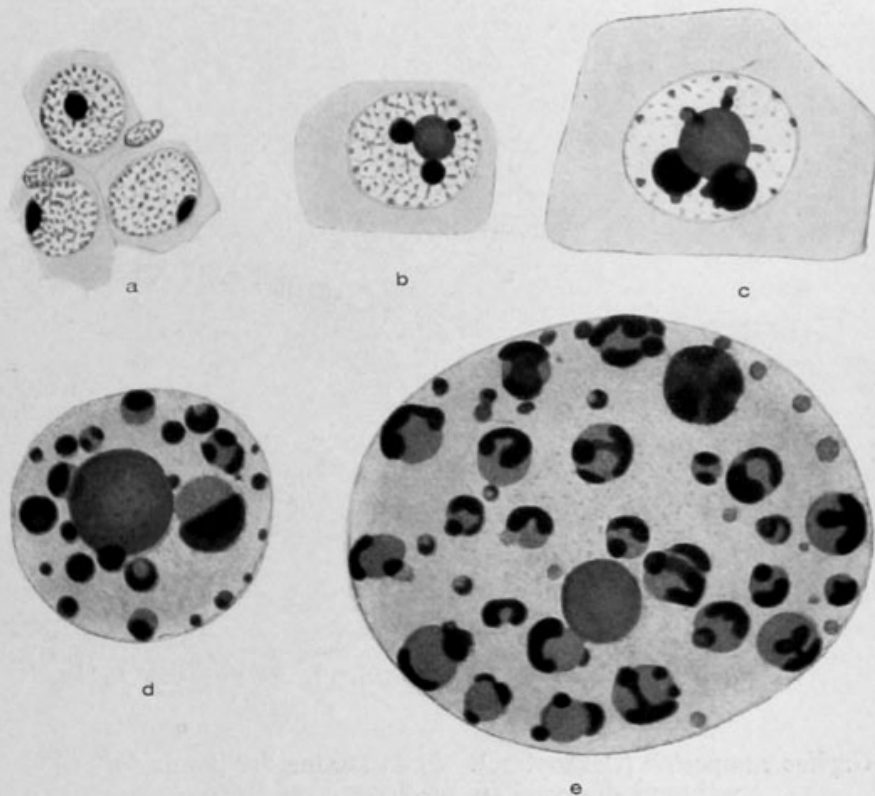


Abb. 107. *Patella coerulea* (Schnecke). Verhalten der Nukleolen während der Wachstumsperioden der Oocyte. *a—c* Ganze Oocyten, *d, e* Kerne.

a Drei junge Oocyten; Karyoplasma blau, Nukleolen rot. *b—d* Ältere Oocyten; Auftreten neuer (violetter) Nukleolen. *e* Differenzierung (von Mark- und Rindenschicht) der sekundären Nukleolen.

Vergrößerung 1000fach. Nach JÖRGENSEN 1913a aus BUCHNER 1915

sprechenden Vorgänge, die sich am Eikern abspielen, etwas zugänglicher; haben doch einige von ihnen eine große Rolle bei der Erörterung der Frage nach den Beziehungen zwischen Kern und Cytoplasma gespielt.²⁾

Fast ausnahmslos hält mit dem Wachstum des Cytoplasmas eine ungefähr proportionale Vergrößerung des Kernes schritt. Dieses Kernwachstum kommt

1) Ob und inwieweit der manchen Eiern eigentümliche Dotterkern (vgl. Abb. 103, wahrscheinlich das Äquivalent des „Idiosoms“ der Spermatozyten, also ein Konglomerat von Golgiapparat und Mitochondrien) seinen Namen wirklich verdient (also etwas mit der Dotterbildung zu tun hat) ist noch immer nicht bekannt.

2) Allerdings sind gerade diese Vorgänge (gemeint sind die Pseudopodien des *Dytiscus*-eikerns [KORSCHOLT 1889], die Orientierung von Substanzströmen zum Kern usw.) nur relativ selten beobachtet worden.

durch eine Vermehrung der Kerngrundsubstanz zustande; Fälle in denen die Gemini oder Tetraden (konjugierte Chromosomen) während der ganzen Wachstumsperiode sichtbar bleiben, zeigen dies aufs deutlichste (Abb. 104). Allerdings werden meist auch die Chromosomen von den Wachstumsveränderungen in Mitleidenschaft gezogen: sie werden in manchen Fällen nach vorausgehender Auflockerung ganz unsichtbar (Abb. 106), in anderen machen sie eigenartige Metamorphosen durch (Abb. 105: „Lampenbürstenchromosomen“). Und schließlich manifestiert sich die Aktivität des Kerns auch an den Nukleolen;

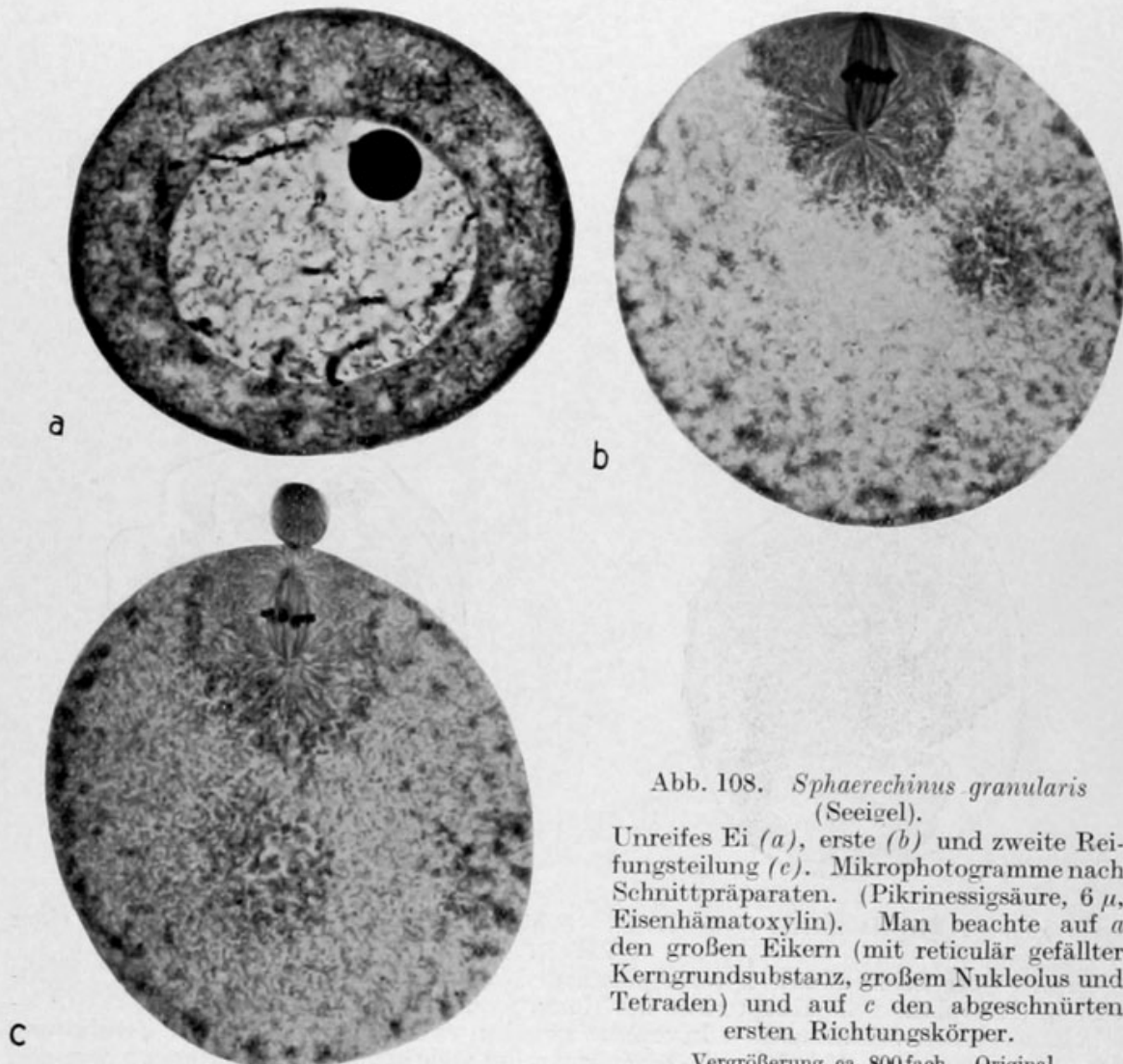


Abb. 108. *Sphaerechinus granularis*
(Seeigel).

Unreifes Ei (a), erste (b) und zweite Reifungsteilung (c). Mikrophotogramme nach Schnittpräparaten. (Pikrinessigsäure, 6 μ , Eisenhämatoxylin). Man beachte auf a den großen Eikern (mit reticulär gefällter Kerngrundsubstanz, großem Nukleolus und Tetraden) und auf c den abgeschnürten ersten Richtungskörper.

Vergrößerung ca. 800fach. Original

sie wachsen ebenfalls, erfahren in vielen Fällen eine gewaltige Vermehrung und machen alle möglichen Veränderungen durch¹⁾, die wir noch viel weniger deuten können, als alle anderen Kernveränderungen (Abb. 107).

Mit den Reifungsteilungen finden alle diese Veränderungen ihren Abschluß; und es stellt sich dann heraus, daß von dem ganzen Eikern nur²⁾ die Chromosomen (für uns sichtbar) auf den Vorkern übergehen (vgl. Abb. 108 a u. b); alles andere — die hypertrophierte Kerngrundsubstanz und die Nukleolen — gerät

1) Die immer wieder auftauchenden Angaben über Nukleolenemission vor der ersten Reifungsteilung sind mit derselben Skepsis zu betrachten, wie die über Chromatinemission.

2) Abgesehen von den in manchen Fällen vorkommenden intranukleären Centrosomen, deren intranukleäre Lage aber noch immer etwas problematisch erscheinen muß.

ins Cytoplasma und wird, wie man gewöhnlich sagt, resorbiert, d. h. es verschwindet^{1) 2)}.

Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir die Mehrzahl dieser Veränderungen des Kerns mit der Reservestoffspeicherung des Eis in Zusammenhang bringen (wenigstens ist dies der einzige Zusammenhang, den wir mit einiger Berechtigung konstruieren können; denn ob und inwieweit auch die Bildung der spezifischen Eiarchitektur mit morphologischen Kernveränderungen verknüpft ist, wissen wir nicht). Diese Annahme stützt sich in erster Linie auf die Tatsache, daß wir

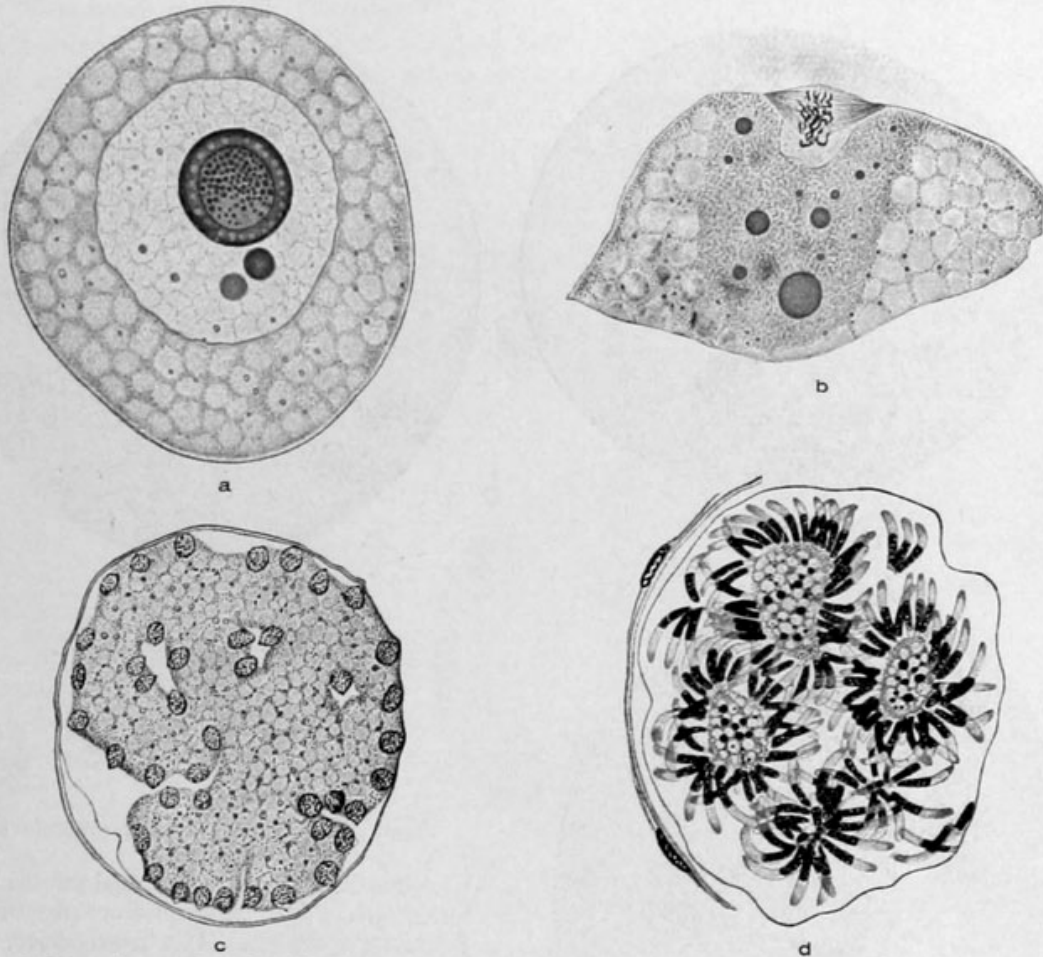


Abb. 109. *Aggregata eberthi* (Coccidium). Schizogonie (asexuelle Vielfachteilung einer Zelle!).

a Erwachsener Schizont mit hypertrophischem Kern (vgl. Abb. 82b). *b* „Erste“ Kernteilung (Metaphase); die Hauptmasse des Kerns wird vom Cytoplasma „resorbiert“ (Ausschnitt aus einem Schizonten). *c* Interphase zwischen zwei späteren Teilungen; Zerklüftung des Cytoplasmas (vgl. Abb. 27). *d* Abschnürung der stäbchenförmigen Merozoiten von den Restkörpern.

a, b 800fach, *c, d* 680fach vergrößert. Nach LÉGER & DUBOSCQ 1908 aus HARTMANN-SCHILLING 1917

ganz entsprechende Kernveränderungen (und auch denselben Abschluß derselben) bei Zellen antreffen, die — ohne Eizellen zu sein — darin mit Eizellen übereinstimmen, daß sie nach einer Periode gesteigerten Wachstums, in der

1) Auf dieser Tatsache basiert die Theorie des Chromatindualismus (des Gegensatzes zwischen Idio- und Trophochromatin, der ja im Kerndimorphismus der Ciliaten faktisch realisiert erscheint). Es ist jedoch noch niemals der Nachweis erbracht worden, daß das Trophochromatin aus Chromosomen entstanden ist, also den Namen Chromatin überhaupt verdient.

2) Daß in manchen Fällen die Nukleolen bis in späte Embryonalstadien hinein persistieren können, ist schon oben erwähnt worden.

Reservestoffe gespeichert werden, durch eine Serie rasch aufeinanderfolgender Teilungen „aufgeteilt“ werden (Gregarinengamonten und Coccidienschizonten¹⁾ und -mikrogametocyten). Der Kern eines erwachsenen Aggregataschizonten sieht dem eines tierischen Eis täuschend ähnlich, und wenn er sich zur „ersten“ Teilung anschickt, dann spielt sich dasselbe ab, wie bei der Reifeteilung eines Eis: Kerngrundsubstanz und Nukleolen werden vom Cytoplasma resorbiert und nur die Chromosomen bleiben übrig, und das, trotzdem es sich nicht nur um kein Ei handelt und auch um keine Reifungsteilung, sondern um eine „gewöhnliche“ agame Teilung (vgl. Abb. 109 mit Abb. 108 u. 111 a). Und bei

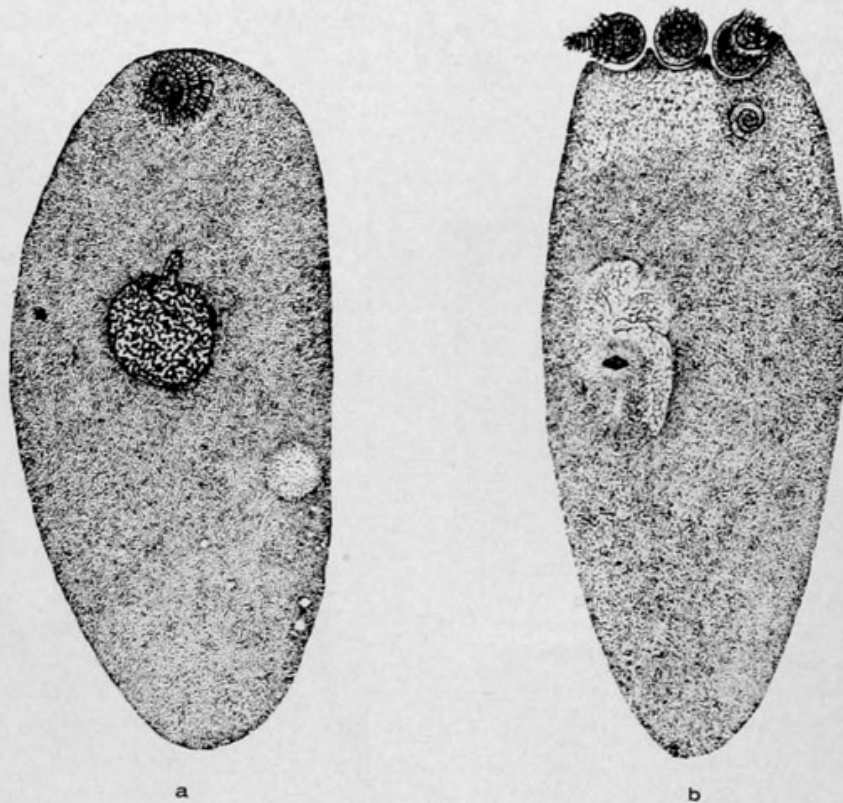


Abb. 110. *Stangeria paradoxa* (Cycadaceae). Längsschnitte durch befruchtete Eier. *a* Stadium der Kernverschmelzung; der kleine „Auswuchs“ des Eikerns ist ein Teil des in den Eikern eingedrungenen Spermakerns, vgl. Abb. 125. Im oberen Eipol liegt die abgeworfene Wimperspirale des Spermatozoids (vgl. Abb. 86). *b* Stadium der ersten „Furchungsteilung“. An Stelle des Synkaryons liegt eine winzige Spinde.; der Rest des Kerns ist zerflossen. Im oberen Eipol die abgeworfene Wimperspirale; darüber drei überzählige Spermatozoide. NB. Das befruchtungsreife Ei ist haploid; sein Riesenwuchs setzt erst nach der Reifungsteilung (der Makrosporenmutterzelle) ein.

Vergrößerung 42fach. Nach CHAMBERLAIN 1916

dem Ei der Cycadeen, dessen Riesenwuchs erst nach den Reifungsteilungen einsetzt, erfolgt dementsprechend der „Kollaps“ des hypertrophischen Kerns erst bei der ersten „Furchungsteilung“ (Abb. 110).

Weitere Stützen dieser Annahme einer Beziehung zwischen Reservestoffspeicherung und der typischen Kernveränderungen der zweiten Wachstumsperiode dürfen wir in der Parallele erblicken, die sich zwischen den Veränderungen der Nukleolen in manchen Drüsenzellenkernen und dem des wachsenden Eikerns ziehen läßt. Auch das so häufige Unsichtbarwerden der Chromosomen im wachsen-

1) Diese Fälle sind es auch, deren bloße Existenz alle Spekulationen, die eine Verknüpfung der zur Diskussion stehenden Veränderungen mit der spezifisch sexuellen (weiblichen) Differenzierung zum Ziel haben, ohne weiteres widerlegt.

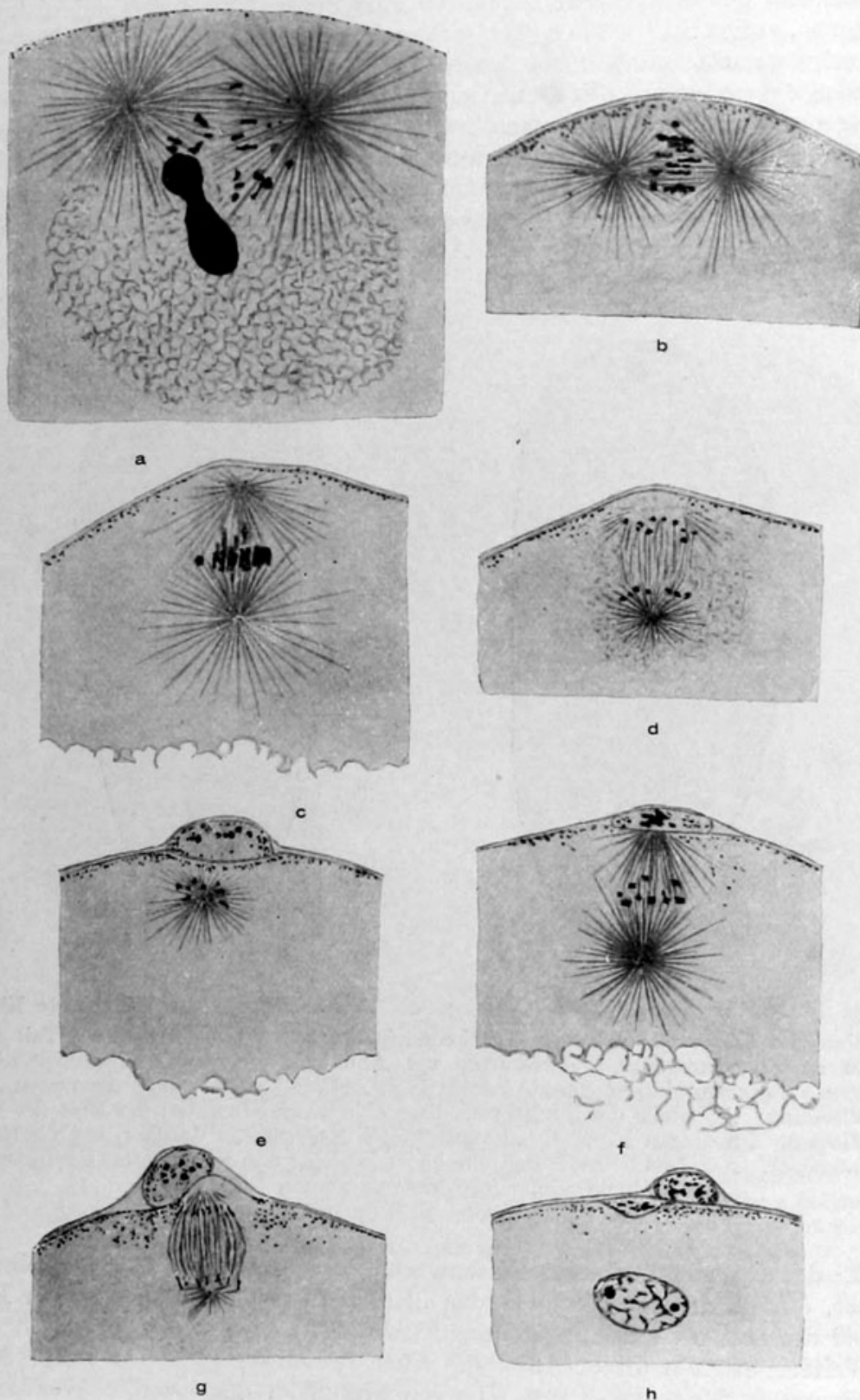


Abb. 111. *Asterias glacialis* (Seestern). Reifungsteilungen des Eis (Ausschnitte aus Eidurchschnitten), Vgl. mit Abb. 104 und 108.

a—d Erste Reifungsteilung. *a, b* Übergang zur Metaphase. *c* Metaphase. *d* Telophase, *e* Kurz nach der Abschnürung des ersten Richtungkörpers. *f, g* Zweite Reifungsteilung. *f* Metaphase. *g* Späte Anaphase. *h* Kurz nach der Abschnürung des zweiten Richtungkörpers, unten der reife Eikern.

den Eikern findet — unter demselben Gesichtspunkt betrachtet — in dem Aufgehen der Chromosomen in dem Ruhekern, also derjenigen „Phase“ des Kerns, in der er seine von uns gemutmaßte Funktion ausübt, seine Parallele.

Über das Verhalten der Centrosomen, der Mitochondrien und des Golgiapparates während der zweiten Wachstumsperiode ist nicht viel zu sagen: die Centrosomen entziehen sich meist der Beobachtung und scheinen bei der Reifeteilung mehr oder minder reduziert zu sein¹⁾. Die Mitochondrien erfahren wohl eine starke Vermehrung und sollen (nach der Annahme vieler Forscher) gleich dem Golgiapparat (Dotterkern) an der Bildung der Reservestoffe beteiligt sein.

Am Ende der zweiten Wachstumsperiode²⁾ bereitet sich der Eikern zur ersten Reifungsteilung vor; die Gemini werden — soweit sie verschwunden waren — sichtbar und kondensieren sich und in vielen Fällen treten auch Centrosomen

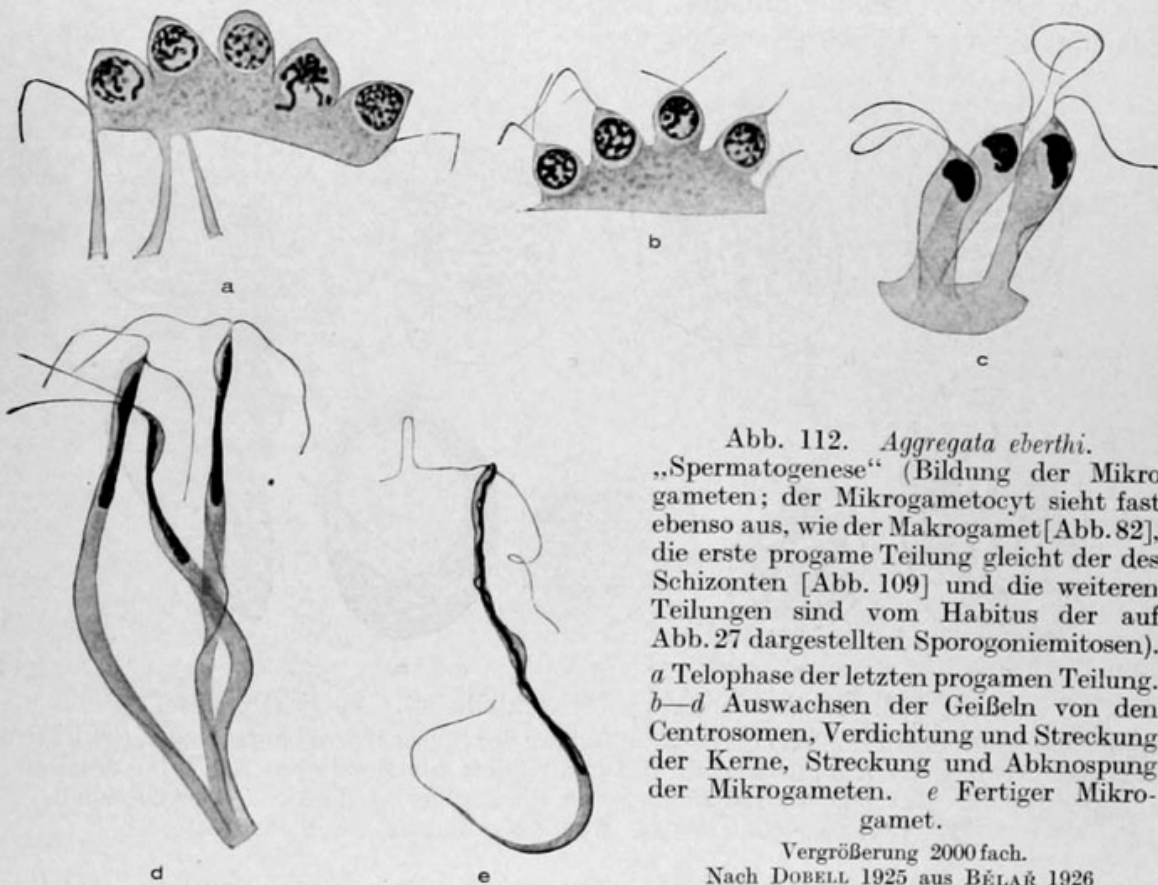


Abb. 112. *Aggregata eberthi*. „Spermatogenese“ (Bildung der Mikrogameten; der Mikrogametocyt sieht fast ebenso aus, wie der Makrogamet [Abb. 82], die erste progame Teilung gleicht der des Schizonten [Abb. 109] und die weiteren Teilungen sind vom Habitus der auf Abb. 27 dargestellten Sporogoniemitosen).
a Telophase der letzten progame Teilung.
b—d Auswachsen der Geißeln von den Centrosomen, Verdichtung und Streckung der Kerne, Streckung und Abknospung der Mikrogameten. *e* Fertiger Mikrogamet.

Vergrößerung 2000 fach.
 Nach DOBELL 1925 aus BÉLAŘ 1926

auf (die bei manchen Formen aus dem Kerninnern stammen sollen). Wenn sich nun die Spindel bildet, so nehmen an ihrem Aufbau, wie schon erwähnt, nur die Chromosomen und ein ganz kleiner Teil der Kerngrundsubstanz teil; der Rest des Eikerns wird vom Cytoplasma resorbiert.

Die beiden Reifungsteilungen liefern in vielen Fällen vier den Abkömmlingen der Spermatocyte äquivalente, aber ungleichgroße Zellen: das reife Ei und die

1) Man darf dies aus der Tonnenform vieler Eireifungsspindeln (also dem [scheinbaren?] Fehlen von Centrosomen) und aus dem Umstand, daß viele Eier sich zwar normalerweise ohne Befruchtung nicht weiter entwickeln, wohl aber, wenn sie durch irgendein Agens dazu veranlaßt werden. Da aber bei dieser parthenogenetischen Entwicklung Centrosomen auftreten, so muß man — wenn man an der Kontinuität der Centrosomen festhält — annehmen, daß diese Centrosomen von dem inaktiven Eicentrosom abstammen.

2) Daß die Reifungsteilungen nicht in allen Fällen den Abschluß der zweiten Wachstumsperiode bilden, wurde schon oben erwähnt; als eine dieser Ausnahmen sei das Dauereier der Rotatorien angeführt, welches auch nach erfolgter Befruchtung noch weiterwächst.

drei meist um vieles kleineren¹⁾ Richtungskörper (vgl. Abb. 108, 111). Die zweite Reifungsteilung des ersten Richtungskörpers unterbleibt jedoch sehr oft; gelegentlich werden auch überhaupt keine Richtungskörper abgeschnürt, sondern die zwei oder drei Kerne, die ihnen entsprechen, degenerieren im Cytoplasma des Eis (z. B. bei manchen Insekten, vgl. Abb. 69, 131).

Bei den meisten Tieren ist die Stelle, an der die Richtungskörper gebildet werden (resp. die Reifungsteilung abläuft), mehr oder weniger streng fixiert (Abb. 69, 80, 130) und man kann damit mit Recht bezweifeln, daß es überhaupt Eier gibt, bei denen die Richtungskörper normalerweise an jeder Stelle der Eioberfläche gebildet werden können. Zumal, wenn wir bedenken, daß wir es hier mit der rätselhaften Ordnung des Eicytoplasmas zu tun haben; denn daß die Fixierung der Stelle, an der die Richtungskörper gebildet werden, nicht nur von der Dotterverteilung abhängt, zeigt das Verhalten von Eiern, deren Dotter gleichmäßig verteilt ist (Nematoden).

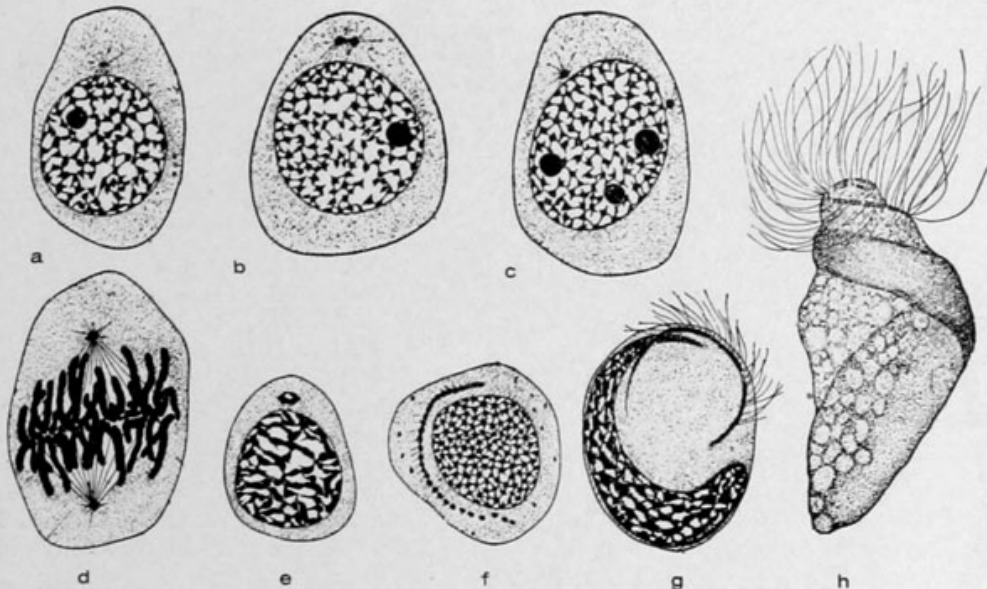


Abb. 113. *Equisetum arvense* (Schachtelhalm). Spermatogenese.

a—e Pro-, Meta- und Telophase der letzten Teilung der Spermatozoidmutterzellen (ist keine Reduktionsteilung!). f, g Auswachsen des Centrosoms zur Basalleiste der Wimperspirale; der Kern streckt sich parallel zu dieser in die Länge. h Fertiges Spermatozoid.

Vergrößerung ca. 1900fach. Nach SHARP 1912 aus SHARP 1926

In der Regel gehen die Richtungskörper oder -kerne zugrunde; in manchen Fällen (in denen eine Abschnürung von Richtungskörpern unterbleibt), entwickeln sie sich jedoch normalerweise²⁾ weiter. Das schönste Beispiel dieser Art stellt die sogenannte Trophamnionbildung mancher parasitischen Hymenopteren dar; ein Vorgang, den man fast als tierische Endospermibildung bezeichnen könnte³⁾. Die drei Polkerne verschmelzen hier zu einem Kern, aus dem durch eine Reihe von Teilungen eine große Anzahl von Kernen entsteht, welche sich

1) Als Ausnahmen seien die recht häufig vorkommenden abnormen Riesenrichtungskörper mancher Mollusken und Turbellarieneier (die sogar befruchtet werden und sich zu Larven entwickeln können; vgl. WILSON 1925, S. 494) erwähnt (vgl. FRANCOU 1897, LAMS 1909); auch die parthenogenetischen Eier der digenen Trematoden bilden ähnliche große Richtungskörper (CARY).

2) Daß die Richtungskörper auch dort, wo sie für gewöhnlich zugrunde gehen, doch unter Umständen entwicklungsfähig sind, zeigt ihr Verhalten bei gewissen Abarten experimentell induzierter Parthenogenese (vgl. Abb. 134).

3) SILVESTRI, PATTERSON.

in der einen Eihälfte verteilen; während die andere Eihälfte sich in Embryonalzellen umwandelt (nicht in Embryonen; denn diese entstehen erst aus den „Keimkugeln“, in die der vom Ei gelieferte Embryonalzellhaufen zerfällt), entsteht aus dem Eiteil, in dem die Abkömmlinge der Polkerne liegen, ein Syncytium, welches den Haufen von Embryonalzellen umgibt und später zwischen die einzelnen Embryonen eindringt und sie zu einem großen Ballen vereint. In anderen Fällen kommt es zu einer entsprechenden (wenn auch andersartigen) Verwendung der Richtungkörper; bei *Pseudococcus citri* verschmelzen z. B. beide Richtungkörper zu einem triploiden Kern, dessen Abkömmlinge (deren Chromosomen-

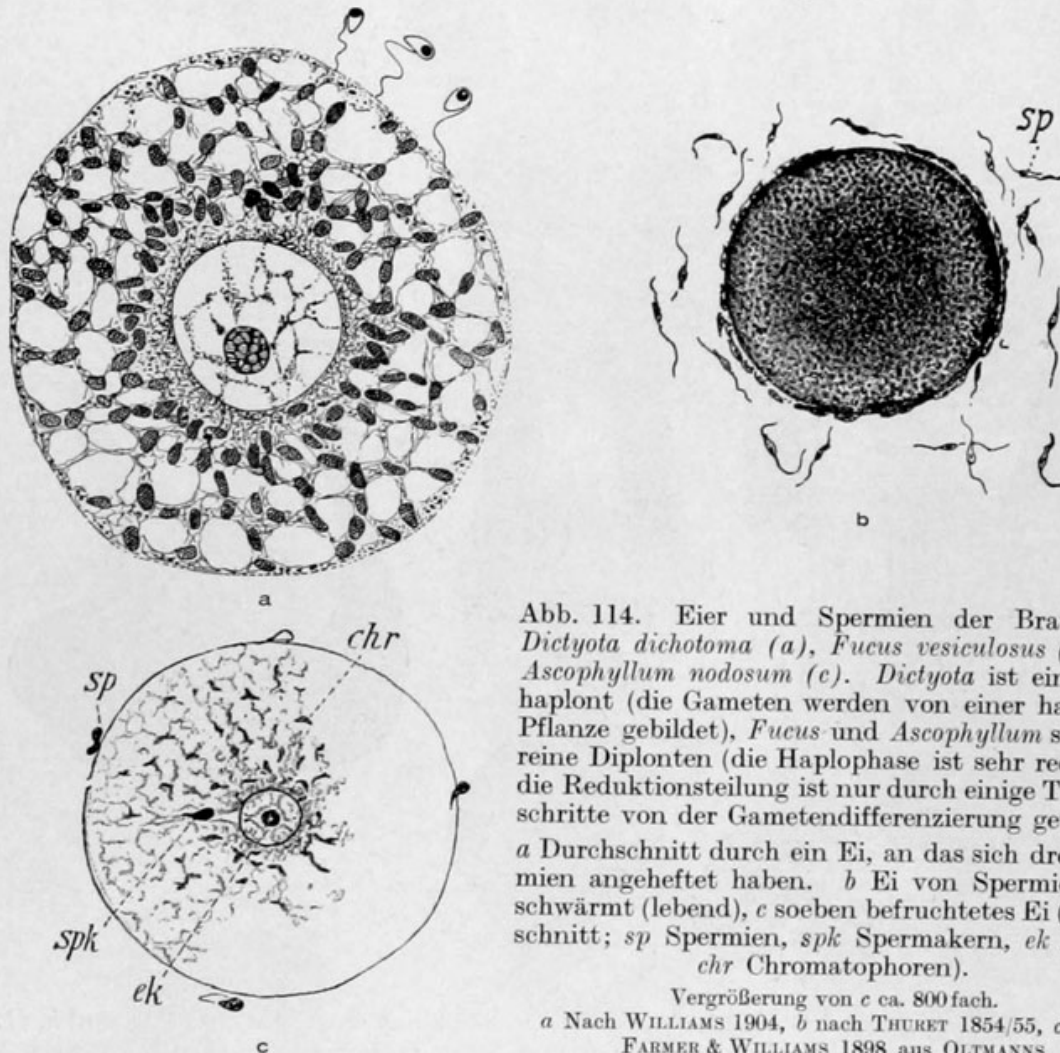


Abb. 114. Eier und Spermien der Braunalgen *Dictyota dichotoma* (a), *Fucus vesiculosus* (b) und *Ascophyllum nodosum* (c). *Dictyota* ist ein Diplohaplont (die Gameten werden von einer haploiden Pflanze gebildet), *Fucus* und *Ascophyllum* sind fast reine Diplonten (die Haplophase ist sehr reduziert; die Reduktionsteilung ist nur durch einige Teilschritte von der Gametendifferenzierung getrennt). a Durchschnitt durch ein Ei, an das sich drei Spermien angeheftet haben. b Ei von Spermien umschwärmt (lebend), c soeben befruchtetes Ei (Durchschnitt; sp Spermien, spk Spermatiden, ek Eikern, chr Chromatophoren).

Vergrößerung von c ca. 800 fach.

a Nach WILLIAMS 1904, b nach THURET 1854/55, c nach FARMER & WILLIAMS 1898 aus OLTSMANN

bestand noch weiter erhöht wird) zu den Kernen von Riesenzellen werden, die mit den intracellulären Symbionten in Beziehung treten¹⁾.

Ein Gegenstück zum Spermidiemorphismus bildet der manchen Tieren²⁾ eigentümliche Eidimorphismus, doch haben wir es hier nicht mit einer pathologischen, sondern mit einer normalen Erscheinung zu tun. Es gibt zwei Arten von Eidimorphismus; der eine besteht darin, daß die von verschiedenen Weibchengenerationen produzierten Eier sich voneinander unterscheiden³⁾, die

1) SCHRADER 1923 b.

2) Rotatorien, Cladoceren, manche Turbellarien, *Dinophilus*, Spinnen (MONTGOMERY 1907).

3) So liefern die „amiktischen“ Weibchen der Rotatorien nur obligatorisch parthenogenetische Eier, die miktischen Weibchen hingegen befruchtungsempfängliche Eier, die aber parthenogenetisch entwicklungsfähig sind (und dann zu Männchen werden).

Eier ein und desselben Weibchen jedoch untereinander gleich sind. Dies finden wir bei heterogonen Tieren (Rotatorien); bei den Turbellarien, denen Eidimorphismus zukommt, kann zwar ein und dasselbe (?) Weibchen die verschiedenen Eisorten (Sommer- und Wintereier) produzieren, doch nur in

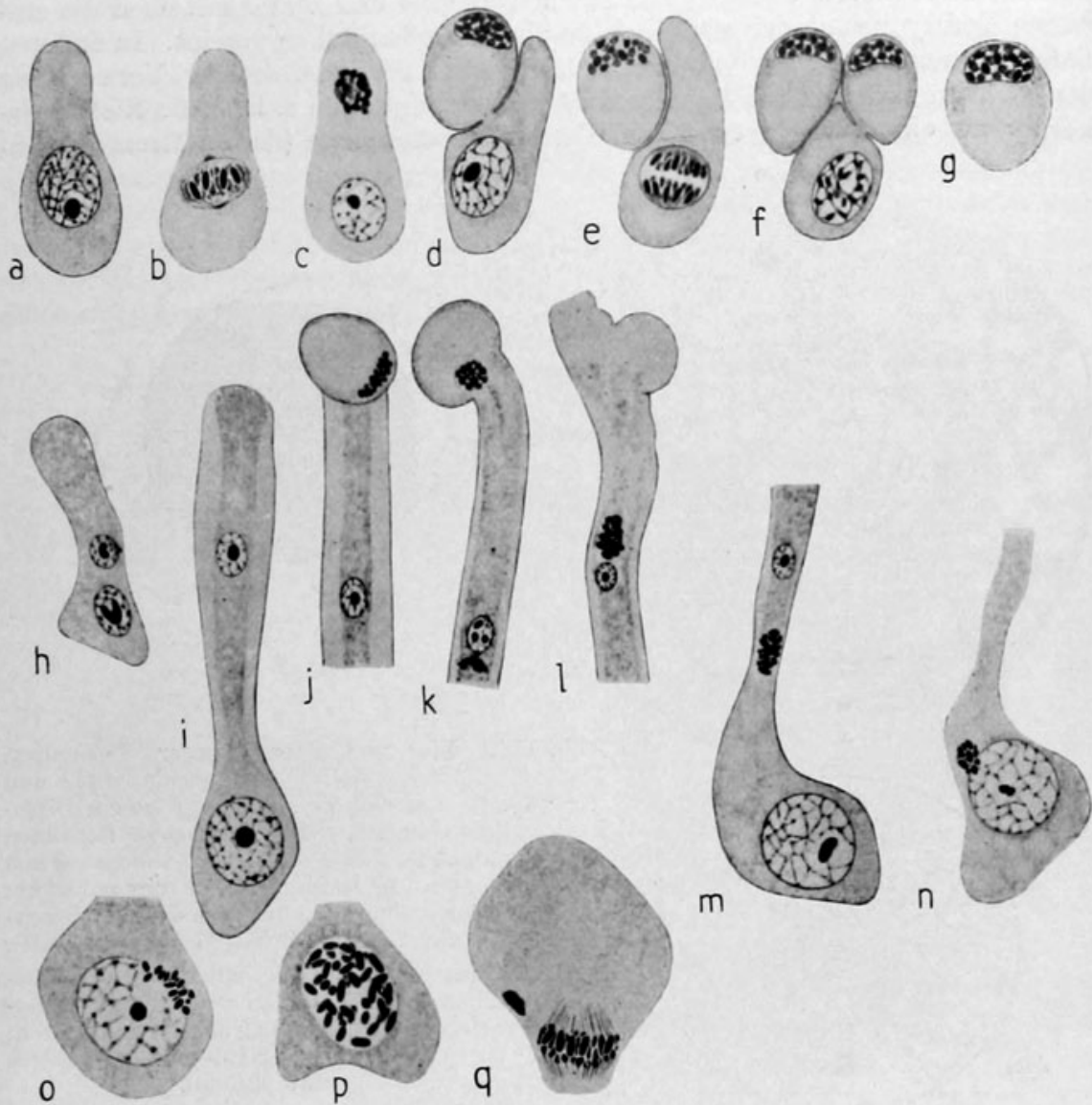


Abb. 115. *Polysiphonia violacea* (Rhodophyceae). Entwicklung der Gameten (a—g und h, i), Befruchtung (j—o) und erste metagame Teilung (p, q) der Zygote (aus der sich ein Sporophyt entwickelt).

a Spermatiummutterzelle. b—d Abgliederung eines Spermiums, e, f Abgliederung eines zweiten Spermiums, g reifes Spermium (= geißellooses Spermium). h Junges Carpogon (= Komplex von Ei- und Hilfszelle), unten der Eikern. i Reifes Carpogon, der lange Fortsatz ist das sog. Trichogyn. j Trichogyn mit angeheftetem Spermium. k Verschmelzung des Spermiums mit dem Trichogyn. l, m Der in eine Chromosomengruppe umgewandelte männliche Vorkern wandert auf den Eikern zu (l Stück des Trichogyns, m Basalteil des Carpogons). n, o Karyogamie. p, q Pro- und Metaphase der ersten metagamen Teilung.

Nach YAMANOUCHI 1906

verschiedenen Gelegen (also nicht gleichzeitig). Diese Art von Eidimorphismus beruht auf einer Verschiedenheit der inneren Konstitution der Eier sowohl wie auf einer Verschiedenheit in der Ausbildung der Eihüllen.

Die zweite Form des Eidimorphismus kann man als sexuellen Eidimorphismus bezeichnen. Er besteht darin, daß ein und dasselbe Weibchen zwei Ei-

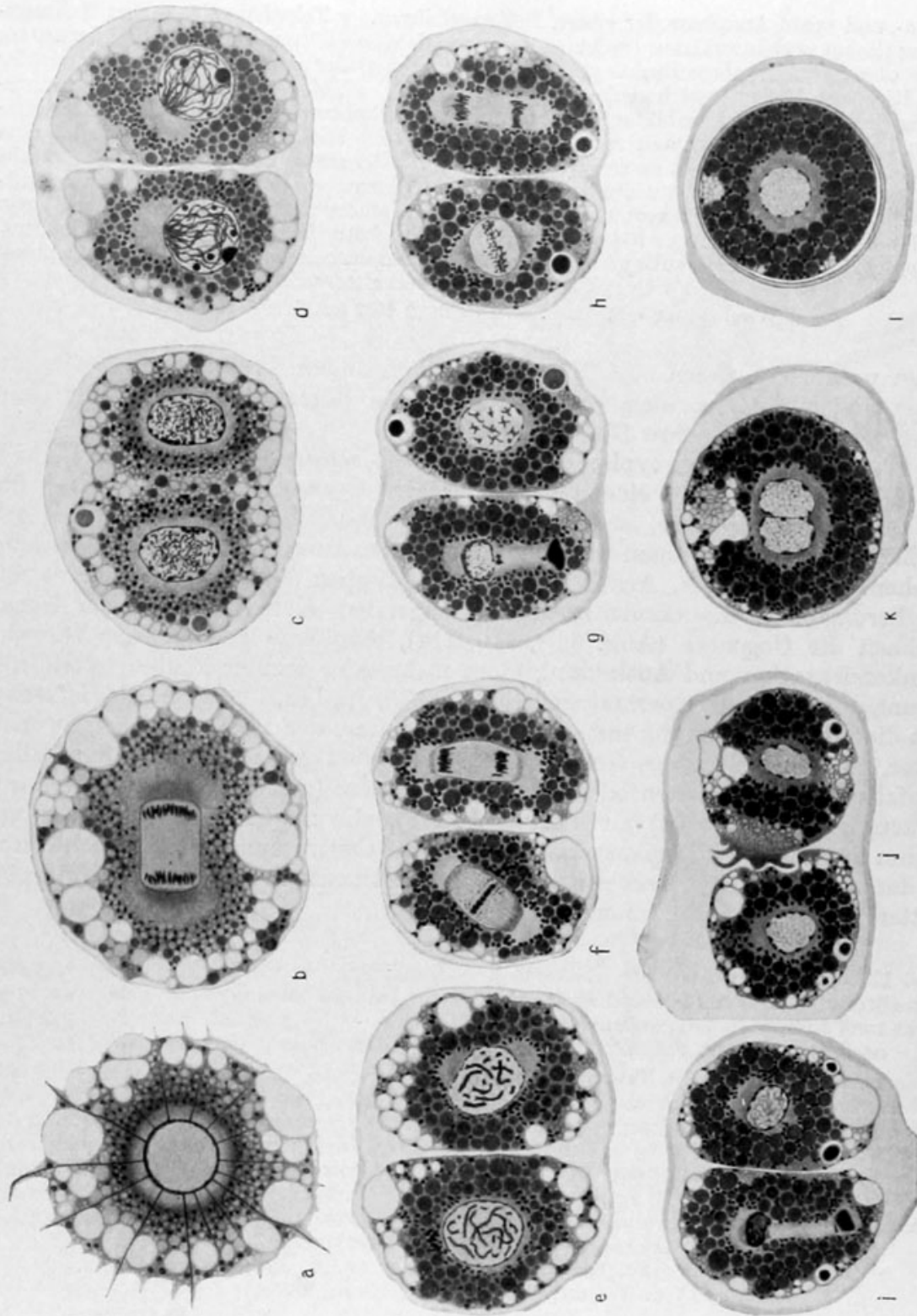


Abb. 116. *Actinophrys sol* (Heliozoon). Überblick über den Verlauf der (pädogamen) Befruchtung. (Nach Schnittpräparaten.)

a—c Gamonten. *d—j* Gametenpaare. *k, l* Zygoten.

a Umwandlung des vegetativen Individuums in den Gamonten; die Axopodien werden eingezogen, ihre Achsenstäbe resorbiert. *b* Telophase der progamen Teilung; der Gamont beginnt eine Gallerthülle abzuscheiden. *c* Beginn der progamen Plasmotomie; Kerne in prämeiotischer Interphase. *d* Kurz nach dem Ende der progamen Plasmotomie (die ein Gametenpaar liefert), Bukettstadium der Kerne. *e* Späte Prophase (links Strepsitän, rechts Diakinese; der eine [♂] Gamet eilt in seiner Entwicklung dem andern meist etwas voraus).

f Meta- und späte Anaphase der ersten Reifungsteilung. *g* Telophase der ersten Reifungsteilung (links) und Interkinese (rechts); der erste Richtungskörper (-kern) liegt links unten, rechts oben. *h* Metaphase (links) und Anaphase (rechts) der zweiten Reifungsteilung (der erste Richtungskörper liegt in jedem Gameten unten). *i* Telophase der zweiten Reifungsteilung (links) und Vorkernbildung (rechts); der erste Richtungskörper liegt im linken Gameten links unten, im rechten rechts unten; der zweite Richtungskörper liegt im linken Gameten links unten, im rechten links unten. *j* Der männliche Gamet (rechts) streckt ein Pseudopodium nach dem weiblichen (dessen Ektoplasma vor dem Pseudopodium zurückweicht) aus; an dieser Stelle verschmelzen die beiden Gameten miteinander. *k* Junge Zygote vor der Kernverschmelzung. *l* Reife Zygote, die eine feste Cystenhülle ausgeschieden hat. Die (geschrumpfte) Gallerthülle ist als schmaler Streifen dargestellt; die dunklen Einschlüsse des Cytoplasmas sind Reservefettropfen.

Vergrößerung ca. 760 fach. Nach BĚLAŘ 1922 aus BĚLAŘ 1926

sorten produziert, deren eine Männchen, deren andere Weibchen liefert¹⁾. In diesen Fällen unterscheiden sich die Eier beider Sorten (außer in ihrer Konstitution) auch durch ihre Dimensionen.

Überall, wo sich eine typische Oogamie findet, mag es sich nun um ein Coccid, eine höhere Volvocinee, einen Farn oder eine Cycadee handeln, stimmt die Oo- und Spermatogenese, soweit sie genau untersucht ist, im Prinzip mit der der Metazoen überein, wenn wir von der „Einschaltung“ der Reduktionsteilung absehen. Riesenwuchs, Ausbildung der spezifischen Eistruktur, Reservestoffspeicherung und die damit zusammenhängenden Kernveränderungen kennzeichnen die Oogenese (Abb. 82 b, 110, 114), Annahme gedrungener Gestalt, Kernkondensation und Ausbildung eines mehr oder minder komplizierten Bewegungsapparates die Spermatogenese (Abb. 85, 86, 112, 113, 114). Bei letzterer geht die Übereinstimmung mit der Spermatogenese der Metazoen insofern noch weiter, als die Bildung des Geißelapparates in allen genau untersuchten Fällen ebenfalls von Centrosomen oder deren Äquivalenten (die bei Pflanzen Blepharoplasten genannt werden) ausgeht (Abb. 112), die manchmal²⁾ erst kurz vor Beginn der Spermiohistogenese auftauchen, ihre Centrosomennatur jedoch durch ihr durchaus typisches Verhalten während der letzten Teilung der Spermazoidmutterzellen³⁾ dokumentieren (Abb. 113).

Abb. 117. *Cymbella lanceolata* (Diatomee). Überblick über den Verlauf der pädogamen Befruchtung. Die Gamonten sind Tochterzellen eines Individuums; der Kern jedes Gamonten macht zwei Reifungsteilungen durch, die zwei Gameten- und zwei Richtungkerne liefern; nach der zweiten Reifungsteilung teilt sich jeder Gamont in zwei Gameten.

a Die beiden Gamonten in ihrer gemeinsamen Gallerthülle liegend; Kerne im Diplotänstadium der Konjugationsphase. *b* Interkinese (links, die beiden Kerne sind durch die erste Reifungsteilung entstanden) und zweite Reifungsteilung (rechts). *c* Jeder Gamont teilt sich in zwei Gameten; links ist die Teilung schon beendet. Die Richtungskörper (Tochterkerne der zweiten Reifungsteilung) sind in drei Gameten sichtbar (schwarz). *d* Ein Gamet (links unten) sucht seinen Partner auf. *e* Der ursprünglich links unten gelegene Gamet ist mit dem rechts unten liegenden verschmolzen. *f* Junge noch zweikernige Zygoten. *g* Ältere Zygote (Auxospore) nach der Kernverschmelzung.

Chromatophoren grau, verzweigt oder bandförmig. Leicht schematisch.

(Vgl. überdies Abb. 142 k, l, 145 e, 147 e.)

Nach GEITLER 1927

1) Dieser Dimorphismus ist nachgewiesen bei *Dinophilus*, der Milbe *Pediculopsis graminum* (E. REUTER 1907), *Phylloxera* und manchen Spinnen (MONTGOMERY 1906, 1907); die Form, bei denen die Männchen aus haploiden, die Weibchen aus diploiden (befruchteten) Eiern entstehen, gehören jedoch nicht hierher, da bei ihnen nur eine Eisorte gebildet wird und es von dem Eintritt resp. dem Ausbleiben der Befruchtung abhängt, ob sich ein ♂ oder ♀ aus dem Ei entwickelt.

2) Manche Moose, *Marsilia*, Schachtelhalme und Cycadeen.

3) Von Spermogonien und Spermocyten darf man in diesen Fällen nicht reden, da die Spermatogenese nicht mit der Reduktionsteilung verknüpft ist.

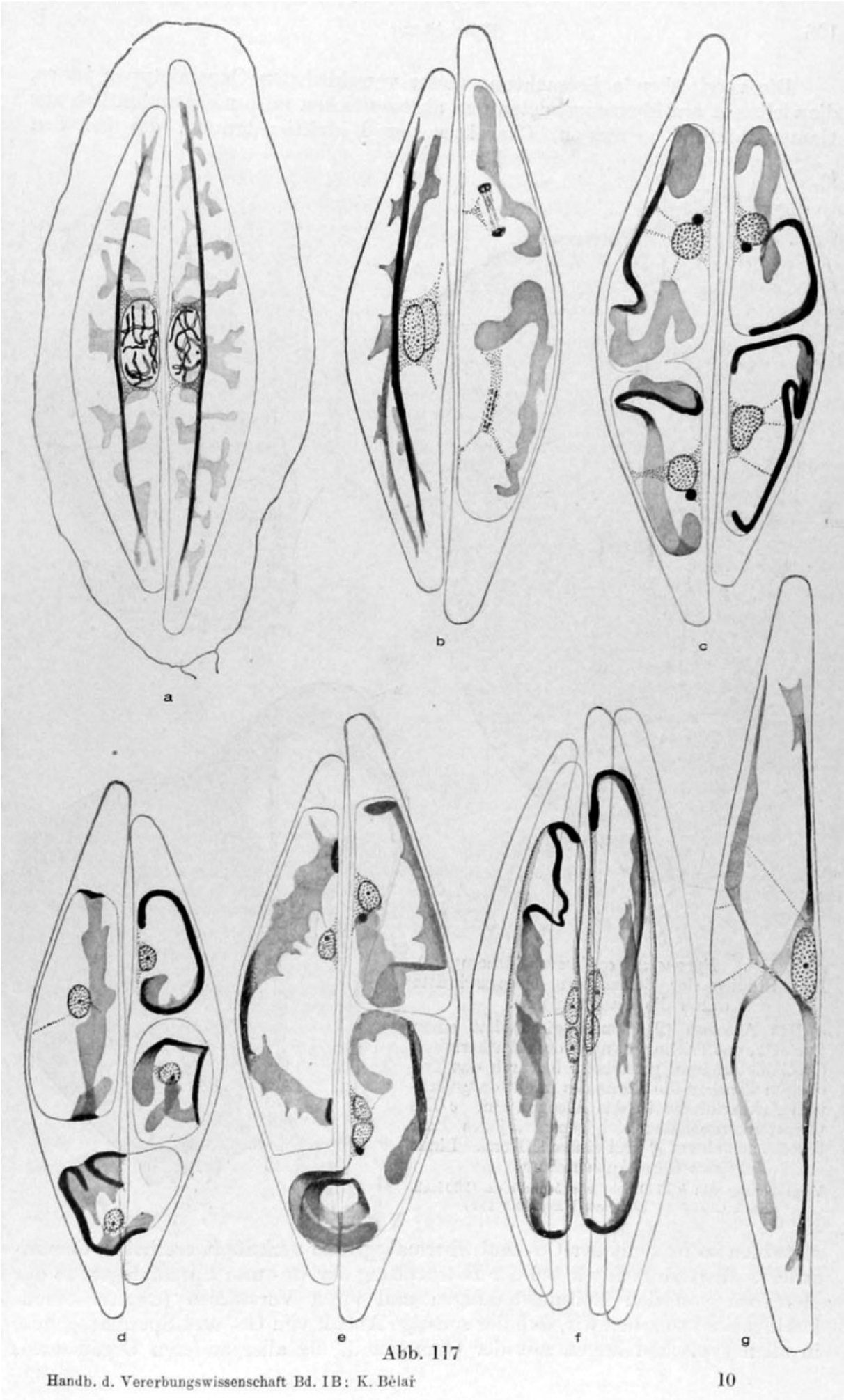


Abb. 117

Die vergleichende Betrachtung dieser verschiedenen Oogamietypen ist es, die vielleicht am überzeugendsten den akzessorischen (also nicht wesentlich zur Gametenbildung gehörigen) Charakter der Reduktionsteilung, die bei den

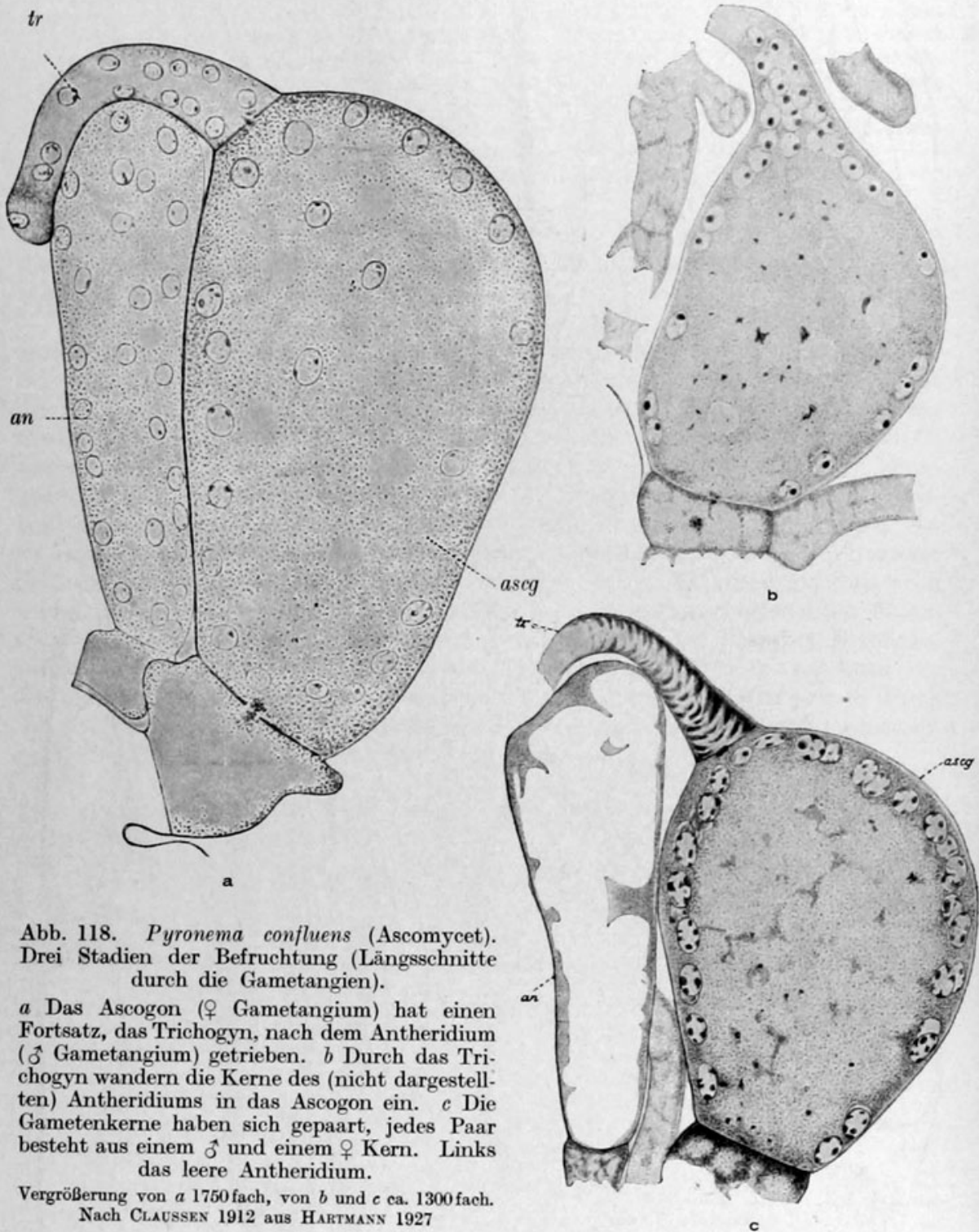


Abb. 118. *Pyronema confluens* (Ascomycet). Drei Stadien der Befruchtung (Längsschnitte durch die Gametangien).

a Das Ascogon (♀ Gametangium) hat einen Fortsatz, das Trichogyn, nach dem Antheridium (♂ Gametangium) getrieben. *b* Durch das Trichogyn wandern die Kerne des (nicht dargestellten) Antheridiums in das Ascogon ein. *c* Die Gametenkerne haben sich gepaart, jedes Paar besteht aus einem ♂ und einem ♀ Kern. Links das leere Antheridium.

Vergrößerung von *a* 1750fach, von *b* und *c* ca. 1300fach.
Nach CLAUSSEN 1912 aus HARTMANN 1927

Metazoen so fest mit der Oo- und Spermatogenese verknüpft erscheint, demonstriert. Abstrahieren wir bei der Betrachtung der Oo- und Spermatogenese der Metazoen von den Reifungsteilungen und ihren Vorstadien (Chromosomenkonjugation) so sehen wir, daß der sonstige Ablauf von Oo- und Spermatogenese in allen typischen Zügen mit der Gametenbildung aller anderen Organismen,

deren Befruchtung eine Oogamie ist, übereinstimmt; mag auch die Reduktionsteilung bei den einen (z. B. *Volvox*, *Aggregata*) kurz nach der Befruchtung, bei den anderen (Moose, Farne) lange vor der Ausbildung der Geschlechtsorgane ablaufen. Besonders deutlich wird dieser Tatbestand, wenn wir relativ nahe-stehende Formen (z. B. *Fucus* und *Dictyota*) miteinander vergleichen. Bei *Fucus* ist die Reduktion gametisch, bei *Dictyota* intermediär¹⁾; trotzdem verläuft die Oo- und Spermiohistogenese beider Formen in fast gleicher Weise (Abb. 114).

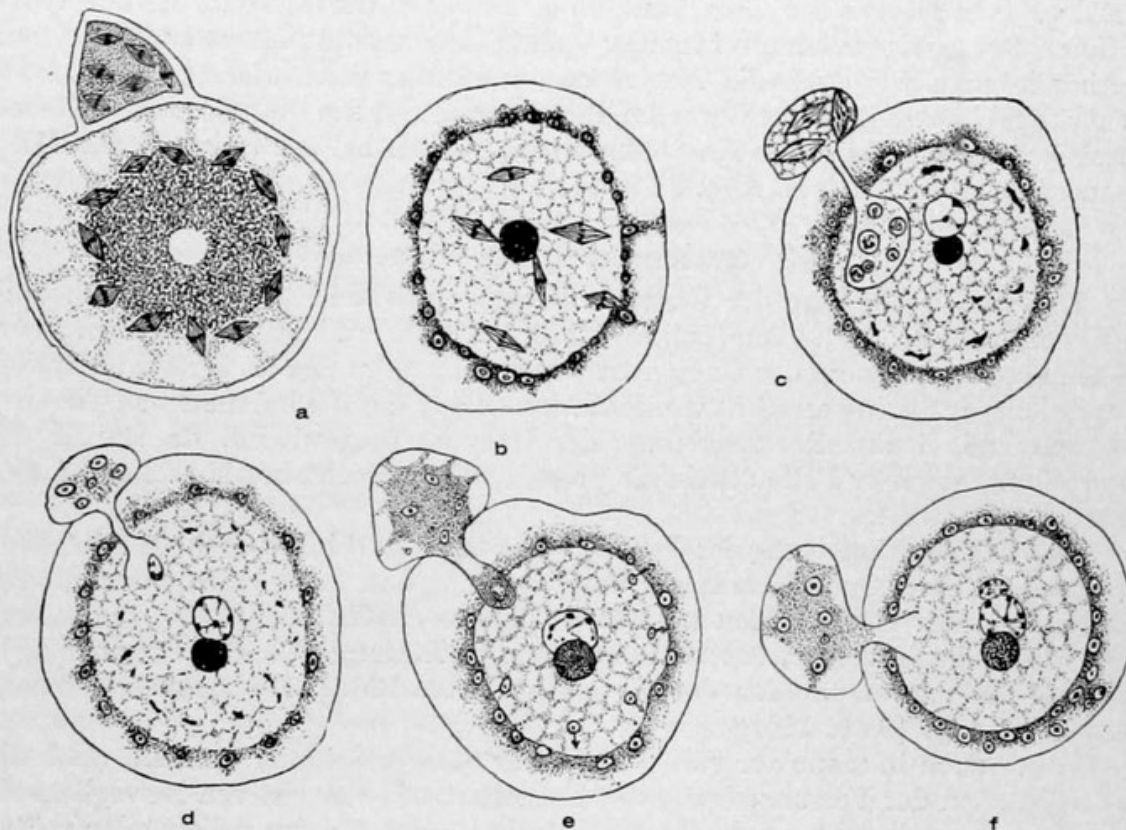


Abb. 119. *Albugo tragopogonis* (Phycomycet). Befruchtung.

a Oogonium mit angeheftetem Antheridium (oben) im Längsschnitt; die Kerne beider Gametangien in Teilung. b Älteres Oogonium; das Cytoplasma der künftigen Eizelle hat sich vom „Periplasma“ abgesondert; die Mehrzahl der Kerne sind in das Periplasma gewandert, wo sie später degenerieren. c Die Eizelle ist einkernig geworden und zwar dadurch, daß ihre Kerne bis auf einen (er liegt oberhalb des sog. Coenocentrums, einer zentralen Plasmaverdichtung unbekannter Bedeutung) degeneriert sind. Das Antheridium hat einen Befruchtungsschlauch in die Eizelle getrieben. d Ein Kern des Antheridiums nähert sich dem Eikern, die übrigen bleiben im Antheridium zurück. e Etwas früheres Befruchtungsstadium von *Albugo candida*; einige restliche Oogonienkerne wandern auf das Periplasma zu. f *Albugo candida*; Stadium kurz vor der Kernverschmelzung.

Vergrößerung ca. 850 fach. Nach F. L. STEVENS 1901 aus GÄUMANN 1926

Über die Gametendifferenzierung aller nicht oogamen Organismen läßt sich so gut wie nichts sagen, wenn man sich nicht in Details verlieren will; es sei daher unter Hinweis auf die Abb. 115 bis 119, die einige charakteristische Beispiele darstellen²⁾ nur einigen kurzen Bemerkungen Raum gegeben. Bei den Übergangstypen zwischen Oo- und Isogamie treffen wir naturgemäß bereits verschiedene Züge der Oo- und Spermatogenese in verschiedenen Ausbildungsgraden an, wobei in sehr vielen Fällen die Entwicklung der weiblichen Gameten manches mit der Spermatogenese gemeinsam hat (z. B. bei vielen Braunalgen,

1) Vgl. S. 168.

2) Vgl. auch Abb. 92, 158.

wie *Giffordia* und *Cutleria*, deren Gameten mit Geißeln ausgestattet sind (vgl. Abb. 92). Die Geißelbildung geht in diesen Fällen auch beim weiblichen Gameten vielfach von einem Centrosom aus; die stärkere Ausbildung des Centrosoms im männlichen Gameten finden wir auch bei Formen, deren Gameten geißellos sind, wie z. B. bei Infusorien und manchen Pilzen. Multiple Zellteilungen, die wir schon bei vielen Oogamietypen begegnen, gehen auch bei anderen Typen sehr oft der Gametenbildung unmittelbar voraus. In manchen Fällen sind die histologischen Details der Gametendifferenzierung so dürftig, daß wir das Wort Differenzierung eigentlich nur in seiner eigentlichen Bedeutung anwenden dürfen; hierher können wir auch die Angiospermen zählen, denn die Ausbildung der sichtbaren Unterschiede der Gameten, die sich fast nur auf die männlichen Kerne beschränken, entbehrt aller Komplikationen, die wir bei der Oogamie der Tiere kennengelernt haben (vgl. Abb. 81 u. 91).

3. Verschmelzung der Gameten

Daß die Vereinigung der Gameten in verschiedenen Stadien der Gametendifferenzierung erfolgen kann (vgl. Abb. 120, 122, 123), und daß ihnen in manchen Fällen eine Vereinigung der Gamonten vorausgeht, alles das ist bereits im ersten Kapitel dieses Buches erwähnt worden; hier sei nur auf die bei manchen Tieren¹⁾ vorkommende frühzeitige Besamung der Oocyten hingewiesen, da sie für die Beurteilung gewisser Fälle scheinbar progamer Geschlechtsbestimmung von Belang ist (Abb. 123).

Daß die Verschmelzung der Gameten eine zumindest lokalisierte Oberflächenveränderung ihres Cytoplasmas zur Voraussetzung hat, zeigt schon eine einfache Überlegung. In vielen Fällen können solche Oberflächenveränderungen außerdem direkt beobachtet werden (Beispiele: die Bildung des Empfängnishügels und der Ektoplasmapapillen der Seeigelleier [Abb. 120 a], Pseudopodienbildung bei *Actinophrys* [Abb. 116 i]).

Wenn auch in manchen Fällen nicht nur die Vereinigung, sondern auch die ersten Stadien der Verschmelzung der Gameten auf einer aktiven Beweglichkeit eines von ihnen beruht, so dürfte die auf die Gametenfusion früher oder später folgende gegenseitige Annäherung der Gametenkerne wohl in allen Fällen passiv durch Strömungen und Verlagerungen des Cytoplasmas bewerkstelligt werden²⁾. Auch hier begegnen wir wieder der geheimnisvollen Ordnung in dem für unsere Augen scheinbar einheitlichen „Magma“ des Cytoplasmas.

Sind die beiden „für einander bestimmten“ Gametenkerne miteinander in Kontakt gekommen, so können sie entweder sofort verschmelzen (in diesem Fall weisen sie (mehr oder minder abgeänderte) Ruhekerntstruktur auf, vgl. Abb. 116, 120, 125) oder es kann zunächst jeder für sich in die Prophase der ersten metagamen Teilung eintreten, so daß erst während des Übergangs von der Pro- zur Metaphase dieser Teilung die gegenseitige Abgrenzung beider Kerne verschwindet (Abb. 121) (dies ist natürlich nur dort der Fall, wo die Befruchtung mit Entwicklungserregung verknüpft ist); sie können aber auch nebeneinander liegenbleiben und so eine Reihe von Manövern (z. B. synchrone Teilung) durchmachen, um oft erst lange nach der Befruchtung zu verschmelzen (sog. Gonomerie; Beispiele: *Amoeba diploidea*, Ascomyceten, Copepoden, *Asplanchna*³⁾; vgl. Abb. 124, 126). Diese Haupttypen sind durch alle möglichen Übergänge verknüpft.

1) *Saccocirrus*, *Otomesostoma* (BUCHNER 1914, HOFSTEN, v. BAEHR 1913).

2) Dies ist in einigen Fällen (z. B. bei Nematoden) experimentell bewiesen worden (BĚLAŘ 1924), während eine aktive Beweglichkeit der Gametenkerne bisher in keinem Fall nachgewiesen worden ist.

3) WIGGEHORN & WHITNEY 1925.

Zweierlei Veränderungen können (müssen aber nicht) die Gametenkerne von dem Zeitpunkt der Gametenverschmelzung an bis zur Karyogamie durchmachen: sind sie im reifen Gameten relativ klein und dicht strukturiert gewesen (meist gilt dies nur für den männlichen Kern), dann erfahren sie eine verschieden weitgehende Auflockerung und Volumenzunahme (vgl. Abb. 120). Die andere dieser Veränderungen wurde schon vorhin erwähnt: es ist die Vorbereitung auf die erste metagame Teilung. Daß in den Fällen, wo die verschmelzenden Kerne Ruhekerntstruktur haben, eine richtige Ver- oder Durchmischung der Karyoplasmen erfolgt, darf füglich bezweifelt werden; (die Begründung dieser Behauptung findet sich in Abschnitt VIII; in allen anderen Fällen steht sie nicht zur Diskussion, da ja hier die Karyogamie in einer Vereinigung von Chromosomen besteht, somit die eigentliche Kernverschmelzung erst in der Telophase der ersten metagamen Teilung erfolgt).

Die Gametenkerne sind (von einigen Ausnahmen¹⁾ abgesehen) haploid; sie entstehen aus einer haploiden Chromosomengruppe und lösen sich in den Fällen, wo die erste metagame Teilung schon vor der Karyogamie beginnt, wieder in eine solche auf. Die typische sexuelle Karyogamie besteht also in einer Vereinigung zweier haploiden Kerne zu einem diploiden.

Manchmal verschmelzen mehr als zwei Gametenkerne miteinander; dies ist der Fall bei pathologischer Polyspermie und bei der Polkernbefruchtung der Angiospermen (vgl. Abb. 127); in allen diesen Fällen treten bei der ersten metagamen Teilung des Synkaryons soviel haploide Chromosomengarnituren auf, als Kerne an der Karyogamie beteiligt waren.

Beteiligung des Cytoplasmas am Befruchtungsvorgang

Daß der Befruchtungsvorgang mit tiefgreifenden Veränderungen des Cytoplasmas verknüpft ist, wurde bereits oben angedeutet. Es sprechen dafür nicht nur die Bewegungsvorgänge innerhalb des Eiplasmas, sondern auch die Bildung der sogenannten Befruchtungsmembran (und anderen ihr wohl äquivalenten Membranen, die z. B. von den sogenannten Cystozygoten mancher Algen, Pilze und Protozoen gebildet werden), die außerdem²⁾ vorhandene Resistenz, die das soeben befruchtete Ei dem Eindringen weiterer Spermien entgegengesetzt, Konsistenzänderungen u. a. m.

Von allen diesen Veränderungen, so bedeutungsvoll und wesentlich sie uns auch erscheinen dürfen und müssen, soll hier nicht weiter die Rede sein; teils deshalb, weil wir vorläufig von ihren eigentlichen Beziehungen zum Befruchtungsvorgang so gut wie nichts wissen, teils aber deshalb, weil sicherlich manche von ihnen nicht zu der eigentlichen Befruchtung, sondern zu der ihr folgenden Embryonalentwicklung gehören.

Es soll vielmehr im folgenden die Beteiligung des Cytoplasmas an der Befruchtung nur insofern berücksichtigt werden, als das Verhalten gewisser Protoplasmabestandteile Schlüsse auf ihre Rolle beim Befruchtungsvorgang möglich macht.

Über das Verhalten des undifferenzierten Cytoplasmas der Gameten wissen wir begreiflicherweise nichts; wir dürfen vorderhand annehmen, daß es eine mehr oder weniger weitgehende Durchmischung erfährt. Das Verhältnis zwischen dem Quantum undifferenzierten Protoplasmas, welches beide Gameten zur

1) Z. B. die Gameten der diploiden, triploiden usw. Moosgametophyten, die F. von WETTSTEIN experimentell erzeugt hat (und die Mehrzahl der Gameten polyploider Diplonten) oder die Kerne der Ascariseier, die nur einen Polkörper gebildet haben (vgl. S. 255).

2) Befruchtete Seeigelleier, deren Befruchtungsmembran entfernt worden ist, lassen trotzdem keine Spermien eindringen (DRIESCH, WILSON u. a.).

Zygote beisteuern, ist bei den einzelnen Befruchtungstypen sehr verschieden; bei morphologischer Isogamie gleich 1 : 1, verschiebt es sich bei zunehmender

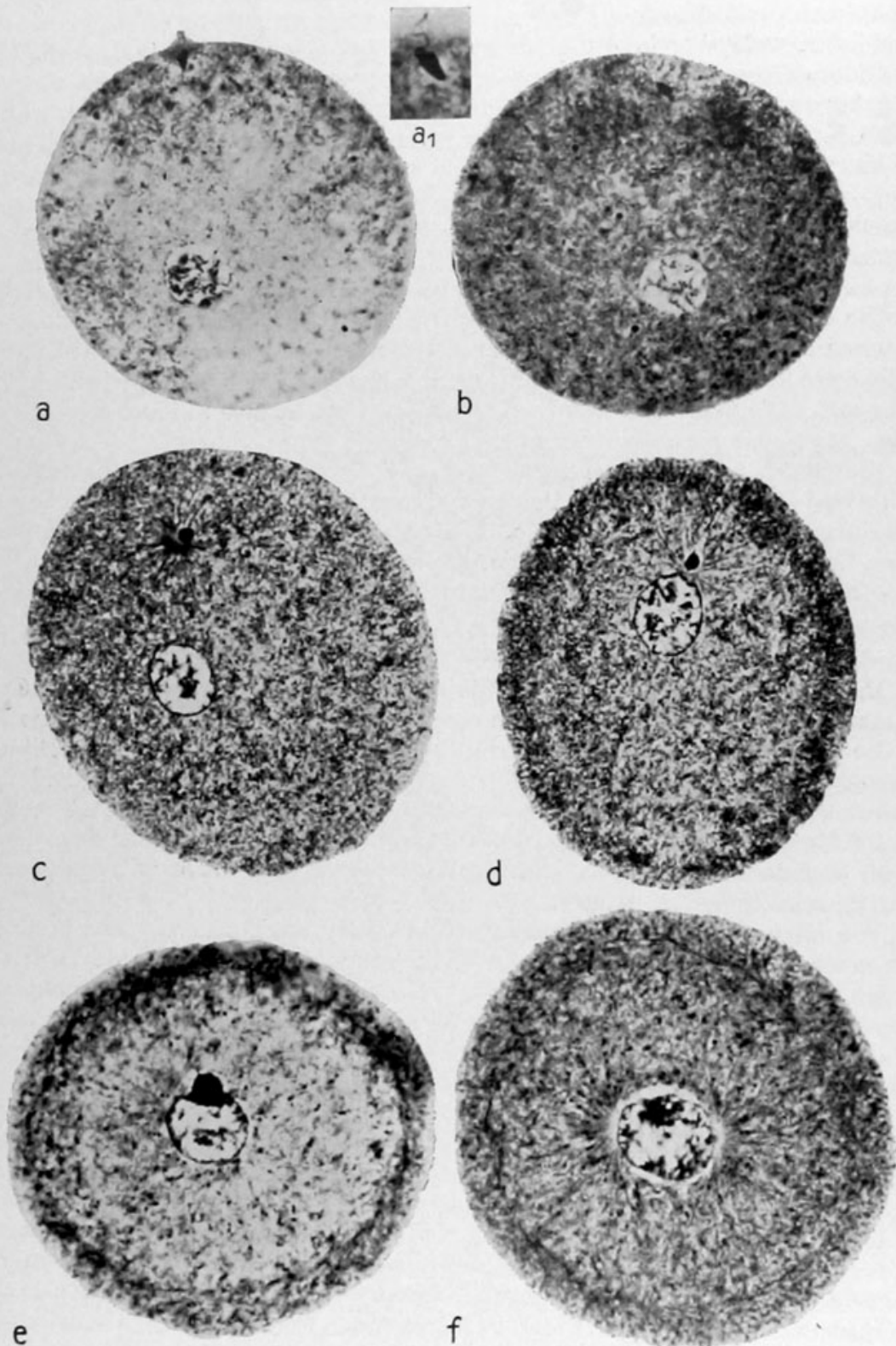


Abb. 120 a—f

Größendifferenz der Gameten immer mehr zugunsten des weiblichen Gameten, bis schließlich (bei der Eibefruchtung der Metazoen) der männliche Gamet über-

haupt kein undifferenziertes Cytoplasma zu enthalten scheint¹⁾. Da nun das tierische Spermium außer dem Kern (Spermiumkopf) auch noch differenziertes

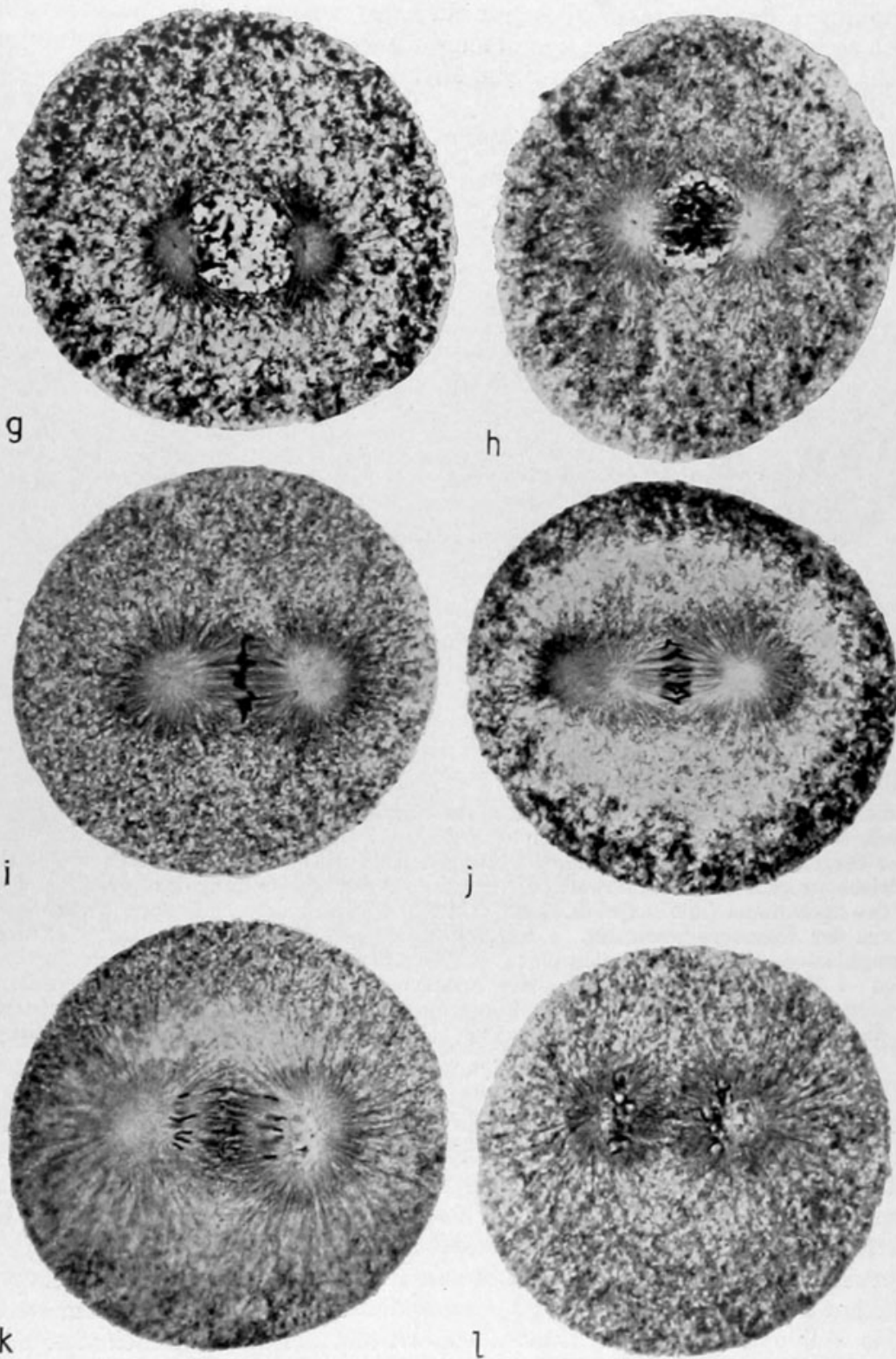


Abb. 120 g—l

1) Bekanntlich hat dieses Mißverhältnis in der Diskussion der Frage nach der Lokalisation der Erbträger seit langem eine wesentliche Rolle gespielt.

Cytoplasma enthält, so ist die Übertragung von Cytoplasma durch das Spermium der Metazoen nie in Frage gestellt worden; anders bei den Angiospermen¹⁾, wo der männliche Gamet nur aus einem Kern zu bestehen scheint; man hat oft angenommen, daß hier tatsächlich nur ein nackter Kern in die Eizelle eindringt. Jedoch steht die Mehrzahl der kompetenten Autoren heute auf dem Standpunkt, daß die Frage mit unseren heutigen Mitteln nicht entschieden werden kann (vgl. S. 115).

In vielen Fällen werden ergastische Differenzierungen, die im Laufe der Ausbildung der Gameten entstanden sind, und nach ihrer Vereinigung nicht mehr „gebraucht“ werden, bei der Befruchtung entweder abgeworfen oder resorbiert (dies gilt speziell von den Differenzierungen des Spermiums [vgl.

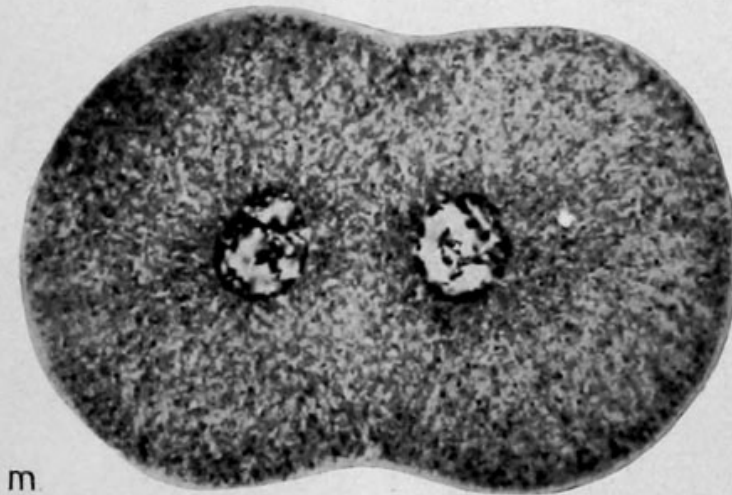


Abb. 120 m

Abb. 120a—m. *Sphaerechinus granularis*. Befruchtung und erste Furchungsteilung.

a Befruchtetes Ei kurz nach dem Eindringen des Spermiums; in dem Empfängnishügel (oben) ist noch der Schwanzfaden des Spermiums sichtbar. *a*₁ Soeben eingedrungenes Spermium stärker vergrößert; man kann den kegelförmigen Kopf, das kugelförmige Mittelstück (Mitochondrienaggregat) und den Schwanzfaden unterscheiden. *b* Drehung des Spermiums. *c* der Kopf des Spermiums (mit ausgebildeter Strahlung) wandert auf den Eikern zu. *d* Stadium kurz vor der Kernverschmelzung. *e* Kernverschmelzung; Spermakern oben. *f* Auftreten des Amphiasters, Spermachromatin oben. *g* Frühe, *h* späte Prophase der ersten Furchungsteilung. *i* Metaphase, *j* Frühe, *k* späte Anaphase, *l* Telophase (Karyomeritenbildung!) der ersten Furchungsteilung. *m* Interphase zwischen erster und zweiter Furchungsteilung. Mikrophotogramme nach Schnittpräparaten (Pikrinessigsäure, 6 μ , Eisenhämatoxylin).

Vergrößerung ca. 800fach (nur *a*₁ ist 1600fach vergrößert). Original

Abb. 110]). Anders die Plasten; Chromatophoren (und andere Plastiden), Centrosomen (soweit nachweisbar) und Mitochondrien können in der Zygote erhalten bleiben und dann auf deren Deszendenten übertragen werden. Nur bei (morphologischer!) Iso- und schwach ausgeprägter Anisogametie dürften beide Gameten mit Plastiden gleich ausgestattet sein (Konjugaten, *Ectocarpus*), doch scheinen sich auch in diesen Fällen manchmal die Plastiden männlicher und weiblicher Provenienz in der Zygote verschieden zu verhalten; indem nämlich die des weiblichen Gameten erhalten bleiben und die des männlichen resorbiert werden (*Spirogyra*, *Hyalotheca*)²⁾.

1) Bei manchem Gymnospermen ist hingegen ein von der Spermazelle stammender Cytoplasmamantel, der den ♂ Kern umgibt und nach der Karyogamie um das Synkaryon herumfließt, beobachtet worden (Abb. 128).

2) POTTHOFF 1927.

Bei allen Oogamietypen unterscheiden sich jedoch die Gameten auch in ihrem Gehalt an Plastiden. Bei vielen Algen¹⁾ und den (diesbezüglich untersuchten) Moosen und Gefäßkryptogamen enthält z. B. das Spermatozoid keine Plastiden, (bei den männlichen Gameten einer Blütenpflanze sind hingegen kürzlich [vgl. Abb. 91 a] solche nachgewiesen worden). Bei diesen Pflanzen stammen also die Plastiden des Embryos in der Regel nur von denen des Eies ab; sind also mütterlicher Herkunft²⁾.

Umgekehrt stammen bekanntlich die Centrosomen der Furchungszellen eines (aus einem befruchteten Ei entstandenen) tierischen Embryos nur von dem Centrosom des Spermiums ab, welches gewöhnlich in dessen Mittelstück gelegen ist.

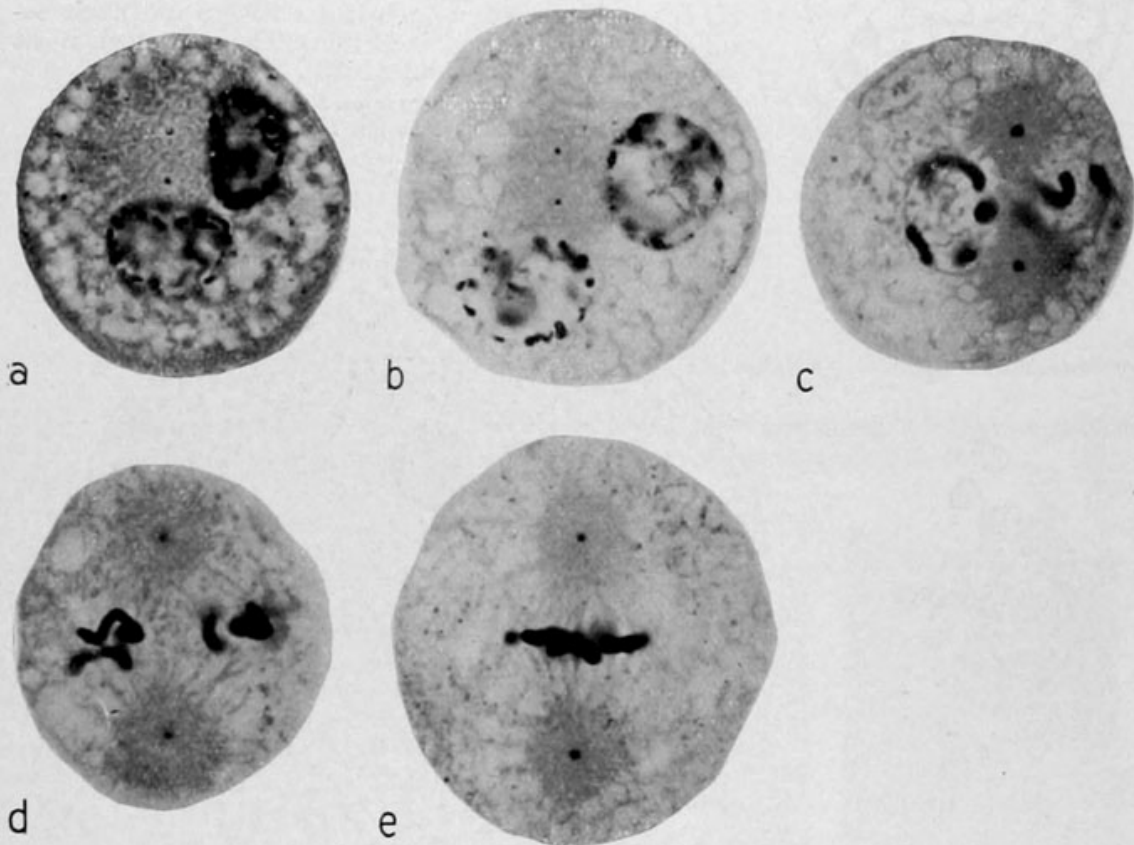


Abb. 121 a—e. *Ascaris megacephala* var. *bivalens*. Spätstadien der Befruchtung. *a, b* Entwicklung der Chromosomen in den Vorkernen; man beachte die körnige Struktur der Umgebung der Centrosomen (Archoplasma), die später (vgl. *c*) einer radiärstrahligen Platz macht. *c* Die beiden Vorkerne treten zwischen die Centrosomen. *d* Auflösung der Membranen der Vorkerne (in jedem sind zwei Chromosomen sichtbar). *e* Metaphase der ersten Furchungsteilung. NB. Die Eimembranen sind weggelassen. Mikrophotographien nach Schnittpräparaten (Carnoy, 6 μ , Eisenhämatoxylin).

Vergrößerung ca. 1000fach. Original

Da jedoch das Auftreten von Centrosomen in parthenogenetischen Eiern (und zwar auch in solchen, die sich normalerweise nur nach Befruchtung weiter entwickeln), zeigt, daß auch das Eicentrosom³⁾ entwicklungsfähig ist, so müssen

1) Charales, *Vaucheria*, *Coleochaete*, Florideen (vgl. OLTMANN'S, Bd. III S. 130).

2) Über das Verhalten von Centrosomen und Mitochondrien ist in diesen Fällen nichts bekannt.

3) Welches ja in vielen Fällen noch in der Reifungsteilung auftritt (Abb. 102, 104, 111); bei den meisten Tieren sind allerdings die Reifungsteilungen centrosomenlos (Abb. 70, 133), und gerade diese Erscheinung könnte man, wie oben erwähnt, für die Annahme einer fortschreitenden Inaktivierung des Eicentrosoms ins Feld führen.

wir mit BOVERI annehmen¹⁾, daß das Eicentrosom im reifen Ei sich in einem relativ inaktiven Zustand befindet, aus dem es zwar bei künstlicher Parthenogenese wieder zu neuer Tätigkeit erweckt werden kann, in dem es aber bei der Befruchtung verharret (bis es schließlich ausgeschaltet wird), so daß erst die Einführung des Spermacentrosoms dem Ei wieder Teilungsfähigkeit verleiht²⁾.

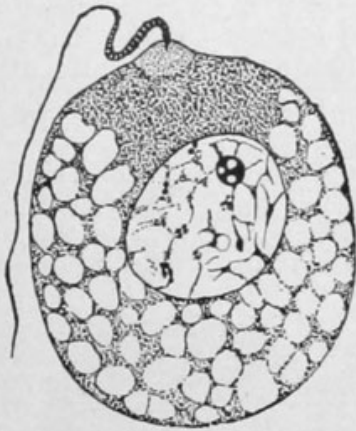


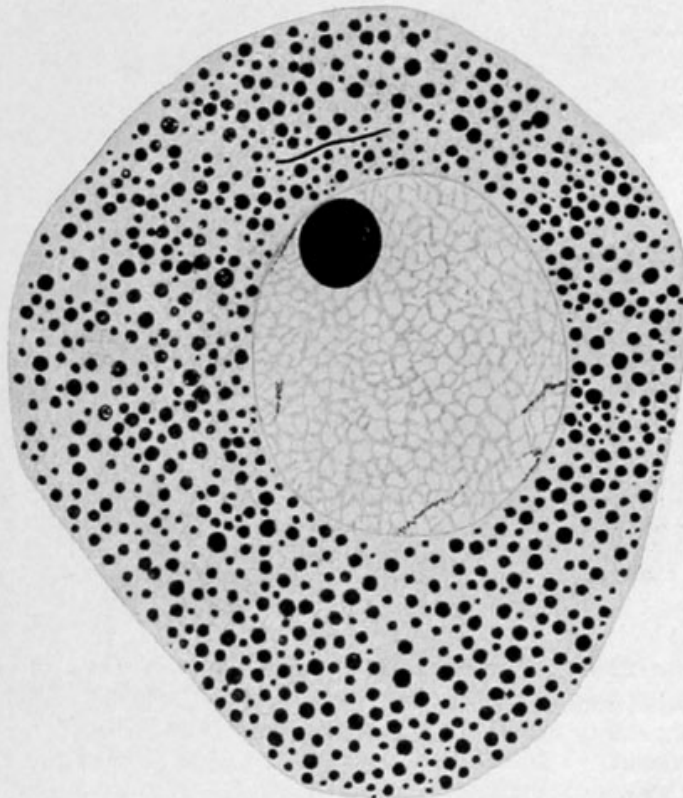
Abb. 122. *Myzostoma glabrum* (Annelid). Ei, das soeben befruchtet wird; der Eikern im Diakinese-stadium, (er hat also die Reifungsteilungen noch nicht hinter sich).

Vergrößerung ca. 800 fach.

Nach WHEELER 1898 aus KORSCHULT-HEIDER



a



b

Abb. 123. *Saccocirrus (papillocerus oder major?)* (Annelid). Besamte Oocyten (*a* ganz jung, *b* fast erwachsen). Der Kopf des Spermiums (schwarzer Strich) liegt in *a* quer über dem Eikern, in *b* oberhalb des Eikerns.

Beide Abbildungen gleichstark vergrößert. Nach BUCHNER 1914 aus BUCHNER 1915

Nur in wenigen Fällen konnten die Centrosomen der ersten Furchungsspindel mit völliger Sicherheit auf das Spermiumzentrum zurückgeführt werden (Abb. 129)³⁾. Sehr oft

1) Wenn wir nicht annehmen wollen, daß sowohl bei Parthenogenese, wie auch bei der Befruchtung die Centrosomen der Furchungsspindel de novo entstehen; eine Annahme, die aber fast jeglicher Begründung entbehrt (vgl. S. 95).

2) Man bezeichnet diese Annahme als „BOVERI'S Theorie der Befruchtung“, doch müßte es statt „Befruchtung“ eigentlich „Entwicklungserregung“ heißen.

3) Vgl. ferner COE, KOSTANECKI.

bildet sich zwar eine Strahlung, um ein in der Nähe des (aufgelösten oder abgestoßenen) Mittelstücks liegendes Centrosom aus, solange Sperma- und Eikern noch weit auseinander liegen; aber sie verschwindet meist, nachdem die beiden Kerne sich aneinander gelagert haben und bildet sich erst wieder aus, wenn die beiden Furchungscytrosomen auftauchen (Abb. 120). Da nun die Strahlung in den meisten Fällen das Auffinden und sichere Erkennen des Centrosoms überhaupt erst möglich macht und da auch in anderen Zellen die Strahlung immer gerade dann am geringsten ausgebildet ist, wenn sich die Centrosomen gerade teilen (und am kleinsten und daher am schwersten wahrnehmbar sind (vgl. Abb. 151, 20 f–h, 120 j, k, 131c u. 137 j, k), so liegt es auf der Hand, daß diese Lücke in der Entwicklungsgeschichte der

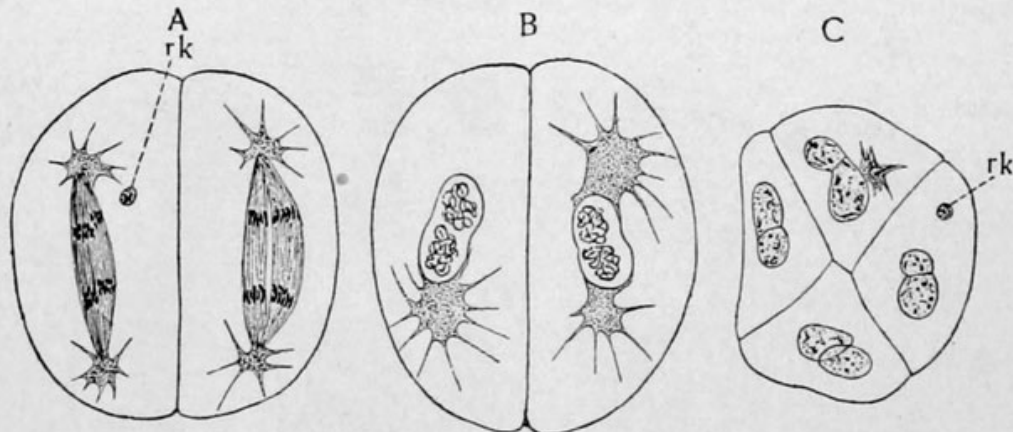


Abb. 124. *Cyclops strenuus* (A, B) und *brevicornis* (C) (Copepoden). Gonomerie der Abkömmlinge des Syncaryons.

A Anaphase. B Prophase. C Telophase der zweiten Furchungsteilung. rk Richtungskörper.
a, b Nach RÜCKERT 1895, c nach HAECKER 1895 aus KORSCHULT-HEIDER

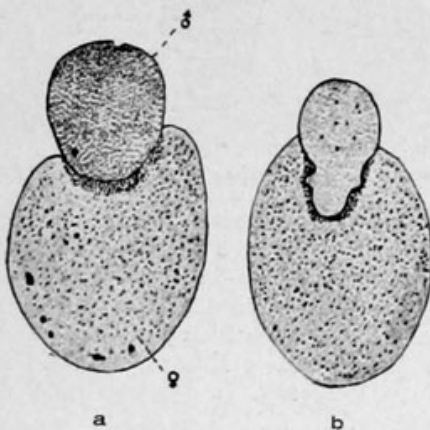


Abb. 125. *Cycas revoluta*. Zwei aufeinanderfolgende Stadien der Kernverschmelzung (vgl. Abb. 110).

Vergrößerung 80 fach.

Nach IKENO 1898 b aus TISCHLER 1922



Abb. 126. *Pinus strobus* (Conifere). Gonomerie der ersten Teilung des Zygotenkerns.
a Übergang von Pro- zu Metaphase, b Metaphase.

Vergrößerung 472 fach.

Nach FERGUSON 1901 aus TISCHLER 1922

Furchungscytrosomen nicht als Argument gegen ihre eingangs behauptete Herkunft vorgebracht werden kann. Zudem nicht nur die Vorgänge bei der normalen Befruchtung, sondern auch manche Anomalien für die Richtigkeit der „BOVERISCHEN THEORIE“ sprechen. Es sind das: erstens das Auftreten überzähliger Centrosomen bei Polyspermie; wenn in ein Seeigeelei statt eines Spermiums deren zwei eindringen, so ist jeder Spermakern mit einer Strahlung versehen; verschmelzen diese beiden Spermakerne mit dem Eikern, so kommt es danach zur Ausbildung einer Kernteilungsfigur, die drei haploide Chromosomengarnituren, aber nur vier Centrosomen besitzt. Zweitens das Verhalten des Eikerns bei Merospermie; bei dieser Abart der Parthenogenese muß zwar ein Spermium ins Ei eindringen, soll dieses sich weiter entwickeln, aber der Kopf dieses Spermiums verschmilzt nicht mit dem Eikern, sondern wird vom Eiplasma resorbiert; das Ei entwickelt sich parthenogenetisch. Nun treten aber an

der Stelle, wo das Spermium ins Ei eingedrungen ist, zwei Centrosomen auf, die an Ort und Stelle liegen bleiben, bis sie vom Eikern abgeholt werden; dieser kehrt dann in die Eimitte zurück und wandelt sich in die erste Furchungsspindel um (Abb. 130). Drittens die einwandfrei nachgewiesene Abstammung der beiden Furchungscentrosomen von dem Centrosom der ersten Eireifungsteilung in manchen Fällen physiologischer Parthenogenese (MÜLLER-CALÉ, BÉLAËR; vgl. Abb. 131, 135. Vgl. hierzu auch WILSON, S. 440 ff.). Es darf aber andererseits nicht verschwiegen werden, daß der BOVERISCHEN Theorie der Befruchtung aus dem Fehlen von Centrosomen bei der Kernteilung der Phanerogamen (somit auch dem Fehlen einer Beteiligung der Centrosomen an der Befruchtung) ernstliche Schwierigkeiten erwachsen; Schwierigkeiten, denen man, wenn man an der Wesensgleichheit aller hierher gehörigen

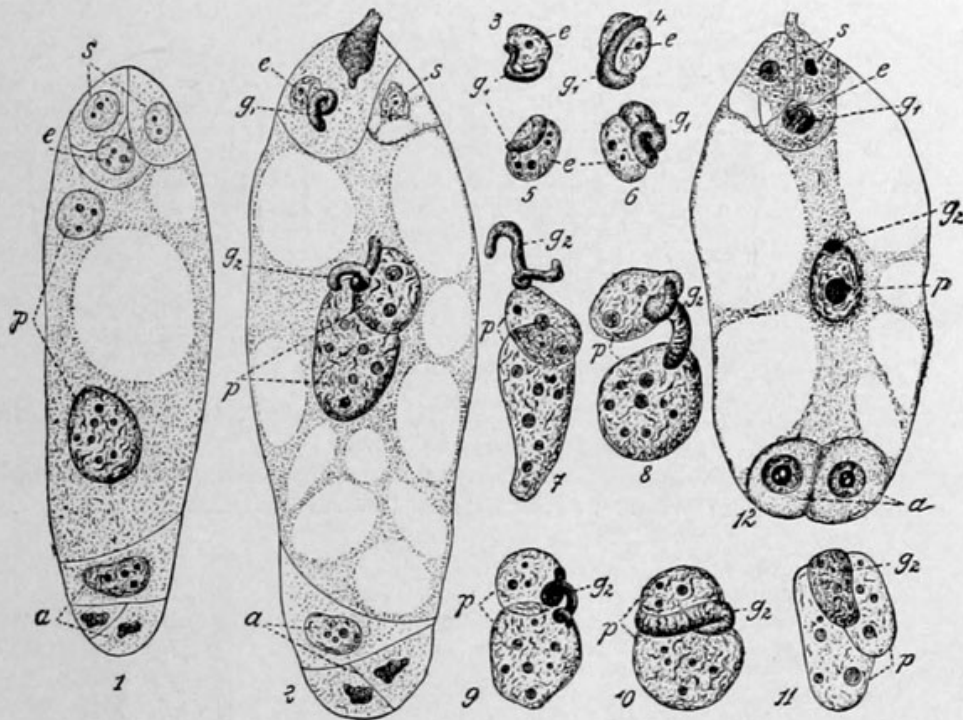


Abb. 127. Befruchtung von *Lilium martagon* (1—11) und *Ranunculus cymbalaria* (12).

a Embryosack vor der Befruchtung. *b* Embryosack kurz nach dem Eindringen der beiden Spermkerne; ganz oben (dunkelgrau) das Ende des Pollenschlauches. 3—6 Verschiedene Stadien der Verschmelzung des Eikerns mit einem der Spermkerne. 7—11 Verschmelzung des zweiten generativen Kerns mit den Polkernen. 12 Embryosack in einem Befruchtungsstadium, welches etwas älter ist, als das auf Fig. 2 dargestellte. Die beiden Polkerne sind schon vor der Befruchtung miteinander verschmolzen. *a* Antipoden. *e* Eikern. *g*₁, *g*₂ Die beiden generativen (Sperma-)Kerne des Pollenkorns. *p* Polkerne. *s* Synergiden.

Vergrößerung 400fach. Nach GUIGNARD 1899 aus R. v. WETTSTEINS Handbuch der systematischen Botanik

Erscheinungen festhalten will, nur durch die durchaus hypothetische (wenn auch nicht unbegründete) Annahme des Vorhandenseins von unsichtbaren Centrosomenäquivalenten begegnen kann.

Das Verhalten der Mitochondrien, welche vom Spermium ins Ei mitgebracht werden, läßt vorläufig keinerlei Schlüsse über die Bedeutung dieser „Einfuhr“ zu (vgl. Abschnitt X). Noch weniger wissen wir vom Verhalten des Golgiapparates, der gleich den Mitochondrien am Aufbau des Spermiums in oft auffälliger Weise beteiligt ist (vgl. Abb. 97). Gerade diese oft recht komplizierte Einordnung dieser beiden Gebilde in das Gefüge des fertigen Spermiums hat ja die Vermutung wachgerufen, daß sie irgendeine Funktion auszuüben haben und zwar nicht nur solange das Spermium frei herumschwimmt, sondern auch noch nach seiner Vereinigung mit dem Ei; doch liegen wie gesagt, so gut wie keine Anhaltspunkte für eine weitere Begründung dieser Vermutung vor.

Polyspermie

In der Regel verschmelzen nur je zwei Gameten oder Gametenkerne miteinander. Ausnahmen von dieser Regel dürften wohl ab und zu überall vorkommen; bei Tieren bezeichnet man diese Ausnahme als Polyspermie und unterscheidet eine physiologische von einer pathologischen Polyspermie. Die physio-

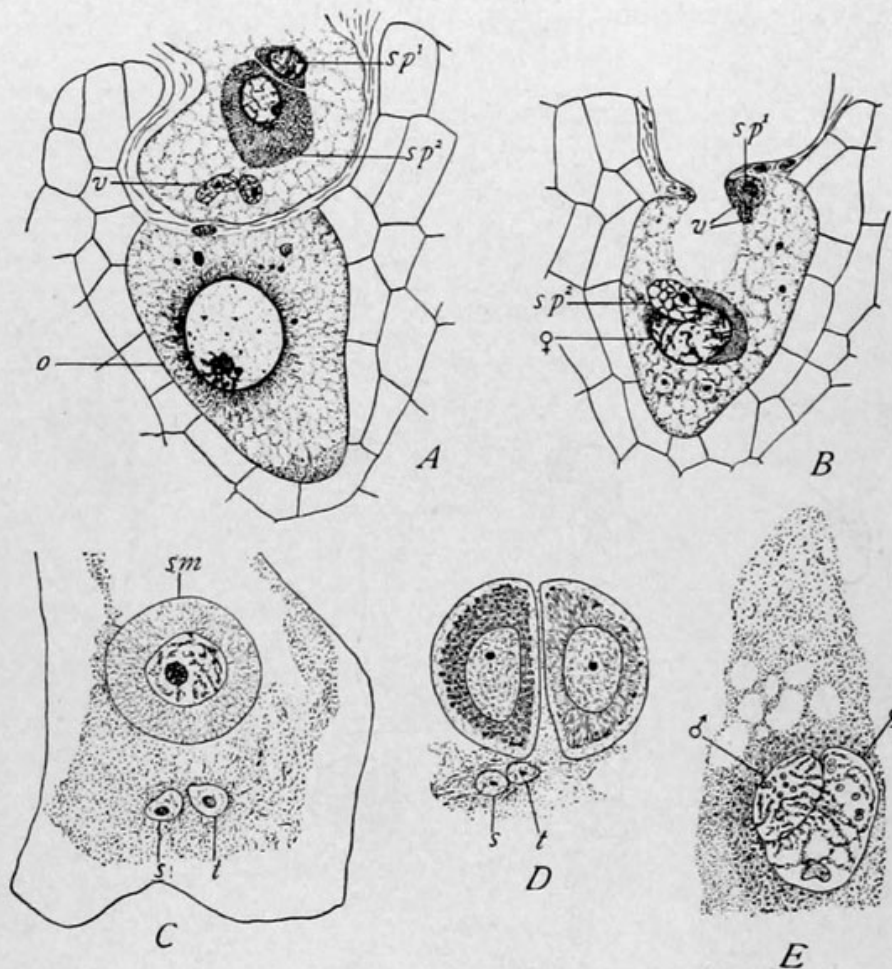


Abb. 128. Verhalten des Cytoplasmas der Spermazellen bei der Befruchtung zweier Coniferen. (A, B *Torreya taxifolia*, C—E *Taxodium distichum*).

A Eizelle, an die sich das distale Ende des Pollenschlauchs soeben angelegt hat. Im Pollenschlauch sieht man außer den beiden vegetativen Kernen die beiden ungleichgroßen Spermazellen. B Mittleres Befruchtungsstadium; der Kern der größeren Spermazelle hat sich an den Eikern angelegt, ihr Cytoplasma (dicht punktiert) ist um beide Kerne herumgeflossen. C Distales Ende des Pollenschlauchs im Längsschnitt; oben die Spermamutterzelle. D Die Spermamutterzelle hat sich in die beiden Spermazellen geteilt. E Kernverschmelzung, das (granulohaltige) Cytoplasma der Spermazelle umgibt das Syngaryon. o Ei. sm Spermamutterzelle. sp_1 , sp_2 Spermazellen. s, t, v Die beiden vegetativen Kerne des Pollenkorns (vgl. Abb. 86).

Vergrößerung von A und B ca. 275fach, von C—E 300fach.

A, B Nach COULTER & LAND 1905, C—E nach COKER 1903 aus WILSON 1925

logische Polyspermie ist ein normaler Vorgang¹⁾; nur einer der eingedrungenen Spermienköpfe vereinigt sich mit dem Eikern, während sich die übrigen zwar auch

1) Sie kommt bei Vögeln, Reptilien, Amphibien, Elasmobranchiern (RÜCKERT 1910), Bryozoen (BONNEVIE 1907) und manchen Insekten (z. B. auch bei *Drosophila* [HUETTNER]) vor; auch bei manchen Pflanzen kommen entsprechende Vorgänge vor (z. B. bei *Iuglans*, vgl. DAHLGREN 1927, S. 177).

in Kerne (die sich auch noch einige Male teilen können) umwandeln können, jedoch früher oder später degenerieren. Bei pathologischer Polyspermie können die Köpfe der überzähligen Spermien ebenfalls selbständig bleiben, sich teilen und in Blastomeren gelangen (Amphibien). In anderen Fällen (z. B. beim Seeigel und *Ascaris*) beteiligen sie sich jedoch an der Synkaryonbildung, was gewöhnlich allerlei Abnormitäten der Furchungsteilung (Erhöhung der Chromosomenzahl, Multipolarität der Kernteilungsfiguren, simultane Vielfachteilung des Eies) zur

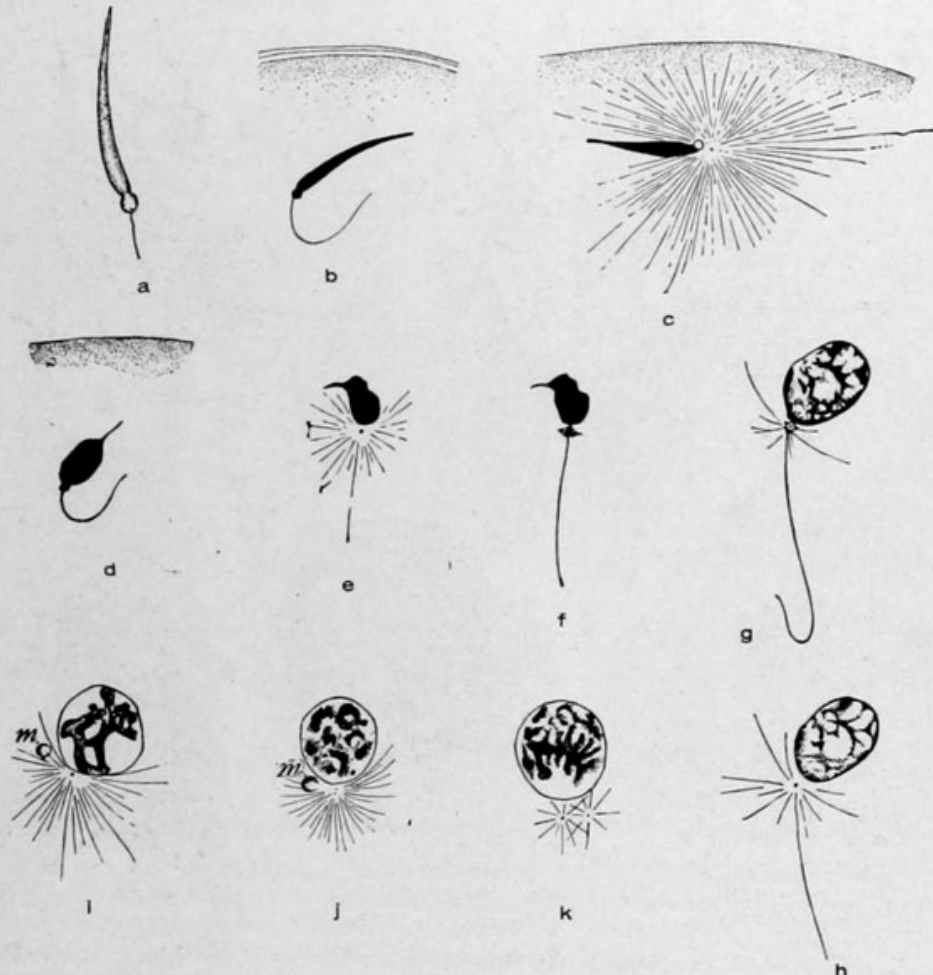


Abb. 129. *Cerebratulus lacteus* (Nemertine). Entstehung der Centrosomen der ersten Furchungsteilung aus dem im Mittelstück des Spermiums gelegenen Centrosom.
a Kopf und Mittelstück eines reifen Spermiums. *b* Soeben ins Ei eingedrungenes Spermium. *c* Abnorm frühzeitige Ausbildung des Spermasters. *d*—*h* Etwas spätere Stadien. *e* und *f* sowie *g* und *h* stellen jeweils ein und dasselbe Spermium dar; *f* und *g* nach Überfärbung, *e* und *h* nach richtiger Differenzierung der Färbung. *i* Das Mittelstück wird aus dem Spermaster eliminiert. *j*—*k* Teilung des Centrosoms.

Vergrößerung ca. 1800 fach. Nach YATSU 1909 aus WILSON 1925

Folge hat. Aus solchermaßen polysperm befruchteten Eiern können sich zwar in vielen Fällen Embryonen entwickeln, und zwar manchmal recht weit (bei Fröschen sogar bis zur Kaulquappe); es ist bis jetzt jedoch kein Fall bekannt geworden, in dem aus solchen Embryonen lebensfähige Individuen entstanden sind.

Anhang: „Vegetative“ Kernverschmelzung

Die sexuelle Karyogamie ist nicht der einzige Kernverschmelzungsvorgang, den wir kennen; es gibt auch andere Arten von Kernverschmelzung, die nicht sexuellen Charakter tragen.

Es können dabei auch mehr als zwei Kerne miteinander verschmelzen. Nur selten geht diesen vegetativen Kernfusionen eine Verschmelzung von Zellen (resp. Protoplasten voraus)¹⁾; sehr oft sind die miteinander verschmelzenden Kerne

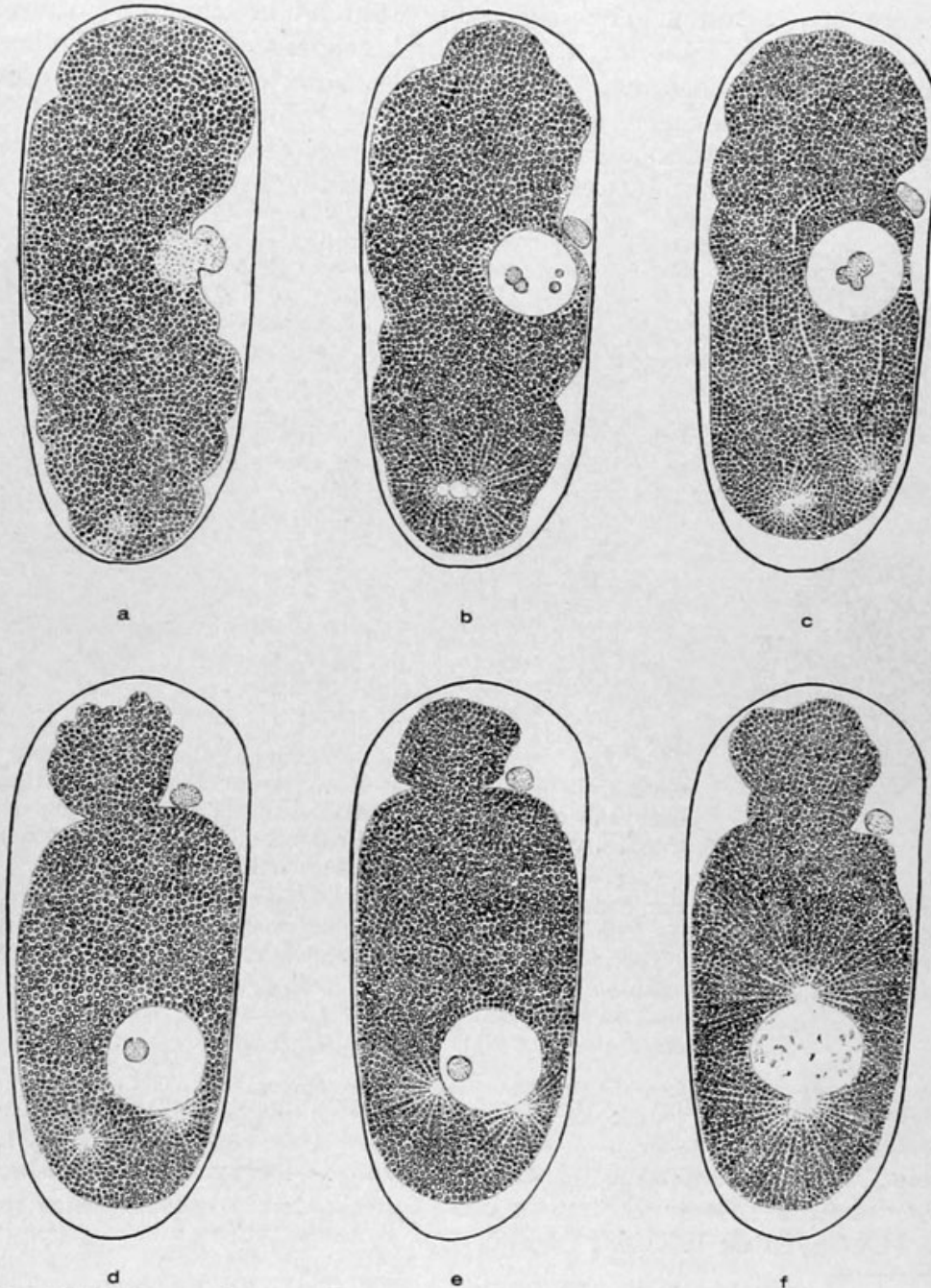


Abb. 130. *Rhabditis monohystera* (Nematode). Merosperme Befruchtung eines Eies, welches unter Sauerstoffabschluß (der die Wanderung des Eikerns verzögert) beobachtet wurde (nach dem Leben).

a Telophase der Eireifungsteilung. *b* Teilung der Astrosphäre des Spermiums (in ihrer Nähe liegt der hier unsichtbare Spermakern). *c, d* Der Eikern wandert auf die Astrosphären zu. *e, f* Frühe und späte Prophase der ersten Furchungsteilung.

Vergrößerung etwa 1000fach. Nach BÉLAŘ 1924

Schwesterkerne. Die Einzelheiten dieser Verschmelzungsvorgänge können hier unberücksichtigt bleiben.

1) Z. B. bei der sog. Plasmogamie mancher Protozoen.

Hier interessiert uns in der Hauptsache ihr Vorkommen, und ihre Konsequenzen. Viele vegetative Kernverschmelzungen tragen ausgeprägt pathologischen Charakter; sie treten sehr oft im Gefolge einer unterdrückten Plasmotomie auf und können bei den verschiedensten Zellen vorkommen.

Andere wieder treten ganz regelmäßig während bestimmter Formwechselphasen auf. Hierher gehört z. B. die Verschmelzung der beiden Polkerne im Embryosack der Angiospermen¹⁾, die paarweise Verschmelzung von Furchungskernen in den parthenogenetischen Eiern von Schmetterlingen (vgl. S. 164) und die diversen pseudogamen Kernverschmelzungen bei manchen²⁾ Pilzen und Farnen (vgl. den Artikel HARTMANN dieses Handbuchs).

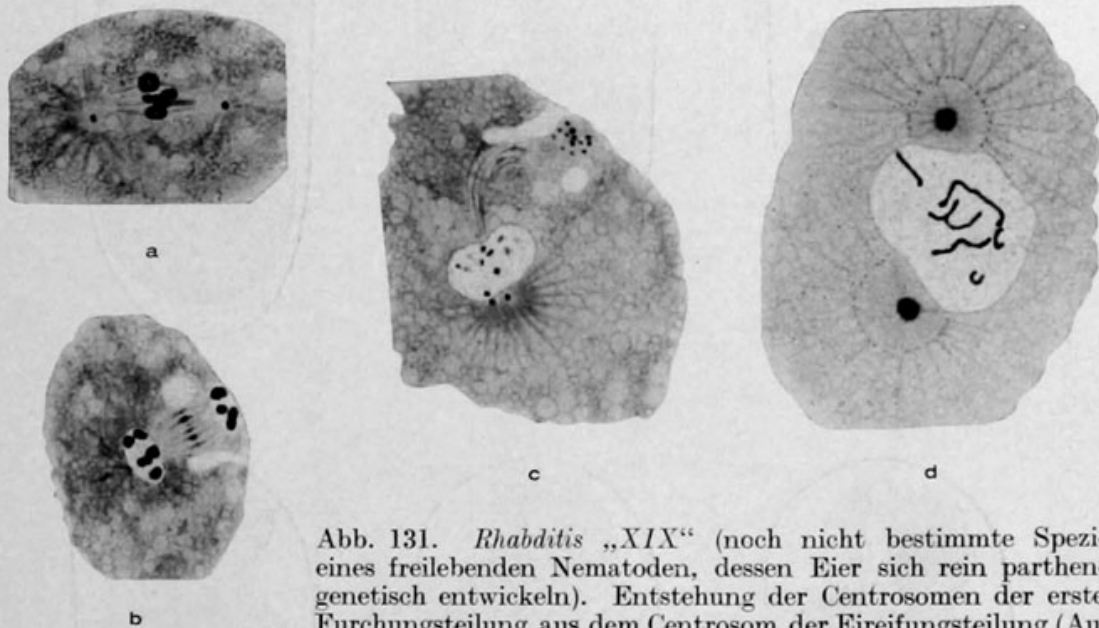


Abb. 131. *Rhabditis* „XIX“ (noch nicht bestimmte Spezies eines freilebenden Nematoden, dessen Eier sich rein parthenogenetisch entwickeln). Entstehung der Centrosomen der ersten Furchungsteilung aus dem Centrosom der Eireifungsteilung (Ausschnitte aus Eiern).

a Metaphase, *b* Telophase der ersten (und einzigen) Reifungsteilung. (Es wird kein Richtungskörper abgeschnürt; die ihm entsprechende Chromosomengruppe [auf *c* rechts oben] degeneriert im Eiplasma.) *c* Teilung des zum Eikern gehörigen Centrosoms. *d* Späte Prophase der ersten Furchungsteilung. Man beachte die geringen Dimensionen der Centrosomen kurz vor und nach ihrer Teilung.

Vergößerung ca. 2400fach. Nach BĚLAŘ 1924

Soweit die durch eine vegetative Kernverschmelzung entstandenen Kerne überhaupt lebens- und fortpflanzungsfähig sind (oft sind sie es nicht), so ist die Folge der Verschmelzung ausnahmslos eine — erwartungsgemäße — Erhöhung des Chromosomenbestandes des „Synkaryons“, der meistens auch bei dessen Deszendenten erhalten bleibt.

1) Hier verschmelzen bekanntlich zuerst die beiden Polkerne (vergleichend morphologisch betrachtet = Prothalliumkerne) und dieses Synkaryon vereinigt sich dann mit dem zweiten Spermakern zum Endospermkern (Abb. 127).

2) Z. B. Uredineen; hingegen ist die Karyogamie der Basidiomyceten, die auch als Pseudogamie bezeichnet wird, wohl als echte sexuelle Kernverschmelzung anzusehen.

VI. Parthenogenese

Haploide und diploide Parthenogenese — Reifungsteilungen parthenogenetischer Eier — Aufregulierung der Chromosomenzahl — Verhalten der Centrosomen — Merospermie und Merogonie

Obwohl die Parthenogenese Gegenstand zweier besonderer Abschnitte dieses Handbuches ist, soll doch auch hier in aller Kürze ein Überblick über die wichtigsten ihrer Modifikationen gegeben werden.

Herkömmlicherweise unterscheidet man einerseits natürliche (physiologische) und künstliche Parthenogenese, andererseits diploide und haploide Parthenogenese.

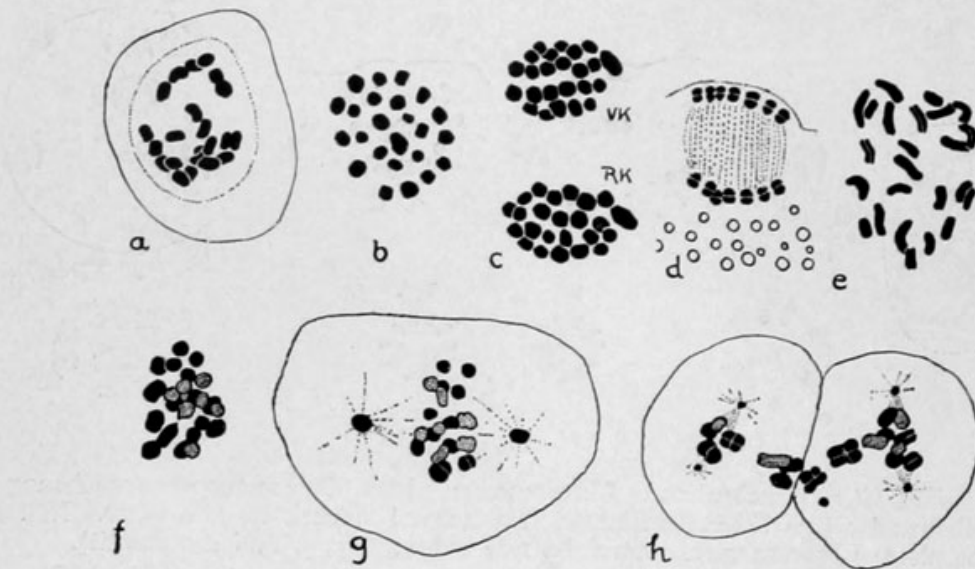


Abb. 132. *Rhabditis* „XX“ (nicht bestimmte Nematodenart, deren Eier sich nach merospermer Befruchtung diploid parthenogenetisch entwickeln). Chromosomenzyklus (Zahl = 24. NB. Der komplette Chromosomenbestand ist nur auf *a*, *b*, *c*, *e*, *f* dargestellt). *a*—*e* Oogenese und erste Furchungsteilung, *f*—*h* Spermatogenese.

a Prophase einer Oogonienteilung. *b* Äquatorialplatte, *c* Tochterplatten der ersten und einzigen Reifungsteilung des Eies (*Rk* die für den Richtungskörper, *Vk* die für den Eikern bestimmte Platte). *d* Telophase der Eireifungsteilung in Seitenansicht. *e* Äquatorialplatte der ersten Furchungsteilung. *f* Späte Prophase der ersten Reifungsteilung einer Spermatoocyte (die Chromosomenpaarung ist ebenso wie in der Oogenese unterblieben). *g* Spermatoocyte; Metaphase der ersten Reifungsteilung; partielle Chromosomenkonjugation. *h* Spermatoocyten II. Ordnung (zwei Tochterzellen der ersten Reifungsteilung). Elimination einiger Gemini.

Vergrößerung ca. 2400fach. Nach BÉLAŘ 1923

Über die letztere brauchen wir nicht viel Worte zu verlieren; in allen Fällen¹⁾, in denen sie als normaler Vorgang anzusehen ist, spielt sie sich im wesentlichen in gleicher Weise ab, mag nun die Reduktion den Abschluß der Eibildung dar-

1) Hymenopteren, Rotatorien (TAUSON), *Tetranychus*, *Icerya purchasi*, *Trialeurodes vaporarum*, manche Spirogyraarten (vgl. S. 24); cytologische Einzelheiten sind bis jetzt nur bei Tieren genau bekannt geworden.

stellen oder aber ihr irgendwann vorhergegangen sein: die Weiterentwicklung des unbefruchteten — aber bis zum Eintritt der Parthenogenese befruchtungsfähigen — Eies (resp. seines Äquivalents bei nicht oogamen Formen) unterscheidet sich nur darin von der einer Zygote, daß die Chromosomenzahl der metagamen Teilungen¹⁾ nicht diploid, sondern haploid ist.

Wesentlich mannigfaltiger sind die verschiedenen Erscheinungsformen der diploiden Parthenogenese. In vielen Fällen unterbleibt die Reduktion der Chromosomenzahl (womit der Umstand, daß diploid parthenogenetische Eier in der Regel befruchtungsunfähig sind, vielleicht irgendwie in Zusammenhang stehen

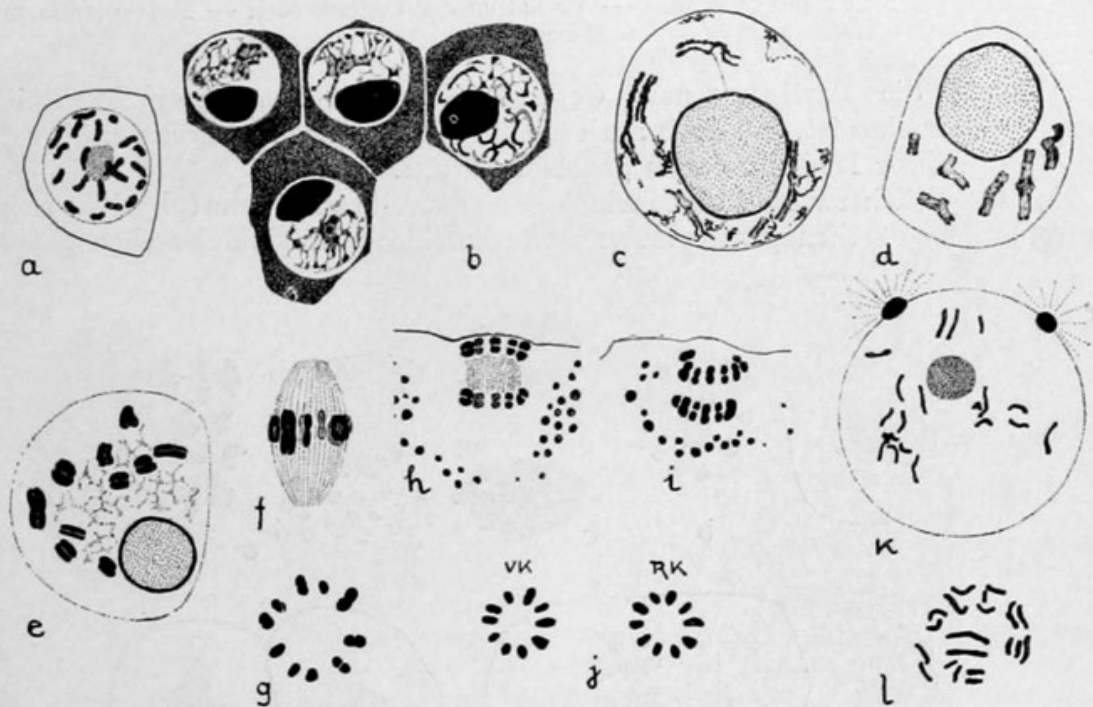


Abb. 133. *Rhabditis monohystera*. Chromosomenzyklus der merosperm-parthenogenetischen Weibcheneier (die Männcheneier werden normal befruchtet) ($2n = 20$. NB. Der komplette Chromosomenbestand ist nur auf a, e, g, j, k, l dargestellt).

a Oogonie in Prophase. b Oocyten im Leptotänstadium der Konjugationsphase. c Oocytenkern im Diplotänstadium. d, e Oocytenkern in früher und später Diakinese. f Metaphase der ersten und einzigen Reifungsteilung des Eies in Seitenansicht. g Desgl. in Polansicht. h, i Telophase der Eireifungsteilung. j Zwei (zusammengehörige) Tochterplatten der Eireifungsteilung (Vk = die für den Eikern, Rk = die für den Richtungskörper bestimmte Platte). k Prophase der ersten Furchungsteilung. l Äquatorialplatte der dritten Furchungsteilung.

Vergrößerung ca. 2400 fach. Nach BÉLAŘ 1923

dürfte). Dies geschieht aber nur selten²⁾ in der Weise, daß all die Vorgänge (Chromosomenkonjugation, Reifungsteilungen), durch die die Chromosomenreduktion sonst herbeigeführt wird, in Wegfall kommen; in der Regel erscheinen

1) Diesen Terminus kann man auch bei Parthenogenese anwenden, da ja mit dem Beginn der parthenogenetischen Entwicklung das Gametenstadium zu Ende ist.

2) Bei manchen Blütenpflanzen (*Antennaria alpina*, *Archhieracium Eupatorium* u. a., vgl. SHARP 1926, S. 350), nach DONCASTER 1911 b (dessen Angaben jedoch von WILSON bezweifelt werden) auch bei der Gallwespe *Neuroterus lenticularis*. Im letzten Fall wird nur sozusagen ein Anlauf zur Kernteilung gemacht: der Kern begibt sich im Prophasestadium an die Eioberfläche (als ob eine Kernteilung folgen sollte) und kehrt dann ins Innere des Eies zurück, um sich sofort in die erste Furchungsspindel umzuwandeln.

sie bloß mehr oder weniger weitgehend rudimentiert. Bei sehr vielen Tieren¹⁾ (und bei einigen Pflanzen²⁾) findet bloß eine Kernteilung statt, in der alle Chromosomen äqual geteilt werden (Abb. 132); in diesen Fällen unterbleibt relativ oft die Chromosomenkonjugation (findet sie trotzdem statt, so zerfallen die Gemini meist vor dem Beginn der Reifungsteilung in Einzelchromosomen).

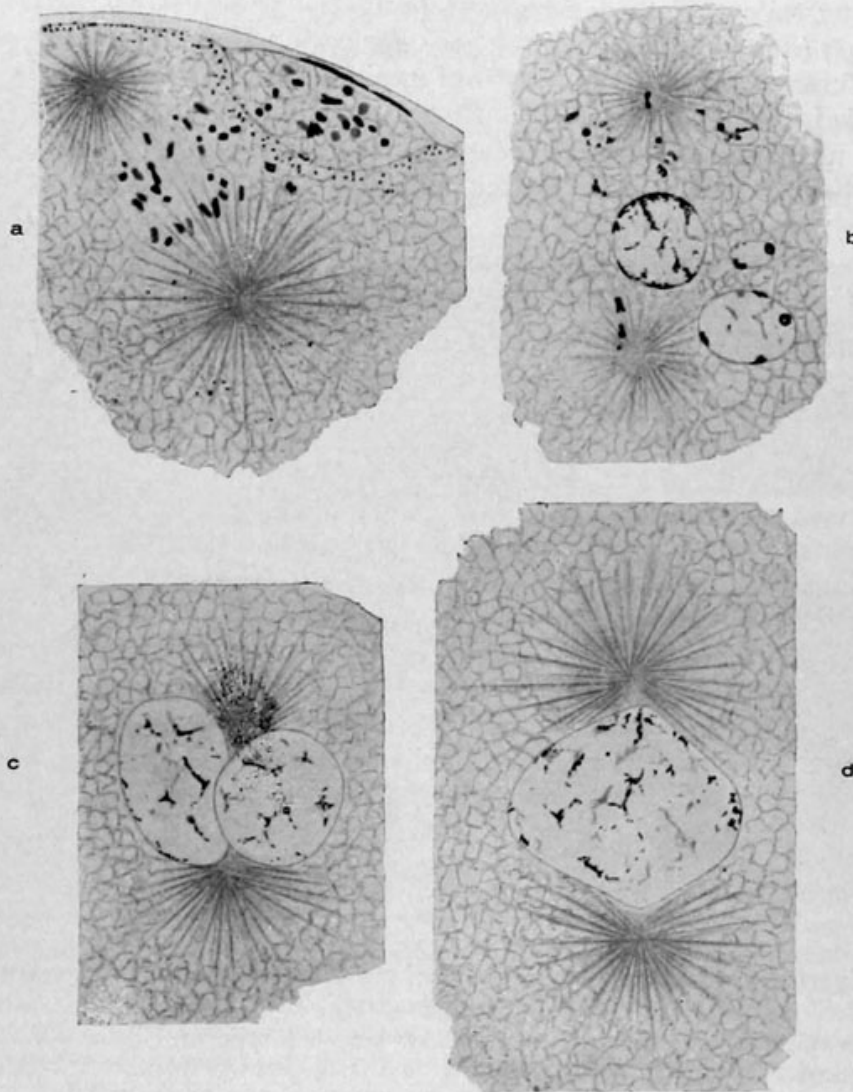


Abb. 134. *Asterias glacialis*. Künstliche Parthenogenese. Verschmelzung der beiden Tochterkerne der zweiten Reifungsteilung zum Furchungskern.

a Anaphase der zweiten Reifungsteilung; rechts oberhalb von der Spindel liegt der erste Richtungkörper. b Telophase der zweiten Reifungsteilung. c Die beiden Schwesterkerne legen sich aneinander. d Kernverschmelzung in der Prophase der ersten Furchungsteilung.

Nach BUCHNER 1911 aus BUCHNER 1915

In manchen Fällen³⁾ werden sogar alle beide Reifungsteilungen durchgeführt, ohne daß dadurch die Chromosomenzahl reduziert wird. Wie das im einzelnen zustande kommt, ist in den meisten Fällen nicht genau bekannt; es ist aber wahr-

1) Blattläuse, Reblaus, Cladoceren, Ostracoden, *Miastor*, Rotatorien (Eier der thelytok-parthenogenetischen Generation), Nematoden, Trematoden.

2) Z. B. *Taraxacum*, *Chondrilla* (zitiert nach SHARP 1926, S. 350).

3) *Marsilia Drummondii*, *Rhodites rosae* (SCHLEIP 1909 b, HOGGEN 1920 a), *Bacillus rossii* (v. BAEHR 1907), *Nematus lacteus* (DONCASTER 1907 b).

scheinlich, daß in jeder der beiden Reifungsteilungen jedes Chromosom äqual geteilt wird.

Es gibt aber überdies noch Übergangstypen zwischen diploider und haploider Parthenogenese, bei denen die Chromosomenzahl zwar zuerst regelrecht reduziert, nachher aber wieder aufreguliert wird. Im einfachsten Fall¹⁾ geschieht dies durch eine unvollständig unterdrückte zweite Reifungsteilung; da in der ersten und einzigen Reifungsteilung Tetraden halbiert (aufgeteilt) werden, so stellt der Zerfall der Dyaden²⁾ (der meist in der Telophase der ersten Reifungsteilung stattfindet) in je zwei Chromosomen — die nicht auf zwei Kerne verteilt werden! — die Normalzahl wieder her³⁾ (Abb. 133). In anderen Fällen wird die Aufregulierung durch eine nachträgliche Kernverschmelzung herbeigeführt; z. B. bei *Solenobia triquetella* (SEILER 1923). Die Normalzahl ($4n$) ist hier gleich $\pm 120^4$), bei der

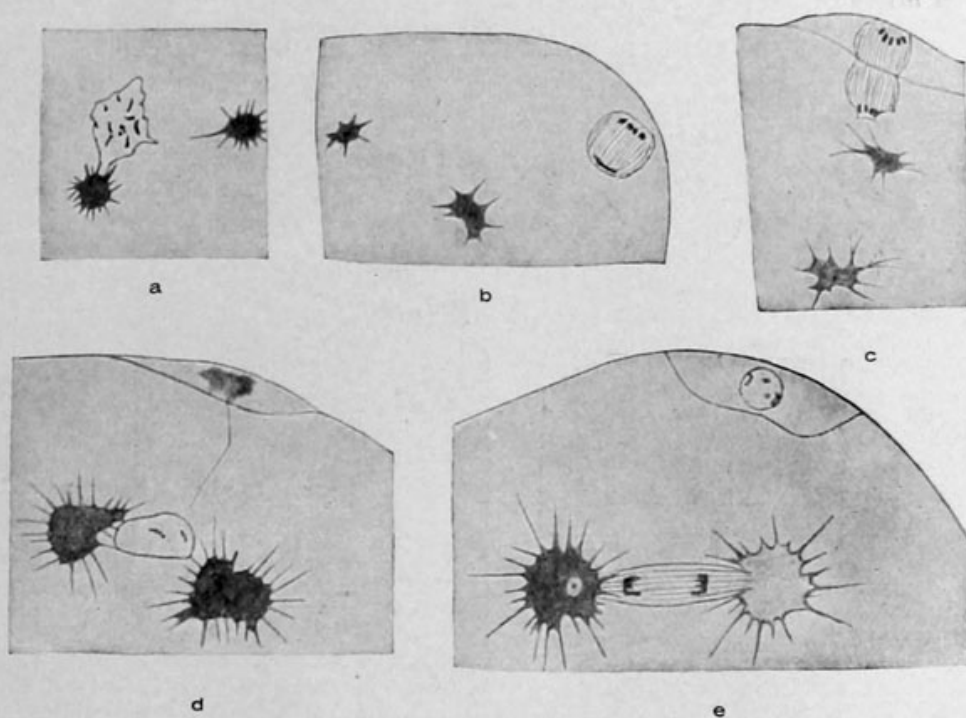


Abb. 135. *Cypris incongruens* (Ostracode). Herkunft der Centrosomen der ersten Furchungsteilung des (parthenogenetischen) Eies.

a Zwei Centrosphären lösen sich von dem in Prophase befindlichen Eikern ab. b, c Anaphase und Telophase der (einzigen) Reifungsteilung. d Die beiden Centrosphären legen sich an den Eikern an. e Anaphase der ersten Furchungsteilung.

Nach MÜLLER-CALÉ 1913 aus BUCHNER 1915

Eireifung treten 30 Tetraden (Bigemini?) ein und werden aufgeteilt; in der Anaphase dieser Teilung zerfällt jede der 30 Dyaden in zwei Chromosomen, die sich aber in der Interkinese wieder vorübergehend paaren. In der Metaphase der

1) Z. B. bei den Männcheneiern (die Weibchen entstehen aus regelrecht befruchteten Eiern) von *Rhabditis monohystera* (BĚLAŘ 1923) und bei *Solenobia pineti* (SEILER 1923).

2) Ob eine solche Dyade — wie ich 1923 annehmen zu dürfen glaubte — einen äqual geteilten Konjugationspartner darstellt oder — wie SEILER annimmt — die vereinigt gebliebenen Spaltheilften zweier Konjugationspartner, ist in allen hierher gehörigen Fällen nicht mit Sicherheit zu entscheiden (vgl. S. 218 u. 240). Die Bestimmtheit, mit der ich seinerzeit die zuerst angeführte Annahme geäußert habe, halte ich jetzt für völlig ungerechtfertigt.

3) Eine Parallele zu diesem Vorgang stellt die semiheterotype Teilung der Pollenmutterzellen mancher Pflanzen dar (vgl. S. 246).

4) Die von SEILER gefundenen Zahlen schwanken von 118 bis 123; am häufigsten war die Zahl 122.

zweiten Reifungsteilung erfolgt wieder ein Zerfall jeder Dyade in zwei Einzelchromosomen, die äqual geteilt werden. In die erste Furchungsteilung treten dementsprechend 60 Chromosomen ein; die Normalzahl 120 wird (frühestens) erst nach der zweiten Furchungsteilung dadurch wieder hergestellt, daß je zwei Furchungskerne miteinander verschmelzen. Ähnliches findet nach BRAUER (dessen Angaben jedoch von anderen Untersuchern bezweifelt wurden) bei der parthenogenetischen Rasse von *Artemia salina* statt, nur mit dem Unterschied, daß schon nach der zweiten Reifungsteilung der Eikern mit dem zweiten Richtungskern verschmilzt.

Ähnliche Aufregulierungen sind auch in manchen Fällen künstlicher Parthenogenese nachgewiesen worden (Abb. 134).

Neben den Chromosomenverhältnissen interessiert uns an der Parthenogenese der Metazoen auch noch das Verhalten der Centrosomen, da ja hier die Centrosomen der ersten Furchungsspindel des befruchteten Eies vom Spermazentrum abstammen. Nur in ganz wenigen Fällen natürlicher Parthenogenese konnte über diesen Punkt Klarheit gewonnen werden; die Centrosomen stammen hier — wie zu erwarten ist, sofern man eine unbedingte Kontinuität der Centrosomen annimmt — vom Centrosom des Eies ab (Abb. 131). Eine eigenartige Komplikation dieses Vorgangs, die bei *Cypris incongruens* beobachtet worden¹⁾ ist, sei noch erwähnt. Während der Prophase der Reifungsteilung treten dicht am Eikern zwei Centrosphären auf, die sich jedoch von ihm ablösen; erst nach beendeter Reifungsteilung (die ohne Beteiligung sichtbarer Centrosphären abläuft) treten sie an den Vorkern heran und werden zu den Centrosphären der Furchungsteilung (Abb. 135). Wie schon oben erwähnt wurde (S. 154), kann man diesen Vorgang eventuell als Indizium für die Richtigkeit von BOVERIS „Theorie der Befruchtung“ ansehen; denn wenn man das Vorhandensein unscheinbarer Centrosomenäquivalente an den Polen der Reifungsspindel von *Cypris* annimmt, so kann man die Bildung der sich ablösenden Centrosphären als eine Teilung der beiden Eicentrosomen in je ein aktiveres und ein relativ weniger aktives Centrosom deuten.

Der Vollständigkeit halber sei noch eine Erscheinung erwähnt, die man streng genommen ebenfalls als Parthenogenese²⁾ bezeichnen muß; die Entwicklung eines Spermakerns in einem Ei, dessen Kern an der Furchung nicht teilnimmt. Bis jetzt konnte dieser Vorgang nur nach künstlicher Schädigung des Eikerns beobachtet werden³⁾. Um etwas ganz Ähnliches handelt es sich bei der sogenannten Merogonie; nur daß hier der Spermakern nicht in einem ganzen Ei, sondern in einem kernlosen Eifragment zur Entwicklung gelangt. Die Unterscheidung von Androgenesis und Merogonie ist jedoch nur im Hinblick auf die eventuellen entwicklungsphysiologischen Konsequenzen beider Vorgänge, die mit den organbildenden Keimbezirken etwas zu tun haben, berechtigt.

1) MÜLLER-CALÉ 1913.

2) WILSON nennt diesen Vorgang Androgenesis.

3) Z. B. von G. HERTWIG (1911, 1918) bei Froscheiern und von PACKARD (1918) bei *Chaetopterus*.

VII. Chromosomenreduktion

- a) Übersicht: Technisches — Fehlerquellen — Terminologie — Paradigma: Reduktion der Spermatocyten von *Stenobothrus lineatus* — Synaptische Ballung — Chromosomenkonjugation der Fliegen — Verspätete Chromosomenpaarung — Chromosomenreduktion der Protozoen — Primärtypus der Reduktion — *Pseudococcus nipae* — *Sciara*
- b) Konjugationsfrage. Nachweis der Konjugation. — Direkte Beobachtung der Konjugation — Bastarde vom *Drosera*-Typ; *Pygaera*-Bastarde — Konjugation von mehr als zwei Chromosomen — Homologie der Konjugationspartner — Drillingsbildung bei trisomen Organismen — Heteromorphe Gemini: CAROTHERS' Versuche — Reduktionsteilung bei haploiden Organismen — Autosyndese — Reduktion bei parthenogenetischen Organismen — Affinität der Spaltheilungen
- c) Konjugationsmodus. Unterschied zwischen Para- und Metasyndese — Beweise der Parallelkonjugation — Verkettung der Gemini — Heteromorphe Gemini von *Phrynotettix* — Ist die Parallelkonjugation der einzige Konjugationsmodus? — Kritik der Belege für Metasyndese — Doppeltlängsgespaltene Tetraden — STIEVES Angaben — Faltungshypothese — Fehlerquellen — Ringbildung bei *Rumex* und *Oenothera*
- d) Reduktionsteilung. Prä- oder Postreduktion? — Zufällsmäßige Aufteilung und Kombination der Chromosomen — Abnorme Verteilung überzähliger und ungepaarter Chromosomen — Doppelte Spaltung — Somatische Reduktion

1. Übersicht

Unter Chromosomenreduktion oder Reduktion schlechtweg versteht man die Herabsetzung der Chromosomenzahl eines diploiden Kerns auf die Haploidzahl¹⁾ vermittelt zweier dicht aufeinanderfolgenden Kernteilungen: der Reduktions- oder Reifungsteilungen. Das Wesen dieses Vorgangs besteht bekanntlich darin, daß zunächst je zwei homologe Chromosomen (von denen je eines väterlicher, das andere mütterlicher Provenienz ist)²⁾, sich miteinander zu einem Doppelchromosom vereinigen oder paaren; dieses Doppelchromosom (auch Geminus oder Tetrade genannt) benimmt sich dann in einer der beiden Reifungsteilungen wie ein gespaltenes Chromosom, so daß die beiden homologen Chromosomen auf zwei Kerne verteilt werden. In der anderen Reifungsteilung werden dann die reduzierten (d. h. von ihren homologen Partnern getrennten) Einzelchromosomen äqual³⁾ gespalten und ihre Spaltheilungen verteilt.

Über den Zeitpunkt, besser gesagt die Stelle, an der die Reduktionsteilungen in den Keimbahnzyklus eingeschaltet sind, ist bereits im ersten Kapitel dieses Handbuchs alles Nötige gesagt worden; es sei daher nur rekapituliert, daß wir zwischen zygotischer, gametischer und intermediärer Reduktion unterscheiden⁴⁾.

Die Untersuchung der Reduktionsphänomene — nicht so sehr der Reduktionsteilungen selbst, als der Stadien, die ihnen vorhergehen — gehört zu den schwierigsten Aufgaben der deskriptiven Cytologie und es sind viele Jahre vergangen, bevor die im folgenden mitgeteilten

1) In Ausnahmefällen kommt auch eine Reduktion der tetraploiden auf die diploide Chromosomenzahl vor (vgl. S. 217).

2) Diese Behauptung hat natürlich nur dann einen Sinn, wenn man die Theorie der Erhaltung der Chromosomenindividualität für richtig hält.

3) Dieser Terminus betont nur den Gegensatz zwischen dieser Teilung und der Reduktionsteilung, die insofern inäqual ist, als ja die homologen Chromosomen voneinander verschieden sein können.

4) Diese Termini sind auch auf S. 168 erklärt.

— längst prophezeiten — Ergebnisse als wirklich gesichert angesehen werden konnten. Die Schwierigkeiten beruhen hauptsächlich auf der Fixierungsstabilität der betreffenden Stadien, also auf ihrer Neigung zur Artefaktbildung; außerdem wird die Untersuchung auch schon durch die natürliche Beschaffenheit dieser Vorstadien (dichte Lagerung der Chromosomen und geringe Dimensionen der Zellen) und durch den Umstand, daß man sich die nötigen¹⁾ großen Quantitäten des Untersuchungsmaterials nicht immer leicht verschaffen kann, erschwert.

Aus diesen Gründen ist es bisher nur bei wenigen Objekten möglich gewesen, den gesamten Verlauf des Reduktionsvorgangs einigermaßen befriedigend aufzuklären. Der eine Fundamenteffekt der Reduktion, die Halbierung der diploiden Chromosomenzahl, ist bereits bei einer Unzahl von Objekten festgestellt worden. Die Schwierigkeiten beginnen erst, wenn die Untersuchung der Art und Weise dieser Herabsetzung gilt. Es ist daher kein Wunder, daß die diesbezügliche Literatur eine Fülle von einander widersprechenden Angaben enthält, Angaben, die sich nicht selten auf ein und dasselbe Objekt beziehen. Sollten alle Angaben — und wären es nur diejenigen, die bis jetzt keine Widerlegung gefunden haben — hier registriert werden, so würde sich der Ablauf der Reduktionsvorgänge in kaleidoskopischer Mannigfaltigkeit präsentieren. Ganz abgesehen davon, daß eine solche Mannigfaltigkeit — soweit sie fundamentale Punkte betrifft — angesichts der sonstigen (relativen) Gleichförmigkeit des Chromosomenformwechsels (vgl. Kap. III, 2) nicht sehr wahrscheinlich ist, ermöglicht jedoch folgender Umstand eine recht gründliche Siebung des in der Literatur niedergelegten Beobachtungsmaterials.

Nur selten kann man aus einer bloßen — sozusagen photographisch objektiven — Beschreibung der fixierten und gefärbten Zellen die Vorgänge, deren einzelne Stadien im Präparat festgehalten sind, eindeutig ablesen. In den meisten Fällen muß eine — mehr oder weniger gut fundierte — Deutung dazukommen; meist deshalb, weil das eine oder andere Stadium mikroskopisch nicht gut analysierbar ist, sei es nun, weil es schon an sich zu „undurchsichtig“ ist (z. B. wenn sehr viele dünne Chromosomen einen dichten Knäuel bilden) oder weil es durch Fixierungsartefakte entstellt worden ist. Und noch mehr: allein die Seriiierung der Stadien, die für manche Fragen von ausschlaggebender Bedeutung ist, beruht in den meisten Fällen nur auf Deutung, da noch niemand den gesamten Verlauf der Reduktionsvorgänge *in vivo* hat beobachten können.²⁾ Bedenkt man, daß die — im Vergleich zu den Untersuchungen, von denen hier die Rede ist — relativ einfache Aufgabe der Feststellung der Chromosomenzahl einer somatischen Teilung oft schwierig genug zu lösen ist, so muß eine skeptische Beurteilung solcher Angaben, die nicht ohne weiteres aus dem Präparat abgelesen erscheinen, sondern zu einem guten Teil auf Deutung beruhen, berechtigt erscheinen.

Die folgende Darstellung fußt daher in erster Linie auf solchen Angaben, die, wie vorhin angedeutet wurde, vorwiegend auf bloßer Beobachtung beruhen und trotzdem fast den gesamten Verlauf der Reduktion bei den untersuchten Organismen aufklären. Aus der Mehrzahl dieser Beobachtungen³⁾ läßt sich ein in seinen Grundsätzen durchaus einheitliches Bild des Verlaufs der Chromosomenreduktion gewinnen, welches sozusagen den Normalfall der Reduktion repräsentiert; es soll den Anfang machen. Einige wichtige gesichert erscheinende

1) Nötig aus mehr als einem Grund: erstens geht sehr viel Material beim Ausprobieren geeigneter Fixierungsmethoden verloren; zweitens sind begrifflicherweise diejenigen Stadien, die rasch durchlaufen werden, in fixiertem Material viel seltener als diejenigen, die lange Zeit dauern, so daß manche dieser kurz befristeten Stadien in spärlichem Material vollkommen fehlen können, drittens steigen natürlich mit dem Quantum des Materials die Aussichten, möglichst viele besonders günstige Vertreter des betreffenden Stadiums zu erlangen. Bedenkt man, daß die Aufklärung der Reduktionsphänomene bei Organismen, deren Reduktionsstadien man sich zu vielen Tausenden mühelos verschaffen kann (Metazoen, Blütenpflanzen), erst nach jahrelangen Bemühungen vieler Forscher gelungen ist, so erscheint es ohne weiteres begrifflich, daß man bei Organismen, bei denen schon die Beschaffung von nur 100 Stadien mit großem Zeit- und Arbeitsaufwand verknüpft ist (dies gilt für viele niedere Lebewesen), noch lange nicht soweit ist.

2) Manchmal kann jedoch das „Alter“ der betreffenden Zelle aus ihrer Lage in einem Organ oder der Gestalt dieses Organs ziemlich sicher bestimmt werden.

3) Sie betreffen fast ausschließlich die Spermato- und Oogenese von Metazoen (A. und K. E. SCHREINER 1906, MARÉCHAL 1907, WINIWARTER und SAINMONT 1909, MOHR 1915, ROBERTSON 1915, 1916, WENRICH 1916, 1917, v. GELEI 1921, JANSSENS 1905, 1924, MC CLUNG 1924, 1927, BOUIN 1925, HOGGEN 1920b; Pflanzen: GRÉGOIRE 1904, 1907, ROSENBERG 1905, 1907, 1909, LAGERBERG 1906, 1909, NEWTON 1927, SZAKIEN 1927).

Abweichungen von diesem Reduktionstypus werden sich anschließen; die Mehrzahl der übrigen Angaben (die mit den von mir als zuverlässig angesehenen in Widerspruch stehen) soll nur insoweit berücksichtigt werden, als sie zu kardinalen Streitfragen in Beziehung stehen, die noch nicht als erledigt gelten können; allerdings nur insoweit als nicht erledigt, als manche Forscher von Rang in bezug auf diese Fragen einen Standpunkt einnehmen, der von dem, der der folgenden Darstellung zugrunde liegt, abweicht. Aus der Erörterung dieser Streitfragen wird sich auch die weitere Begründung der hier getroffenen Stoffauswahl ergeben.

Es sei also zunächst der Gesamtverlauf der Chromosomenreduktion, wie er sich nach den Beobachtungen von zahlreichen Autoren in der Spermato- und Oogenese vieler Tiere abspielt, an Hand der Abbildungen 136 bis 141 im Zusammenhang geschildert.

Vorher aber noch einiges über die Terminologie der Reduktionserscheinungen; sie trägt alle Spuren des Werdegangs unserer Kenntnis von diesen Vorgängen so deutlich zur Schau, daß sie alles andere als einheitlich und zweckmäßig, vielmehr höchst verwirrend ist. Die folgende Zusammenstellung gibt eine kurze Erläuterung der von mir im folgenden verwendeten Ausdrücke. Die wichtigsten ihrer Synonyma sind jeweils in Klammern hinzugefügt; diejenigen von ihnen, die ich neben den „Haupt“terminis verwende, sind kursiv gedruckt.

Gonotokont:

Die Zelle, in der sich die Chromosomenreduktion abspielt (Spermatocyte, Oocyte, Pollenmutterzelle, Embryosackmutterzelle, Sporenmutterzelle).

Gone:

Eine der vier Zellen, in die der Gonotokont durch die beiden Reifungsteilungen zerfällt (Gonogamet = eine Gone, die sich in einen Gameten umwandelt [Tiere]; die Ausdrücke Gonospore [Moose] und Gonocyte [*Spirogyra*] bedeuten entsprechendes).

Reduktion (Reduktionsphase, Meiosis [engl.]):

Die Gesamtheit aller Vorgänge, welche die Aufteilung der homologen Chromosomen eines diploiden Kerns auf vier haploide Kerne und damit die Herabsetzung der Chromosomenzahl von $2n$ auf n herbeiführen.

Gametische Reduktion:

Reduktion, die unmittelbar vor der Gametenbildung erfolgt (Beispiel: Metazoen).

Zygotische Reduktion:

Reduktion, die unmittelbar nach der Befruchtung erfolgt; die Reduktionsteilung ist hier die erste Kernteilung in der Zygote (Beispiel: Konjugaten, Coccidien).

Intermediäre Reduktion:

Reduktion, die an irgendeine Stelle zwischen zwei aufeinanderfolgende Befruchtungsvorgänge eingeschaltet ist und von jedem derselben durch einige Zellgenerationen getrennt ist (Beispiel: Moose, Farne).

Chromosomenreduktion:

Aufteilung ganzer (homologer) Chromosomen auf verschiedene Kerne.

Zahlenreduktion:

Herabsetzung der Chromosomenzahl durch Chromosomenreduktion.

Konjugation (Chromosomenkonjugation, Chromosomenpaarung, Syndese, Synapsis [engl.], Pseudoreduktion):

Die Vereinigung von je zwei (oder mehr) homologen Chromosomen zu einem Geminus (oder einem „höherwertigen“ Verband).

Parallelkonjugation (Parasyndese, Parasynapsis [engl.]):

Eine Art von Chromosomenkonjugation, bei der sich die konjugierten Chromosomen ihrer ganzen Länge nach aneinanderlegen.

Metasyndese (end-to-end-Konjugation, Telosynapsis [engl.]):

Eine Art von Chromosomenkonjugation, bei der sich nur ein Ende jedes konjugierenden Chromosoms mit dem entsprechenden Ende des anderen Chromosoms vereinigt.

Faltung (Loop-formation [engl.]):

Sekundäre Vereinigung der freien Enden zweier metasyndetisch gepaarter Chromosomen.

Allosyndese:

Paarung zweier homologer Chromosomen, die verschiedenen Chromosomengarnituren angehören.

Autosyndese:

Paarung zweier Chromosomen, die zu ein und derselben Chromosomengarnitur gehören.

Asyndese:

Ausbleiben der Paarung.

Konjugationsphase:

Der erste Abschnitt der Reduktionsphase, in der sich die Chromosomenkonjugation abspielt.

Prämeiotische (präsyndetische) Interphase (noyaux protobroques [v. WINIWARTER]):

Das Endstadium der letzten vor dem Eintritt der Konjugationsphase ablaufenden Kernteilung und der allererste Abschnitt der Konjugationsphase, in dem die Chromosomen sich aus dem (im Ruhekernstadium befindlichen) Karyoplasma herausdifferenzieren.

Leptotänstadium:

Abschnitt der Konjugationsphase, in dem die Chromosomen mehr oder minder distinkt in Diploidzahl auftreten.

Zygotänstadium:

Stadium, in dem je zwei homologe Chromosomen einander aufsuchen und zueinander parallel liegen.

Amphitänstadium:

Moment der (parasyndetisch erfolgenden) Chromosomenkonjugation (vgl. S. 171, Fußnote 4).

Pachytänstadium:

Stadium kurz nach erfolgter Paarung aller Chromosomen, in dem die Gemini einheitlich erscheinen.

Diplotänstadium:

Stadium nach erfolgter Chromosomenpaarung, in dem die Zusammensetzung jedes Geminus aus mindestens zwei Chromosomen deutlich sichtbar ist.

Strepsitänstadium:

Eine Abart des Diplotänstadiums, gekennzeichnet durch eine schraubige Torsion der Gemini.

Postsyndetische Interphase:

Stadium der in manchen Fällen auf das Pachy- oder Diplotänstadium folgenden regressiven (telophasenhaften) Veränderung der Gemini.

Bukettstadien:

Alle Stadien der Konjugationsphase, in denen wenigstens ein Ende jedes Einzelchromosoms oder Geminus auf einen mehr oder weniger beschränkten Bereich der Kernperipherie orientiert ist.

Synaptische Ballung (Synapsis vieler deutscher, Synzesis der angelsächsischen Autoren):

Ein vitales Artefakt (vgl. S. 3), welches in einer Verklumpung der in Konjugation befindlichen oder schon konjugierten Chromosomen besteht.

Diakinese¹⁾:

Stadium kurz vor der Ausbildung der Spindel der ersten Reifungsteilung, in dem die Gemini die Gestalt annehmen, die sie in der Metaphase dieser Teilung aufweisen.

Reifungsteilungen (meiotic divisions, Reduktionsteilungen):

Die beiden Kernteilungen, welche die Chromosomen- und Zahlenreduktion herbeiführen.

Erste Reifungsteilung (Heterotypische Teilung²⁾, Reduktionsteilung³⁾)

1) Ein gut eingebürgerter, aber nicht sehr glücklich gewählter Terminus; denn er wird — dem Wortsinn gemäß — von manchen Autoren als Synonym für „Trennung der Spalthälften“ (oder Konjugationspartner) in der Anaphase gebraucht. Es ist aber nicht statthaft, den Ausdruck „Diakinese“ einfach durch „Prophase der ersten Reifungsteilung“ zu ersetzen, wie das manche Autoren tun, da streng genommen die ganze Konjugationsphase bereits als Prophase der ersten Reifungsteilung anzusehen ist; man könnte höchstens sagen: „Späte Prophase der ersten Reifungsteilung.“

2) Die Termini „heterotype“ (oder allotype) und „homoeotype“ Teilung werden besonders von Botanikern oft gebraucht; sie besagen ursprünglich nichts anderes, als daß die zweite (Reifungs)teilung in der Regel einer somatischen Mitose (hinsichtlich des Verhaltens der Chromosomen) sehr ähnlich sieht, die erste hingegen nicht, und sind somit durchaus berechtigt. Es ist aber nicht statthaft, diese Ausdrücke als Synonyma von „Reduktions-“ resp. „Äquationsteilung“ zu gebrauchen, da wir heute wissen, daß Reduktion und äquale Teilung promiscue in beiden Reifungsteilungen stattfinden können. Doch kann man sie mit einer — allgemein geläufigen — reservatio mentalis weiter verwenden; wenn man es nicht vorzieht, sie durch die alten (aber in anderer Hinsicht irreführenden) Namen „erste und zweite Reifungsteilung“ zu ersetzen.

3) Die generelle Verwendung dieser Ausdrücke als Synonyma für „erste“ resp. „zweite Reifungsteilung“ ist aus denselben Gründen unstatthaft, die soeben (Fußnote 2) gegen die übliche Handhabung der Termini „homoeo- und heterotypische Teilung“ geltend gemacht wurden.

Interkinese:

Das mehr oder weniger interphasenartige Stadium zwischen den beiden Reifungsteilungen.

Zweite Reifungsteilung (Homoeotypische Teilung¹, Äquationsteilung²)**Einzelchromosom (univalentes Chromosom):**

Ein einem Chromosom einer somatischen Mitose entsprechendes Chromosom.

Konjugationspartner (mate [engl.]):

Ein mit seinesgleichen in Paarung befindliches oder gepaartes Einzelchromosom.

Geminus (Doppelchromosom, bivalentes Chromosom, Tetrade, Vierergruppe):

Der von zwei miteinander gepaarten Einzelchromosomen gebildete Komplex.

Chromosomentetrade (Tetrade, Geminus):

Ein Geminus, dessen Konjugationspartner gespalten sind.

Dyade (Chromosomendyade, gespaltenes Einzelchromosom³, „halbierter“ Geminus³):

Ein Doppelchromosom, welches in der Metaphase der ersten Reifungsteilung neben Tetraden auftritt oder in den zwischen Anaphase der ersten Reifungsteilung und Anaphase der zweiten Reifungsteilung liegenden Stadien auftritt. Der Terminus sagt über das Verhältnis der Dyade zu den beiden Konjugationspartnern nichts aus.

Dreiergruppe (Drilling⁴, Hexade⁵, trivalentes Chromosom):

Ein durch die Paarung dreier homologer Einzelchromosomen gebildeter dreiteiliger Chromosomenkomplex.

Vierergruppe (Vierling⁴, Octade⁵, quadrivalentes Chromosom):

Ein aus vier homologen gepaarten Einzelchromosomen bestehender Chromosomenkomplex.

Reduktionsspalt:

Der Zwischenraum, der die beiden Konjugationspartner voneinander trennt.

Äquationsspalt:

Der Zwischenraum, der die Spalthälften eines Einzelchromosoms voneinander trennt, mag es nun mit einem anderen gepaart sein oder nicht.

Reduktionsteilung:

Die Aufteilung eines Geminus in zwei Einzelchromosomen oder diejenige der beiden Reifungsteilungen, in der das bei allen Geminis geschieht.

Äquationsteilung:

Die Aufteilung eines reduzierten oder ungepaart gebliebenen gespaltenen Einzelchromosoms in seine beiden Hälften oder diejenige Reifungsteilung, in der dies bei allen Einzelchromosomen geschieht.

Syndetische Reduktion:

Aufteilung konjugierter Einzelchromosomen.

Asyndetische Reduktion:

(meist mehr oder weniger unregelmäßige) Verteilung ungepaart gebliebener Einzelchromosomen.

Präreduktion:

Eine in der ersten Reifungsteilung erfolgende Reduktion.

Postreduktion:

Eine in der zweiten Reifungsteilung erfolgende Reduktion.

Gemischte Reduktion:

Einige Geminis werden in der ersten Reifungsteilung reduziert, einige in der zweiten.

Wie schon oben erwähnt, nehmen in der Spermato- und Oogenese der Metazoen die Veränderungen, die durch die Reifungsteilungen ihren Abschluß finden und die oft auch als Pseudoreduktion⁶) bezeichnet worden, nach Ablauf der „letzten“ Spermato- resp. Oogonienteilung ihren Anfang (Abb. 136 a—h). Statt (wie nach einer gewöhnlichen Vermehrungsteilung) aus der Telophase in die typische Interphase einzutreten, bildet der Tochterkern sehr bald wieder Chromosomen aus. In manchen Fällen⁷) konnte nachgewiesen werden, daß die Chromosomen

1) S. Anm. 2 S. 169.

2) S. Anm. 3 S. 169.

3) Diese Bezeichnungen sind nur anwendbar, wenn man genau weiß, in welcher Teilung der Geminus reduziert, d. h. in Einzelchromosomen zerlegt worden ist.

4) per analogiam zu „Geminus“ (Zwilling) gebildet.

5) per analogiam zu „Tetrade“ gebildet; ist streng genommen nur dann am Platz, wenn jedes Einzelchromosom gespalten ist.

6) Weil durch die Chromosomenpaarung die Chromosomenzahl nur scheinbar herabgesetzt wird.

7) Z. B. bei Heuschrecken (WENRICH 1916).

der Telophase sich direkt in die Chromosomen des ersten Konjugationsstadiums umwandeln: es geschieht dies durch starkes Längenwachstum.

Dieses Längenwachstum spielt sich in vielen Fällen innerhalb der Umhüllung der Telophasechromosomen ab, also in ganz ähnlicher Weise wie bei manchen somatischen Mitosen (vgl. S. 69). Auch hier stehen wir vor derselben Frage, nämlich: in welcher Weise die Spiralen mit den Telophasechromosomen zusammenhängen, und dieselben Gründe, die oben für die Annahme eines einfachen Längenwachstums der Chromosomen innerhalb einer Hülle geltend gemacht wurden, lassen sich auch zugunsten der hier vertretenen Auffassung der Entstehung der Leptotänchromosomen anführen (Abb. 140 c). In manchen Fällen werden die in Umwandlung begriffenen Telophasechromosomen (die oft etwas voneinander entfernt sind [Artefakt?]), solange die Leptotänspirale in ihnen noch nicht deutlich sichtbar ist, als Prochromosomen bezeichnet.

In anderen Fällen ist zwischen Leptotänstadium und Telophase der letzten prämeiotischen Mitose ein kurzes Interphasestadium eingeschaltet (Abb. 136 f—h).

Nach vollendeter Ausbildung der Leptotänchromosomen erscheint der Kern von einem dichten Chromosomenknäuel erfüllt (Abb. 136 j, k); aus diesem Grunde ist es nur selten möglich, genaueren Einblick in den Aufbau dieses Knäuels zu gewinnen. Festzuhalten ist jedoch, daß, wie die Untersuchung günstiger Objekte¹⁾ gezeigt hat, die Leptotänchromosomen zunächst in diploider Zahl auftreten.

Nunmehr wird eine eigentümliche Orientierung der Leptotänchromosomen, die in sehr vielen Fällen schon während ihrer Ausbildung einsetzt, immer deutlicher; es nähert sich zumindest eines²⁾ der zwei freien Enden jedes Chromosoms, der dem Centrosom³⁾ zunächstliegenden Stelle der Kernperipherie, während der übrige Teil des Chromosoms nach wie vor in Windungen gelegt bleibt. Oft aber ordnen sich alle Chromosomen während dieser Orientierung zu einem gewundenen Bündel an (Abb. 139, 143 a, b); es hängt dies offenbar mit ihrem exzessiven Längenwachstum nach der präsyndetischen Interphase zusammen. Die — ungemein auffälligen — Stadien, in denen die Chromosomen solcher Art „polar“ orientiert sind, nennt man Bukettstadien (Abb. 136 k—s, 142, 143); von einem Bukettstadium zu sprechen, erscheint deshalb nicht angebracht, weil die Chromosomen während des Bestehens der polaren Orientierung verschiedene Manöver ausführen und weil die polare Orientierung bei verschiedenen Organismen verschieden lange anhält, ohne daß die anderen Veränderungen, welche die Chromosomen durchmachen, in gleichem Maße verzögert oder beschleunigt werden.

Das Auftreten der polaren Orientierung markiert den Beginn der Chromosomenkonjugation; die homologen Chromosomen (vgl. S. 59) (die durchaus nicht immer von vornherein nebeneinander liegen) suchen einander mit ihren polar orientierten Enden auf und legen sich der Länge nach aneinander; dieser Paarungsprozeß beginnt zumeist an den orientierten Enden der Chromosomen und schreitet von da zur Umbiegungsstelle fort (Abb. 136 m—o, 175).

Nicht immer halten sämtliche Chromosomenpaare in der Konjugation Schritt; sehr oft eilen manche Paare voraus, so daß manche bereits vollständig konjugiert sind, während andere sich dazu erst anschicken.⁴⁾

Ferner bleiben bei manchen Organismen (normalerweise!) stets gewisse Chromosomen⁵⁾ ungepaart und treten so in die erste Reifungsteilung ein. Diese und andere Ausnahmefälle sollen weiter unten besprochen werden.

1) *Dendrocoelum* (v. GELEI), *Mecostethus* (JANSSENS 1924).

2) Die anderen Enden bleiben oft zunächst nicht orientiert oder vereinigen sich an einer anderen Stelle des Kerns (vgl. Abb. 139, 169, 176), um sich dann allmählich den zuerst orientierten Enden zu nähern.

3) Welches in vielen Fällen in der Telophase etwas um den Kern herumgewandert ist.

4) Daher der Name „Amphitän-“ („beiderlei Faden-“) Stadium, da der Kern, solange die Paarung noch nicht vollständig durchgeführt ist, dicke (gepaarte) und dünne (ungepaarte) Chromosomen oder Chromosomenteile, also zweierlei Sorten von „Fäden“ enthält.

5) Z. B. das X- und das Y-Chromosom (vgl. Abb. 45, 156, 166 D).

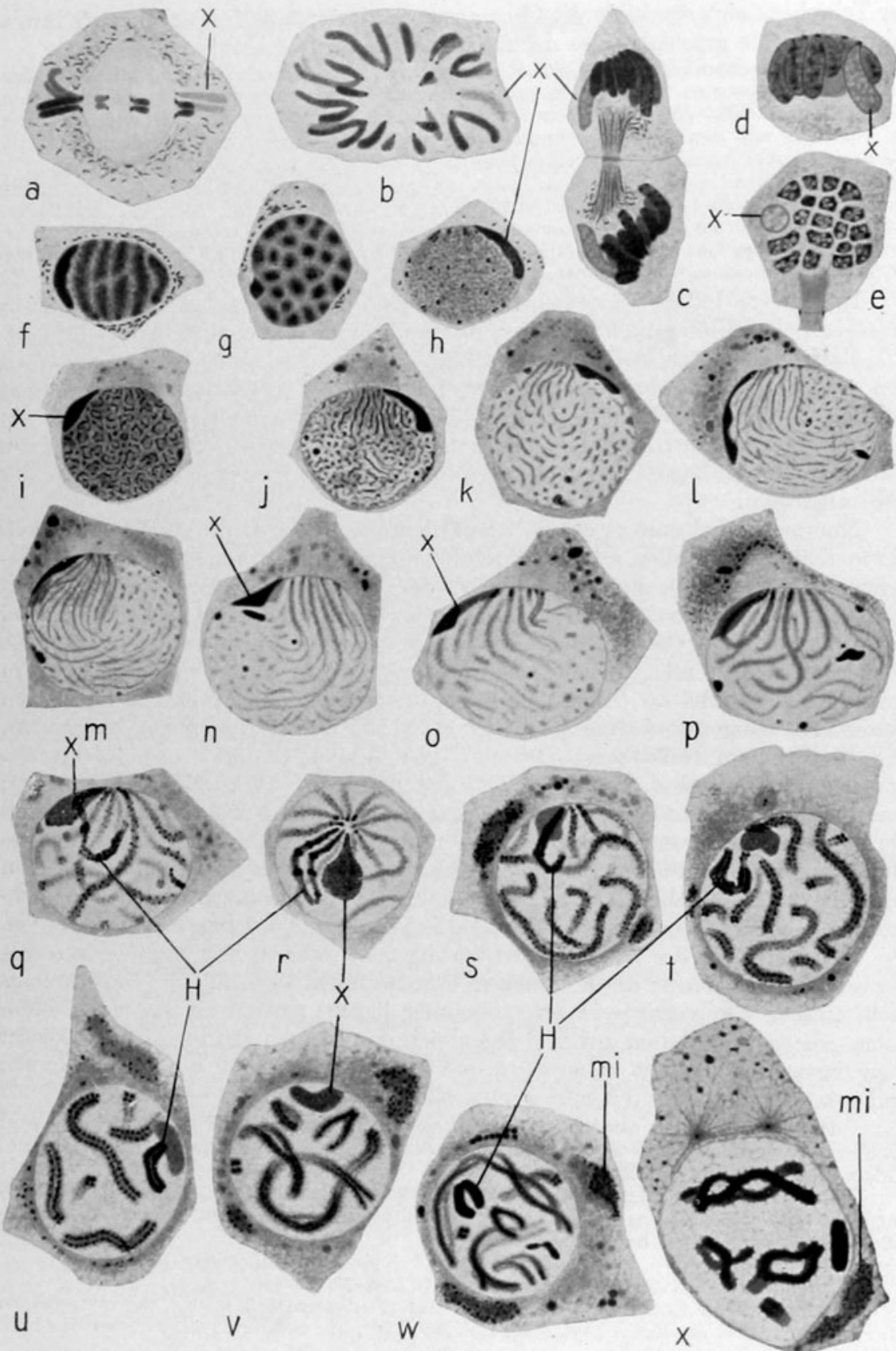


Abb. 136. *Stenobothrus lineatus* (Heuschrecke). Konjugationsphase der Spermatogenese (Spermatogonien — Strepsitänstadium).

a Spermatogonie im Metaphasestadium einer Vermehrungsteilung. b Desgl. Äquatorialplatte in Polansicht (16 Autosomen + X [rechts, blaß]). c Frühe Telophase einer Spermatogonienteilung; links die X-Chromosomen. d, e Seiten- und Polansicht einer späten Telophase einer

Spermatogonienmitose. *f, g* Frühe präsynдетische Interphase in Seiten- (*f*) und Polansicht (*g*). *h* Höhepunkt der präsynдетischen Interphase. *i, j* Differenzierung der Chromosomen. *k* Leptotänbukett. *l, m* Desgl. Beginn der Chromosomenpaarung. *n, o* Amphitänbukett. *p* Frühes, *q, r* mittleres Pachytänbukett (*q* Seiten-, *r* Polansicht). *s* Spätes Pachytänbukett. *t* Spätes Pachytänstadium; die Gemini geben ihre Orientierung auf. *u* Sichtbarwerden des Äquationsspaltes (man beachte den optischen Querschnitt der Gemini) *v, w* Strepsitänstadium. *x* Übergang zur Diakinese.

Nach Schnittpräparaten (Fleming-Meves, 6 μ , Eisenhämatoxyliu) gezeichnet.
Vergrößerung ca. 1600fach. Original

Während dieser Vorgänge wird eine fortschreitende Verkürzung und Verdickung der Chromosomen, deren Beginn schwer festzustellen ist, und die wohl nichts anderes ist als die bekannte „Kondensation“, die in jeder Prophase stattfindet, deutlich; sie hält auch weiterhin an und kommt erst in der Metaphase der ersten Reifungsteilung zum Stillstand.

Ist die Paarung der Chromosomen vollzogen, so liegen die beiden Konjugationspartner meist so dicht aneinander, daß das von ihnen gebildete Doppelchromosom (Geminus) einheitlich erscheint¹⁾; es gibt jedoch Fälle, in denen die Doppelnatur der Gemini stets kenntlich bleibt²⁾.

Auf das Pachytänstadium kann in manchen Fällen eine mehr oder weniger weitgehende „Auflockerung“ der Chromosomen folgen, so daß der Kern beinahe Interphasestruktur annimmt (Abb. 145 a); in anderen Fällen fehlt jedoch diese „postsynдетische Interphase“. In der Oogenese tritt, wie schon oben erwähnt, dieses Intermezzo viel häufiger ein, und zwar meist kurz nach vollendeter Paarung, also im Pachytänstadium (Abb. 106); auch das wurde bereits oben gesagt, daß die Chromosomen nicht immer völlig zu verschwinden brauchen (Abb. 104). Im Gegenteil, die Veränderungen, die sich in der Spermatogenese an das Pachytänstadium anschließen, gehen oft auch in der Oogenese, wenn bereits die Vermehrung der Kerngrundsubstanz begonnen hat, eine Zeitlang weiter; ja in manchen Fällen wandeln sich die Gemini, trotzdem sie mehr oder minder „gedunsen“ sind, noch während der zweiten Wachstumsperiode in richtige Tetraden um (Abb. 146). In anderen Fällen scheint allerdings eine direkte Unterbrechung der Umwandlung der Pachytänfäden in die Tetraden vorzukommen: die Chromosomenpaare kommen dann nach dem „Dornröschenschlaf“ der zweiten Wachstumsperiode in ungefähr derselben Gestalt, die sie kurz vor ihrem Verschwinden gehabt haben, wieder zum Vorschein.

Früher oder später (je nachdem die soeben erwähnte regressive Veränderung der Chromosomen eingetreten ist oder nicht) lockert sich der innige Konnex zwischen den Konjugationspartnern wieder, so daß die einzelnen Gemini wieder deutlich als Doppelchromosomen erscheinen (Diplo-tänstadium; Abb. 145 b, f, h). Sehr oft geht das Auseinanderweichen der Konjugationspartner so weit, daß sie nur an einigen Stellen miteinander in Kontakt bleiben, an anderen Stellen sich jedoch ganz beträchtlich voneinander entfernen. Sind die beiden Konjugationspartner außerdem umeinander gewickelt (was sehr oft, aber nicht immer vorkommt), so spricht man von Strepsitänstadium (Abb. 145 d, 184 a); schon hier muß jedoch erwähnt werden, daß in manchen Fällen³⁾ die Torsion nur eine scheinbare ist, vorgetäuscht durch eine alternierende Erweiterung des Reduktions- sowie auch des Äquationsspaltes, ein Vorgang, den die Abbildungen 141 f, 180 und 181 besser verständlich machen, als eine lange Beschreibung⁴⁾.

1) Daher der Name „Pachytän“ („dickes Faden“-)stadium (vgl. Abb. 142 c—f, l, 175 b, 176 a).

2) Vgl. z. B. Abb. 49, 136 p—t, 144 b, 175 c—e, 180).

3) Vgl. Abb. 136 v, w, 145 j.

4) Vgl. auch BELING 1926 a, BERGHS.

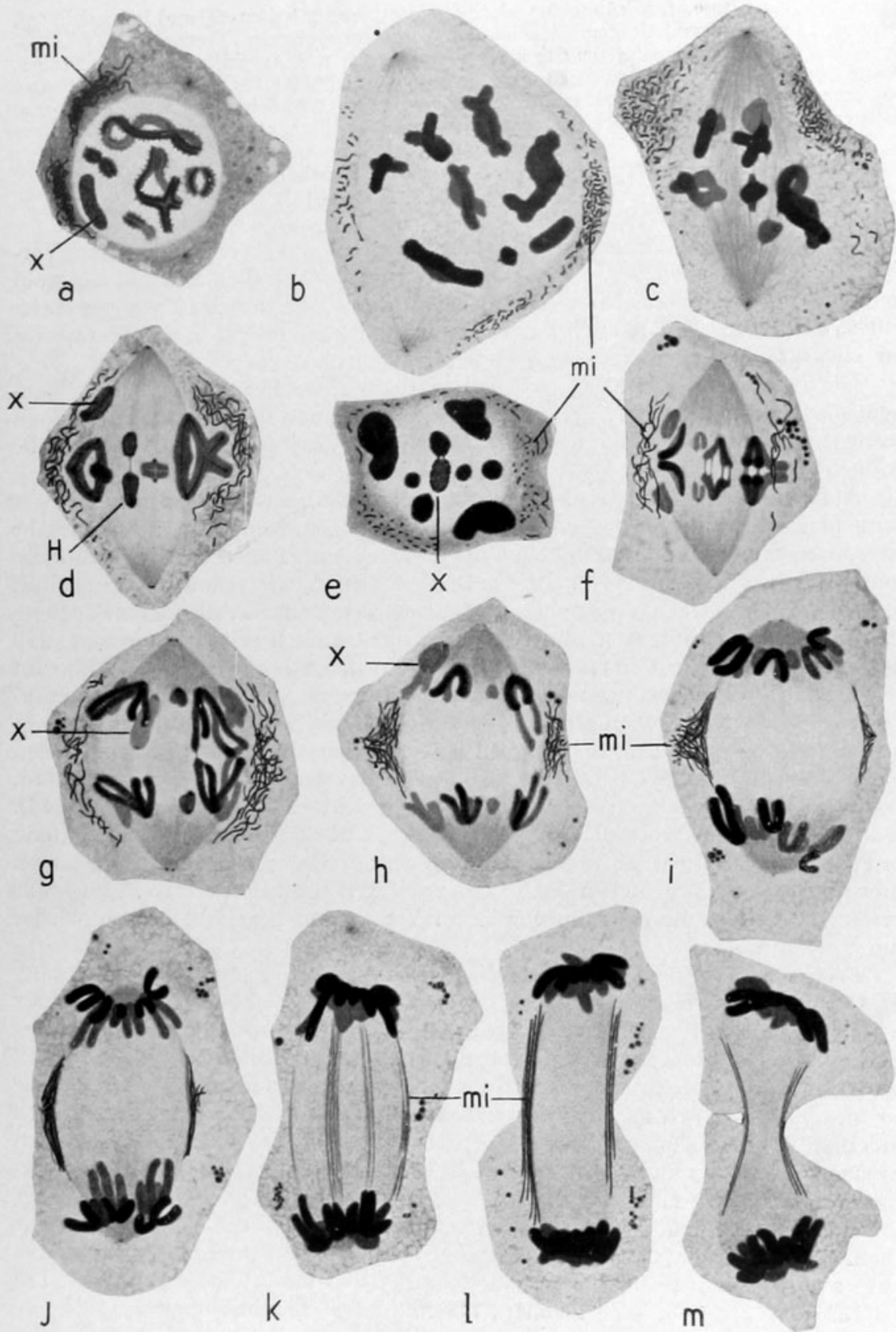


Abb. 137. *Stenobothrus lineatus*. Erste Reifungsteilung der Spermatocyten. a Diakinese. b, c Übergang zur Metaphase. d Metaphase in Seitenansicht. e Desgl. in Polansicht. f-j Anaphase. k-m Telophase.

Nach Schnittpräparaten (Flemming-Meves, 6 μ , Eisenhämatoxylin) gezeichnet.
Vergrößerung ca. 1600fach. Original

Diese gegenseitige Loslösung der Konjugationspartner vollzieht sich allmählich und erreicht meist ihren Höhepunkt kurz vor der Ausbildung der Spindel der ersten Reifungsteilung. Im Extremfall kann es zu einem völligen Auseinanderklappen kommen, so daß die beiden Partner nur mit einem Ende miteinander zusammenhängen (Abb. 136 u, v, 137 d („H“), 141 b, c, 180, 181).

Im einzelnen zeigt das Verhalten der Chromosomen in dieser Hinsicht ziemliche Variabilität (N. B. nur wenn man verschiedene Organismen vergleicht); besonders ist zu erwähnen, daß die Lockerung des Verbandes zwischen beiden Konjugationspartnern in manchen Fällen früher oder später wieder rückgängig gemacht werden kann (Abb. 136 w, x, 137 a—c, 145 d, 147 d, 148 d), was wohl mit der während aller dieser Manöver weitergehenden Verkürzung und Verdickung der Chromosomen zusammenhängt.

Sehr oft wird auf einem der zwischen Pachytän und erster Reifeteilung liegenden Stadien (manchmal noch viel früher, vgl. S. 353 Fußnote) an jedem Konjugationspartner ein Längsspalt sichtbar, den wir als die Vorbereitung auf eine der beiden Reifungsteilungen ansehen dürfen; er führt den Namen „Äquationsspalt“, weil er die Hälften eines äqual (d. h. in derselben Weise, wie bei einer normalen Mitose) geteilten Chromosoms voneinander trennt, während der Reduktionsspalt ganze Chromosomen voneinander trennt. Doch sei schon hier erwähnt, daß man in den allermeisten Fällen den Äquations- vom Reduktionsspalt nicht mit Sicherheit unterscheiden kann.

Das Strepsitänstadium geht unter zunehmender Kontraktion der Gemini in die Diakinese über; mit diesem nicht sehr treffenden Namen¹⁾ bezeichnet man die spätere Prophase der ersten Reifungsteilung, also das Stadium, welches dem Auftreten der Spindel unmittelbar vorausgeht.

In der Oogenese treten im Diakinesestadium die Centrosomen (falls die erste Reifungsspindel überhaupt mit solchen versehen ist) auf; in der Spermatogenese, wo das Auseinanderweichen der Centrosomen oft schon sehr frühzeitig beginnt, begeben sie sich an zwei einander gegenüberliegende Kernpole. Wenn der vorhin erwähnte Längsspalt der Konjugationspartner auch noch während der Diakinese sichtbar bleibt (er kann nämlich, ähnlich wie die zwischen beiden Partnern des Geminus im Strepsi- oder Diplotänstadium entstandene Lücke, wieder unsichtbar werden; vgl. Abb. 147 d, 178 h, 180 i), dann erscheint jeder Geminus vierteilig und wird daher als Tetrade²⁾ bezeichnet (vgl. Abb. 137 d, 147 b, c, f, 155 d—f, 188).

Nunmehr bildet sich eine typische Kernteilungsfigur aus, der sich die Gemini oder Tetraden in typischer Weise einordnen; daß bei den meisten tierischen Eiern nur eine ganz kleine Portion des Kernes am Aufbau dieser Kernteilungsfigur teilnimmt, wurde bereits oben erwähnt.

In der Anaphase der ersten Reifungsteilung wird jede Tetrade (resp. Geminus) in zwei Teile zerlegt. In manchen Fällen kann nachgewiesen werden, daß diese Teile den Konjugationspartnern entsprechen, daß also die erste Reifungsteilung³⁾ ganze homologe Chromosomen voneinander trennt oder, wie man auch sagt, die Reduktion vollzieht; in anderen Fällen steht es ebenso fest, daß die Tetrade „nach dem Äquationsspalt“ geteilt wird, so daß in der Anaphase jede Dyade

1) Vgl. S. 169.

2) Richtiger „Chromosomentetrade“, denn als Tetrade (Sporen- usw. -tetrade) wird ja auch die Gesamtheit der vier durch die beiden Reifungsteilungen entstandenen und noch untereinander irgendwie zusammenhängenden Sporen, Pollenkörner oder Spermatischen bezeichnet.

3) Sie wird deshalb oft schlechtweg als Reduktionsteilung bezeichnet; vgl. jedoch S. 169 und 177.

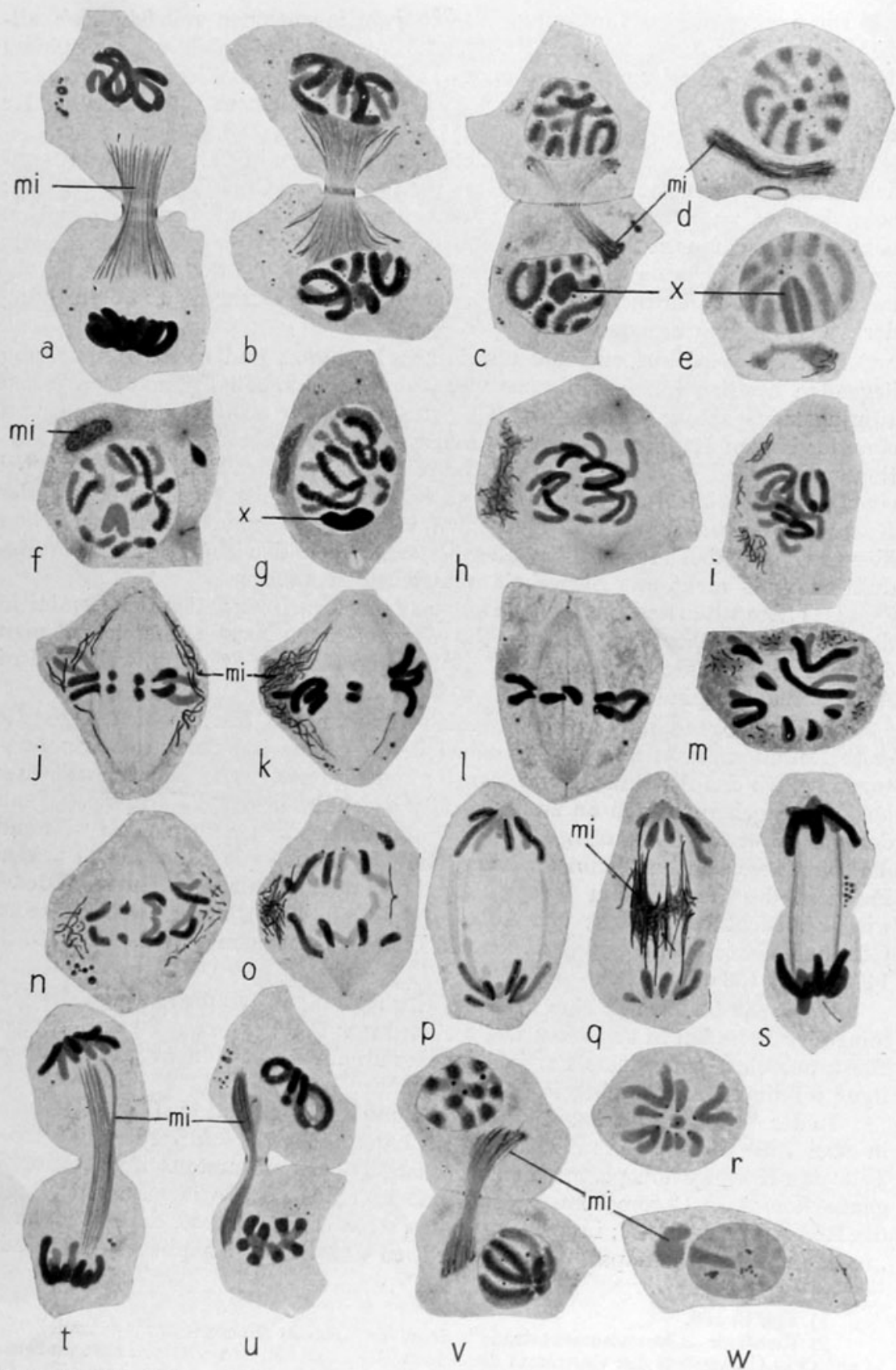


Abb. 138. *Stenobothrus lineatus*. Interkinese und zweite Reifungsteilung der Spermatocyten. a Beginn der regressiven Veränderung der Chromosomen (Auftreten der Kernvakuole). b, c, d Fortschreiten der regressiven Veränderungen (d einzelne Spermatocyte 2. Ordnung; t, u, v, w

unten der in den Fig. *a—c* im optischen Durchschnitt dargestellte Schnürring). *e* Höhepunkt der Interkinese. *f—h* Prophase der zweiten Reifungsteilung. *i* Übergang zur Metaphase. *j—l* Metaphase in Seitenansicht. *m* Desgl. in Polansicht. *n—q* Anaphase (auf *q* ist der den Stemmkörper umgebende Mitochondrienmantel in Oberflächenansicht dargestellt). *r* Tochterplatte auf dem Stadium der Fig. *q* in Polansicht. *s—v* Telophase. *w* Junge Spermatide.

Man vergleiche die Abb. 136 *c—t* mit Abb. 140, die Abb. 136 *l—s* mit Abb. 139, die Abb. 136 *s—x* und 137 *a—f* mit Abb. 141.

Ferner vergleiche man Abb. 136 *b* mit Fig. 6, 7 der photographischen Tafel I, Abb. 136 *q*, *r*, *t* und *v* mit Fig. 16, 17, 18 der photographischen Tafel II. Abb. 136 *w*, *x* und 137 *a* mit den Fig. 1—3 und 8 der photographischen Tafel I, Abb. 137 *e* mit Fig. 9 der photographischen Tafel I. Abb. 138 *m* mit den Fig. 11—13 der photographischen Tafel I.

Man beachte ferner die auf den Abb. 136 *a*, *b*, 137 *d*, *f*, *g*, *h* und 138 *j*, *n*, *o*, *p*, *q*, *r* als schwarze Pünktchen sichtbaren Spindel-Insertionsstellen der Chromosomen, die möglicherweise den auf den Abb. 136 *h*, *m—r* sichtbaren Körnchen (*granules proximaux* JANSSENS'), die die Stelle, an der die polar orientierten Chromosomenenden die Kernmembran berühren, kennzeichnen, entsprechen.

Endlich wäre auch das aus den Abb. 136 *u—x*, 137 und 138 ersichtliche Verhalten der Mitochondrien, insbesondere ihre Verlagerung während der Anaphase der Reifungsteilungen, die auf Fontänenströmung beruht (vgl. Abb. 63), zu beachten. *H* = heteromorpher Geminus (vgl. photographische Tafel II, Fig. 20—23), *mi* = Mitochondrien, *X* = X-Chromosom.

Nach Schnittpräparaten (Flemming-Meves, 6 μ , Eisenhämatoxylin) gezeichnet.

Vergrößerung ca. 1600fach. Original

(wie man die halbierte Tetrade nennt) nicht aus zwei Hälften eines Konjugationspartners, sondern aus den Spalthälften beider Konjugationspartner besteht. In den meisten Fällen ist die Frage, in welcher Teilung die eigentliche Reduktion stattfindet, nicht zu entscheiden. (Weiteres auf S. 240.)

Ungepaart gebliebene Chromosomen wandern entweder ungeteilt an einen der Pole¹⁾ (so benehmen sich z. B. die X-Chromosomen bei den meisten Ver-

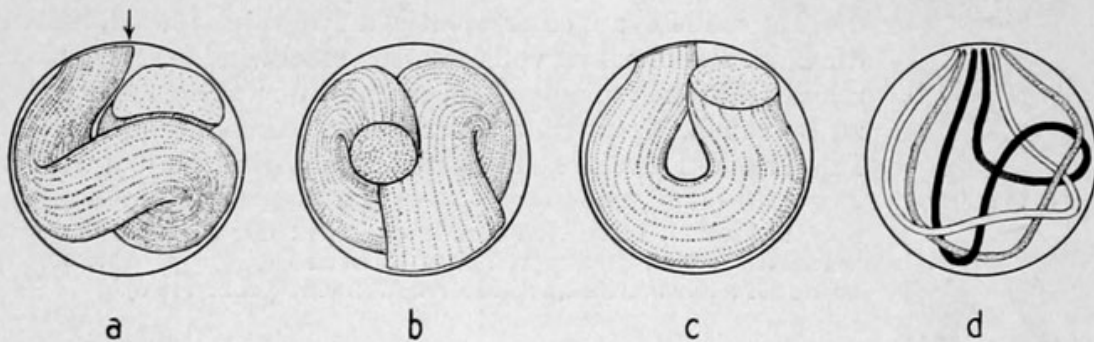


Abb. 139. Schema des früheren (*a*, *b*), mittleren (*c*) und späten (*d*) Bukettstadiums von *Stenobothrus*.

a, *c*, *d* sind so orientiert wie die Abb. 136 *m—o*. *b* stellt den abgebildeten Kern in der auf *a* mit einem Pfeil bezeichneten Ansicht, also von oben, dar. Auf *a—c* ist das ganze Chromosomenbündel, auf *d* sind drei Chromosomen (Geminus) dargestellt. Vgl. mit den Abb. 136 *l—s*.
Original

tretern des XO- oder *Protenor*-Typs [Abb. 137 *f*, *j*; vgl. ferner Abb. 160]) oder werden äquationell (d. h. ebenso wie in einer gewöhnlichen Mitose) geteilt (Abb. 154 *j*, 156 *g*, *h*, 166 *D*, 190).

Ist der Äquationsspalt nicht bereits vorher in Erscheinung getreten, so tut er das in fast allen Fällen jetzt, also in der Ana- oder Telophase der ersten Reifungsteilung (Abb. 137 *f*, *j*, 148 *b*, *f*, *h*, 179 *e*). (Daß es sich dabei nicht immer um den

1) Sehr oft eilen sie dabei den anderen Chromosomen voraus oder hinken ihnen nach (Abb. 137 *d*, *h*).

Äquationsspalt handelt, sondern manchmal um den Reduktionsspalt, geht aus dem hervor, was vorhin über die Art der Teilung der Tetrade gesagt wurde.)

Aus der Telophase der ersten Reifungsteilung geht jeder Tochterkern in das sogenannte Interkinesestadium über. Dieses Stadium kann sehr verschieden

aussehen; wobei die Verschiedenheiten in erster Linie von der verschiedenen Länge der Zeit, die von der Telophase der ersten bis zum Eintritt der Prophase der zweiten Reifungsteilung verstreicht, bedingt sein dürften. Offenbar spielt sich nämlich bei dem Übergang von der Telophase zur Interkinese im wesentlichen dasselbe ab, wie bei dem nach einer somatischen Teilung erfolgenden Übergang von der Telophase zur Interphase: es wird eine Kernmembran ausgebildet, der Verband der zu einem Klumpen vereinigten Chromosomen lockert sich etwas, die Chromosomen verlängern sich, verteilen sich mehr oder minder gleichmäßig im Kernraum und nehmen dabei an Färbbarkeit und Lichtbrechungsvermögen ab (Abb. 138 b—e).

Und da sich nun die Interkinesetypen zwanglos zu einer Reihe anordnen lassen, bei deren einzelnen Gliedern diese oben skizzierten regressiven Veränderungen verschieden weit gehen (Abb. 149), so liegt der Schluß nahe, daß es nur von der Dauer dieser „Regression“ abhängt, ob schon in der späten Anaphase der ersten Reifungsteilung die Vorbereitungen zur zweiten Reifungsteilung einsetzen (so daß die Chromosomen aus der Anordnung, die sie während der Anaphase gehabt haben, direkt in die Prophase der zweiten Reifungsteilung eintreten [Abb. 149 c, d]), oder ob die Interkinese zu einer richtigen Interphase wird, in der die Chromosomen fast vollkommen verschwinden. Die „Kernrekonstruktionsvorgänge“ scheinen also zwar in allen Fällen zu beginnen, aber früher oder später durch die einsetzende Prophase der zweiten Reifungsteilung unterbrochen zu werden.

Dort wo die Reifungsteilungen unter der Beteiligung von Centrosomen ablaufen, teilen sich diese meist nicht nur schon in der Anaphase der ersten Reifungsteilung, sondern die Tochtercentrosomen beginnen auch bereits auseinanderzuwandern (Abb. 149 c).

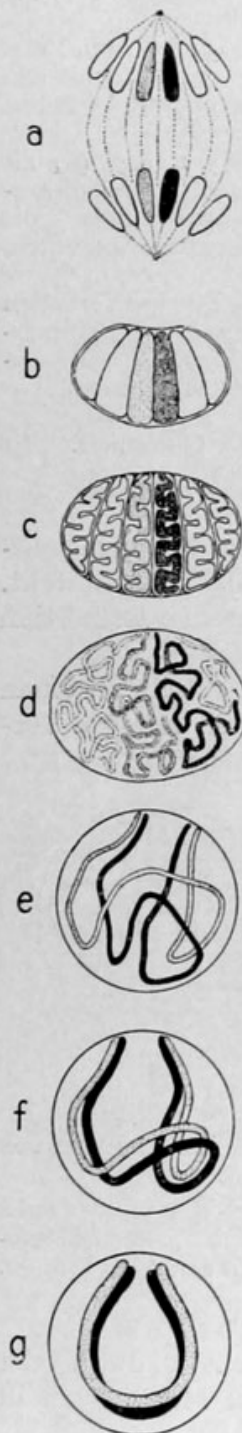


Abb. 140. Schema der Parallelkonjugation der Chromosomen (in Anlehnung an die Befunde bei *Stenobothrus*, vgl. Abb. 136). Nur ein Chromosomenpaar (der eine Partner ist punktiert, der andere schwarz gezeichnet) ist auf allen Abbildungen dargestellt; die auf a—d außerdem sichtbaren weißen Chromosomen sind nur gezeichnet worden, um das Schema naturähnlicher zu machen.

a Späte Anaphase der Spermatogonienteilung. b Beginn der prä-syndetischen Interphase. c Beginn des Leptotänstadiums (Erklärung der spiralig-geschlängelten Form der Chromosomen; vgl. S. 69). d Frühes Leptotänbukett. e Zygotänstadium. f Amphitänstadium. g Pachytänstadium.

Original

Sind die Rekonstruktionsvorgänge in der Interkinese relativ weit fortgeschritten gewesen, so treten jetzt wieder typische Prophaseveränderungen ein, also in erster Linie eine Verdichtung und Verkürzung der Chromosomen. Oft kommt es schon in der Interkinese zu einer recht weitgehenden Trennung der

Spalthälften¹⁾ jedes Chromosoms, die dann nicht selten wie die Balken eines Kreuzes übereinander liegen²⁾ (vgl. Abb. 138 f, g, 149 F, G, 150 d). Der Übergang zur Metaphase der zweiten Reifungsteilung vollzieht sich in typischer Weise, und in der Anaphase kommt es dementsprechend zu einem Auseinanderweichen von Chromosomenhälften, sei es nun, daß diese wirklich als solche anzusehen sind oder eigentlich (in der ersten Reifungsteilung halbierte) Konjugationspartner darstellen. Über die Telophase und die sich daran schließende Kernrekonstruktion ist schon im Abschnitt V alles Nötige gesagt worden; es sei nur noch erwähnt,

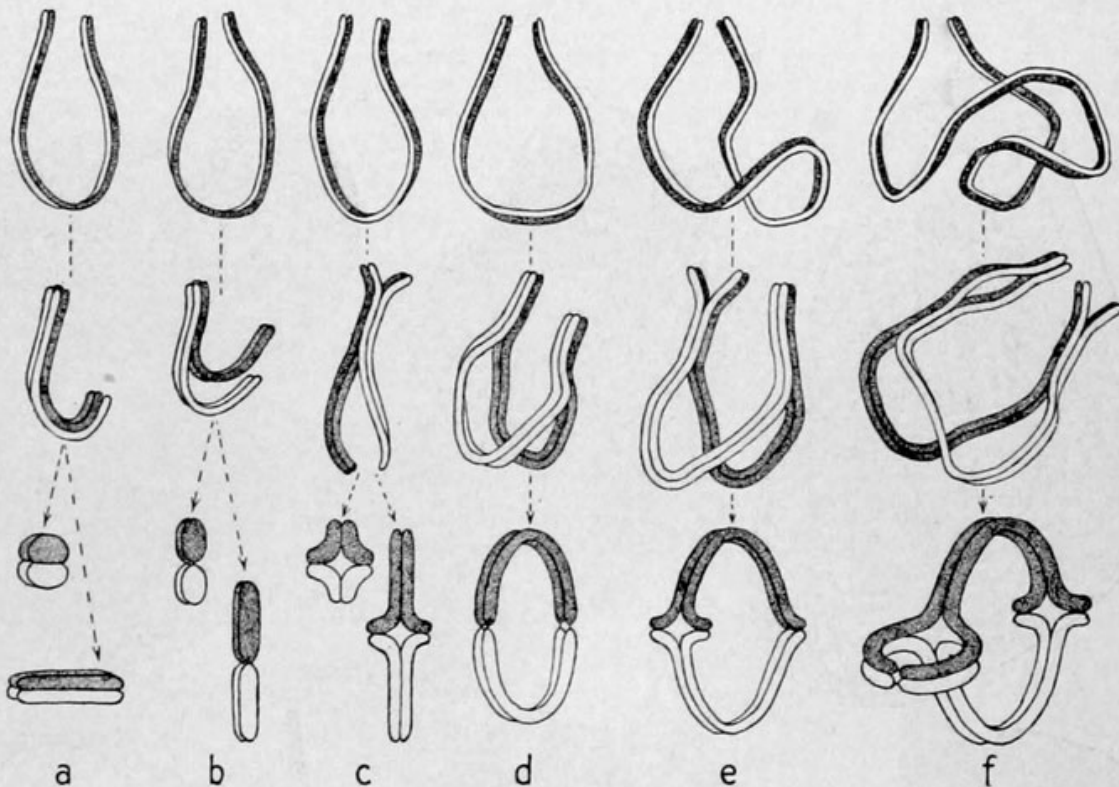


Abb. 141. Die häufigsten Modifikationen der Umwandlung der Pachytängemini (obere Reihe) in die Tetraden des Metaphasestadiums der ersten Reifungsteilung (unterste Reihe). Der eine der beiden homologen Konjugationspartner ist punktiert, der andere rein weiß dargestellt. Schematisch.

a und *b* Biskuit- und Stabtetraden (Schmetterlinge und Heuschrecken; vgl. Abb. 53, 70 a, 155, 179c, d, 181, 203d, e). *c* Kreuztetraden (Wanzen, Heuschrecken; Abb. 137, 147c, 180); an den Enden divergent aufgespalten. *d* Einfache Ringtetraden (*Salamandra*; Abb. 148 a). *e* Ringtetraden mit terminaler Kreuzbildung (divergente Aufspaltung) (Heuschrecken; Abb. 137 b, 147 b). *f* Doppelring- (divergent aufgespaltene) Tetrade (*Stenobothrus*; Abb. 137 a, c, 147 f).

Original

daß — entsprechend dem in der ersten Reifungsteilung erfolgenden „Kollaps“ des Kerns — der reduzierte Vorkern vieler tierischen Eier um vieles kleiner ist als der Oocytenkern kurz vor der Reifungsteilung (vgl. Abb. 108 a mit Abb. 120 a).

Der soeben geschilderte „Normaltypus“ der Reifungsteilung, dessen auffälligstes Kennzeichen die Bukettstadien darstellen, ist über das ganze Organismenreich verbreitet; er findet sich nicht nur bei den meisten Metazoen, wo er am eingehendsten untersucht worden ist, sondern auch bei einigen Protozoen

1) Das es sich nicht immer um richtige Spalthälften handelt, ist schon oben erwähnt worden.

2) Meistens handelt es sich dabei nicht um eine richtige Überkreuzung, sondern nur um eine Verklebung der Umbiegungs(Spindelinsertions)stellen der Chromosomen.

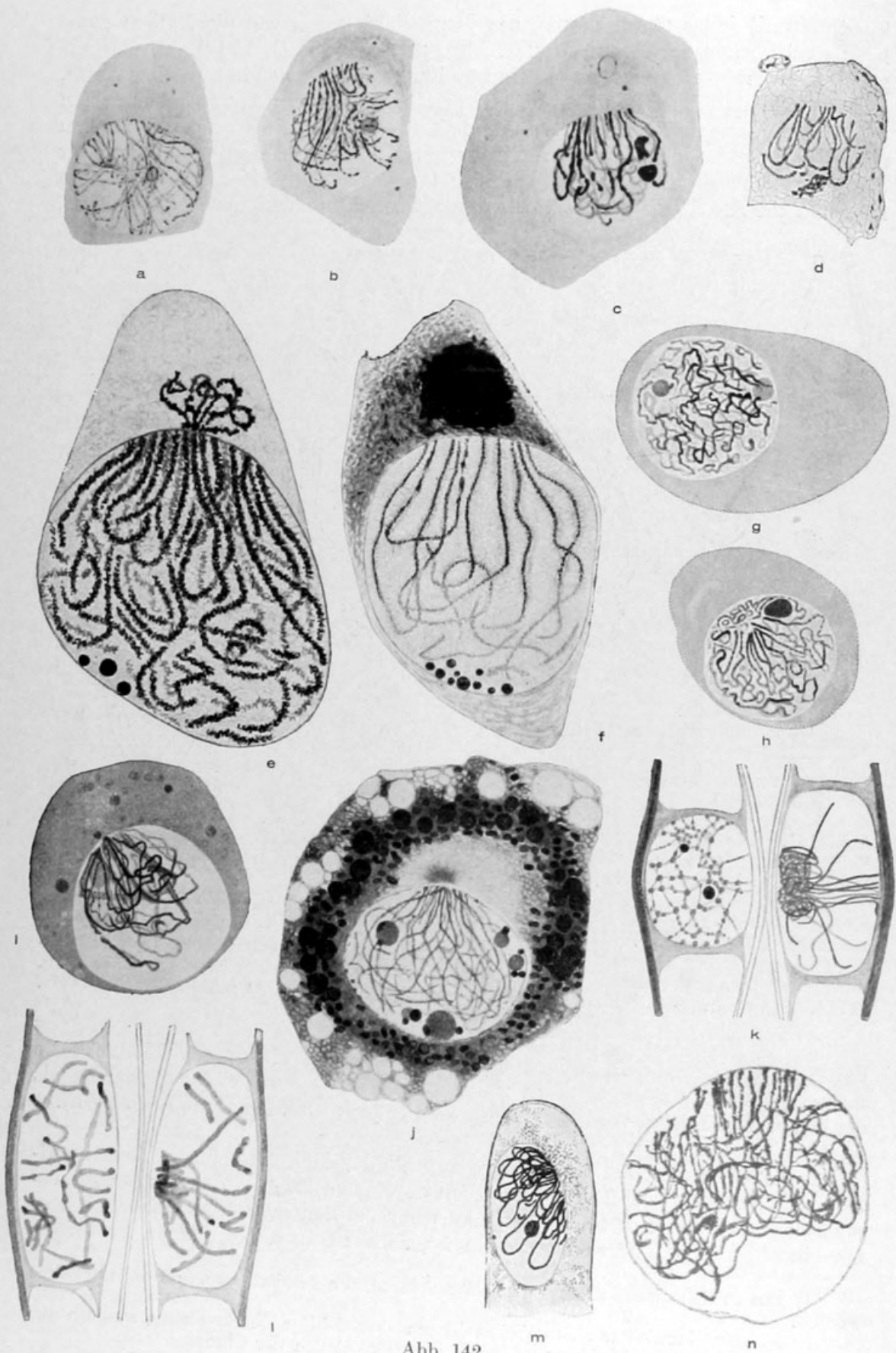


Abb. 142

Abb. 142. Bukettstadien verschiedener Tiere, Protisten und niederen Pflanzen.
a—c Katze; Oocyten, *a* Leptotänstadium, Chromosomen noch nicht orientiert; *b* Zygotänstadium; *c* Pachytänstadium. *d* *Pristiurus melanostomus* (Selachier) Oocyte, Pachytänstadium. *e, f* *Proteus anguineus* (Amphibium) Oocyten; *e* Pachytänbukett; an den Orientierungspol liegt ein Häufchen sog. Pseudochromosomen (Golgiapparat?), *f* Beginn der Auflockerung der Gemini (die hier ähnlich verläuft wie bei den Haien [vgl. Abb. 105 u. 146 a]). *g—i* *Dendrocoelum lacteum* (Turbellar) Oocyten. *g* Leptotänstadium; Beginn der Orientierung. *h* Leptotänbukett. *i* Amphitänbukett; drei Chromosomenpaare haben bereits konjugiert. *j* *Actinophrys sol* (Heliozoon) Gamet; frühes Pachytänbukett (vgl. Abb. 116 c). *k, l* *Cymbella lanceolata* (Diatomee). Ausschnitte aus Gametenpaaren (vgl. Abb. 117); *k* links: Ende der präsynDETischen Interphase, rechts: Leptotänbukett (wohl artifiziell verklumpt); *l* rechts Pachytänbukett, links späteres Stadium (Gemini nicht mehr orientiert). *m* *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) Antheridiumstammzelle (aus der 64 Spermatozoide entstehen); Pachytänbukett. *n* *Osmunda regalis* (Farn) Kern einer Sporenmutterzelle, Zygotänbukett.
a—c 1350fach, *d* ca. 1530fach, *e* ca. 1080fach, *f* ca. 850fach, *g—i* ca. 2000fach, *j* ca. 1950fach, *k, l* ca. 1600fach vergrößert. *a—c* Nach v. WINIWARTER & SAINMONT 1909, *d* nach MARÉCHAL 1907 aus MORGAN-NACHTSHEIM, *e, f* nach JÖRGENSEN 1910, *g—i* nach v. GELEI 1921 aus GOLDSCHMIDT 1920, *j* nach BÉLAŘ 1922, *k, l* nach GEITLER 1927, *m* nach YAMANOUCI 1909, *n* nach GRÉGOIRE 1907 aus TISCHLER



Abb. 143. Bukettstadien aus der Pollenreifung von Blütenpflanzen.

a, b *Tradescantia virginica*, Pollenmutterzellen im Amphitänbukettstadium. Die proximalen Enden der Chromosomen sind zu einem Bündel vereinigt, welches normal zur Kernmembran steht (es ist in *a* rechts in Aufsicht, in *b* in Seitenansicht zu sehen), die distalen Enden sind um dieses Bündel herumgewunden (vgl. *a* rechts). Mikrophotographie nach Quetschpräparaten, die mit Essigkarmin gleichzeitig fixiert und gefärbt worden sind.
c—f *Rumex acetosella* (Polygonaceae). *c* Leptotänbukett; *d* Zygotänbukett; *e, f* Pachytänbukett; auf *e* sind die Chromosomen etwas synaptisch kontrahiert.

Vergrößerung von *a, b* ca. 750fach, von *c—f* ca. 2500fach. *a, b* Originale, *c—f* nach KIHARA 1927

(*Actinophrys*) und bei manchen Pflanzen (*Fucus*, *Osmunda*¹), *Rumex*, *Tradescantia*) (vgl. Abb. 142, 143, 145, 147, 148, 150).

Bei den meisten höheren Pflanzen²) (aber auch bei vielen Tieren) sind jedoch die Stadien, in der sich die Konjugation abspielt, durch eine eigentümliche Fixierungsstabilität ausgezeichnet, die eine genaue Analyse der in diesen

1) Vgl. auch SZAKIEN.

2) Kürzlich hat KIHARA bei *Rumex acetosella* ganz typische Bukettstadien gefunden und KAUFFMANN hat in einer kurzen Notiz mitgeteilt, daß solche bei *Tradescantia virginica* vorkommen; eine Nachprüfung dieser Angabe zeigte, daß es sich um fast denselben Orientierungstypus handelt, wie bei Orthopteren (Abb. 143).

Stadien sich abspielenden Vorgänge ungemein erschwert, meist aber unmöglich macht (vgl. Abb. 142 k, 143 e, 151, 152, 182 a, f, 183 a). Vom Pachytänstadium ab verläuft aber auch in allen diesen Fällen die Reduktion im großen und ganzen genau so, wie vorhin geschildert.

Die soeben erwähnte Fixierungsstabilität manifestiert sich in der sogenannten synaptischen Verklumpung der Chromosomen („Synapsis“ vieler deutscher Autoren, „Synzesis“ der englischen und amerikanischen Autoren). Man versteht darunter eine Zusammenballung der kurz vor der Konjugation stehenden Chromosomen zu einem der Kernmembran anliegenden dichten Knäuel, aus dem die eine oder andere Chromosomenschlinge herausragen kann und der viel kleiner ist als der Kernhohlraum (Abb. 151, 182 a, f, 183 a). Ein genaues Verfolgen der im Innern des Knäuels gelegenen Chromosomen ist fast stets unmöglich. Erst

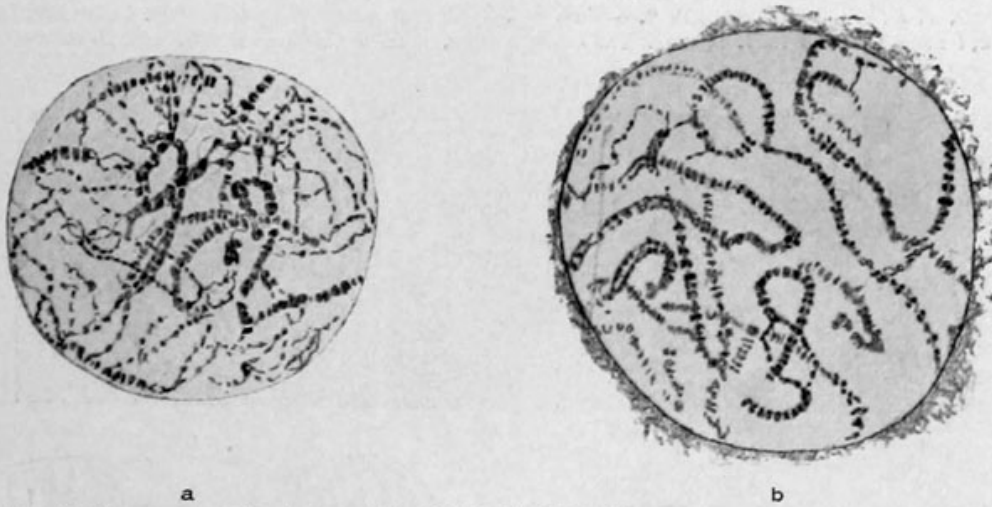


Abb. 144. *Tulipa orphanidea* (a) und *T. Whittalli* (b) Pollenmutterzellen. Spätes Zygotän- (a) und frühes Pachytänstadium (b). Die Chromosomen sind nicht orientiert.
Vergrößerung ca. 1740fach. Nach NEWTON 1927

kurz vor dem Pachytänstadium (manchmal etwas später) scheint sich der Knäuel allmählich aufzulockern, worauf sich die Chromosomen mehr oder weniger gleichmäßig im Kern verteilen.

Bei manchen Tieren und Pflanzen neigen die Chromosomen auch auf späteren Stadien (zwischen dem Pachytän und Strepsitän) zu einer ähnlichen Verklumpung (Abb. 182 h, i), während die zwischen dieser „second contraction“ (ein deutscher Ausdruck hat sich dafür noch nicht eingebürgert und ist ja eigentlich auch

Abb. 145. Diplotän- und Strepsitänstadien verschiedener Tiere und Pflanzen.

a *Lygaeus bicrucis* (Wanze) Spermatozytenkern; Auflockerung der Chromosomen im späteren Pachytänstadium. b, c Oocyte (b) und Oocytenkern (c) der Katze; b frühes, c spätes Diplotänstadium (nach Beginn der zweiten Wachstumsperiode). d *Actinophrys sol* (Heliozoon) Strepsitänstadium. e *Cymbella lanceolata* (Diatomee). Ausschnitt aus einem Gamontenpaar; Diplotänstadium. f *Rumex acetosella* (Polygonaceae). Kern der Pollenmutterzelle; Strepsitänstadium. g *Adoxa moschatellina* (Caprifoliaceae). Kern der Embryosackmutterzelle; Übergang vom Pachytän- zum Diplotänstadium. h *Drimiopsis maculata* (Liliaceae). Kern der Embryosackmutterzelle. Strepsitänstadium. i *Adoxa moschatellina*, Kern der Embryosackmutterzelle im Strepsitänstadium. j *Tulipa Whittalli* (Liliaceae). Einzelne Gemini der Pollenmutterzelle; spätes Strepsitänstadium (die Gemini sind hier nicht so sehr tordiert, als divergent aufgespalten).

Vergrößerung von a ca. 2250fach, von b und c ca. 1350fach, von d 1950fach, von e 1600fach, von f und i 1800fach, von g 2500fach, von h 1750fach, von j 1740fach.
a Nach WILSON 1912 aus DEPDOLLA 1927, b, c nach v. WINWARTER & SAINMONT 1909, d nach BÉLAŔ 1922, e nach GEITLER 1927, f und i nach LAGERBERG 1909 aus TISCHLER, g nach KIHARA 1927, h nach BARANOV 1926, j nach NEWTON 1927

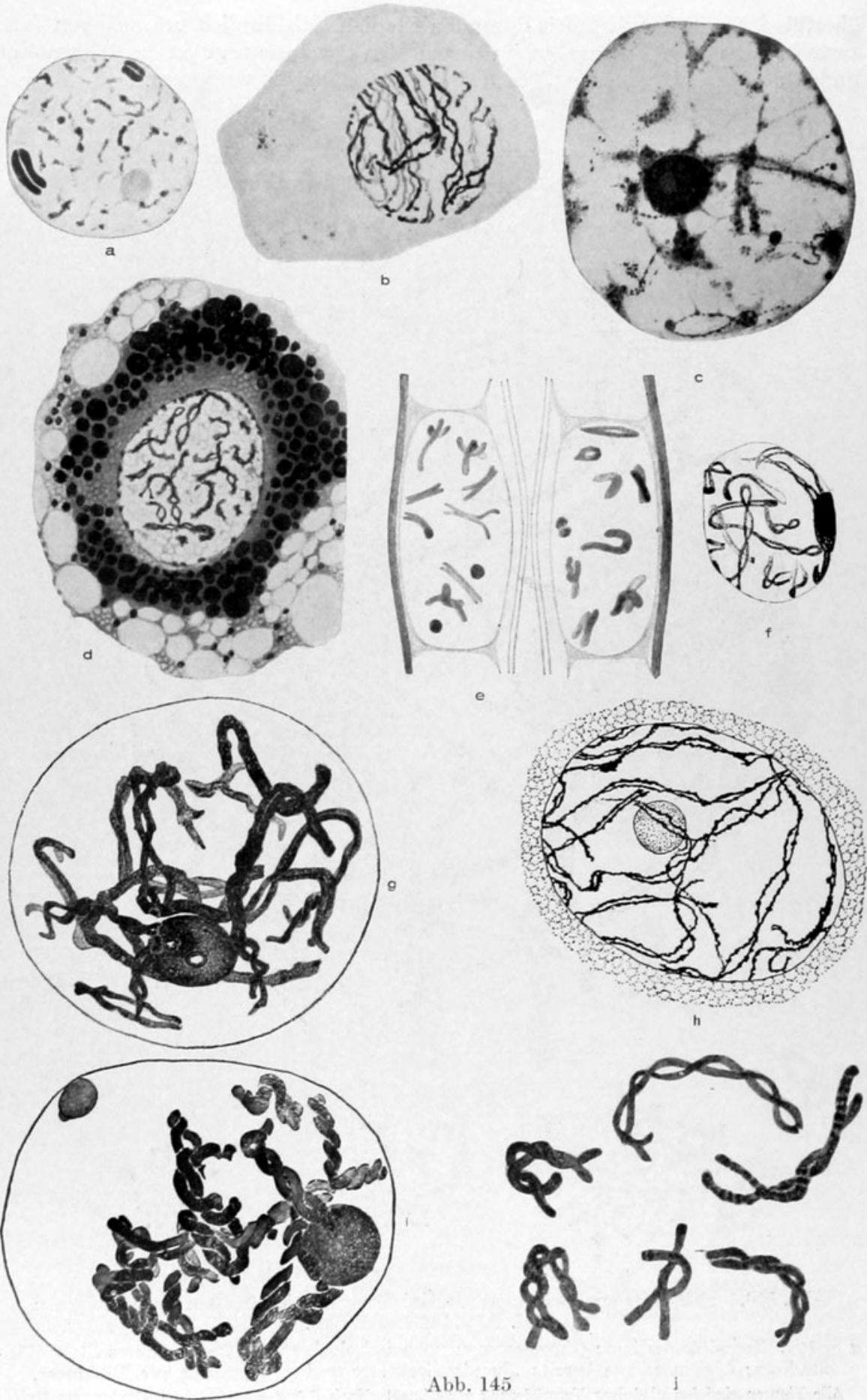


Abb. 145

überflüssig) und der Synapsis liegenden Stadien sich ähnlich präsentieren (und zwar in denselben Präparaten, in denen sich Synapsis und second contraction finden), wie bei Organismen, bei denen keine Synapsis vorkommt

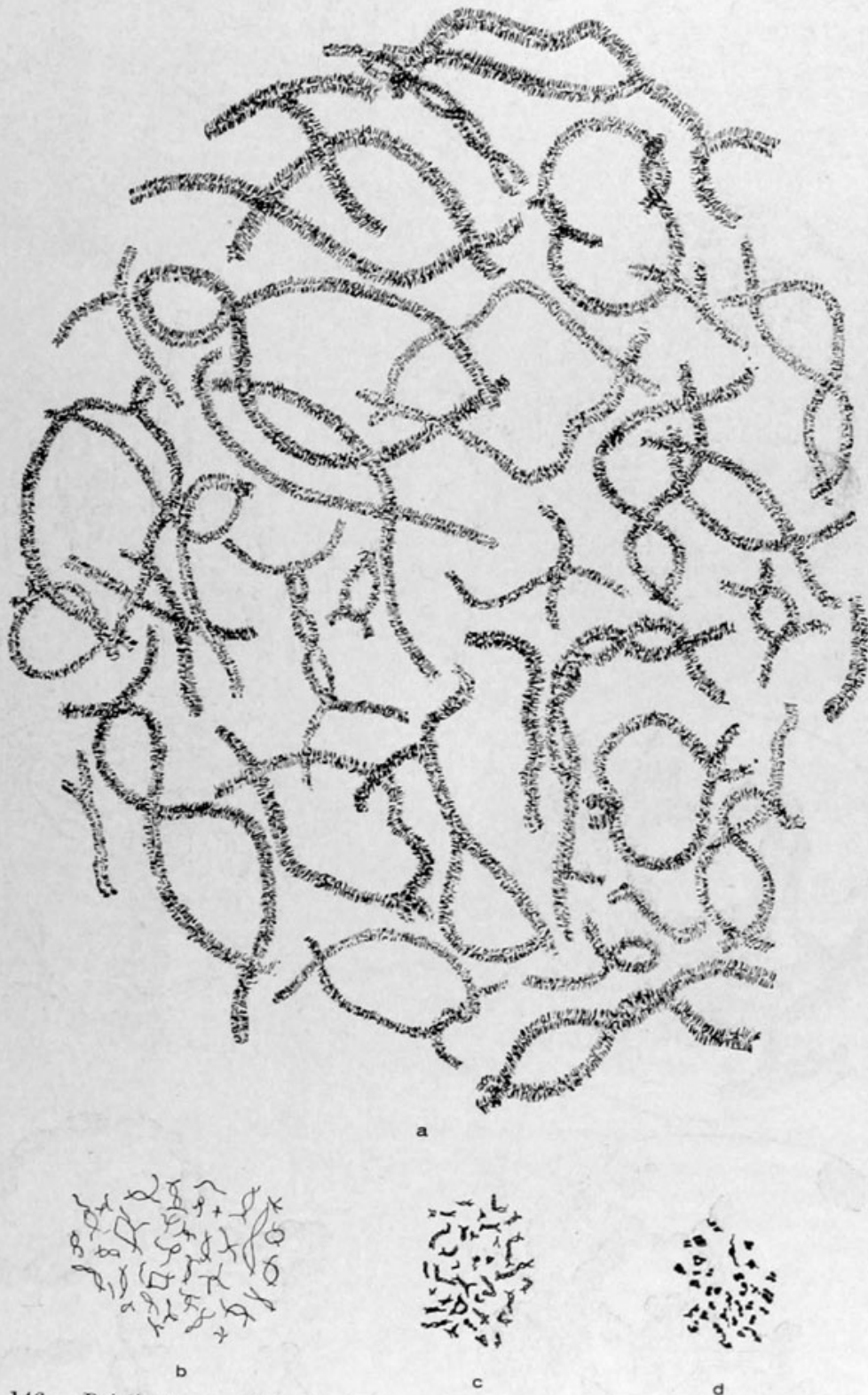


Abb. 146. *Pristiurus* sp. (Selachier) Gemini aus verschiedenen alten Oocytenkernen (vgl. Abb. 142d und 105).
 a Spätes Strepsitänstadium; Chromosomen noch aufgelockert. b Noch späteres Strepsitänstadium; Chromosomen bereits „kondensiert“. c und d Übergang zur Diakinese. Alle Figuren sind bei gleicher Vergrößerung gezeichnet! Nach RÜCKERT 1892 aus HEIDENHAIN 1907

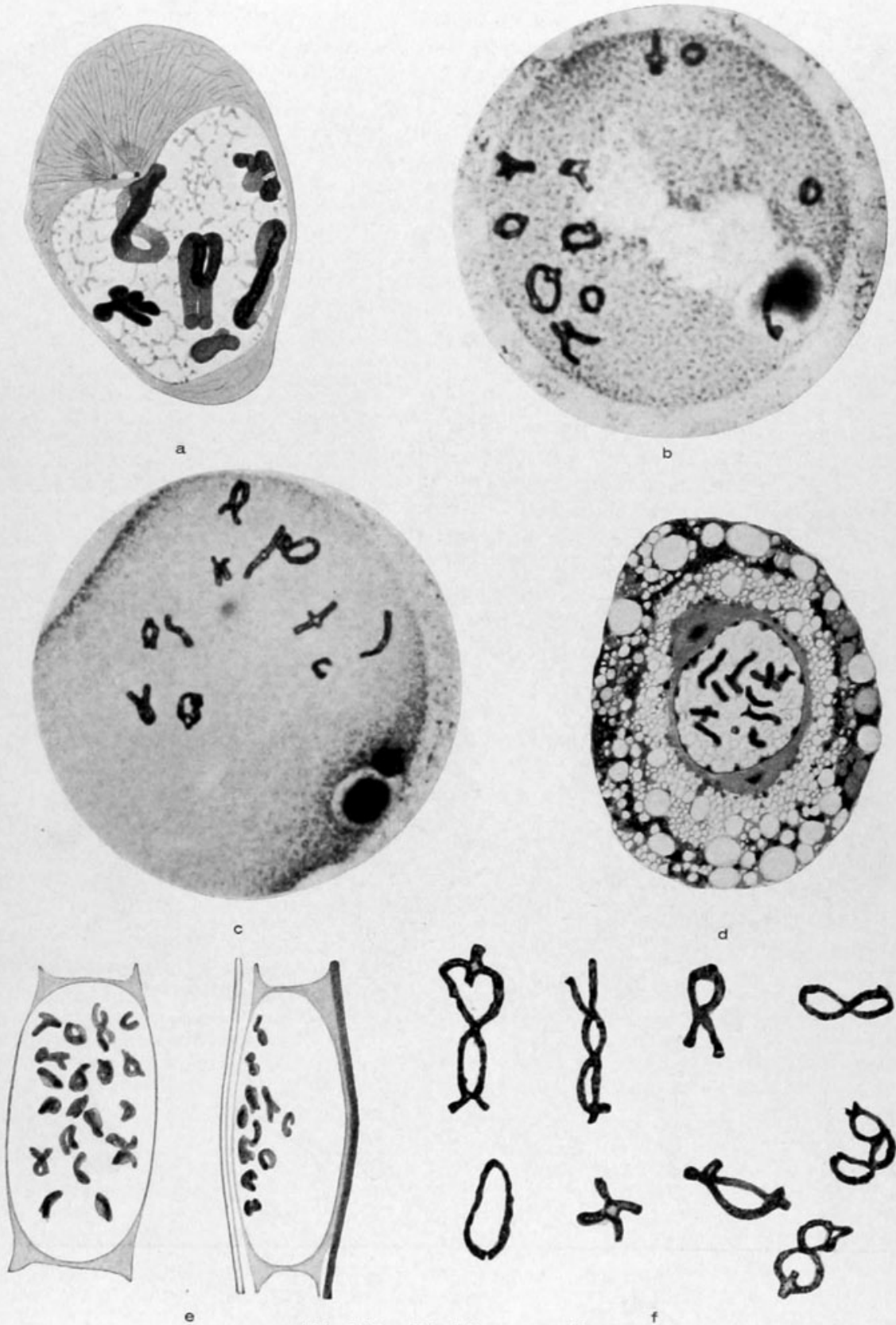
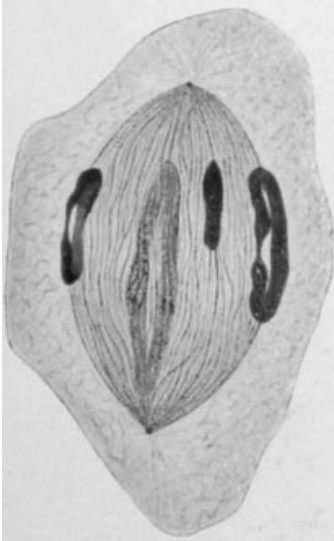


Abb. 147. Diakinesestadien.

a Salamandra maculosa (Spermatocyt) Ringtetraden. *b, c Allolobophora foetida* (Oligochaet) Oocytenkerne; Ring- und Kreuztetraden. NB. Die Kerne wurden durch Anstechen der Eier isoliert und flach antrocknen gelassen. Mikrophotographien. *d Actinophrys sol*, Gamet; Stabgemini. *e Cymbella lanceolata* (vgl. Abb. 116, 142j, k und 145e). *f Tulipa australis*, Pollenmutterzelle; Doppelring-, Ring- und Kreuztetraden.

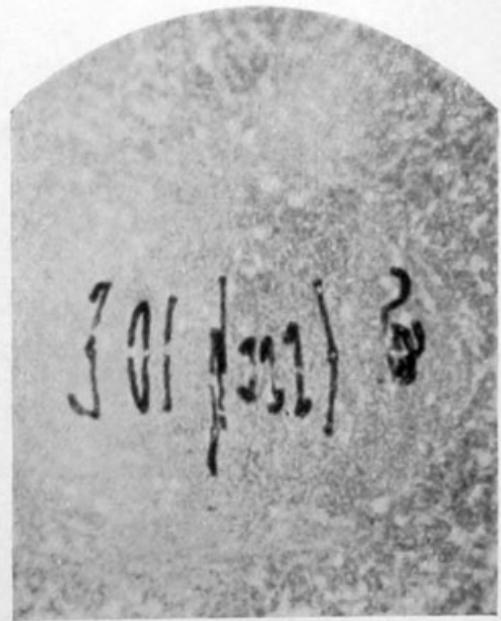
Vergrößerung von *a* ca. 1200fach, von *b* und *c* 1000fach, von *d* 1950fach, von *e* 1600fach, von *f* 1740fach.
a Nach MEVES 1896, *b, c* nach FOOT & STROBELL 1905, *d* nach BÉLAŘ 1922, *e* nach GEITLER 1927, *f* nach NEWTON 1927



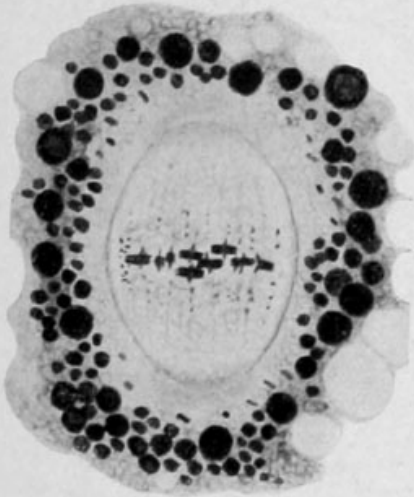
a



b



c



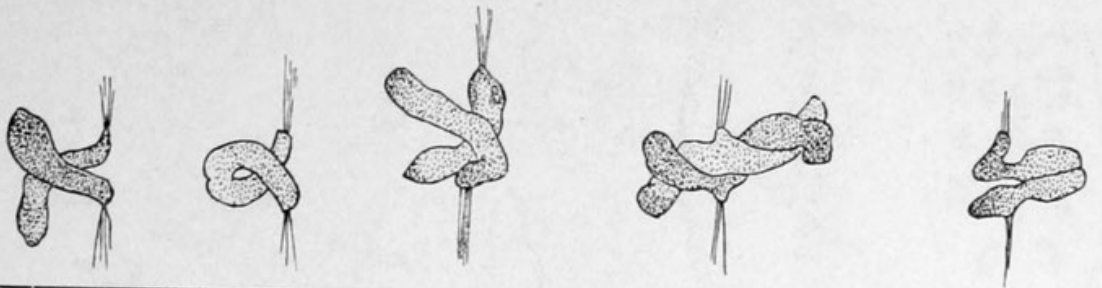
d



e



f



g



h

Abb. 148

Abb. 148. Erste Reifungsteilung.

a, b Salamandra maculosa (Spermatocyten). Meta- und Anaphase (man beachte den Äquationsspalt auf *b*). *c Allolobophora foetida* (Annelid). Eireifung, frühe Anaphase; die Spindel ist fast unsichtbar, da das Präparat ebenso hergestellt wurde wie die den Abb. 147*b, c* zugrundeliegenden Präparate. Mikrophotographie. *d Actinophrys sol*, Metaphase. *e, f Adoxa moschatellina*; Embryosackmutterzelle; Meta- und Anaphase. *g, h Trillium grandiflorum* (Liliacee); Gemini (aus Pollenmutterzellen) im Metaphase- und Anaphasestadium; außer den Chromosomen sind auch noch die Zugfasern dargestellt.

Vergößerung von *a, b* ca. 1200fach, von *c* 1000fach, von *d* 1950fach, von *e, f* 1800fach.

a, b Nach MEVES 1896, *c* nach FOOT & STROBELL 1905, *d* nach BÉLAŘ 1922, *e, f* nach LAGERBERG 1909, *g, h* nach GRÉGOIRE 1905 aus TISCHLER

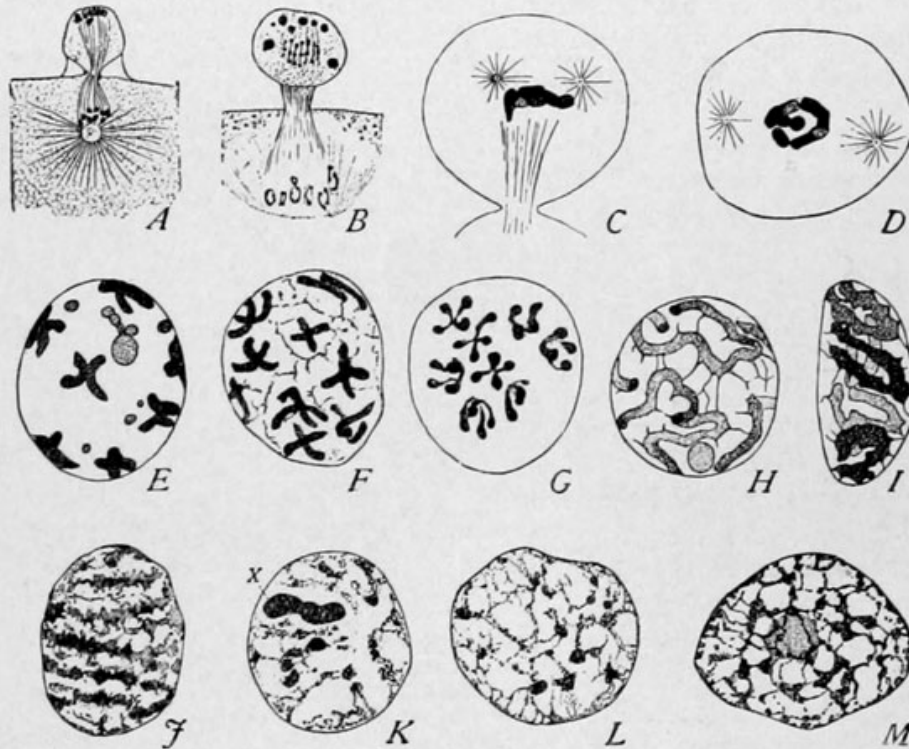


Abb. 149. Interkinesetypen, zu der auf S. 178 besprochenen Serie angeordnet.

A Crepidula plana (Schnecke) Eireifung. *B Rhynchelmis limosella* (Annelid) Eireifung (Karyomeriten!). *C, D Oncopeltus fasciatus* (Wanze) Spermatogenese. *E Oenothera Lamarckiana*, Pollenreifung. *F Desmognathus* sp. (Molch) Spermatogenese. *G Tomopteris onisciformis* (Annelid), Spermatogenese, Tochterplatte der ersten Reifungsteilung in Polansicht. Kreuzung der Chromosomenhälften. *H Podophyllum peltatum* (Berberidacee) Pollenreifung. *I Trillium grandiflorum* (Liliacee) Pollenreifung. *J Amphiuma* sp. (Molch) Spermatogenese. *K, L Phrynotettix magnus* (Heuschrecke) Spermatogenese. *M Galtonia candicans* (Liliacee) Pollenreifung.

Vergößerung von *C, D* 1800fach, *E* 1900fach, *H* ca. 1000fach, *I* ca. 1400fach, *K, L* 1800fach, *M* 1740fach. *A* Nach CONKLIN 1902, *B* nach VEJDOVSKY 1907, *C, D* nach WILSON 1912, *E* nach B. M. DAVIS 1911, *F* nach KINGSBURY 1901, *G* nach A. u. K. E. SCHREINER 1906a, *H* nach MOTTIER 1903, *I* nach ATKINSON 1899, *J* nach MCGREGOR 1899, *K, L* nach WENRICH 1916, *M* nach DIGBY 1910. Alles aus WILSON 1925

In den früheren Zeiten hielt man die Synapsis allgemein für ein Fixierungsartefakt, während heute sehr viele Cytologen — speziell die Mehrzahl der Botaniker¹⁾ — der Ansicht sind, daß es sich hier um eine im normalen Verlauf der Reduktion auftretende Kontraktion der Chromosomen handelt²⁾. Zugunsten dieser Annahme werden gewöhnlich zwei Tatsachen angeführt, die an sich sicherlich einwandfrei feststehen, aber meines Erachtens die vitale Präformation der Synapsis

1) Vgl. TISCHLER 1922, S. 403ff.

2) Und daraus wird oft weiter gefolgert, daß diese Kontraktion mit dem Mechanismus der Chromosomenpaarung irgendwie wesentlich verknüpft ist.

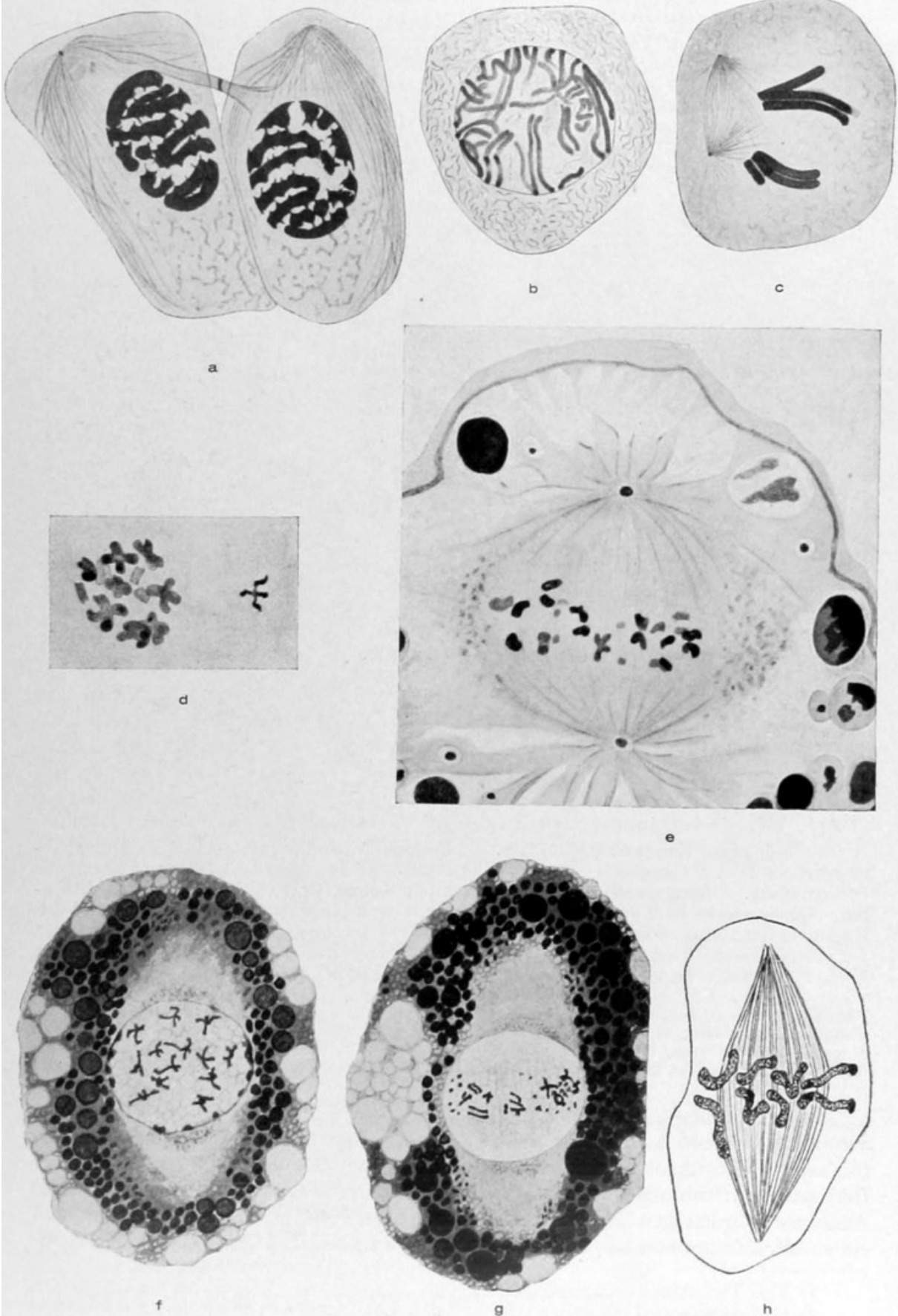


Abb. 150

Abb. 150. Interkinese und zweite Reifungsteilung.

a—c Salamandra maculosa, Spermatogenese; *a* frühe, *b* späte Interkinese, *c* späte Prophase der zweiten Reifungsteilung. *d, e Enteroxenos östergreni* (Schnecke) Eireifung. *d* Telophase der ersten Reifungsteilung (Polansicht der Tochterplatte; das einzelne Kreuzchen ist aus dem Richtungskörper herausgezeichnet. *e* Metaphase der zweiten Reifungsteilung. *f, g Actinophrys sol*; Interkinese und frühe Metaphase der zweiten Reifungsteilung. *h Lilium speciosum*; Pollenreifung. Beginn der Anaphase der zweiten Reifungsteilung.

a und *c* Nach MEVES 1896, *b* nach FLEMMING 1887, *d, e* nach A. u. K. E. SCHREINER 1907, *f, g* nach BÉLAÛ 1922, *h* nach GRÉGOIRE 1899 aus TISCHLER

nicht beweisen. Die erste dieser Tatsachen ist das regelmäßige, auf gewisse Stadien beschränkte und allmähliche Auftreten der Synapsis, die zweite ihr Vorhandensein in lebenden Zellen. Daß das erste Faktum nicht das beweist, was es beweisen soll, sondern nur das, daß gewisse Reduktionsstadien eine höhere Fixierungsstabilität haben als andere, ist ohne weiteres klar; zudem ist bereits des öfteren festgestellt worden, daß eine Synapsis durch schlechte Fixierung dort erzeugt werden kann (und zwar genau auf den Stadien, in denen sie in Fällen auftritt, in denen sie sozusagen unvermeidlich ist), wo sie bei guter Fixierung fehlt. Aber auch die Beobachtung der Synapsis in lebenden Zellen beweist nicht ihre vitale Präformation; sind doch diese Beobachtungen sämtlich an Zellen angestellt worden, die sich nicht in situ befanden, sondern (weil aus dem Körper isoliert) unter mehr oder weniger abnormen Außenbedingungen standen¹⁾. So lange man als einzige Ursache der Artefaktbildung die mit der Fixierung verbundene Koagulation ins Auge faßte, durften diese Lebendbeobachtungen wohl als beweisend angesehen werden; zieht man jedoch auch die Möglichkeit einer vitalen Artefaktbildung in Betracht, so verlieren sie ihre Beweiskraft²⁾. Nur dann wäre die vitale Präformation der Synapsis als bewiesen anzusehen, wenn der Nachweis erbracht werden könnte, daß die unter Beobachtung stehende und in Synapsis befindliche Zelle später alle weiteren Reduktionsstadien (oder zumindest einen Teil derselben) normal durchläuft; etwas Derartiges ist aber meines Wissens bisher noch nicht festgestellt worden.

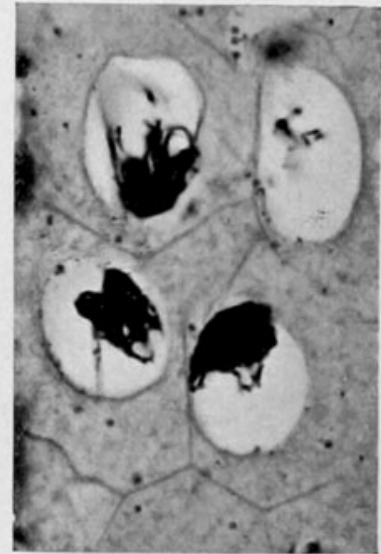


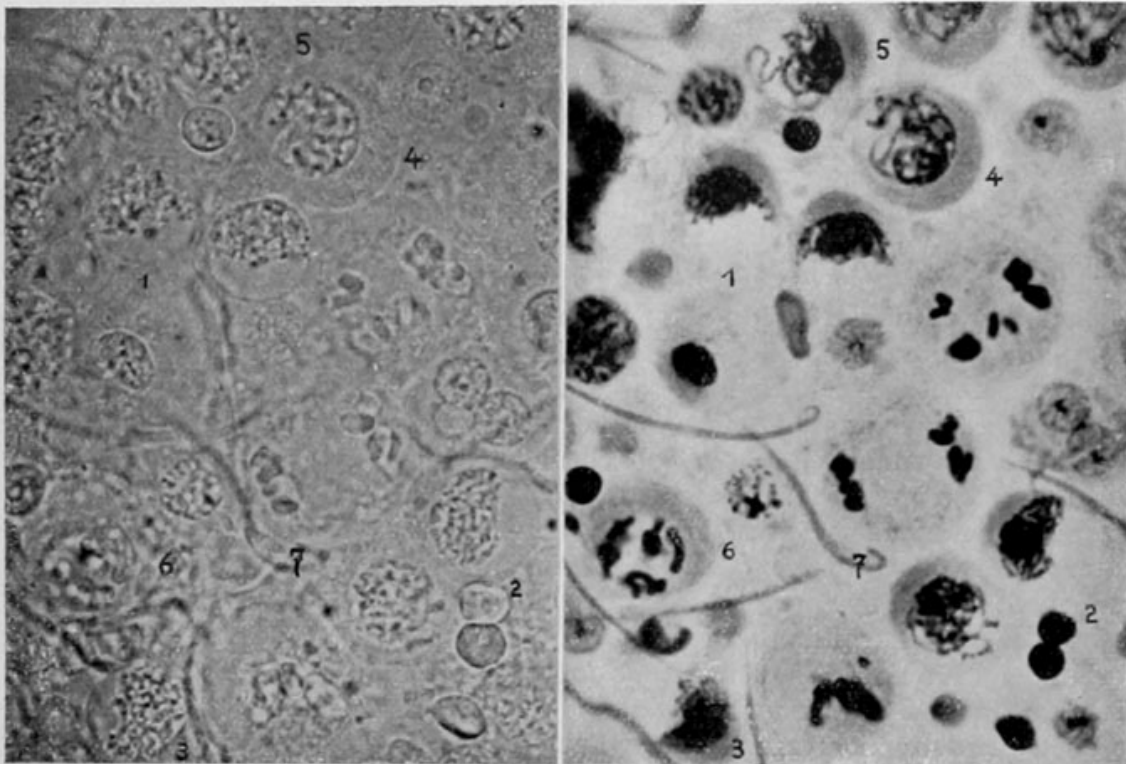
Abb. 151. *Agapanthus floridus* (Liliacee). Ausschnitt aus einem Pollenfach. Vier Pollenmutterzellen sichtbar, deren Kerne sich im Leptotänstadium befinden und synaptische Ballung der Chromosomen zeigen. Nur in drei Kernen ist der Chromosomenknäuel zu sehen; der vierte (rechts oben) ist an seiner leeren Seite angeschnitten.

Mikrophotogramm nach Schnittpräparat (Carnoy, 6 μ , Eisenhämatoxylin). Vergrößerung 750fach. Original

1) Vgl. VEJDOVSKY 1907, TISCHLER 1910, SAPÉHIN 1911.

2) An Gewebekulturen von Heuschreckenspermatocyten konnte ich kürzlich nachweisen, daß tatsächlich in den Bukettstadien eine Synapsis (die hier auch in nicht besonders gut fixierten Präparaten vollständig fehlt) nach verschiedenen, sich auch in anderer Weise manifestierenden Schädigungen der Zellen eintritt. Diese Synapsis sieht vollkommen typisch aus, ist aber von keiner Koagulation begleitet. Es hat sich weiterhin herausgestellt, daß die Synapsis auf den Leptotänstadien und Amphitänstadien nicht nur um vieles leichter eintritt als auf späteren Stadien, sondern auch intensiver ist, so daß die am fixierten Präparat abzulesende allmähliche Lockerung des synaptischen Knäuels in der gradatim abnehmenden Neigung zur synaptischen Ballung (und der mit dieser verknüpften Deformation der Chromosomen) eine ganz zwanglose Erklärung findet (Abb. 152). Und in allerletzter Zeit habe ich an Pollenmutterzellen von *Convallaria majalis* festgestellt, daß in sehr schonend präparierten lebenden Zellen keine Synapsis zu beobachten ist, daß diese aber blitzschnell eintritt, wenn die Zellen mechanisch (Druck, Zerren usw.) behelligt werden. In fixierten Pollenmutterzellen sind die Chromosomen auf diesen Stadien jedoch stets synaptisch verklumpt.

Eine wesentliche Verschiedenheit der durch synaptische Ballung entstellten Stadien von den Bukettstadien kann somit füglich bezweifelt werden, und damit können wir auch die Reduktionsvorgänge der meisten Cormophyten unserem Normaltypus einordnen. Anders steht es mit Fällen, in denen das Fehlen (oder eine Verschiebung) der Neigung zur synaptischen Ballung die Feststellung gestattet, daß die Konjugation sich an nicht polar orientierten Chromosomen abspielt; daß also die Bukettstadien fehlen. Dies ist bei einigen Blütenpflanzen und bei den Dipteren der Fall. Da sich die Abweichungen von dem Normaltypus



a

b

Abb. 152. *Stenobothrus lineatus*, Spermatocyten. Synaptische Verklumpung der Chromosomen. Zwei Mikrophotographien ein und derselben Stelle einer Gewebeskultur, in der die synaptische Verklumpung durch Behandlung mit sehr verdünnter Essigsäure hervorgerufen wurde. *a* lebend (richtiger: sterbend, aber nicht koaguliert!), *b* fixiert und gefärbt. (Osmiumdampf, FLEMMING, GIEMSA-GELEI.) Man beachte die allmähliche Abnahme der Neigung zur Verklumpung bei den der Reifungsteilung sich nähernden Stadien der Konjugationsphase. 1 und 3 Leptotänbukett, 2 frühes Pachytän, 4 und 5 spätes Pachytän, 6 frühe Diakinese, 7 Anaphase der ersten Reifungsteilung. Man vergleiche die Abb. mit Abb. 136 *j, k, p, q, x* und 137 *i*.

Vergrößerung ca. 680fach. Original

bei den erwähnten Blütenpflanzen auf das Fehlen der Bukettstadien beschränken, so soll auf diese Fälle nicht näher eingegangen werden (vgl. Abb. 144, 145 *j* 147 *f*). Bei den Dipteren gesellen sich jedoch noch einige atypische Züge hinzu, und das läßt eine kurze Beschreibung ihrer Reduktionsvorgänge (soweit sie bekannt sind)¹⁾ angezeigt erscheinen.

Bei den Dipteren sind die homologen Chromosomen schon in den somatischen Kernteilungen sehr oft zu Paaren angeordnet (Abb. 153 *a*, 154 *a*, 254).

1) Die Oogenese der Dipteren ist in dieser Hinsicht so gut wie gar nicht untersucht; die folgende Schilderung der Reduktionsphase der Spermatogenese ist an den Untersuchungen KEUNEKES orientiert, mit dessen Resultaten die nicht so vollständigen Ergebnisse anderer Forscher (STEVENS 1906—1908 *a*, METZ 1922 *a*, 1926 *b*) gut in Einklang stehen.

Diese Affinität (auf die wir weiter unten noch zu sprechen kommen werden) nimmt nun während der aufeinanderfolgenden Spermatogonienteilungen zu; derart, daß bei manchen Fliegen in der Äquatorialplatte später Spermatogonienteilungen n Tetraden (statt $2n$ gespaltener Einzelchromosomen) liegen (Abb. 154d, e). Besonders innig wird die Vereinigung der homologen Chromosomen in den Anaphasen, wo es oft zu einer scheinbaren Verschmelzung kommt¹⁾. Diese „Konjugation“ ist jedoch nur von kurzer Dauer, denn in den Prophasen treten die Chromosomen immer wieder in diploider Zahl auf, um sich erst kurz vor der Metaphase aneinanderzulegen. An die letzte Spermatogonienteilung

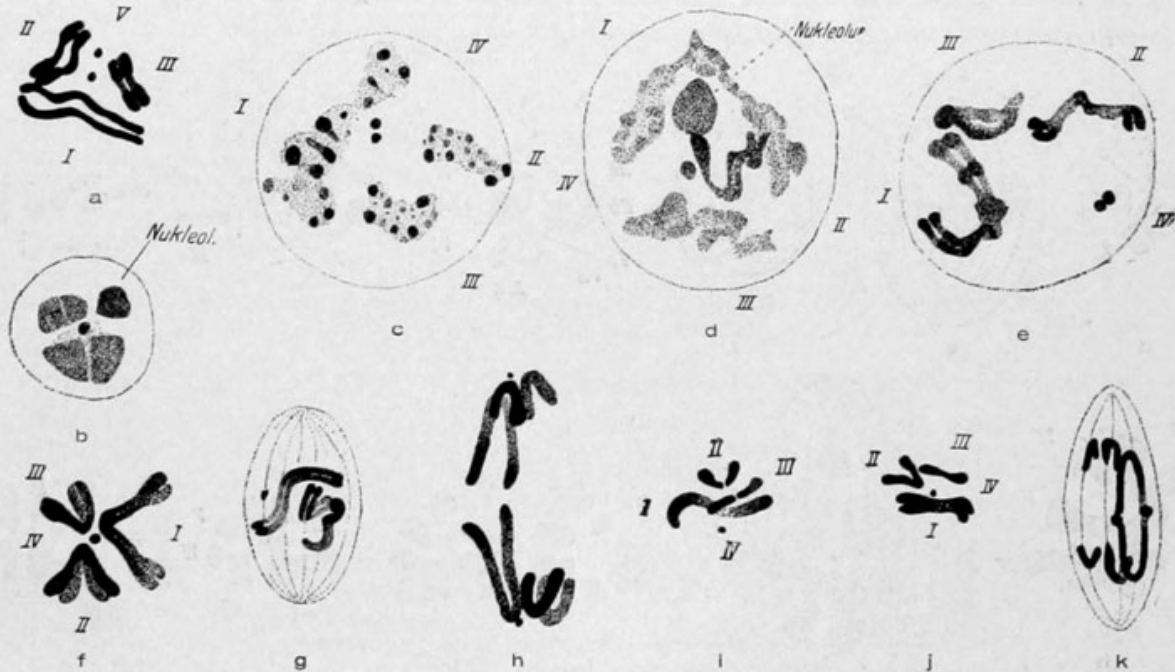


Abb. 153. *Sphaerophoria scripta* (Diptere). Chromosomenkonjugation und -reduktion in der Spermatogenese.

a Äquatorialplatte einer Spermatogonienmitose in Polansicht; die homologen Chromosomenpaare numeriert ($n = 4$). b Kern einer Spermatocyte kurz nach Beginn der Wachstumsphase; Karyoplasma in drei große und ein kleines Klümpchen eingeteilt. c Spermatocytenkern gegen Ende der Wachstumsphase; die den Chromosomenpaaren entsprechenden Karyoplasmabezirke numeriert. d „Verdichtungsphase“ (Übergang zur ersten Reifungsteilung), die Karyoplasmabezirke kontrahieren sich. e Ende der Verdichtungsphase; vier Chromosomenpaare differenziert. f Späte Prophase. g Metaphase. h Anaphase der ersten Reifungsteilung. i, j Äquatorialplatte der zweiten Reifungsteilung; auf i sind die Chromosomen Nr. II und III fragmentiert (vgl. S. 67), auf j zeigt das Chromosom I den Äquationsspalt. k Anaphase der zweiten Reifungsteilung

Nach KEUNEKE 1924

schließt sich auch hier eine Wachstumsperiode an, in der jedoch keines der für die typische Chromosomenkonjugation charakteristischen Stadien (Leptotän, Bukett, Pachy- und Strepsitän) nachweisbar ist. Der Kern tritt aus der Telophase der Spermatogonienteilung in eine mehr oder weniger typische Interphase („Lockerungs-“ und „Zerstäubungs“-Stadium) ein, an die sich die Diakinese anschließt, und zwar derart, daß sich — wie bei einer gewöhnlichen Prophase — die Chromosomen allmählich aus dem Karyoplasma herausdifferenzieren (Abb. 153b bis e, 154f). Bei den meisten Fliegen entstehen dabei sofort Doppelchromosomen in haploider Zahl; bei *Tephritis arnicae* treten jedoch zunächst Einzel-

1) Eine derartige Aneinanderlagerung in der Anaphase kommt auch anderswo vor; z. B. bei manchen Infusorien (Abb. 158 b, d) und Myxosporidien (Abb. 22f).

chromosomen in diploider Zahl auf, die sich erst kurz vor dem Übergang zur Metaphase der ersten Reifungsteilung paaren (wobei sie sich, wie in den Spermatogonienteilungen, der Länge nach aneinanderlagern)¹⁾ (Abb. 154 g, h). Der weitere Verlauf beider Reifungsteilungen ist vollkommen typisch (Abb. 153 g—k, 154 i—l).

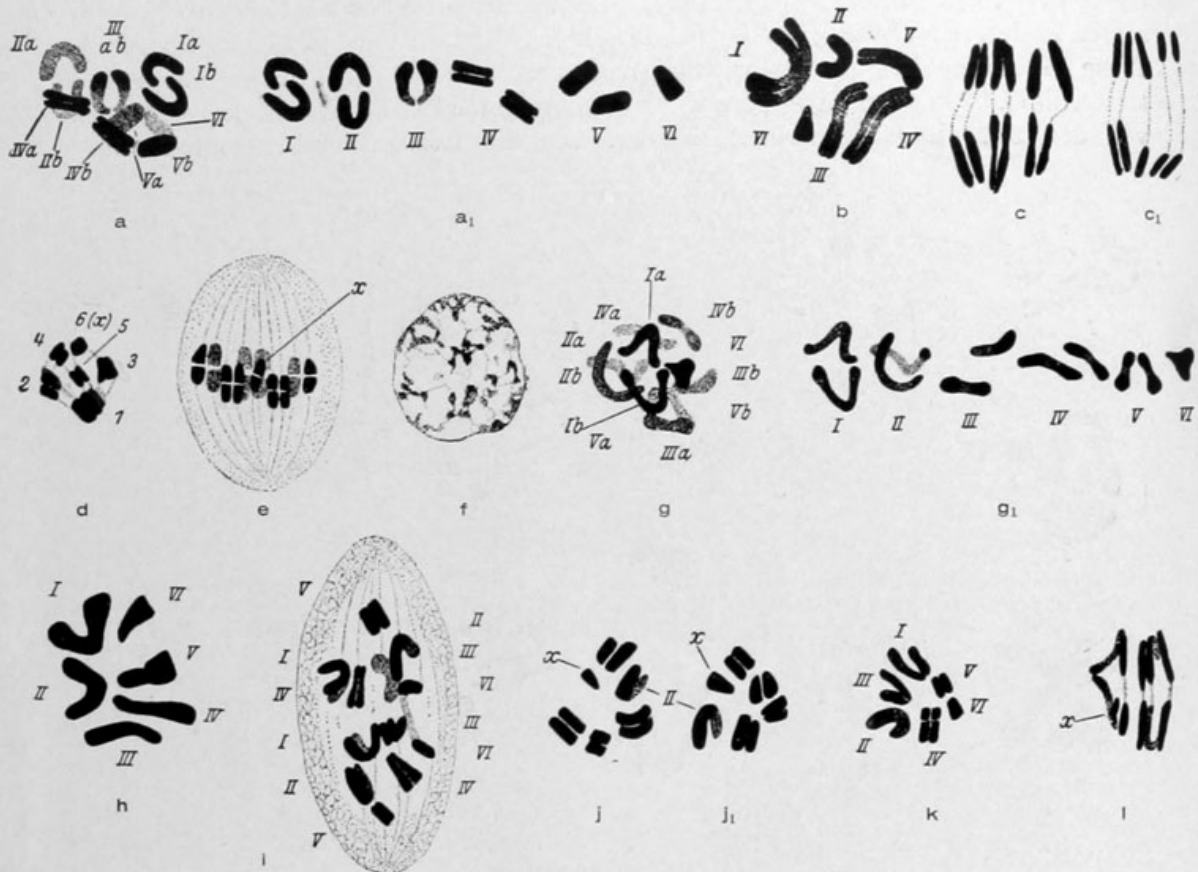


Abb. 154. *Tephritis arnicae* (Diptere). Chromosomenpaarung und -reduktion in der Spermatogenese.

a Äquatorialplatte einer frühen Spermatogonienteilung. Die homologen Chromosomenpaare nummeriert ($n = 6$; „VI“ = unpaares X-Chromosom). a_1 Die Chromosomen von a einzeln herausgezeichnet. b Äquatorialplatte einer Spermatogonienmitose; die homologen Chromosomen sind innig gepaart. c, c_1 Anaphase einer Spermatogonienmitose (c bei hoher, c_1 bei tiefer Einstellung), Paarung der homologen Chromosomen. d Äquatorialplatte einer späten Spermatogonienmitose; die homologen Chromosomen innig gepaart; die Chromosomen I, Ia, II, IIa außerdem schon deutlich gespalten. e Metaphase einer späten Spermatogonienmitose in Seitenansicht; Konjugations- und Äquationsspalt deutlich sichtbar. f Spermatocytenkern in Wachstumsphase. g Prophase der ersten Reifungsteilung. g_1 die Chromosomen von g einzeln herausgezeichnet. h Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung. i Anaphase der ersten Reifungsteilung. j, j_1 Telophase der ersten Reifungsteilung; zwei zusammengehörige Tochterplatten; X-Chromosom äqual geteilt; die Chromosomen sind stark verkürzt und nicht alle in gleicher Weise zur Spindelachse orientiert. k Äquatorialplatte, l Anaphase der zweiten Reifungsteilung.

Nach KEUNEKE 1924

Gegen die Annahme, daß in der Spermatogenese der Dipteren die typischen Konjugationsstadien (Bukett, Amphitän usw.) fehlen, könnte der Einwand erhoben werden, daß diese Stadien hier durch die Fixierung weitgehend entstellt

1) Es sei noch erwähnt, daß nach den Angaben von METZ (1922a) bei der Fliege *Dasyllis grossa* nur zwei Chromosomen ihrer ganzen Länge nach konjugieren, während sich die sechs anderen nur an einem Ende (aber nicht etwa metasyndetisch!) vereinigen.

worden sind. Vollkommen zurückweisen läßt sich dieser Einwand zwar nicht; er erscheint jedoch wenig berechtigt, weil man bei manchen Formen die Umwandlung der verklumpten Telophasechromosomen in n aufgelockerte Karyoplasmabezirke (deren verschiedene Größe es gestattet, jeden von ihnen mit einem bestimmten Doppelchromosom zu identifizieren) ganz genau verfolgen kann (Abb. 153 b, e). Und diese aufgelockerten Chromatinklumpen machen keinen besonders entstellten Eindruck. Was uns aber vor allem bestimmen wird, hier an das Fehlen der typischen Konjugationsstadien zu glauben, ist der Umstand, daß diese Manöver hier sozusagen überflüssig sind, da ja die Chromosomen imstande sind, schon viel früher ihre Paarung zu bewerkstelligen (ob auf eine andere Weise, als im typischen Bukettstadium, das möge dahingestellt bleiben).

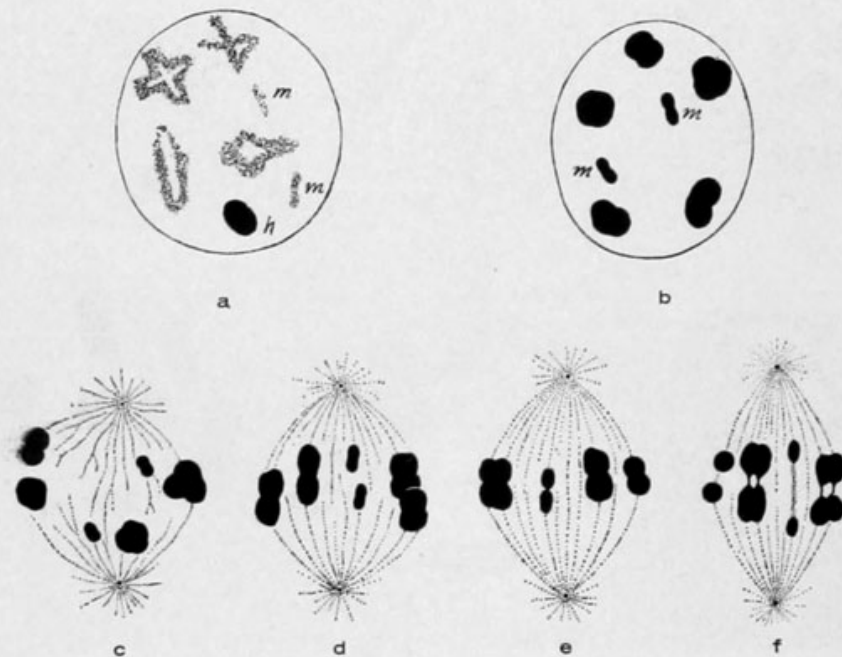


Abb. 155. *Anasa tristis* (Wanze). Reduktion der m -Chromosomen (auf *a* und *b* mit „ m “ bezeichnet; „ h “ = X-Chromosom) in der Spermatogenese.

a Frühe, *b* späte Diakinese. *c* Übergang zur Metaphase der ersten Reifungsteilung. *d* Frühe Metaphase der ersten Reifungsteilung; m -Chromosomen noch immer ungepaart. *e* Späte Metaphase, Konjugation der m -Chromosomen. *f* Anaphase der ersten Reifungsteilung. NB. Auf den Abbildungen ist nicht der ganze, sondern nur ein Teil des Chromosomenbestandes dargestellt.

Nach E. B. WILSON 1905 b etwas ergänzt (d. h. es wurde bei *c* die im Original fehlende untere Spindelhälfte, bei *d–f* die im Original fehlende ganze Spindel dazu gezeichnet)

Ein Gegenstück zu der soeben geschilderten frühzeitigen Paarung der Chromosomen bilden die Fälle verspäteter Konjugation. So bleiben z. B. bei den Coreiden (eine Wanzenfamilie) die dieser Gruppe eigentümlichen beiden m -Chromosomen während der Konjugationsphasen ungepaart und vereinigen sich erst kurz vor der Metaphase der ersten Reifungsteilung (Abb. 155). Noch weiter aufgeschoben wird in manchen Fällen die Paarung der Geschlechtschromosomen: bei vielen Repräsentanten des *Lygaeus*-Typus treten X- und Y-Chromosom nebeneinander ungepaart in die Metaphase der ersten Reifungsteilung ein und werden äquationell geteilt; erst in der Anaphase vereinigen sie sich und werden in der Anaphase der zweiten Reifungsteilung voneinander getrennt (Abb. 156; vgl. auch Abb. 166 D).

Hier wäre auch die gelegentlich normalerweise vorkommende vorübergehende Trennung der gepaarten Chromosomen zu erwähnen. Die ersten

Konjugationsstadien werden in diesen Fällen regelrecht durchlaufen; nach dem Pachytänstadium (manchmal erst kurz vor der Diakinese) trennen sich jedoch die Partner jedes Geminus auf kurze Zeit völlig und vereinigen sich erst kurz vor dem Übergang zur Metaphase der ersten Reifungsteilung (z. B. bei *Lepidosiren* [AGAR 1912a], *Rhodites* [HOGBEN 1920a]).

Noch weiter, als die zuletzt besprochenen Reduktionstypen, scheinen die Reduktionsvorgänge mancher Protozoen von unserem Normaltypus abzuweichen.

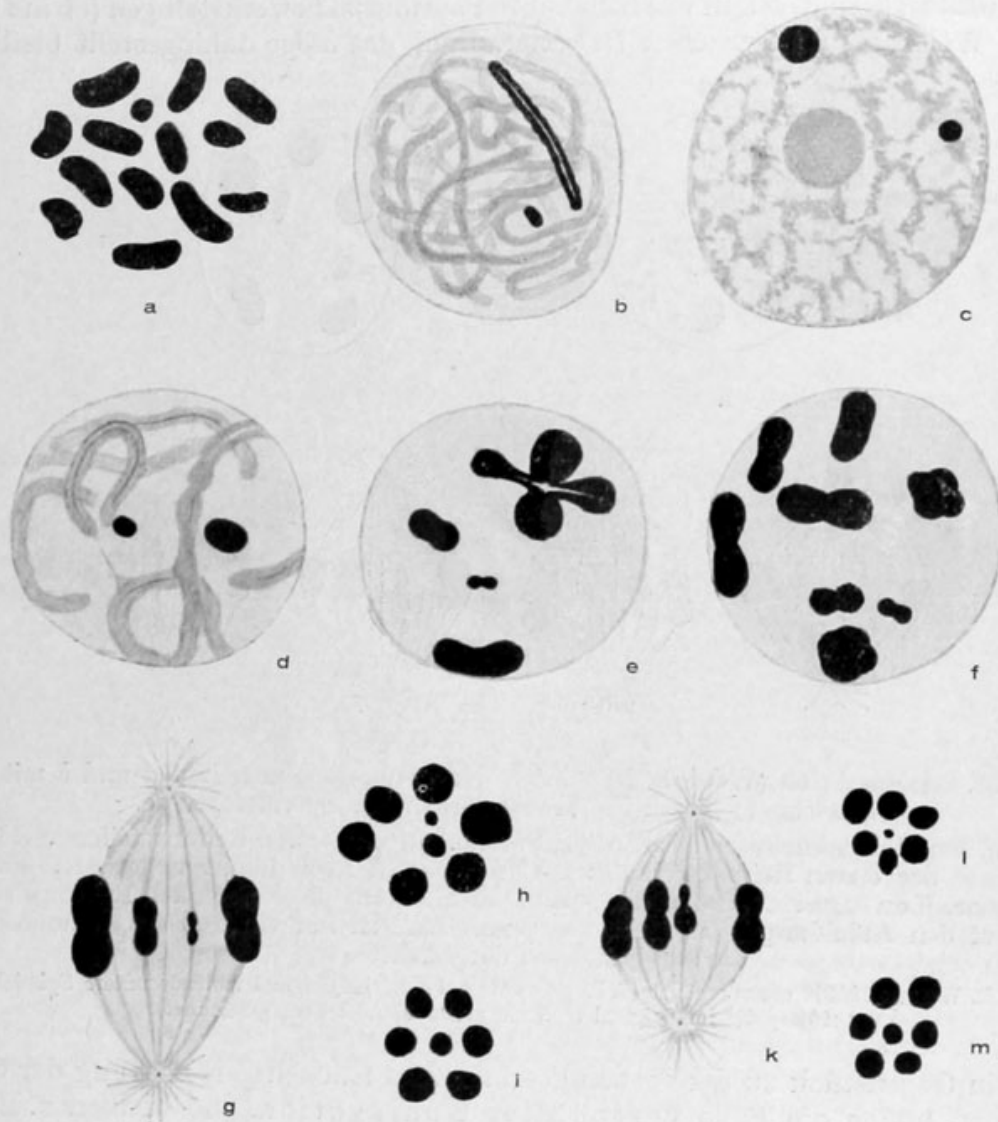


Abb. 156. *Lygaeus turcicus* (Wanze). Paarung der Geschlechtschromosomen (X und Y) in der Spermatogenese. Vgl. mit Abb. 45 (S. 62).

a Äquatorialplatte einer Spermatogonienmitose. Geschlechtschromosomen nicht kenntlich. b—d Kerne im frühen Pachytänstadium, im Stadium der maximalen Auflockerung der Gemini und im Diplotänstadium; Autosomen grau, Geschlechtschromosomen schwarz (X groß, Y klein). e Frühe, f späte Diakinese; die Geschlechtschromosomen (nebeneinander) in e links von der Mitte, in f unterhalb der Mitte (oberhalb eines fast sphärischen Autosomengemini). g, h Metaphase der ersten Reifungsteilung in Seiten- und Polansicht. X- und Y-Chromosomen liegen nebeneinander in der Spindelmitte. i, k Metaphase der zweiten Reifungsteilung in Pol- und Seitenansicht; Geschlechtschromosomen gepaart in der Spindelmitte. l, m Anaphase der zweiten Reifungsteilung; zwei zusammengehörige Tochterplatten in Polansicht, die obere mit dem Y-, die untere mit dem X-Chromosom.

Nach E. B. WILSON 1905 aus BUCHNER 1915a

Nur wenige Protozoen sind es allerdings, deren Reduktionsvorgänge so genau bekannt sind, daß ihr atypischer Charakter überhaupt diskutiert werden kann; bei manchen anderen sind unsere diesbezüglichen Kenntnisse so mangelhaft,

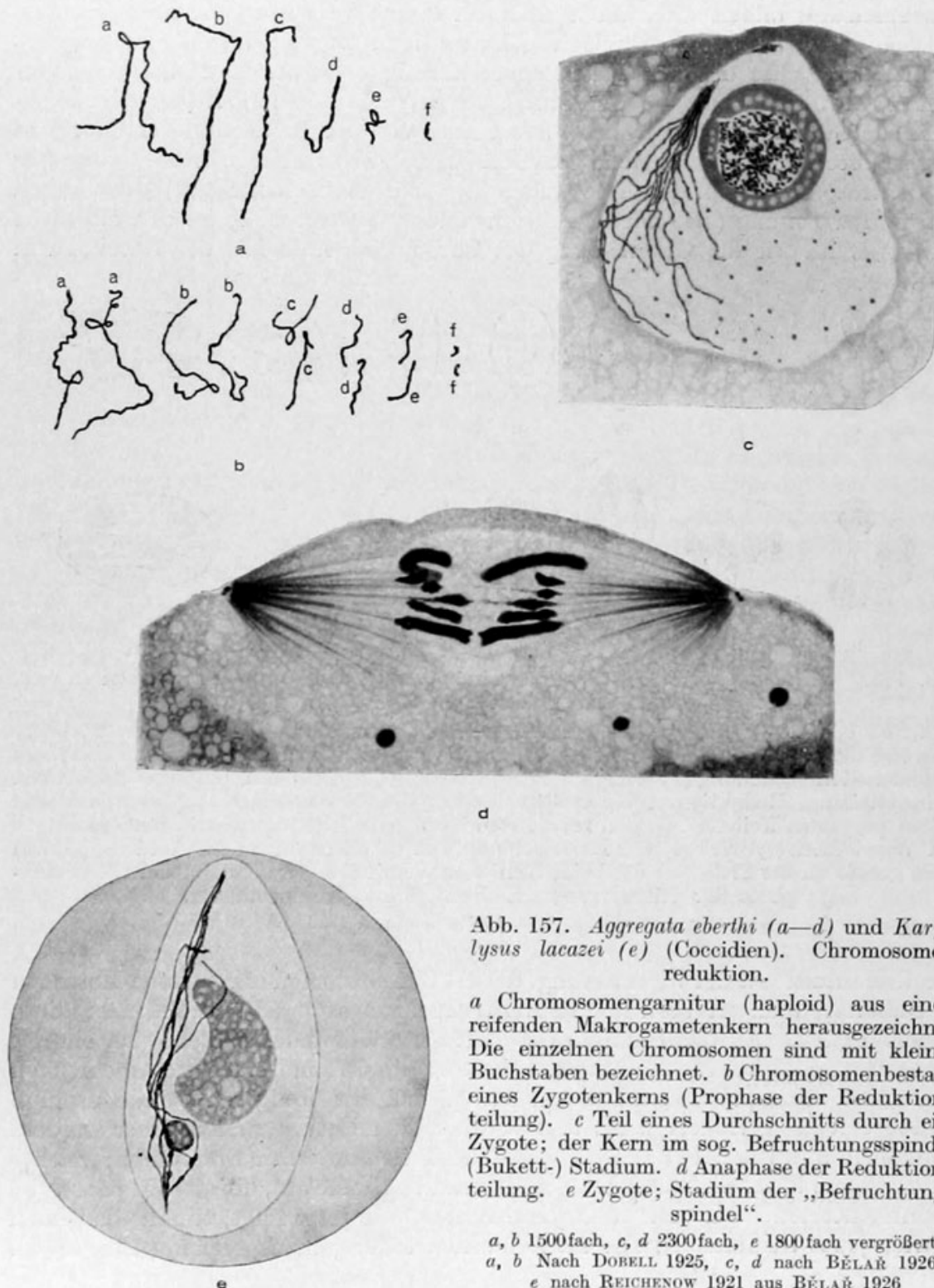


Abb. 157. *Aggregata eberthi* (a—d) und *Karyolysus lacazei* (e) (Coccidien). Chromosomenreduktion.

a Chromosomengarnitur (haploid) aus einem reifenden Makrogametenkern herausgezeichnet. Die einzelnen Chromosomen sind mit kleinen Buchstaben bezeichnet. b Chromosomenbestand eines Zygotenkerns (Prophase der Reduktionsteilung). c Teil eines Durchschnitts durch eine Zygote; der Kern im sog. Befruchtungsspindel- (Bukett-) Stadium. d Anaphase der Reduktionsteilung. e Zygote; Stadium der „Befruchtungsspindel“.

a, b 1500fach, c, d 2300fach, e 1800fach vergrößert.
a, b Nach DOBELL 1925, c, d nach BÉLAŘ 1926,
e nach REICHENOW 1921 aus BÉLAŘ 1926

daß wir nicht wissen, ob die beschriebene Abberanz nicht bloß durch Fixierungsartefakte, Degenerationsvorgänge usw. vorgetäuscht wird.

Unter den Protozoen, deren Reduktion einigermaßen befriedigend aufge-

klärt ist, stehen an erster Stelle¹⁾ die Coccidien²⁾. Die Reduktion ist hier zygotisch, folgt also unmittelbar auf die Karyogamie; außerdem ist sie mit der Sporigonie — der im gewissen Sinn der Eifurchung vergleichbaren Aufteilung der Zygote in mehrere einkernige Sporen — eng verknüpft. Nach vollzogener Kernverschmelzung bilden sich im Synkaryon dünne variköse Chromosomen aus, die sich alsbald zu einem relativ schwächtigen Bündel vereinigen, welches parallel zur Achse des inzwischen spindelförmig gewordenen Synkaryons verläuft (Abb. 157 c, e). Da die eine Spitze der Befruchtungsspindel (wie man dieses auffällige Stadium benannt hatte, bevor man von der Reduktion der Coccidien etwas wußte), der Zelloberfläche genähert ist, und zwar an einer Stelle, wo später die Centrosomen (resp. die erste Anlage der achromatischen Figur)³⁾ der ersten metagamen Teilung (also der Reduktionsteilung) auftreten, so ist es wohl nicht gewagt, wenn wir die Orientierung des Chromosomenbündels der Coccidien in

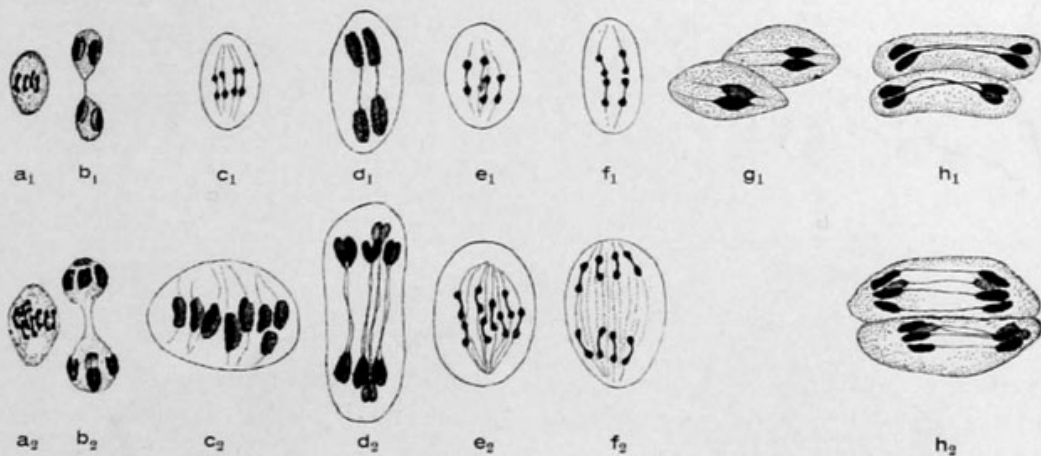


Abb. 158. *Chilodon uncinatus* (Infusor). Chromosomenreduktion der typischen ($n = 2$, obere Reihe) und tetraploiden ($n = 4$, untere Reihe) Rasse.

a_1, a_2, b_1, b_2 Meta- und Anaphase der vegetativen Mikronukleusteilung; in der Anaphase legen sich die Chromosomen paarweise zusammen (vgl. Abb. 154 c). c, d Meta- und Anaphase der ersten Reifungsteilung (Paarung in der Anaphase). e, f Meta- und Anaphase der zweiten Reifungsteilung; Reduktion und vorzeitige Teilung der Chromosomen. g_1 Metaphase der dritten progamen Teilung, die den reduzierten Kern jedes Konjuganten in stationären (♀) und Wanderkern (♂) zerlegt; der Kernaustausch hat schon begonnen (die beiden Spindeln liegen gerade an der Stelle, an der beide Konjuganten miteinander kommunizieren). h Anaphase der dritten progamen Kernteilung; Kernaustausch.

Nach Mc DOUGALL 1925 aus BÉLAŘ 1926

Parallele setzen mit der Orientierung, die die Chromosomen der meisten Metazoen im Bukettstadium erfahren und damit Befruchtungsspindel und Bukettstadium homologisieren. An das Stadium der Befruchtungsspindel schließt sich ein der Synapsis vergleichbares Stadium an, in dem die Chromosomen sich mehr nach dem einen Kernpol zusammendrängen (wobei ihr inniger Zusammenschluß zunächst etwas gelockert wird) und vorübergehend etwas undeutlicher werden. Schließlich wandelt sich dieses chromatische Reticulum in ein Spirem um, welches bei *Aggregata* in $2n$ Einzelchromosomen zerfällt (Abb. 157 b), die alsbald paarweise zusammentreten. Die erste metagame Teilung, die jetzt folgt, trennt die beiden Hälften jedes Geminus, ist also als Reduktionsteilung anzusprechen (Abb. 157 d).

1) Neben *Actinophrys*, wo die Reduktion jedoch ganz typisch verläuft (Abb. 142 j, 145 d, 148 d, 150 f, g).

2) DOBELL 1914, 1925, REICHENOW 1921.

3) Centrosomen sind bis jetzt nur bei *Aggregata* nachgewiesen und auch hier ist über ihre Herkunft nichts bekannt.

Da sie von einer ganzen Reihe von Teilungen gefolgt wird, die sich voneinander nicht unterscheiden (Abb. 27), so kann man vielleicht annehmen, daß bei den Coccidien nur eine Reifungsteilung vorkommt¹⁾. In prinzipiell derselben Weise, wie bei den Coccidien, dürfte auch die Reduktion der Gregarinen sich abspielen; doch sind hier die Einzelheiten noch nicht so weit aufgeklärt wie dort.²⁾

Noch absonderlicher verläuft die Reduktion bei den Ciliaten; sie ist hier gametisch. Einwandfrei nachgewiesen ist nur das Vorhandensein einer Zahlenreduktion (Abb. 158); die Vorbereitungsstadien sind hingegen einer befriedigenden Analyse noch nicht zugänglich gewesen. Manches spricht für die Annahme, daß auch hier ein modifiziertes Bukettstadium (als welches das sogenannte Sichel- oder Fallschirmstadium anzusprechen wäre) durchlaufen wird, so daß möglicherweise auch die Chromosomenreduktion der Ciliaten von unserem Normaltypus nicht wesentlich abweicht.³⁾

In allen bis jetzt besprochenen Fällen erfolgt die Reduktion dadurch, daß je zwei homologe Chromosomen sich aneinanderlegen, um dann in derselben Weise voneinander getrennt zu werden, wie die Spalthälften eines Einzelchromosoms einer somatischen Mitose; sie „simulieren“ also, wie BOVERI⁴⁾ treffend gesagt hat, sozusagen Spalthälften.

Ab und zu sind jedoch Fälle beschrieben worden, in denen die Trennung der homologen Chromosomen ohne eine vorhergehende Pseudoreduktion dadurch vollzogen wird, daß sich die homologen Chromosome „auseinander sortieren“, ohne vorher, wenn auch auf noch so kurze Zeit, zu einem Doppelchromosom zusammengetreten zu sein. Man bezieht diesen Reduktionsmodus nach GOLDSCHMIDT⁴⁾ als Primärtypus und die am besten fundiert erscheinenden Angaben über sein Vorkommen beziehen sich auf manche Infusorien (z. B. *Chilodon*, Abb. 158), die Schildlaus *Pseudococcus nipae* und einige Arten der Fliegengattung *Sciara*. Nach SCHRADER (1921) beträgt bei *Pseudococcus nipae* die Diploidzahl 10; während nun die Reduktion in Oogenese ganz typisch (also unter Bildung und Aufteilung von fünf Tetraden) verläuft, unterbleibt in der Spermatogenese eine Paarung; es begeben sich stets fünf Chromosomen, die sich früher als die anderen (die von SCHRADER als ihre homologen Partner angesehen werden) am Ende der Wachstumsperiode herausdifferenziert haben, an dem einen Pol der zweiten Reifungsspindel⁵⁾, während die fünf „Nachzügler“ an den anderen gehen. Trotz des bestimmten Tons, in dem die Angaben SCHRADERS gehalten sind, muß es jedoch noch als fraglich erscheinen, ob seine Beobachtungen, die an sich sicher durchaus einwandfrei sind, das Vorhandensein des Primärtyps⁶⁾ wirklich beweisen.

1) Dasselbe soll nach JAHN bei den Myxomyceten der Fall sein; doch bedürfen die Reduktionsvorgänge dieser Organismen noch weiterer Aufklärung.

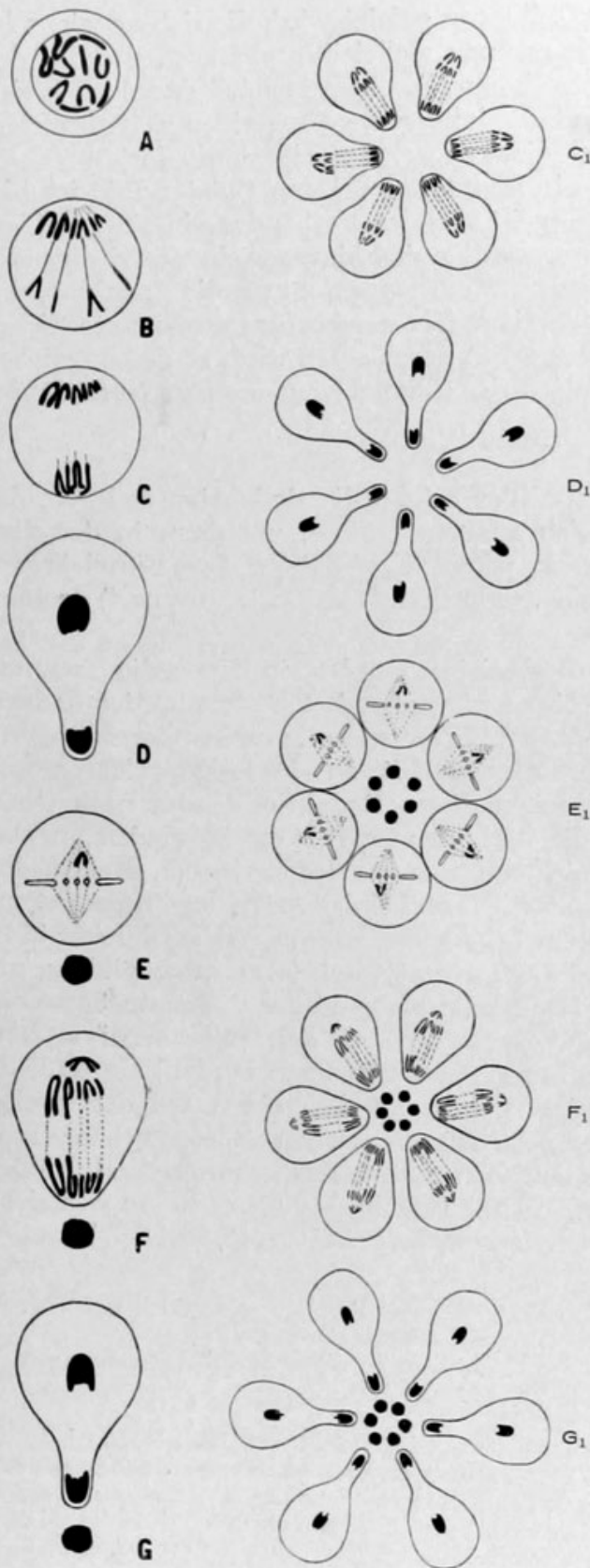
2) Weiteres über den Stand unserer Kenntnisse von den Reduktionsvorgängen der Protisten findet man bei TISCHLER 1922 und BÉLAË 1926.

3) 1904, S. 65.

4) Der ihn bei dem Trematoden *Zoogonus mirus* festgestellt zu haben glaubte; bekanntlich sind seine diesbezüglichen Angaben später seitens anderer Autoren ganz anders gedeutet worden (vgl. SCHREINER 1908b, GRÉGOIRE 1909). Der Bezeichnung „Primärtypus“ liegt die Annahme zugrunde, daß dieser Reduktionsmodus der einfachste aller Reduktionsmodi ist.

5) In der ersten Reifungsteilung werden die zehn ungepaarten Chromosomen äquationell geteilt.

6) Dieser Ausdruck kann als angebracht gelten, obgleich SCHRADER den Unterschied zwischen der Reduktion der Spermatogenese und Oogenese als den Ausdruck eines eigenartigen Geschlechtschromosomenmechanismus interpretiert. SCHRADER sieht die eine Chromosomengarnitur des Männchens als Äquivalent eines X-Chromosoms, die andere Garnitur als Äquivalent eines Y-Chromosoms an; dementsprechend wären die beiden Garnituren des Weibchens zwei X-Chromosomen gleichzusetzen.



Zwar könnte die Autonomie der anfänglichen Chromosomentrennung (vgl. S. 82) ein Argument für die Möglichkeit einer asyn-detischen und dabei geregelten Reduktion, wie sie beim Primärtypus stattfinden soll, abgeben; ebenso das Vorseilen des X-Chromosoms bei manchen Vertretern des X-O-Typs des Geschlechtschromosomenmechanismus. Andererseits ist es jedoch schwer vorstellbar, wie es zu einer „reinlichen Scheidung“ der homologen Chromosomen kommen soll, wenn sie nebeneinander in der Äquatorialplatte liegen. Vor allem aber erscheint es keineswegs ausgeschlossen, daß bei *Pseudococcus* (und anderen Formen, für die Primärtypus beschrieben wurde) eine verspätete Konjugationsphase von sehr kurzer Dauer zwischen frühe Meta- und Anaphase eingeschaltet ist, die wegen ihrer Kürze übersehen wurde¹⁾.

1) Bei manchen Coreiden ist die Konjugationsphase der m-Chromosomen von so kurzer Dauer (Abb. 155), daß WILSON den Vorgang mit den Worten „touch and go“ treffend charakterisiert (1925, S. 571). Auch darf hier daran erinnert werden, daß in der Pro- und frühen Metaphase der zweiten Reifungsteilung mancher Organismen die Hälften der äquatorial gespaltenen Chromosomen oft

Abb. 159. *Sciara similans* (Diptere). Chromosomenreduktion „nach“ dem Primärtypus (Spermatogenese). Halbschematisch.

A—D Erste Reifungsteilung: A Prophase, 10 (2n) Chromosomen. B, C Anaphasestadien; ungleiche Aufteilung der Chromosomen; Heteropolie der Spindel. D Telophase, Beginn der Abschnürung der Knospe. E—G Zweite Reifungsteilung: E Metaphase;

ein Chromosom liegt außerhalb der Äquatorialplatte. Unter der Zelle liegt die degenerierende Knospe. F Anaphase; Nichttrennen eines Chromosoms (vgl. Abb. 39c). G Telophase; Abschnürung der zweiten Knospe. Die Figuren C₁, D₁ usw. bis G₁ zeigen die Orientierung der Spindeln und Chromosomen zu der von den Spermatocyten gebildeten Cyste (die mehr als 6 Zellen enthält) auf den Stadien der Figuren C, D usw.

Ein weit mehr absonderlicher Fall von asyndetischer Reduktion (Primärtypus) ist kürzlich von METZ und seinen Mitarbeitern¹⁾ beschrieben worden. Bei sämtlichen Arten der Fliegengattung *Sciara*, die von diesen Forschern cytologisch untersucht worden sind, verlaufen die Reifungsteilungen der Spermatocyten in folgender Weise (Abb. 159). Die ungepaarten Chromosomen treten in Diploidzahl (= 10) in eine heteropole Spindel ein, ohne sich zu einer Äquatorialplatte anzuordnen. Die Heteropole besteht darin, daß die Spindelfasern nur nach einem der Spindelpole konvergieren²⁾. Und jetzt verteilen sich die zehn Chromosomen derart auf die beiden Spindelpole, daß sechs (darunter zwei ungleichlange Chromosomen, die nur dem Männchen eigentümlich sind) an den spitzen, die restlichen vier an den stumpfen Pol gehen. Dieser letztere ist außerdem stets dem Zentrum der Cyste (zu der die Spermatocyten angeordnet sind) zugekehrt. Ebenso inäqual wie die erste Reifungsteilung ist auch die Zellteilung, die ihr folgt; es wird nämlich stets der Teil der Spermatocyte, in dem die vier an den stumpfen Spindelpol verlagerten Chromosomen liegen, als Knospe abgeschnürt und degeneriert dann. In der zweiten Reifungsteilung wird eine normale Spindel gebildet, und es spalten sich auch sämtliche Chromosomen äqual. Aber nur fünf von ihnen ordnen sich zu einer Äquatorialplatte an, während das sechste sich in der Nähe des der Peripherie der Cyste zugekehrten Spindelpols aufstellt. Dieses sechste Chromosom (oder Spaltheilftenpaar) ist nicht etwa eines der beiden großen für das Männchen charakteristischen Chromosomen, sondern ein anderes (welches also in der ersten Reifungsteilung reduziert worden ist). In der Anaphase wandern die Spaltheilften der fünf in der Äquatorialplatte liegenden Chromosomen ganz regelrecht auseinander, während das sechste Spaltheilftenpaar ungetrennt an einen Pol geht. Und nunmehr wiederholt sich das Spiel von vorhin; die Spermatocyte schnürt eine Knospe ab, in der allemal nur die fünf äqual geteilten Chromosomen zu liegen kommen. Somit müssen sämtliche Spermatiden ein und denselben Chromosomenbestand besitzen, nämlich sieben Chromosomen. Auf welche Weise der Chromosomenbestand sowohl der Weibchen (die diploid acht Chromosomen besitzen)³⁾, wie auch der Männchen zustande kommt, ist nicht bekannt; Kreuzungsversuche haben gezeigt, daß Männchen sowohl wie Weibchen aus regelrecht befruchteten Eiern entstehen.

Dieselben Kreuzungsversuche⁴⁾ haben jedoch Resultate ergeben, die eine gewisse Parallele zu den soeben referierten cytologischen Befunden darstellen. Der Erbgang des rezessiven Flügelmerkmals „truncate“ ist auf Tabelle I dargestellt. Man ersieht daraus, daß die F₁-Männchen nur Spermien produzieren, die das von der Mutter in die Kreuzung hineingebrachte Gen führen; das vom Vater stammende Gen wird, obwohl es sich in der F₁-Generation manifestieren kann, allem Anschein nach bei der Keimzellbildung eliminiert. Dies legt die Vermutung nahe, daß jede Spermatocyte in einer der beiden Reifungsteilungen

ganz weit voneinander entfernt sind, um sich erst kurz vor der Anaphase zu vereinigen und dann voneinander zu trennen (Abb. 138 j—l, 150 b, c). Dementsprechend kommen diese Vereinigungsstadien im Präparat relativ selten vor, und es überwiegen die Metaphasestadien mit getrennten Hälften.

1) METZ, MOSES & HOPPE.

2) Da die Spermatocyten von *Sciara* (wie überhaupt der meisten Fliegen) offenbar gegen Fixierungsmittel sehr empfindlich sind, so war es METZ und seinen Mitarbeitern nicht möglich, die Entstehung und die Beschaffenheit dieser Spindel genau zu untersuchen (deren Kenntnis in anderer Hinsicht [vgl. S. 83 ff.] sehr wichtig wäre).

3) Es fehlen ihnen also die beiden großen Chromosomen des Männchens, die in der ersten Reifungsteilung der Spermatocyte nicht reduziert werden; hingegen besitzen sie die beiden Chromosomen, deren eines in der zweiten Reifungsteilung der Spermatocyte reduziert wird.

4) METZ 1927.

stets ein bestimmtes Chromosom väterlicher Provenienz in die Knospe befördert, während der homologe Partner dieses Chromosoms stets in die Spermatische gelangt. Die eigenartige „Affinität“, welche das Chromosom, welches in der zweiten Reifungsteilung unzerlegt an den spitzen Spindelpol geht, zu diesem Spindelpol zu haben scheint, legt es nahe, dieses Chromosom mit dem homologen Partner des stets eliminierten väterlichen Chromosoms zu identifizieren.

Tabelle I

Übersicht über den Erbgang des (rezessiven) Gens *t* („truncate“; bedingt abgeänderte Flügelform) von *Sciara coprophila*. (Nach METZ 1927.)

P_1	P_1	F_1
$tt \text{♀}$	$\times TT \text{♂}$	$= tT$
$TT \text{♀}$	$\times tt \text{♂}$	$= Tt$
F_1	F_1	F_2
$tT \text{♀}$	$\times tT \text{♂}$	$= 50\% tt + 50\% Tt!$
$Tt \text{♀}$	$\times Tt \text{♂}$	$= 50\% TT + 50\% tT!$
F_1	P_1	
$tT \text{♀}$	$\times tt \text{♂}$	$= 50\% tt + 50\% Tt$
$Tt \text{♀}$	$\times tt \text{♂}$	$= 50\% tt + 50\% TT$
P_1	F_1	
$tt \text{♀}$	$\times tT \text{♂}$	$= tt!$
$tt \text{♀}$	$\times Tt \text{♂}$	$= tT!$

Es wäre müßig, wollte man jetzt schon — also vor einer weiteren Analyse dieses Falles — den Versuch machen, seine cytologische Atypie mit unseren sonstigen Kenntnissen von dem Verlauf des Reduktionsvorgangs und dem absonderlichen Erbgang in Einklang zu bringen.

Natürlich ließe sich alles mittels einiger ad hoc erdachten Hilfhypothesen mehr oder minder gezwungen erklären; doch kann davon um so eher Abstand genommen werden, als eine kurze Bemerkung METZ' und seiner Mitarbeiter darauf hinweist, daß möglicherweise bei den von ihnen untersuchten *Sciara*-stämmen doch nicht alles ganz „in Ordnung“ ist; sie schreiben nämlich: „some species or lines give unisexual (or practically unisexual) broods whereas others give bisexual broods“ (l. c. S. 259).

Die wichtigsten erwähnenswerten Abarten der Chromosomenreduktion haben wir jetzt kennen gelernt. Auf die zahlreichen Angaben über weitere Abweichungen (oft sehr wesentlicher Art) soll aus den in der Einleitung dargelegten Gründen nicht eingegangen werden; soweit es sich um niedrigere Organismen handelt, sind die betreffenden Beobachtungen meist entweder zu lückenhaft oder infolge der ungünstigen Verhältnisse des Objekts (vgl. S. 37 ff., 167) zu wenig eindeutig, um als definitiv beweisend angesehen werden zu können; soweit aber diese Angaben höhere Organismen betreffen, fehlt in allen hier nicht erwähnten Fällen der einwandfreie Nachweis, daß die behauptete Aberranz tatsächlich besteht.

Von den die beiden Reifungsteilungen begleitenden Zellteilungen ist bereits verschiedentlich die Rede gewesen (vgl. S. 121, 139); es sei hier nur nachgetragen, daß sie in manchen Fällen nicht in Form von zwei aufeinanderfolgenden binären Plasmotomieakten verlaufen, sondern zu einer simultanen Vierteilung gleichsam zusammengezogen sind (Abb. 65).

Eine besondere Eigenschaft mancher¹⁾ Reifungsteilungen ist die — im Vergleich zu der somatischen Kernteilung — relativ lange Dauer, die sie in Anspruch nehmen. Dies gilt nicht nur für die Vorbereitungsstadien, in denen sich die Chromosomenkonjugation abspielt, sondern auch für die eigentlichen Teilungen. Hier ist auch die merkwürdige Tatsache zu erwähnen, daß die Reifungsteilung vieler Eier auf den Stadien der Metaphase haltmacht, um erst nach erfolgter Besamung des Eies ihren Fortlauf zu nehmen. In Extremfällen kann diese Pause wochenlang dauern (z. B. bei *Piscicola geometra* [JÖRGENSEN 1913 b], vgl. Abb. 102).

2. Einzelprobleme und Streitfragen

Im Vorausgegangenen ist manches, was einer eingehenden Behandlung wert ist, der Prägnanz der Darstellung zuliebe etwas summarisch abgehandelt worden. Dieses Versäumnis soll jetzt nachgeholt werden; nicht nur deshalb, weil manche noch nicht erwähnten Einzelheiten der Chromosomenreduktion für die Verknüpfung von Cytologie und Genetik von großer Bedeutung sind, sondern auch aus einem anderen Grunde.

In der Einleitung zu diesem Abschnitt ist kurz auseinandergesetzt worden, welche Schwierigkeiten die Erforschung der Reduktionsvorgänge auch in günstigen Fällen zu überwinden hat; es wurde auch hervorgehoben, welche Rolle die Deutung des tatsächlich Feststellbaren dabei spielt. Dem vorangegangenen Überblick liegt die Deutung zugrunde, die die Mehrzahl der Cytologen ihren Befunden (und denen anderer Forscher) gegeben hat; diese Deutung erfreut sich aber keineswegs allgemeiner Anerkennung.

Selbst wenn wir diejenigen Vertreter der Opposition, deren Stellungnahme zu den zur Diskussion stehenden Fragen nur auf Literaturstudien oder auf einer mehr oder weniger eingehenden Bekanntschaft mit dem einen oder anderen Objekt basiert, hier unberücksichtigt lassen, so bleibt noch immer eine Reihe von Forschern übrig, deren Einwände nicht so kurzer Hand erledigt werden dürfen. Dies um so weniger, als durch das Zusammenarbeiten von Genetik und Cytologie das Interesse weiterer Kreise auf diese strittigen Fragen gelenkt worden ist. Eine allzu summarische und dogmatische Erledigung dieser Streitfragen erscheint aber nicht im Interesse dieser Zusammenarbeit gelegen, weil dadurch sowohl blinder Vertrauensseligkeit wie auch billiger Skepsis Vorschub geleistet werden könnte. Es sollen daher im folgenden die wichtigsten Einzelprobleme der Reduktion derart erörtert werden, daß jeweils zunächst die Tatsachen, welche für die hier vertretene Auffassung sprechen, angeführt werden; daran wird sich eine Diskussion der von unserem Standpunkt abweichenden Angaben und Deutungen und endlich die Erörterung einiger wesentlich erscheinenden Detailfragen schließen. Der Übersichtlichkeit halber soll diese Behandlungsweise nicht auf den Gesamtverlauf der Reduktion appliziert werden, sondern gesondert auf die beiden im Vordergrund des Interesses stehenden Teilvorgänge, die Chromosomenkonjugation und die eigentliche Reduktion. —

Der Ordnung halber sei auch die Ausführlichkeit der folgenden Darstellung kurz motiviert. Jedem, der die enormen Dimensionen, welche die von Reduktionsproblemen handelnde Literatur im Laufe der Jahre angenommen hat und den Eifer, mit dem die Diskussion in vielen Fällen geführt wird, zum ersten Male kennen lernt, drängt sich sofort die Frage auf, weshalb diesem Erscheinungskomplex solche Bedeutung zugemessen wird. Die Antwort lautet: weil die Verknüpfung von Erblchkeitslehre und Cytologie im Reduktionsproblem wurzelt. Die Tatsache, daß bei der Reduktion homologe Chromosomen zuerst konjugieren und dann getrennt werden, gestattet uns Reduktionsteilung und Mendelspaltung zueinander in Beziehung zu setzen; die Vorstellungen, die wir uns von dem Modus der Konjugation

1) Keineswegs aller; die Eireifungsteilungen laufen vielfach relativ schnell ab (z. B. bei Nematoden).

und von dem, was sich während der Konjugationsphasen abspielt, machen, sind ausschlaggebend für unsere Stellungnahme zu verschiedenen Folgerungen, welche aus cytologischen wie auch genetischen Feststellungen abgeleitet worden sind.

a) Konjugationsfrage

Es sei mit der Konjugationsfrage begonnen, bei deren Erörterung von der Art der Vereinigung zunächst ganz abgesehen werden kann; wir haben uns zunächst nur dafür zu interessieren, ob die Chromosomenkonjugation, also die Vereinigung von je zwei homologen Chromosomen des diploiden Kerns zu den in der Prophase der ersten Reifungsteilung in Haploidzahl auftretenden Geminis (resp. Tetraden) als bewiesene Tatsache anzusehen ist. Da dies noch vor kurzem von einigen Autoren¹⁾ in Abrede gestellt wurde, so erscheint eine kurze Aufzählung der wichtigsten Beweise für das tatsächliche Stattfinden einer Chromosomenkonjugation angebracht.

1. Die Konjugation konnte in gewissen günstigen Fällen direkt beobachtet werden; zwar nicht im Leben, sondern durch Serierung (deren Eindeutigkeit jeweils durch gewisse Umstände gesichert erscheint) von Einzelstadien. Es konnte also festgestellt werden, daß die Chromosomen zuerst in Diploidzahl auftreten und sich dann paarweise aneinanderlegen²⁾. Man hat die Beweiskraft dieser Befunde durch den Einwand zu entkräften versucht, daß es sich hier um Wiedervereinigung von Spaltheilften der vorher³⁾ auf irgendeine Weise auf die Haploidzahl reduzierten Chromosomen handeln könnte (vgl. S. 221). Schon in den Fällen, in denen die Kontinuität zwischen den aus der letzten Spermatogonienmitose hervorgegangenen Chromosomen und den vor der Paarung stehenden Chromosomen dank der Kürze der prämeiotischen Interphase⁴⁾ sichtbar gewahrt bleibt, erscheint der Einwand völlig unangebracht. Auch gegen eine Reihe anderer Beobachtungen kann er nicht erhoben werden; es sind dies folgende.

2. Bei der Chromosomenreduktion gewisser⁵⁾ Bastarde, deren Eltern sich (unter anderem) in ihren Chromosomenzahlen unterscheiden, treten sowohl Gemini, außerdem aber auch Einzelchromosomen auf, und zwar ist die Zahl der Gemini gleich der Haploidzahl des Elters, der die kleinere Chromosomenzahl besitzt, die der Einzelchromosomen gleich der Differenz der Haploidzahlen beider Eltern⁶⁾. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß diese Erscheinung schwer anders als durch die Annahme erklärt werden kann, daß sich väterliche und mütterliche Chromosomen miteinander vereinigen; und daß die Einzelchromosomen zu der Garnitur des Elters, der die größere Chromosomenzahl besitzt, gehören und ungepaart geblieben sind, weil sie keinen Partner gefunden haben. Zahlenverhältnisse dieser Art finden sich z. B. bei dem Bastard *Drosera rotundi-*

1) CHAMPY, FICK, HOVASSE, MEVES u. a. m.; die ablehnende Stellungnahme MEVES' muß deshalb besonders auffallen, weil dieser Autor eine durch zahlreiche Arbeiten belegte, ausgedehnte cytologische Erfahrung besaß.

2) Z. B. bei *Dendrocoelum* (GELEI 1921), *Mecostethus grossus* (JANSSENS 1924), *Tephritis arnicæ* (KEUNEKE 1924) u. a. m.

3) Also in der prämeiotischen Interphase.

4) Die es nämlich mit sich bringt, daß die regressiven Veränderungen der Chromosomen zu der Zeit, wo sie sich auf die Konjugation vorbereiten (also wieder prophatische Veränderungen durchmachen), noch nicht sehr weit gediehen sind. Dies ist z. B. bei Wanzen und Heuschrecken der Fall.

5) Es gibt nämlich auch Bastarde dieser Art, bei denen die Konjugation überhaupt ausbleibt, und wieder andere, bei denen auch die überzähligen Chromosomen untereinander konjugieren (vgl. S. 203 u. 216).

6) Da diese Art des Verhaltens der Chromosomen bei einem Droserabastard zum erstenmal beobachtet worden ist, so bezeichnet man es als den „Droseratyp“ der Chromosomenbindung bei Bastarden.

folia ($n = 10$) \times *longifolia* ($n = 20$); in die Reduktionsteilung treten 10 Gemini und ebensoviel Einzelchromosomen ein (Abb. 160). Als zweites Beispiel sei der Bastard *Triticum durum* ($n = 14$) \times *Triticum vulgare* ($n = 21$) angeführt; bei der Reduktion treten 14 Gemini und 7 Einzelchromosomen auf (KIYARA 1921, 1924, SAX 1922, 1923).

Daß diese Deutung das Richtige trifft, zeigen auch manche der Fälle, in denen die Reifungsteilungen eines Bastards nur ungepaarte Chromosomen eintreten. Dies kommt z. B. bei manchen Schmetterlingsbastarden vor. In den Reifungsteilungen des Bastards *Pygaera curtula* ($n = 29$) \times *Pygaera anachoreta* ($n = 30$) treten nicht wie man erwarten möchte 29 Gemini + 1 Einzelchromosom,

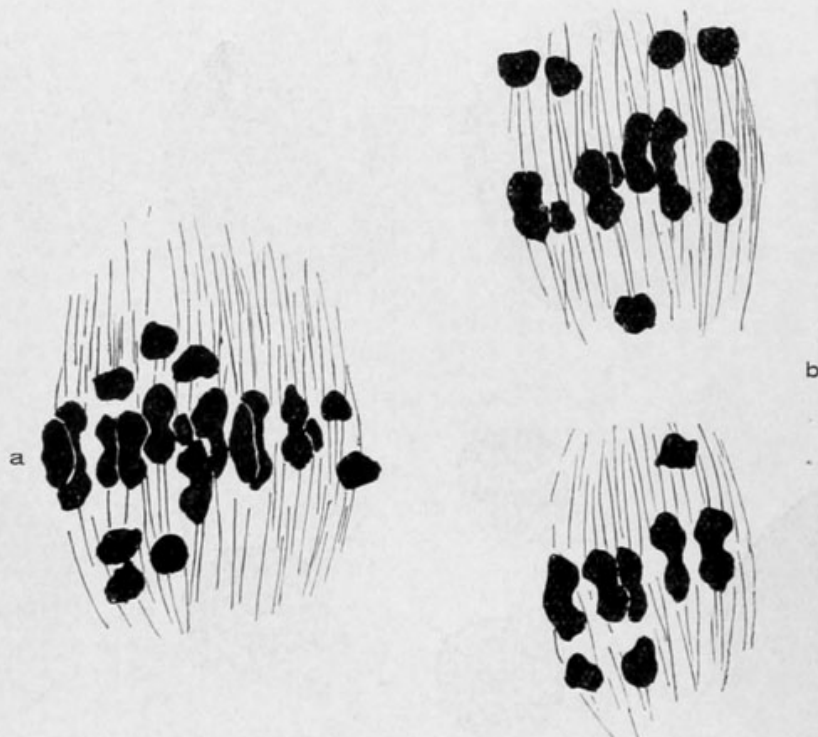


Abb. 160. Bastard *Drosera rotundifolia* \times *D. longifolia* (Droseraceae). Zwei Metaphasestadien der ersten Reifungsteilung der Pollenmutterzellen. *a* stellt eine Kernteilungsfigur dar, die in einem Mikrotomschnitt gelegen ist, *b* eine, die auf zwei Schnitte verteilt war. Die 10 Gemini liegen ausnahmslos in der Äquatorialplatte, die 10 univalenten Chromosomen (die asyndetisch reduziert werden) zum Teil außerhalb derselben. Die an manchen Geminis sichtbaren Größenunterschiede beider Konjugationspartner ist (nach ROSENBERG) nur möglicherweise auf konstante Verschiedenheiten zwischen *longifolia*- und *rotundifolia*-Chromosomen zurückzuführen.

Vergrößerung etwa 3000fach. Nach ROSENBERG 1909a aus TISCHLER

sondern höchstens 1 bis 3 Gemini auf, so daß die Zahl der außerdem vorhandenen Einzelchromosomen zwischen 53 und 57 schwankt (in manchen Fällen konnten jedoch alle 59 Chromosomen des diploiden Satzes einzeln in der Äquatorialplatte liegend nachgewiesen werden) (Abb. 161f.). Dementsprechend bleibt auch die Zahlenreduktion so gut wie ganz aus, da alle Einzelchromosomen in beiden Reifungsteilungen äqual geteilt werden; der Bastard bildet also Spermien, die 56 bis 59 Chromosomen enthalten. Die Rückkreuzung dieses Bastards mit einem der Eltern (*P. anachoreta*) liefert triploide¹⁾ Individuen, in deren Reifungsteilungen jedoch wieder nur ungefähr 59²⁾ Chromosomen auftreten. Da jedoch

1) Die somatische Chromosomenzahl konnte nicht genau festgestellt, sondern nur geschätzt werden, war aber sicher höher als 70.

2) Die gefundenen Zahlen schwanken zwischen 56 bis 59.

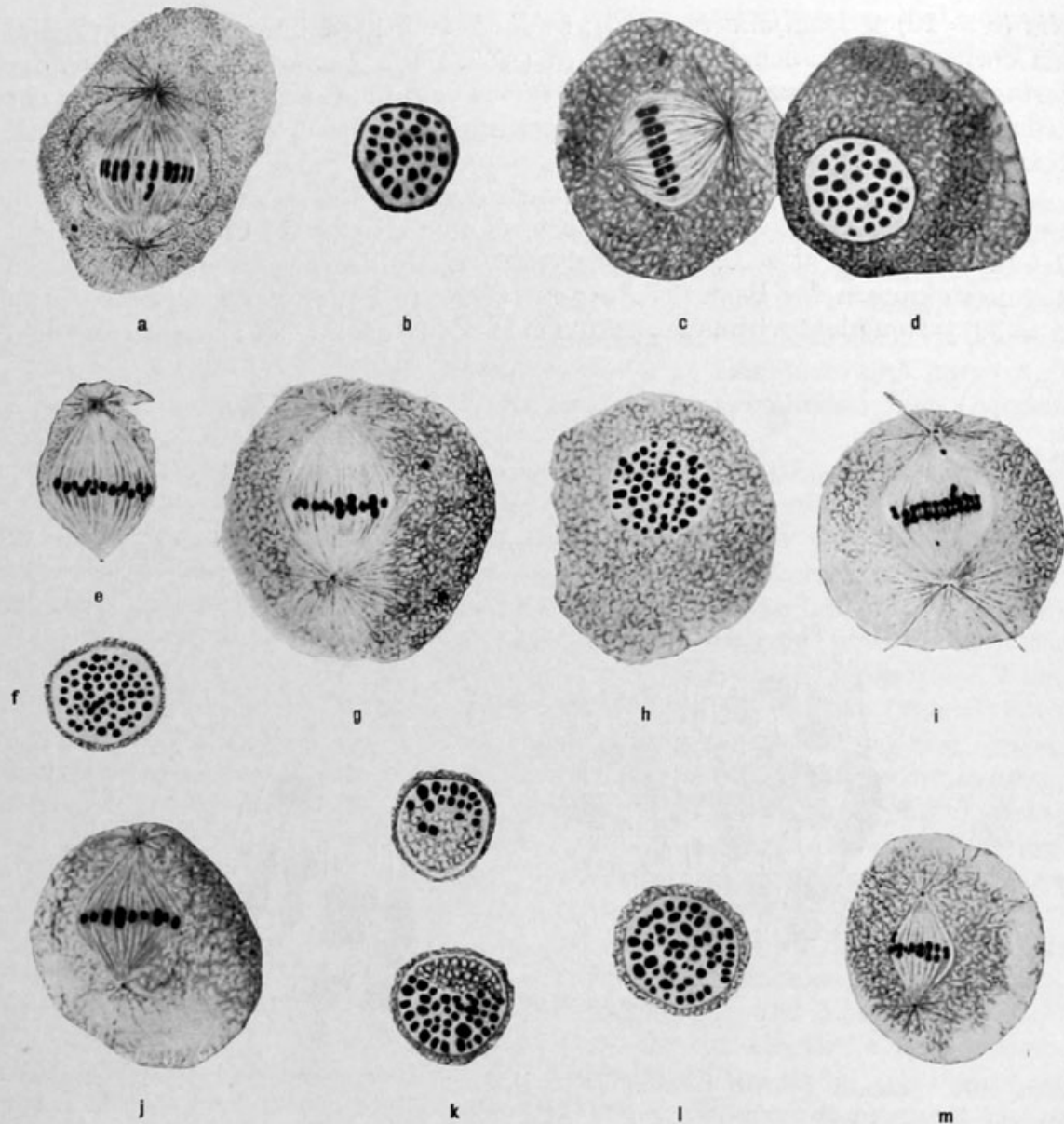


Abb. 161. Chromosomenreduktion (in der Spermatogenese) des Bastards *Pygaera curtula* × *P. anachoreta* (Schmetterlinge) und der durch Rückkreuzung des Bastardmännchens mit *P. anachoreta* erzielten Generation.

a, b Pygaera anachoreta, Spermatocyten; Metaphase der ersten Reifungsteilung in Seiten- und Polansicht; *a* zeigt die Doppelnatur der Chromosomen (Gemini), auf *b* kann man 30 Gemini zählen. *c, d Pygaera curtula*, Spermatocyten. Metaphasestadien der ersten Reifungsteilung in Seiten- und Polansicht (*d* zeigt 29 Gemini). *e—i Pygaera curtula* × *P. anachoreta*, Spermatocyten. Metaphase der ersten Reifungsteilung in Seiten- und Polansicht; *e* zeigt, daß alle Chromosomen univalente sind, *f* zeigt 59 Chromosomen. *g* Metaphasestadium der ersten Reifungsteilung, das neben zahlreichen ungepaart gebliebenen Chromosomen 3 Gemini zeigt. *h* Metaphase der ersten Reifungsteilung in Polansicht; 56 oder 57 Chromosomen (= 53 oder 55 univalente Chromosomen + 3 oder 2 Gemini). *i* Anaphase der ersten Reifungsteilung; Teilung aller univalenter Chromosomen. *j—m (Pygaera curtula* × *anachoreta)* ♂ × *P. anachoreta* ♀, Spermatocyten. *j* Metaphase der ersten Reifungsteilung; Gemini und Einzelchromosomen liegen nebeneinander. *k* Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung (auf zwei Mikrotomschnitte verteilt): oben 19, unten 41 Chromosomen (ein Chromosom oder Geminus ist vielleicht zerschnitten und auf beide Plattenteile verteilt worden). *l* Metaphase der ersten Reifungsteilung, Äquatorialplatte mit 56 Chromosomen (27 *anachoreta*-Gemini + 26 univalente *curtula*-Chromosomen + 3 unbestimmbare Gemini oder Einzelchromosomen). *m* Anaphase der zweiten Reifungsteilung; sämtliche Chromosomen — sowohl die reduzierten *anachoreta*- wie auch die in der ersten Reifungsteilung äqual geteilten *curtula*-Chromosomen — werden äqual geteilt.

Nach FEDERLEY 1913

ungefähr die Hälfte dieser 59 Chromosomen aus Geminis, die andere aus Einzelchromosomen besteht (Abb. 161j), so liegt die Erklärung dieses unerwarteten Resultates auf der Hand: die beiden „*anachoreta*-Garnituren“ haben mitein-

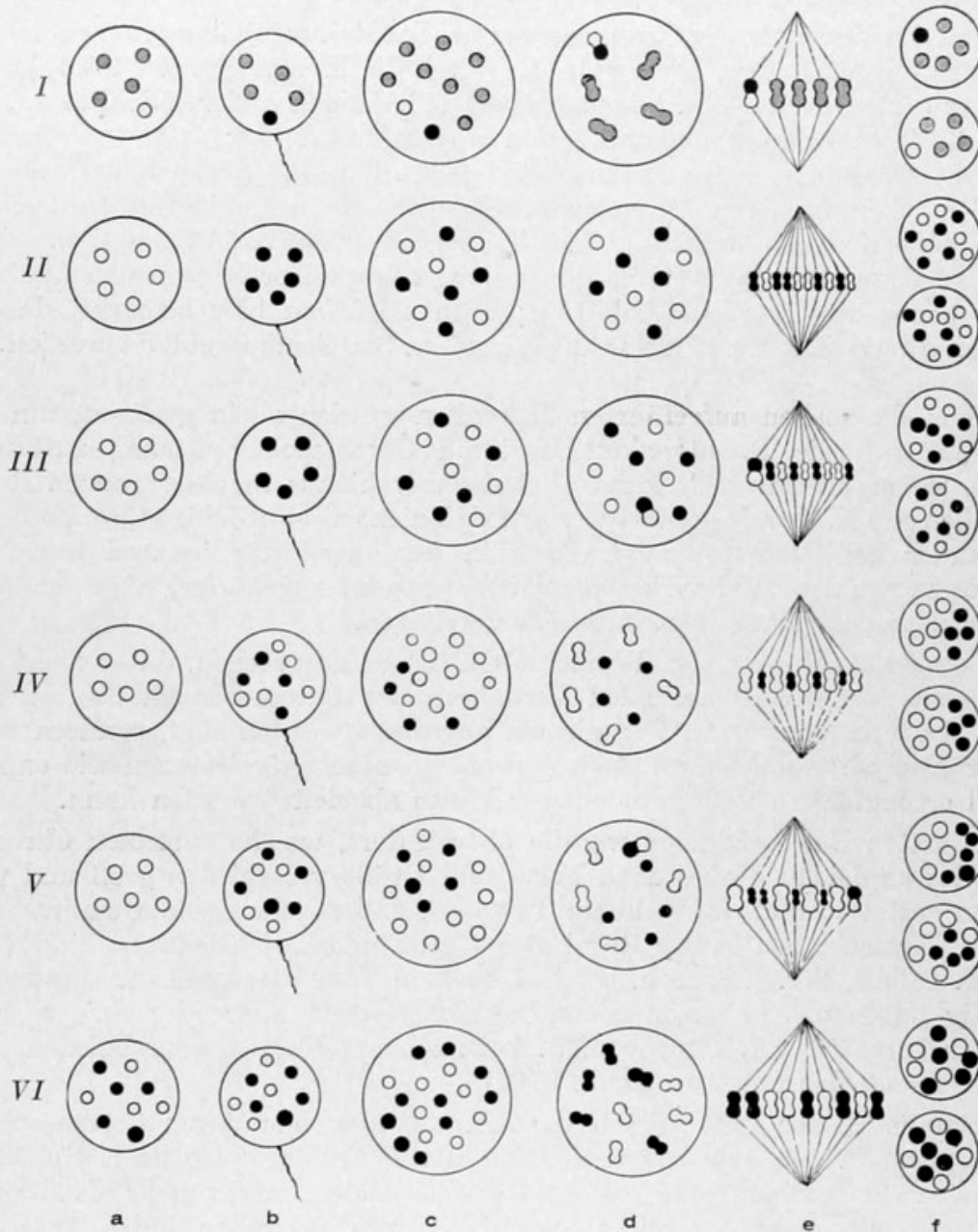


Abb. 162. Schema des Chromosomenformwechsels eines gewöhnlichen Bastards, der *Pygaera*-Bastarde und eines konstant-intermediär züchtenden Bastards.

a Ei, b Spermium, c Zygote, d Kern in Konjugationsphase, e Reduktionsteilung, f die beiden Sorten von Gonen, die durch die Reduktionsteilung entstehen.

I Typischer Bastard; nur ein homologes Chromosomenpaar ist unterscheidbar dargestellt. II *Pygaera*-F₁-Bastard; vollständiges Ausbleiben der Reduktion. III *Pygaera*-F₁-Bastard; partielle Reduktion (d. h. Reduktion eines Paares von Chromosomen, die auf den beiden letzten Figuren größer gezeichnet sind, als die anderen Chromosomen). IV Rückkreuzungs-F₂-Individuum aus einer $([n-1] + 2n_1)$ Zygote entstanden ($n-1$ -Gamet: vgl. III letzte Figur unten). Paarung und Reduktion der Chromosomen des einen Elters, doppelte Spaltung der Chromosomen des anderen Elters. V Rückkreuzungs-F₂-Individuum aus einer $n + (n_1 + [n_1 - 1])$ -Zygote entstanden ($[n_1 - 1]$ -Gamet: vgl. III letzte Figur oben). Reduktion der Chromosomen eines Elters und eines ungleichen Geminis. VI Echtes F₂-Individuum; die homologen Chromosomen jedes Elter konjugieren untereinander und werden reduziert

ander konjugiert, die „*curtula*-Garnitur“ ist ungepaart geblieben. Es ist noch zu bemerken, daß die (bei *Pygaera* durch eine Neigung zur synaptischen Verklumpung charakterisierten) Konjugationsstadien in der Reduktionsphase der F_1 -Bastarde fehlen, in der der Rückkreuzungsbastarde jedoch vorhanden sind.

Auch das Verhalten der Chromosomen bei der Reifungsteilung mancher¹⁾ triploiden Bastarde (*Canna*, *Datura*)²⁾ (die durch die Kreuzung einer tetraploiden mit einer diploiden Rasse entstanden sind) läßt keinen anderen Schluß zu, als den, daß eine Chromosomenkonjugation stattgefunden hat; es treten nämlich hier nicht Gemini, sondern Drillinge auf (Abb. 163, 164). Auch bei anderen triploiden oder trisomen Organismen ist diese Drillingsbildung beobachtet worden (*Hyazinthus* [Abb. 164], *Zea Mays*³⁾, *Metapodius* [Abb. 166])⁴⁾. Entsprechendes konnte bei der Reduktionsteilung tetraploider Organismen (*Datura*, *Moose*) beobachtet werden (Abb. 163); doch sei schon hier bemerkt, daß in manchen dieser Fälle nicht n Vierlinge, sondern $2n$ Gemini gebildet werden.

Schon die soeben aufgeführten Tatsachen würden allein genügen, um die Annahme, daß die Pseudoreduktion durch Chromosomenpaarung zustandekommt, sicherzustellen. Es kann aber darüber hinaus in einer ganzen Reihe von Fällen der Nachweis geführt werden, daß nicht zwei beliebige Chromosomen miteinander konjugieren, sondern daß in der Regel nur je zwei homologe Chromosomen (also zwei verschiedenen Garnituren zugehörige, aber einander entsprechende) zu einem Geminus sich vereinigen.

Diesem Satz dürfen wir allgemeine Gültigkeit zusprechen, da er nicht nur aus Beobachtungen des normalen Verhaltens der Chromosomen, die an Vertretern der verschiedensten Organismen angestellt worden sind, sondern auch aus der Analyse von Abnormitäten (sowohl spontan aufgetretenen wie experimentell erzeugten) in völlig eindeutiger Weise abgeleitet werden kann.

Als ersten Beweis können wir die überall dort, wo die einzelnen Chromosomen des haploiden Satzes nach Form und Größe verschieden groß und verschieden gestaltet sind, feststellbare Tatsache, daß die zu einem Geminus vereinigten Chromosomen in der Regel gleich groß und gleich geformt sind (vgl. fotogr. Tafel I, Fig. 3, 8, Abb. 137 f—j, 147 b, c, 153, 154) ansehen. Besonders sinnfällig zeigen das Fälle, in denen die Konjugation aller oder einiger Chromosomen verspätet erfolgt, wie z. B. bei manchen Fliegen oder bei den „M-Chromosomen“ der Coreiden (Abb. 154, 155).

Noch deutlicher tritt jedoch die Affinität der homologen Chromosomen zutage, wenn in den sich zur Reduktion anschickenden (also noch diploiden) Keimzellen ein bestimmtes Chromosom des haploiden Satzes mehr als zweimal vertreten ist oder mehr als zwei haploide Garnituren vorhanden sind⁵⁾. In diesen Fällen können⁶⁾ die mehr als zweimal vorhandenen Chromosomen zu Drillingen oder Vierlingen vereinigt in die Reifungsteilung eintreten. Eines der klarsten Beispiele dieser Art stellt das Verhalten der überzähligen „M-Chromosomen“ bei *Metapodius* dar. WILSON fand Individuen dieser Wanze, deren diploide Chromosomenbestände (der Spermatogonienmitosen) statt zweier M-Chromosomen

1) Andere triploide Bastarde verhalten sich wie die *Drosera*-Bastarde.

2) BELLING 1921, BELLING & BLAKESLEE 1922, 1923.

3) RANDOLPH & MC CLINTOCK 1926.

4) Vgl. ferner BELLING 1924 b, 1925 c, NEWTON & DARLINGTON 1927.

5) Normalerweise findet eine entsprechende Vereinigung von mehr als zwei homologen Chromosomen zu einem Komplex dort statt, wo multiple Geschlechtschromosomen vorkommen (Abb. 165).

6) Müssen es aber nicht, vgl. S. 209, 217.

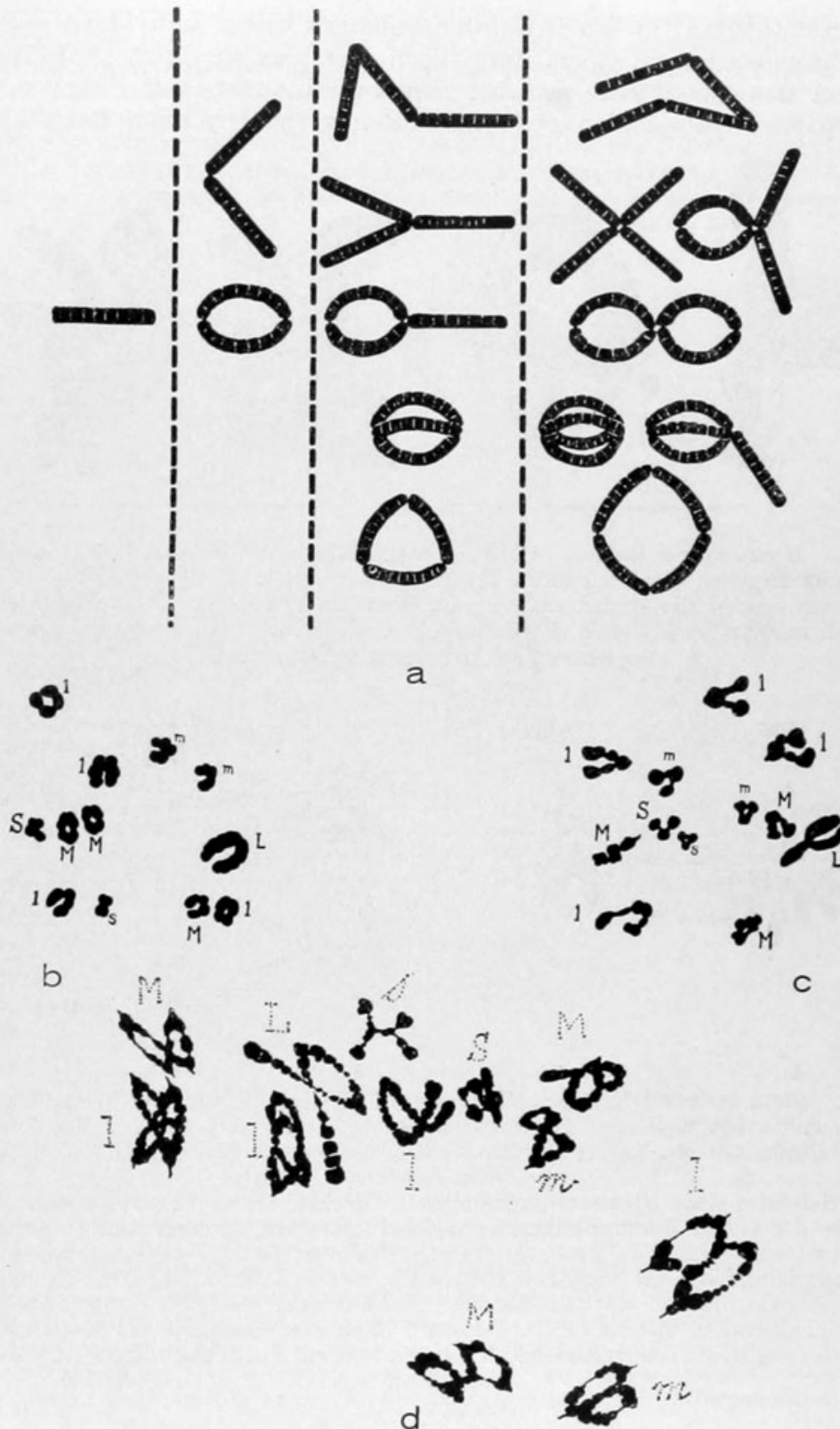


Abb. 163. *Datura stramonium* (Solanacee).

a Schema der Chromosomen und Chromosomenkomplexe, die in die erste Reifungsteilung der Pollenmutterzellen eintreten. Erste Vertikalreihe: haploide Pflanze, zweite Reihe: diploide Pflanze, dritte Reihe: triploide Pflanze, vierte Reihe: tetraploide Pflanze.

b—d Pseudoreduzierte Chromosomenbestände (späte Prophase der ersten Reifungsteilung von Pollenmutterzellen) einer diploiden (*b*: 12 Gemini) einer triploiden (*c*: 12 Drillinge) und einer tetraploiden Pflanze (*d*: 12 Vierlinge). Die Chromosomen sind in drei Größenklassen eingeteilt: große (*l*), mittlere (*m*) und kleine (*s*).

Nach BELLING & BLAKESLEE 1923 (*a*) 1922 (*b*, *c*) und 1924a (*d*) aus MORGAN 1926a

deren drei enthielten; in den Reduktionsteilungen dieser Individuen waren die drei M-Chromosomen zu einem dreiteiligen Komplex vereinigt (Abb. 166).

Genau dasselbe dürfte sich bei den von BLAKESLEE & BELLING untersuchten partiell polyploiden *Daturamutanten* abspielen; doch kann hier der

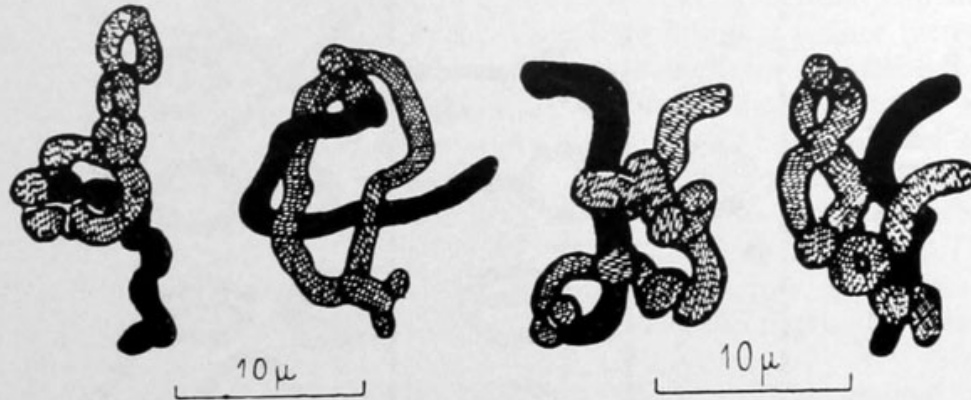


Abb. 164. *Hyazinthus orientalis*. Chromosomendringlinge aus Kernen (Diakinesestadium) der Pollenmutterzellen einer triploiden Pflanze herausgezeichnet; die ersten beiden Figuren stammen aus einem, die beiden andern aus einem andern Kern. Die verschiedene Tongebung soll nur das Verständnis der Zeichnung erleichtern. Nach Essigkarminpräparaten.

Vergrößerung 2000fach. Nach BELLING 1925 c

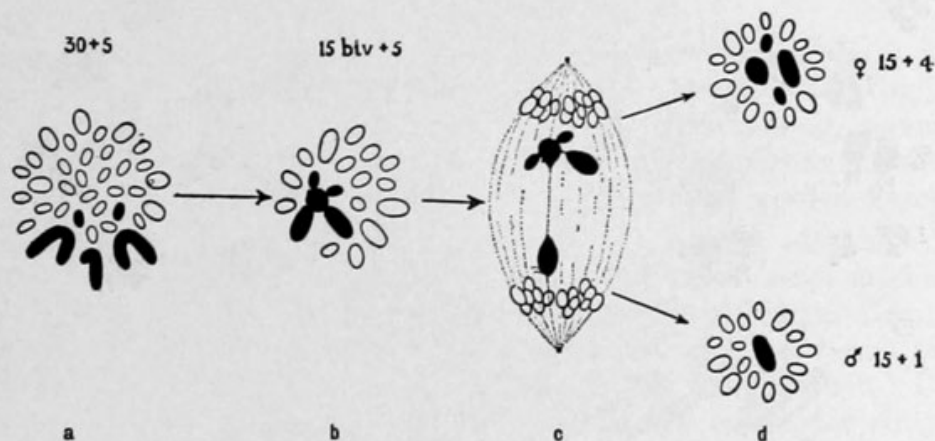


Abb. 165. *Blaps lusitanica* (Käfer). Paarung und Reduktion des multiplen Geschlechtschromosomenkomplexes in der Spermatogenese. Beispiel hochgradiger Verschiedenheit homologer Chromosomen. Leicht schematisiert. Autosomen konturiert, Geschlechtschromosomen schwarz.

a Äquatorialplatte einer Spermatogonienmitose: diploider Chromosomenbestand. *b* Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung; die Geschlechtschromosomen sind zu einem fünfteiligen Komplex vereinigt. *c* Anaphase der ersten Reifungsteilung; Zerlegung des Geschlechtschromosomenkomplexes. *d* Äquatorialplatten der zweiten Reifungsteilung; können gleichzeitig als Repräsentanten der Chromosomenbestände der beiden Geschlechtsbestimmungsklassen von Spermien gelten. (NB. Da der Chromosomenbestand des Weibchens nicht bekannt ist, so kann man nicht entscheiden, welche Spermienart männchen- resp. weibchenbestimmend ist.)

Nach NONIDÉZ 1920

Nachweis, daß die hier auftretenden Dreier- und Vierergruppen aus homologen Chromosomen bestehen, nur auf indirektem Wege (durch die genetische Analyse) erbracht werden.

Als letztes Beispiel dieser Art sei das Verhalten der Chromosomen in tri- und tetraploiden Zellen¹⁾ mancher Dipteren angeführt. Es wurde schon oben bemerkt, daß wir allen

1) Es sind bis jetzt nur triploide Individuen bekannt; die Tetraploidie beschränkt sich in den bisher bekannt gewordenen Fällen auf einzelne Zellen eines im übrigen normalen Tieres.

Grund haben, die in den somatischen Kernteilungen vieler Organismen feststellbare paarige Anordnung der homologen Chromosomen auf dieselbe Affinität zurückzuführen, die bei der Reduktion die Chromosomenpaarung bedingt. Bei den Dipteren kommt diese somatische Paarung ganz regelmäßig vor (vgl. S. 190 ff.) und ist bei manchen Formen (z. B. *Drosophila*) in der Prophase somatischer Mitose noch viel inniger als in der Metaphase. METZ konnte nun in den Oogonienmitosen triploider *Drosophila*-Weibchen statt der normalerweise vorhandenen vier Chromosomenpaare, vier entsprechende Dreiergruppen nachweisen (Abb. 167). Entsprechendes fand er auch bei tetraploiden Oogonien einer *Sarcophaga*-Species¹⁾.

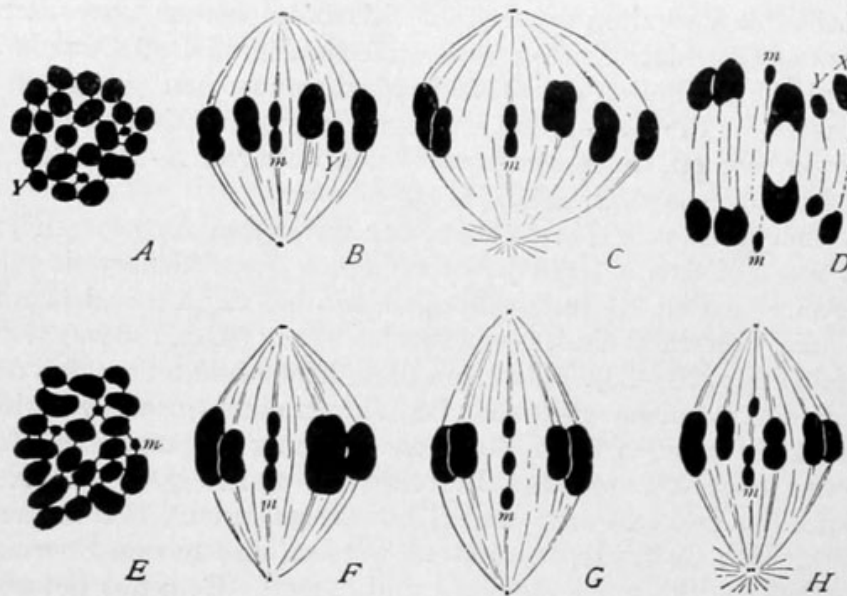


Abb. 166. *Metapodius femoratus* (Wanze). Paarung und Reduktion der Mikro- („m“-) Chromosomen eines normalen (obere Reihe) und eines in bezug auf die m-Chromosomen einfach trisomen Tieres (untere Reihe). (Vgl. auch Abb. 155.)

A, E Äquatorialplatten von Spermatogonienmitosen. B, C, F, G Metaphasestadien der ersten Reifungsteilung. D, H Anaphase der ersten Reifungsteilung.

Nach E. B. WILSON 1909a

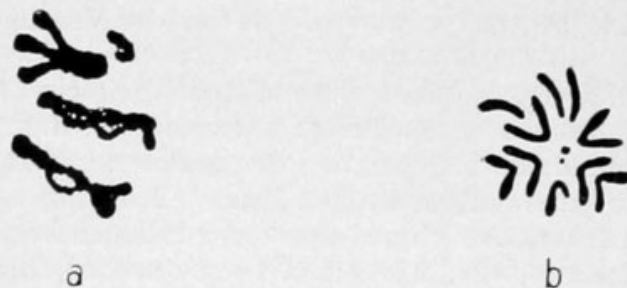


Abb. 167. *Drosophila melanogaster*. Chromosomen der Pro- (a) und Metaphase (b; Polansicht der Äquatorialplatte) der Teilungen von Ovarialzellen eines triploiden (NB.: $3A + 3X + Y!$) Weibchens. Auf a sind die Autosomen Nr. II und III sowie die X-Chromosomen zu Drillingen vereinigt, daneben liegt das y-Chromosom (auf b liegt es unterhalb der Mikro-[Nr. IV.-] Chromosomen). Das obere und größere der beiden auf b sichtbaren kleineren Chromosomen besteht wahrscheinlich aus zwei dicht beisammenliegenden Chromosomen Nr. IV.

Nach METZ 1925

Eine derartige Vereinigung aller homologen Chromosomen zu einer mehr als zweiteiligen Gruppe tritt jedoch nicht in allen Fällen ein. Bei den tetraploiden Rassen verschiedener *Solanum*-Arten werden in der Regel nicht n Vierlinge, sondern $2n$ Gemini gebildet (Abb. 172). Dasselbe ist auch bei tetraploiden

1) 1922.

Moosrassen¹⁾ und tetraploiden Spermatozyten von *Euschistus*²⁾ beobachtet worden. Worauf diese Erscheinung, die den Gedanken an eine Absättigung von Affinitäten nahelegt, beruht, ist nicht bekannt.

Nicht immer sind die Konjugationspartner gleich groß und gleich gestaltet; aber gerade diese Ausnahmen von der Regel sind es, welche weiteres Beweismaterial für die Annahme, daß nicht zwei beliebige, sondern nur homologe Chromosomen miteinander konjugieren, liefern. Die bekannteste Ausnahme dieser Art stellt das Verhalten des Geschlechtschromosomenpaares der Vertreter des XY-Typs des Geschlechtschromosomenmechanismus dar. Das oft in anderer Hinsicht atypische Verhalten der Geschlechtschromosomen gestattet in diesen Fällen ohne weiteres die Feststellung, daß im homogametischen Geschlecht die beiden X-Chromosomen, in heterogametischen dagegen X- und Y-Chromosom miteinander konjugieren (vgl. Abb. 156).

Es gibt aber auch ungleiche Partner unter den Autosomen³⁾; man hat sie bis jetzt nur bei Orthopteren⁴⁾ beobachtet. Begreiflicherwise fallen diese ungleichen Paare in den Reifungsteilungen, wo sie dann zu „heteromorphen“ Tetraden (Gemini) vereinigt sind, besonders leicht auf (Abb. 136 w, 137 d, 168, 178, 188, 189, Tafel II Fig. 20—23). Man kann dann leicht feststellen, daß die Zahl der heteromorphen Paare bei verschiedenen Individuen einer Species verschieden groß sein kann, daß sie aber in allen der Untersuchung zugänglichen Zellen (also Spermatozyten oder -cyten) eines Individuums gleich groß ist. Noch mehr, es konnte (dank der großen Form- und Größenverschiedenheit einzelner Chromosomen der haploiden Garnitur) festgestellt werden, daß in den Spermatozyten⁵⁾ ein und desselben Individuums stets ein und derselbe Geminus heteromorph ist (dasselbe gilt auch mutatis mutandis, wenn mehrere heteromorphe Gemini vorhanden sind), daß also nur homologe Chromosomen miteinander konjugieren⁶⁾.

Während alle diese Beobachtungen nur Indizienbeweise — wenn auch schwer anfechtbare — darstellen, konnte in zwei Fällen die väterliche resp. mütterliche Provenienz der Konjugationspartner durch das Züchtungsexperiment bewiesen werden. Es sei mit Darstellung des zuerst bekannt gewordenen dieser Fälle begonnen, weil wir da an das Vorgegangene anknüpfen können.

Bei *Circotettix verruculatus*, einer Feldheuschrecke (Acridier), sind drei bestimmte Chromosomenpaare sehr oft heteromorph; d. h. bei manchen Individuen sind alle drei Paare ungleich, bei den anderen nur zwei usw. und manche wieder haben gar keine heteromorphen Paare. Die Unterschiede der homologen Partner beruhen hauptsächlich auf der verschiedenen Lage der sog. Insertionsstelle der „Zugfasern“, die, wie schon oben erwähnt, als ein vorläufig noch rätselhaftes, aber durchaus konstantes „Merkmal“ des Chromosoms anzusehen ist. CAROTHERS hat nun bestimmte Individuen zuerst miteinander gekreuzt, und dann sowohl die Eltern wie die Nachkommen cytologisch unter-

1) MARCHAL 1912.

2) BOWEN 1922.

3) So nennt man alle Chromosomen, die nicht Geschlechtschromosomen sind.

4) *Brachystola*, *Dissosteira*, *Circotettix*, *Trimerotropis*, *Phrynotettix* u. a. m. Literatur bei CAROTHERS 1921 und WILSON 1925.

5) Diese Untersuchungen werden begreiflicherwise nur an Männchen durchgeführt; resp. es wurden bei den Weibchen nur somatische Mitosen untersucht.

6) Auch in den Pollenmutterzellen verschiedener Maisrassen und -bastarde sind heteromorphe Gemini (Autosomen) von KUWADA (1919) beobachtet worden; doch ist in diesen Fällen der strikte Nachweis der Homologie der Konjugationspartner noch nicht erbracht worden.

sucht. Das Resultat entsprach vollkommen dem, was zu erwarten war, wenn tatsächlich erstens jeder Geminus aus einem Chromosom väterlicher Provenienz und einem mütterlicher Provenienz zusammengesetzt ist, wenn zweitens die Reduktionsteilung die homologen Chromosomen rein zufallsmäßig verteilt (d. h. daß in allen durch die Reduktionsteilung gelieferten haploiden Garnituren zwar jedes homologe Chromosom nur einmal vertreten ist, daß aber die reduzierten haploiden Garnituren Chromosomen väterlicher und mütterlicher Provenienz in allen möglichen Kombinationen enthalten können) und wenn drittens bei der Befruchtung je zwei haploide Garnituren ebenso rein zufallsmäßig zu einem diploiden Satz kombiniert werden, dessen jeweilige Zusammensetzung aber bei allen Abkömmlingen des Synkaryons dieselbe bleibt. Als Beispiel seien die Resultate zweier Kreuzungen genauer besprochen (Abb. 168); die cytologischen Untersuchungen der Eltern der Kreuzung Nr. 13 ergaben, daß bei beiden die Chromosomenpaare 7 und 8 „gleichsinnig“ homomorph waren, daß jedoch das Chromosomenpaar 1 beim Männchen aus zwei gekrümmten, beim Weibchen aus zwei geraden Chromosomen bestand. Es war also zu erwarten, daß im Bastard die Chromosomenpaare 7 und 8 ebenfalls homomorph sein würden, das Paar 1 jedoch heteromorph. Und dies war tatsächlich bei dem einzigen der Untersuchung zugänglichen F_1 -Männchen der Fall. Die Eltern der Kreuzung Nr. 14 hatten folgende Chromosomenbestände: Chromosomenpaar 1 bei beiden gleichsinnig homomorph, Chromosomenpaar 7 beim Weibchen heteromorph (Stab und Haken), beim Männchen ebenfalls heteromorph, aber in anderer Weise (Haken und V-Chromosom), Chromosomenpaar 8 bei beiden Eltern gleichsinnig heteromorph (Stab und V-Chromosom). In F_1 waren also zu erwarten: 1. Uniformität in bezug auf das Paar Nr. 1, 2. vier Kombinationen des Paares 7: a) Haken + Haken, b) Haken + Stab, c) Stab + V, d) V + Haken, 3. drei Kombinationen des Paares 8: nämlich a) Haken + Haken, b) Haken + Stab, c) Stab + Stab. Außerdem war zu erwarten, daß die verschiedenen Kategorien der Paare 7 und 8 in den Chromosomenbeständen der verschiedenen F_1 -Individuen in verschiedener Weise miteinander kombiniert sein würden. Zwölf F_1 -Männchen wurden untersucht und entsprachen diesen Erwartungen. Es ist allerdings zu bemerken, daß das Zahlenmaterial dieser Untersuchung nicht sehr groß ist; doch ist demgegenüber hervorzuheben, daß in keinem Fall eine unerwartete Chromosomenkombination auftrat.

Ganz entsprechende Resultate ergaben Untersuchungen SEILERS an Rassenbastarden von *Phragmotobia fuliginosa*, die jedoch auf einem weit größeren Material fußen und auch sonst allen Anforderungen in viel höherem Maße genügen, als die Untersuchungen CAROTHERS'; sie sollen aber erst weiter unten (S. 257) besprochen werden. Hier sei nur soviel vorweggenommen: die Versuche SEILERS haben bewiesen, daß in der Reifungsteilung des Bastards das von einem Elter gelieferte Chromosom mit einem homologen Partner (der von jenem dadurch unterschieden werden kann, daß er in zwei ungleich große Chromosomen fragmentiert ist) zu einem (hier dreiteiligen) Geminus sich vereinigt.

Diese Untersuchungen liefern also den Beweis¹⁾, daß erstens die homologen Chromosomen tatsächlich das sind, wofür sie gehalten werden, nämlich Chromosomen, die vom Vater resp. der Mutter stammen (damit ist auch die Individualitätserhaltung der Chromosomen bewiesen); daß zweitens die Pseudoreduktion durch Paarung je zweier homologer Chromosomen herbeigeführt wird und daß drittens die Reduktionsteilung die homologen Chromosomen voneinander trennt, „väterliche“ und „mütterliche“ Chromosomen aber rein zufallsmäßig verteilt.

1) Allerdings nur für drei Chromosomenpaare (resp. eines [SEILER]), doch liegt kein triftiger Grund vor, um ein entsprechendes Verhalten aller andern homologen Chromosomenpaare zu bezweifeln.

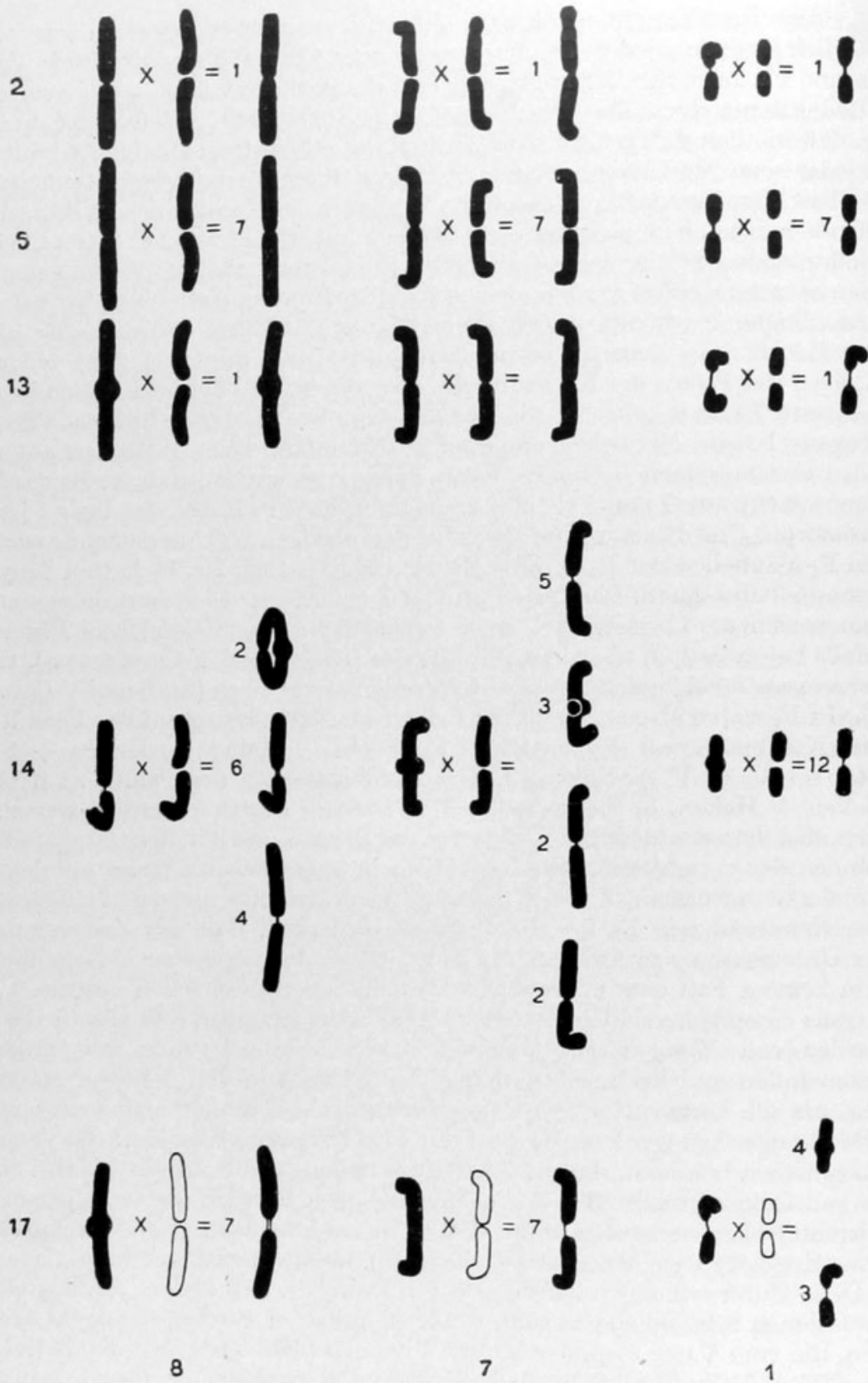


Abb. 168. *Circotettix verruculatus* (Heuschrecke). Tabellarische Darstellung der Resultate von fünf Kreuzungsversuchen mit Individuen, die sich in einigen ihrer homologen Chromosomen unterscheiden. Die Nummern am linken Rand sind die Originalbezeichnungen der betreffenden Pärchen.

Die Ziffern 8, 7, 1 bezeichnen das betreffende Chromosomenpaar (die Chromosomen sind — wie bei *Hesperotettix* [vgl. Abb. 53] — nach ihrer Größe von 12 bis 1 numeriert) In jeder Horizontalreihe stehen links vom \times -Zeichen die Chromosomen des Vaters (Meta-

phasestadium der ersten Reifungsteilung), rechts davon die der Mutter, aus Äquatorialplatten der Kernteilungsfiguren diploider Zellen des Ovariums herausgezeichnet und in ihrer gegenseitigen Anordnung der väterlichen Chromosomen angepaßt. NB. Die Umrißzeichnungen sind theoretische Konstruktionen, abgeleitet aus der Chromosomenkonstitution der Nachkommen; das Weibchen von Versuch 17 konnte nicht cytologisch untersucht werden. Rechts vom =-Zeichen stehen die Chromosomenpaare der F_1 -Generation (Söhne; Metaphase der ersten Reifungsteilung), wenn an dieser Stelle mehrere Chromosomenpaare stehen, so bedeutet das, daß die F_1 -Generation in bezug auf das betreffende Paar nicht uniform war. Die Ziffern links von den Chromosomen der F_1 -Tiere geben an, wieviel Individuen cytologisch untersucht worden sind. NB. Die Zeichnungen der einzelnen Chromosomen sind nicht schematisiert, sondern naturgetreu. Der Größenunterschied zwischen den Chromosomen der Männchen und denen der Weibchen beruht darauf, daß es sich in einem Fall um Chromosomen von Reifungsteilungen, im andern um solche somatischer Teilungen handelt (vgl. Abb. 53 und 54 oder 136a, b und 137e, g).

Abb. 53 und 54 oder 136a, b und 137e, g).

Nach CAROTHERS 1921 aus DEPDOLLA 1927



Abb. 169. *Dendrocoelum lacteum* (Turbellar). Ausbleiben der Paarung nach Verteilung homologer Chromosomen auf verschiedene Kerne (Oogenese).

a Dreipolige Oogonienmitose. b zweikernige Oocyte, die höchstwahrscheinlich durch dreipolige Kernteilung (auf die aber eine normale Zweiteilung der Oogonie folgte) entstanden ist; Pachytänbukettstadium. (Vgl. Abb. 142i.) Der linke Kern enthält zwei Gemini und zwei ungleichlange Einzelchromosomen, der rechte fünf Gemini und (wahrscheinlich) zwei Einzelchromosomen.

Vergrößerung ca. 3000fach. Nach v. GELEI 1921

Ein weiterer Beweis für die Homologie der konjugierenden Chromosomen wurde von v. GELEI (1921) folgendermaßen erbracht: Die „letzten“¹⁾ Oogonienmitosen von *Dendrocoelum lacteum* verlaufen gelegentlich unter der Beteiligung von mehr als zwei Centrosomen (Abb. 169a). Da die Zahl der Chromosomen keine entsprechende Erhöhung erfahren hat, so müssen diese multipolaren Kernteilungen zu einer ungleichmäßigen Verteilung der Tochterchromosomen ($= 4n$)²⁾ auf die Tochterkerne (deren Zahl mit der der Centrosomen übereinstimmt) führen. Es ist also zu erwarten, daß dabei gelegentlich homologe Chromosomen getrennt, d. h. auf zwei verschiedene Tochterkerne verteilt werden. Der Umstand, daß die Plasmotomie, welche auf die mehrpolige Mitose folgt, hier fast stets eine Zweiteilung ist (somit mehrkernige Oocyten liefert), erleichtert die Analyse der folgenden Stadien. Eines von diesen ist auf Abb. 169b abgebildet; die beiden

1) D. h. dem Eintritt in die Konjugationsphase unmittelbar vorhergehenden.

2) $n = 7$.

Kerne befinden sich im späten Bukett (Pachytän-)stadium. Der linke erhält zwei dicke Chromosomen (also Gemini) und zwei ungleichlange dünne Chromosomen. Der rechte Kern enthält fünf Gemini und wahrscheinlich auch zwei dünne Chromosomen, deren Verlauf jedoch nicht genau verfolgt werden konnte. Da nun v. GELEI die Konjugation (also die Vereinigung von je zwei Leptotänchromosomen zu einem dicken Pachytänchromosom) der Chromosomen bei *Dendrocoelum* Schritt für Schritt verfolgen konnte, so ist die Tatsache, daß zwei in einem Kern liegenden Chromosomen von ungleicher Länge ungepaart geblieben sind, obwohl ihrer Vereinigung kein mechanisches Hindernis¹⁾ im Wege gestanden hat, schwerlich anders zu deuten, als durch die Annahme, daß diese beiden Chromosomen deshalb sich nicht gepaart haben, weil sie nicht homolog waren²⁾.

Schließlich kann auch noch das Verhalten der Chromosomen bei der Keimzellreifung haploider Organismen und zwar solcher, bei deren nächsten (diploiden) Verwandten die Reduktion unmittelbar vor der Gametenbildung erfolgt, als Beweis für die Homologie der konjugierenden Chromosomen herangezogen werden. Da die Gonotokoten solcher Organismen (es gehören hierher die Männchen der Honigbiene und anderer Hymenopteren³⁾, der Schildlaus *Icerya purchasi*⁴⁾, der Mottenlaus *Trialeurodes vaporarum*⁵⁾ und der Spinnmilbe *Tetranychus bimaculatus*⁶⁾, sowie die haploiden „Mutanten“ von *Datura*⁷⁾, *Triticum*⁸⁾ und *Nicotiana*⁹⁾ nur eine Chromosomengarnitur enthalten, so fehlt hier — gemäß der zu beweisenden Annahme — die Voraussetzung für eine Chromosomenpaarung. Und tatsächlich fällt diese hier aus¹⁰⁾; und dementsprechend kommt es auch zu keiner Chromosomenreduktion. Merkwürdig ist nur, daß fast¹¹⁾ bei allen hierhergehörigen (und genau genug untersuchten) Formen trotzdem Teilungsvorgänge zwischen Wachstumsperiode und Spermiohistogenese, — also an derselben Stelle, wo sonst die Reifungsteilungen ablaufen — eingeschaltet sind, die durchaus den Charakter von Reifungsteilungen tragen. Diese Erscheinung läßt sich wohl kaum anders, denn als Rudimentation — um den ominösen Ausdruck „phylogenetische Reminiszenz“ zu vermeiden — deuten; die Bindung zwischen Reduktionsteilung und Gametenbildung ist bei den Lebewesen, bei denen diese haploiden Abnormitäten (im weitesten Sinne) auftreten, eben eine so feste geworden, daß die „Gewohnheit“ der Reduktionsteilung auch da beibehalten wird, wo es nichts zu reduzieren gibt. (In Parenthese: diese rudimentären und abortiven Reifungsteilungen zeigen auch, daß man die Reduktionsteilung nicht so ohne weiteres als Vorbeugungsmaßnahme gegen die Summierung der Erbmassen oder als einfache Konsequenz des Zusammenkommens zweier haploider Garnituren bei der Befruchtung bezeichnen kann¹²⁾.)

1) Solche Hindernisse sind nämlich hier in anderen Fällen für das Ausbleiben der Konjugation verantwortlich zu machen (vgl. S. 223).

2) Auch diese Erscheinung zeigt ohne weiteres die Haltlosigkeit der Annahme, daß in den frühen Konjugationsphasen Spaltheilungen von Chromosomen wieder vereinigt werden.

3) MEVES 1907, MEVES & DUESBERG 1908, LAMS 1908, GRANATA 1913, DONCASTER 1910, ARMBRUSTER 1913, PATTERSON & PORTER 1917; vgl. ferner PETRUNKEWITSCH, NACHTSHEIM 1913, 1921.

4) SCHRADER & SCHRADER 1926.

5) SCHRADER 1923.

6) SCHRADER 1920.

7) BELLING & BLAKESLEE 1926, BLAKESLEE, BELLING, FARNHAM & BERGNER.

8) GAINES & AASE.

9) CLAUSEN & MANN 1924, CHIPMAN & GOODSPEED.

10) Es fehlen daher auch alle für die Konjugationsphase charakteristischen Stadien: (Bukett usw.).

11) Bei *Tetranychus* unterscheiden sich (nach SCHRADER) die letzten der Spermiohistogenese unmittelbar vorhergehenden Teilungen in keiner Weise von den Spermatogonienteilungen.

12) Ganz dasselbe gilt natürlich für die Reifungsteilung diploid-parthenogenetischer Eier.

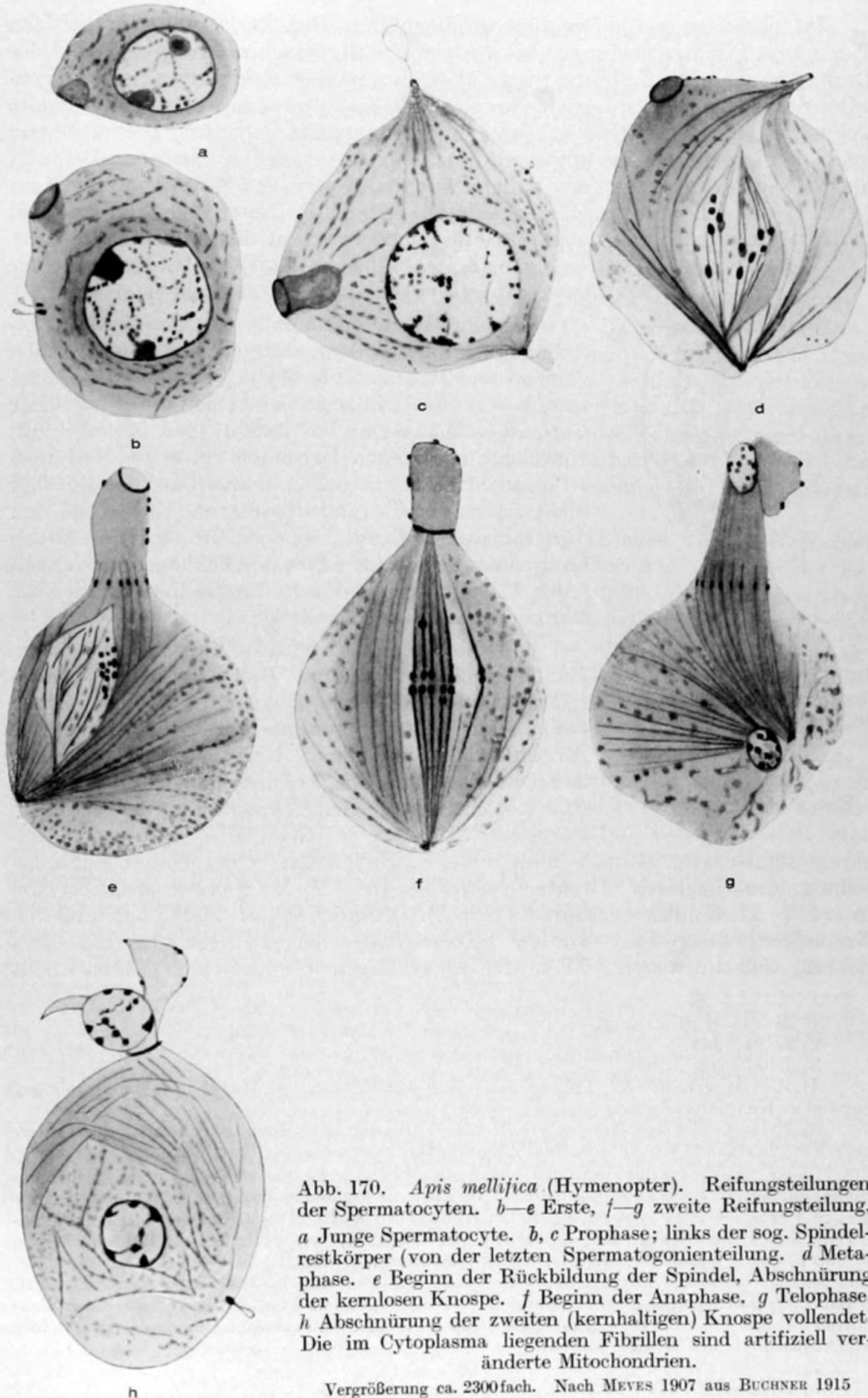


Abb. 170. *Apis mellifica* (Hymenopter). Reifungsteilungen der Spermatocyten. *b—e* Erste, *f—g* zweite Reifungsteilung. *a* Junge Spermatocyte. *b, c* Prophase; links der sog. Spindelrestkörper (von der letzten Spermatogonienteilung. *d* Metaphase. *e* Beginn der Rückbildung der Spindel, Abschnürung der kernlosen Knospe. *f* Beginn der Anaphase. *g* Telophase. *h* Abschnürung der zweiten (kernhaltigen) Knospe vollendet. Die im Cytoplasma liegenden Fibrillen sind künstlich veränderte Mitochondrien.

Vergrößerung ca. 2300fach. Nach MEVES 1907 aus BUCHNER 1915

Im einzelnen verlaufen diese rudimentären Reduktionsteilungen bei den Tieren und Pflanzen, bei denen sie vorkommen, in verschiedener Weise. Bei der Drohne ist die erste Teilung abortiv, d. h. es kommt überhaupt zu keiner Kernteilung, sondern es wird nur eine kernlose Plasmaknospe abgeschnürt; die zweite Teilung ist eine anscheinend äquale Kernteilung, die jedoch wieder von einer inäqualen Plasmotomie gefolgt wird. Da auch dieser zweite „Richtungskörper“, obwohl kernhaltig, degeneriert, so liefert hier jede Spermatocyte nur ein Spermium (Abb. 170). Bei anderen Hymenopteren (Wespen¹), Ameisen²), Gallwespen³) verläuft die erste Teilung ebenso wie bei der Biene; auf die zweite folgt jedoch eine ganz normale Plasmatomie, so daß hier aus einer Spermatocyte zwei Spermien entstehen.



Abb. 171. Unregelmäßige, asyndetische Reduktion der Chromosomen in der ersten Reifungsteilung der Pollenmutterzelle eines haploiden Individuums von *Triticum compactum humboldtii* (amerikanische Weizenart).

Vergößerung 1250fach.
Nach GAINES & AASE 1926

In keiner Weise rudimentiert erscheinen die Reifungsteilungen der Pollenmutterzellen bei den haploiden *Datura*- und Weizenmutanten⁴) (BELLING & BLAKESLEE, GAINES & AASE). Auch hier kommt es zu keiner Chromosomenpaarung; so daß n (bei *Datura* = 12) Einzelchromosomen in die Spindel der ersten Reifungsteilung eintreten. In der Anaphase werden sie aber nicht äqual geteilt (und das obwohl sie bereits den Äquarionsspalt zeigen!), sondern sie werden in zwei⁵) Gruppen auf die beiden Pole der Teilungsfigur verteilt (Abb. 171). In der zweiten Reifungsteilung werden die Chromosomen äqual geteilt⁶).

Soweit stehen also sämtliche Befunde im völligen Einklang mit der Annahme, daß nur homologe Chromosomen miteinander konjugieren. Es sind jedoch einige Fälle bekannt geworden, die die unbedingte Allgemeingültigkeit dieser Regel in Frage stellen. Bei manchen Bastarden, bei denen ein Verhalten ihrer Chromosomen nach dem *Drosera*-Typ zu erwarten wäre, werden statt n_1 Gemini + $n_2 - n_1$ Einzelchromosomen mehr als n_1 Gemini gebildet. So können in der ersten Reifungsteilung des Bastards *Papaver nudicaule* [$n = 7$] \times *Papaver striatocarpum* [$n = 35$] 21 Gemini gezählt werden⁷). Ähnliches ist auch bei anderen Bastarden⁸) festgestellt worden. Diese Tatsachen zwingen uns zu dem Schluß, daß in diesen Fällen die überzähligen Chromosomen (wenn nicht

1) MEVES & DUESBERG.

2) LAMS 1908.

3) DONCASTER 1910.

4) Ebenso verläuft die Pollenreifung der von CLAUSEN & MANN 1924 beschriebenen haploiden *Nicotianapflanzen*.

5) Meist ungleichgroßen (es erhält also z. B. der eine Tochterkern drei, der andere neun Chromosomen, ein anderes Mal der eine fünf, der andere sieben Chromosomen usw.).

6) Ergänzend sei noch mitgeteilt, daß alle Pollenkörner, die weniger als zwölf Chromosomen enthalten, steril zu sein scheinen. Da aber die haploiden *Daturapflanzen* eine geringe Menge fertilen Pollens liefern, so nehmen BELLING & BLAKESLEE an, daß diese Pollenkörner aus Pollenmutterzellen entstehen, bei denen die erste Reifungsteilung ausbleibt, so daß nur eine äquale Teilung aller zwölf Chromosomen erfolgt. Eine solche Pollenmutterzelle zerfällt demnach nur in eine Pollendyade (statt in eine Tetrade) und solche Dyaden, deren Pollenkörner ebenso groß sind, wie die der diploiden Pflanzen (während die Pollenkörner aus den Pollentetraden haploider Pflanzen kleiner sind als normale), sind von BLAKESLEE tatsächlich beobachtet worden.

7) LJUNGDAHL.

8) *Digitalis* (HAASE-BESSELL), *Crepis setosa* \times *biennis* (COLLINS & MANN).

mehr)¹⁾ der einen haploiden Garnitur untereinander konjugieren. Man könnte zwar auch in einigen dieser Fälle durch Hilfsannahmen die Homologie aller konjugierenden Chromosomen wahrscheinlich machen; wenn man nämlich annimmt²⁾, daß z. B. *Papaver striatocarpum* eine ursprünglich dekaploide Form ist (also der haploide Satz [35 Chromosomen] aus fünf haploiden Garnituren zu je sieben Chromosomen zusammengesetzt ist), so wären die 21 Gemini durch Paarung von je zwei haploiden Sätzen entstanden zu denken. Für die Berechtigung dieser Annahme spricht allerdings vorläufig wenig mehr als ihr Erklärungswert. Der naheliegende Einwand, daß doch die (laut obiger Annahme) im haploiden Satz einer mehrbasischen³⁾ Form mehr als einmal vertretenen homologen Chromosomen bei der normalen Reduktion einer solchen Pflanze sich nicht miteinander paaren, wird durch die Tatsache entkräftet, daß auch bei experimentell hergestellten, „wirklich polyploiden“ Pflanzen die Affinität der in einer polyploiden „Garnitur“ vereinigten homologen Chromosomen sich oft nicht manifestiert: Bei der Pollenreifung einer normalen Pflanze von *Solanum lycopersicum* ($n = 36$) vereinigen sich die homologen Chromosomen zu 18 Geminis; bei der Reduktion einer tetraploiden Pflanze treten die in vierfacher Auflage vorhandenen Chromosomen nicht zu 18 Vierlingen zusammen, sondern zu 36 Geminis (vgl. Abb. 172 und S. 209, 210).

Ab und zu wurde gegen die Annahme der väterlichen und mütterlichen Provenienz der homologen Chromosomen auch der Umstand, daß bei der Eireifung mancher Tiere, die sich normalerweise nur (diploid) parthenogenetisch fortpflanzen, die Konjugationsphasen normal durchlaufen⁴⁾ werden und sogar eine Zahlenreduktion erfolgen kann⁵⁾, geltend zu machen versucht.

Denn es erscheint auf den ersten Blick absurd, dem Chromosomenbestand von Weibchen, die aus unbefruchteten Eiern entstanden sind, eine Zusammensetzung aus einer Garnitur väterlicher und einer Garnitur mütterlicher Herkunft zuschreiben.

Da die cytologischen Details der Parthenogenese in einem besonderen Abschnitt dieses Handbuches behandelt werden, so soll hier nur auf die Konjugationsfrage eingegangen werden. Die vorhin berührten Tatsachen sind zum größten Teil als einwandfrei gesichert zu betrachten; in keinem Fall ist jedoch nachgewiesen, daß der Chromosomenbestand der Weibchen, die solche parthenogenetischen Eier produzieren, einer haploiden Garnitur entspricht⁶⁾. Denn in den meisten Fällen wird die Chromosomenpaarung (wenn eine solche stattgefunden hat)⁷⁾ noch vor der Reifungsteilung wieder rückgängig gemacht, so daß

1) In den Reifungsteilungen des Bastards *Crepis setosa* ($n = 4$) \times *Crepis biennis* ($n = 20$) treten zehn Gemini und vier univalente Chromosomen auf; offenbar konjugieren hier nur die Chromosomen der „*biennis*-Garnitur“ untereinander (COLLINS & MANN 1923).

2) Diese Annahme ist zwar nicht in diesem Fall, wohl aber in vielen andern und daher in gewissem Sinne allgemein berechtigt; vgl. S. 370.

3) Dieser von BRIEGER geprägte Ausdruck bezeichnet eine nur auf vergleichendem Wege erschlossene „stabilisierte“ Polyploidie. Ein experimentell hergestelltes tetraploides Moosporogon ist wirklich tetraploid, eine Weizenrasse unbekannter Herkunft, deren Chromosomenzahl zweimal so groß ist, wie die der Weizenrasse mit der niedersten bekannten Zahl ($n = 7$), ist zweibasisch.

4) KÜHN 1908, SCHLEIP 1909a.

5) BÉLAËR 1923.

6) Es sei daran erinnert, daß in allen bisher bekannten Fällen, in denen sich reduzierte Eier normalerweise parthenogenetisch entwickeln und die haploide Zahl nicht irgendwann aufreguliert wird, nur Männchen aus diesen Eiern entstehen und daß eben in der Spermatogenese dieser Männchen die Konjugation tatsächlich ausbleibt.

7) In den Fällen, in denen die Chromosomen eines parthenogenetischen Eies in der Diakinese in Diploidzahl auftreten, wurde zudem das Stattfinden einer vorhergehenden Reduktion nur aus dem Auftreten der synaptischen Ballung erschlossen; wengleich dieser

die Chromosomen in der Reifungsteilung äqual geteilt werden. Aber auch dort, wo die Gemini in Haploidzahl in die Reifungsteilung eintreten, ist es keineswegs erwiesen, daß durch die Reifungsteilung eine haploide Garnitur aus dem Ei eliminiert wird. Denn da man in all diesen Fällen nicht entscheiden kann, ob in der Reifungsteilung die Gemini so zur Teilungsebene der ersten Reifungsteilung orientiert sind, daß diese mit der Konjugationsebene zusammenfällt, oder aber so, daß die Teilungsebene mit dem Äquationsspalt zusammenfällt¹⁾, so ist es durchaus möglich, daß die scheinbare Reduktionsteilung hier gar keine ist,

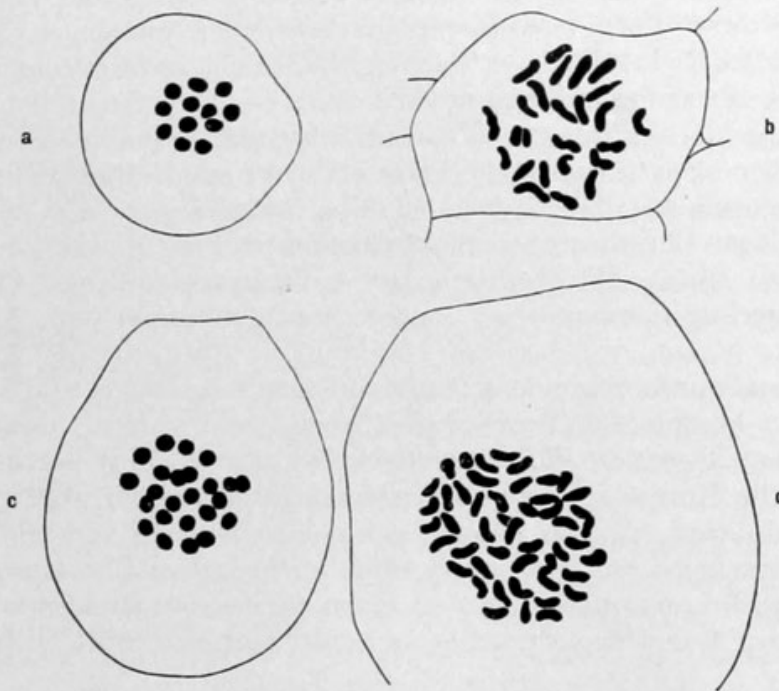


Abb. 172. Pseudoreduzierte (a, c: Äquatorialplatten der ersten Reifungsteilung von Pollenmutterzellen) und somatische Chromosomenbestände (b, d: Äquatorialplatten von Kernteilungsfiguren verschiedener Meristemzellen) der normalen (a, b) und tetraploiden Rasse (c, d) von *Solanum lycopersicum* (Tomate; $n = 12$). NB. a stellt eigentlich eine Chromosomenplatte von *Solanum proteus* (Pfropfbastard zwischen *S. nigrum* und *S. lycopersicum*) dar; da jedoch *S. proteus* eine Periklinalchimäre der Art ist, bei der die subepidermale Schicht (die die Pollenmutterzellen liefert) reines *lycopersicum*-Gewebe ist, so kann die Figur als Repräsentant des Chromosomenbestandes von *S. lycopersicum* gelten. Entsprechendes gilt für c und d: diese Kernteilungsfiguren stammen aus *Solanum Koelreuterianum* (Pfropfbastard zwischen *S. nigrum* [Unterlage] und *S. lycopersicum* [Pfropfreis]; auch hier ist jedoch das Gewebe, welches die Pollenmutterzellen liefert, reines *lycopersicum*-Gewebe. Außerdem aber konnte der *lycopersicum*-„Kern“ von *S. Koelreuterianum* von dem *nigrum*-Überzug befreit werden; die so gewonnenen Pflanzen erwiesen sich als tetraploide Tomatenpflanzen.

Vergrößerung ca. 1700fach. Nach WINKLER 1916 aus MORGAN 1926

sondern zwei haploide Garnituren äqual teilt²⁾. Und da wir wohl annehmen dürfen, daß diese obligatorisch-(thelytok-)parthenogenetischen Rassen oder Arten, von denen hier die Rede ist, von bisexuellen Formen abstammen, so ist

Schluß nicht unstatthaft ist, da in anderen Fällen bei ausbleibender Konjugation auch die Synapsis ausbleibt (vgl. S. 206), so ist er aber nicht unbedingt zwingend, da die Neigung zur synaptischen Ballung möglicherweise auch auf Zustandsänderungen der Chromosomen, die mit der Konjugation direkt nichts zu tun haben, beruhen könnte.

1) Dasselbe gilt auch für die meisten Fälle normaler Chromosomenreduktion (vgl. weiter unten).

2) Diese Überlegung gilt besonders für die von mir untersuchten Fälle von scheinbarer Chromosomenreduktion bei parthenogenetischen Nematoden (vgl. S. 164).

die Annahme, daß bei diesen Lebewesen zwei haploide Garnituren, die ursprünglich väterlicher resp. mütterlicher Herkunft sind, von Generation zu Generation weitergegeben werden, keineswegs gewagt.

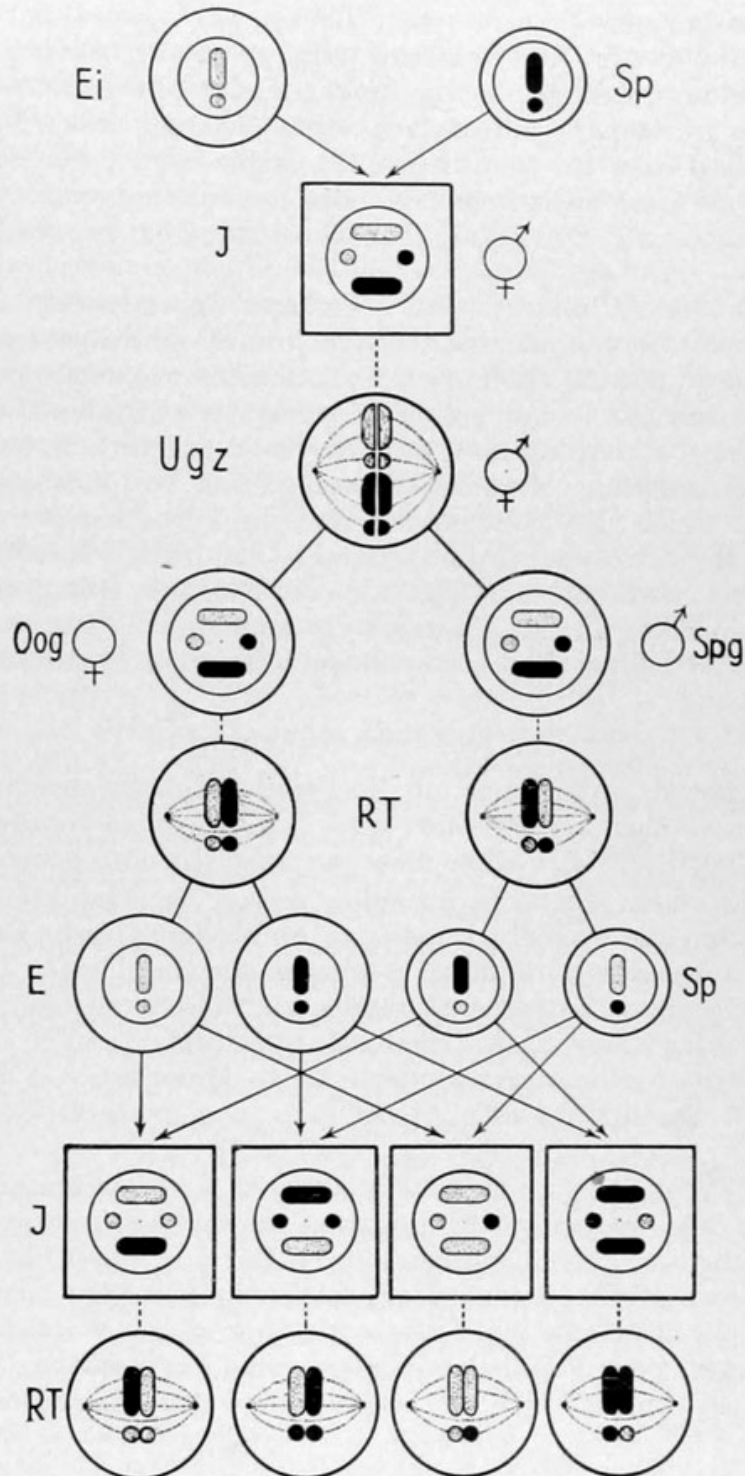


Abb. 173. Schema des Chromosomenformwechsels eines obligatorisch selbstbefruchtenden Zwitter, welches zeigt, daß schon in der zweiten rein autogamen Generation, die auf eine Fremdbefruchtung folgt, eine Konjugation von Abkömmlingen eines Chromosoms stattfinden muß, falls die Vereinigung der Keimzellen der ersten Generation nicht selektiv (also panmiktisch) erfolgt. Die Keimzellen der Keimzellen sind durch Kreise, die Individuen (I) durch Quadrate dargestellt. „Väterliche“ Chromosomen sind schwarz, „mütterliche“, gepunktet. *Ugz* Urengendungszelle, *Oog*, *Spg* Oo- resp. Spermatogonien, *Rt* Reduktionsteilung, *E* = Ei, *Sp* = Spermium.

Original

Und selbst wenn in den Fällen, wo zunächst eine scheinbare Chromosomenreduktion stattfindet, tatsächlich eine haploide Garnitur aus dem Ei eliminiert würde, so würde das Auftreten von Konjugationsvorgängen in den Oocyten der parthenogenetisch entstandenen Individuen nur dann gegen die Homologie¹⁾ der Konjugationspartner sprechen, wenn nachgewiesen wäre, daß die Haploidzahl nicht während der Embryonalentwicklung des parthenogenetisch entstandenen Individuums durch die Zweiteilung jedes Chromosoms²⁾ oder vegetative Kernverschmelzung³⁾ aufreguliert wird. Solange dieser Nachweis nicht erbracht ist⁴⁾, darf aber für alle diese Fälle angenommen werden, daß in der Wachstumsperiode zwar nicht homologe (also „väterliche“ resp. „mütterliche“) Chromosomen, sondern je zwei Spaltheilföften eines Chromosoms miteinander konjugieren.

Eine solche der Affinität zweier homologer Chromosomen entsprechende Affinität zwischen Chromosomenspaltheilföften braucht uns aber nach allem, was wir wissen, nicht so unwahrscheinlich vorzukommen. Sie dürfte ja auch in allen Fällen extremer Inzucht (bei obligatorisch selbstbefruchtenden Hermaphroditen oder gar bei Formen mit streng autogamer Befruchtung, wie z. B. bei *Actinophrys*) tatsächlich die Norm sein (vgl. meine diesbezüglichen Ausführungen 1926, S. 343 und Abb. 173). Auch das vollkommen typische Verhalten der Chromosomen bei der Pollenreifung diploider *Datura*-Pflanzen, die durch Selbstbefruchtung der haploiden Pflanze entstanden sind (BLAKESLEE, BELLING, BERGNER & FARNHAM 1922), kann wohl kaum anders, als durch die Annahme der Paarung von je zwei Chromosomen, die letzten Endes von einem Chromosom abstammen, erklärt werden.

b) Der Konjugationsmodus

Erst jetzt, nachdem die Frage, ob die Pseudoreduktion durch eine Paarung homologer Chromosomen herbeigeföhrt wird, bejaht werden konnte, hat es einen Sinn auf die Frage, wie sich diese Paarung abspielt, einzugehen.

In der einleitenden Übersicht über den Verlauf der Reduktion wurde ohne weitere Begründung die Parallelkonjugation als der typische Paarungsmodus hingestellt; im folgenden wird dieses Vorgehen an Hand einer Darlegung des wichtigsten gesicherten Tatsachenmaterials zu motivieren sein. Vor allem deshalb, weil in der Frage nach dem Konjugationsmodus nicht — wie in der Konjugationsfrage — eine verschwindend kleine Minorität von Forschern den hier vertretenen Standpunkt ablehnt, sondern eine ganze Reihe kompetenter Cytologen.

Außer der Parallelkonjugation steht nur ein Konjugationsmodus hier zur Diskussion, die sog. end-to-end-Konjugation oder Metasyndese. Es ist vielleicht zweckmäßig, vor allem Eingehen auf das Für und Wider der einzelnen Ansichten das Wesen dieser beiden Konjugationsweisen samt den wichtigsten Konsequenzen der Annahme einer Metasyndese kurz zu charakterisieren.

Die „Anhänger“ der Parallelkonjugation (man hat sie auch Parasyndetiker genannt)⁵⁾ nehmen an, daß sich die beiden homologen Chromosomen zunächst

1) „Homologie“ würde aber in diesem Fall nicht ganz dasselbe bedeuten wie sonst; d. h. nicht väterliche resp. mütterliche Herkunft, sondern eine direkte Verwandtschaft.

2) Beispiel: Nematoden, Seeigel.

3) Beispiel: *Artemia*, *Solenobia*, *Asterias* (S. 163).

4) Und er ist nicht nur noch nicht erbracht worden, sondern es sprechen alle bisher bekanntgewordene Tatsachen dafür, daß beim Vorhandensein nur einer haploiden Garnitur die Konjugation tatsächlich ausbleibt (vgl. S. 214).

5) Außer den auf S. 167 (Fußnote 3) genannten Forschern wären hier anzuföhren: AGAR 1923, ALLEN 1905, DE BAEHR 1920, BERGHS 1904, 1905, BOUIN, FRIESENDAHL 1912,

der Länge nach einander legen und erst nach einer Periode mehr oder weniger inniger Vereinigung sich (meistens) partiell voneinander trennen. Geht diese Trennung nur so weit, daß jedes der beiden Chromosomen zumindest an beiden Enden mit seinem Partner vereinigt bleibt, dann erscheint die Tetrade, wenn der Äquationsspalt frühzeitig sichtbar wird, doppelt gespalten; klappen die beiden längskonjugierten Chromosomen jedoch auseinander, so entsteht eine Tetrade, die aussieht, als wäre sie durch Querteilung eines längsgespaltenen Chromosoms entstanden (Abb. 140, 141, 174a).

Die Vertreter der Gegenpartei¹⁾ nehmen hingegen an, daß in den Frühstadien der Konjugationsphase die homologen Chromosomen sich nur mit je einem ihrer Enden vereinigen; sei es dadurch, daß ein kontinuierliches Spirem, in dem die homologen Chromosomen hintereinander gelegen haben, in die Haploidzahl von Doppelchromosomen zerfällt oder auf andere Weise. Das was die „Anhänger“ der Parallelkonjugation als Konjugationsspalt (besonders im Zygo- und Amphitänstadium) bezeichnen, sehen die „Anhänger“ der Metasyndese als Äquationsspalt an; die einfach gespaltene Tetrade ist also nach ihrer Ansicht nicht durch Auseinanderklappen zweier längskonjugierter Chromosomen, sondern durch direkte Umwandlung der endweise vereinigten und längsgespaltenen Chromosomen entstanden (Abb. 174 b₁, c₁). Schwieriger fällt jedoch den Anhängern der Metasyndese die Erklärung der „doppeltlängsgespaltenen“ Tetraden. Es ist klar, daß da nur zwei Annahmen in Frage kommen; entweder sind die beiden endweise vereinigten Chromosomen zusammengeklappt (Abb. 174 b₂, c₂) oder aber es ist eine doppelte äquale Längsspaltung der metasyndetisch vereinigten Chromosomen eingetreten. Diese letztere Annahme ist besonders dann unabweislich, wenn die Gemini schon im Pachytänstadium doppelt längsgespalten (also vierteilig) sind (Abb. 136 t, u). Sie führt jedoch zu der weiteren Folgerung, daß bei der Reduktion nicht ganze homologe Chromosomen verteilt werden, sondern zweimal äqualgespaltene Gemini.

Daß diese Folgerung von allergrößter Tragweite ist, indem sie jede Beziehung zwischen Reduktionsteilung und Mendelspaltung in Frage stellt, ist leicht einzusehen. Und damit scheint das große Interesse nach der Frage nach dem Konjugationsmodus und dem Eifer, mit dem sie diskutiert wird, berechtigt. Da jedoch keineswegs alle Anhänger der Metasyndese eine doppelte äquale Längsspaltung in dem soeben ausgeführten Sinne annehmen, so muß man weiterhin fragen, ob der Konjugationsmodus auch außerdem²⁾ unsere besondere Beachtung verdient. Auch diese Frage kann bejaht werden, da nur die Parallelkonjugation die für einen Austausch von Chromosomenteilen im Sinne der Chiasmotypiehypothese JANSSENS' nötigen Bedingungen schafft. Und da alle Vorstellungen und Hypothesen MORGANS und seiner Schule, die mit dem Schlagwort „lineare Anordnung der Gene“ gekennzeichnet sind, mit der Chiasmotypiehypothese zwar nicht stehen und fallen, aber in gewissem Zusammenhang stehen, so wird dadurch die Frage nach dem Konjugationsmodus zu einer Fundamentalfrage der genetisch orientierten Cytologie.

HOGBEN 1920b, KIHARA 1927, KOMAI 1920, KORNHAUSER 1914, 1915, LÉRAT 1905, DE LITARDIÈRE 1912, LUNDEGARDH 1909, 1914, MARTINS MANO 1909, MIYAKE 1905, MONTGOMERY 1911, NEWTON 1927, OVERTON 1905, 1909, SAKAMURA 1914, SCHWEMMLE 1924, SHARP 1914a, TISCHLER 1906, 1921, YAMANOUCHI 1906, 1908, 1910 u. a. m.

1) BRUNELLI 1911, H. S. DAVIS 1908, FARMER & MOORE 1905, GRIGGS 1906, JORDAN 1911, MONTGOMERY (vor 1911), NAKAHARA 1920, STIEVE 1920, WASSERMANN 1913, 1922, YOCOM 1923. — CLELAND 1922, 1924, 1926 b, DIGBY 1910, 1912, 1914, 1919, FARMER & DIGBY 1910, FARMER & MOORE 1903, 1905, FARMER & SHOVE 1905, FRASER 1914, GATES 1920, GATES & REES 1921, MOTTIER 1907, 1909, 1914, O'NEAL 1920, NOTHNAGEL 1916, OSAWA 1920, SANTOS 1923, 1924, SCHAFFNER 1906, 1909.

2) Das heißt: abgesehen vom rein deskriptiven Interesse am Hergang.

Es sei mit der Darlegung der Beweise für die Existenz der Parallelkonjugation begonnen. Der wichtigste dieser Beweise ist die direkte Beobachtung¹⁾ des Vorgangs, die in einigen Fällen an Hand einer eindeutigen Serrierung fixierter Stadien möglich gewesen ist. Es konnte also nachgewiesen werden, daß in den frühen Leptotänstadien die in diploider Zahl vorhandenen Chromosomen

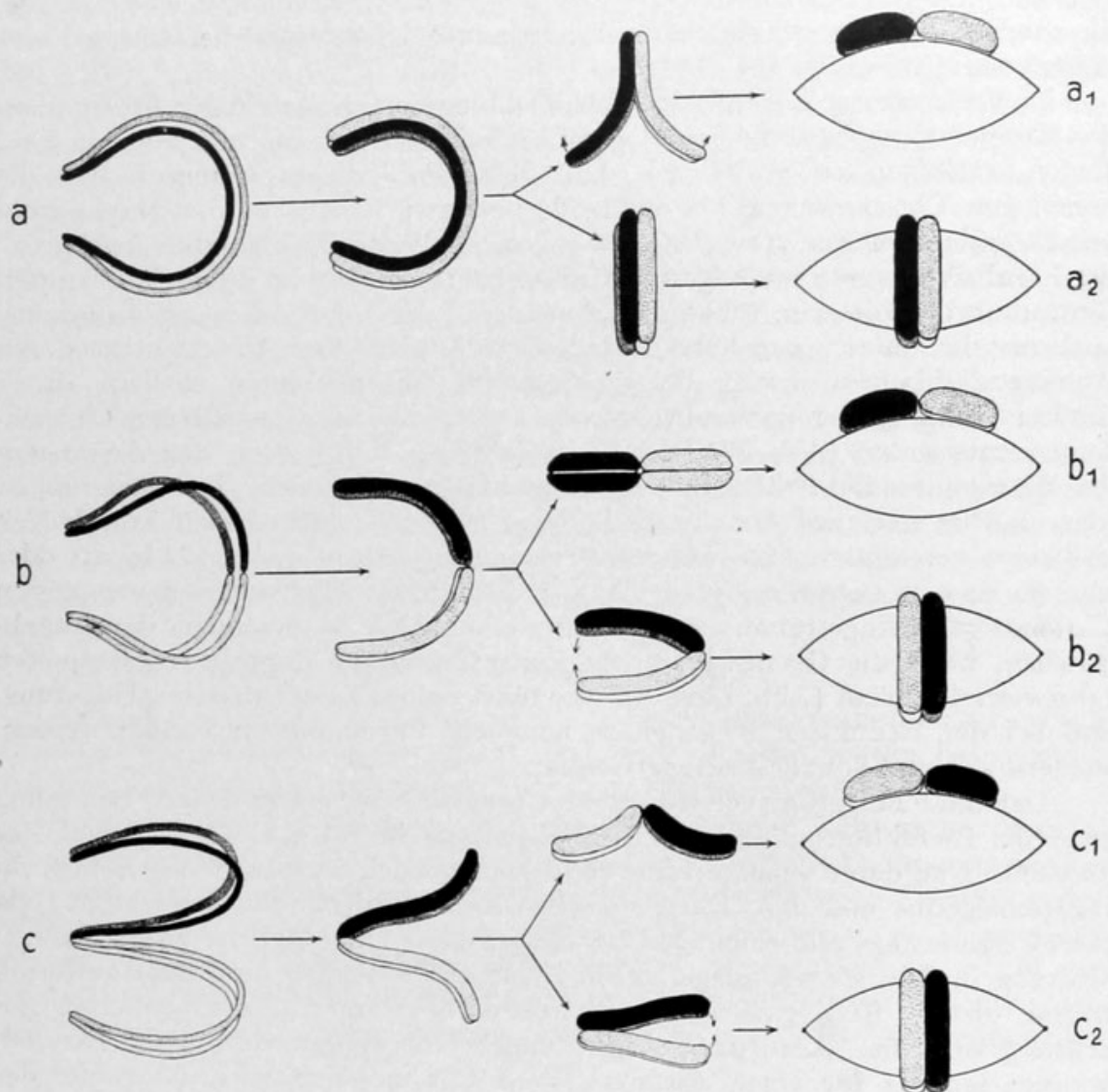


Abb. 174. Schematische Darstellung des Unterschiedes zwischen Para- (*a*) und Metasyndese (*b*, *c*: zwei verschiedene Modifikationen der Metasyndese [oder: verschiedene Deutungen des Tatbestandes].) Der eine der homologen Partner schwarz, der andere punktiert. Erste Kolonne: Bukettstadium (Zygotänstadium). Zweite Kolonne: Spätes Pachytänstadium. Dritte Kolonne: Umwandlung der Gemini in Doppelstäbchentetraden (*a*₁, *b*₁, *c*₁)- oder doppeltlängsgespaltene Tetraden (*a*₂, *b*₂, *c*₂). *a*₁ Auseinanderklappen, *b*₂, *c*₂ Faltung. Vierte Kolonne: Einordnung der Tetraden in die Spindel der ersten Reifungsteilung.

Original

derart paarweise sich vereinigen, daß je zwei homologe Chromosomen (die vorher weit voneinander entfernt sein können) sich der Länge nach aneinanderlegen (Abb. 175). Der Einwand, daß es sich dabei um Wiedervereinigung von Spalthälften handeln könnte, ist schon oben (S. 202ff., 214, Fußnote 2) erledigt worden.

1) In erster Linie bei: *Phrynotettix* (WENRICH 1916), *Mecostethus* (McCLUNG 1927, JANSSENS 1924), *Dendrocoelum* (v. GELEI 1921), *Tephritis* (KEUNECKE).

Da diese direkte Verfolgung der Parallelkonjugation bisher nur in recht wenigen Fällen möglich gewesen ist, so mögen noch einige weitere Beweise Erwähnung finden. Einer der elegantesten wurde von v. GELEI erbracht: In der Oocyte von *Dendrocoelum lacteum* liegen die homologen Chromosomen vor der Konjugation oft recht weit voneinander entfernt, müssen einander somit erst aufsuchen und tun das auch. Es kommt nun vor, daß auf frühen Pachytänstadien (also nach vollzogener Konjugation) die beiden Partner des einen oder anderen Paares sich nur zum Teil aneinandergelegt haben, also an irgendeiner Stelle noch mehr oder weniger weit voneinander getrennt sind. Und die genauere Untersuchung hat gezeigt, daß in diesen Fällen stets ein anderes Chromosom an

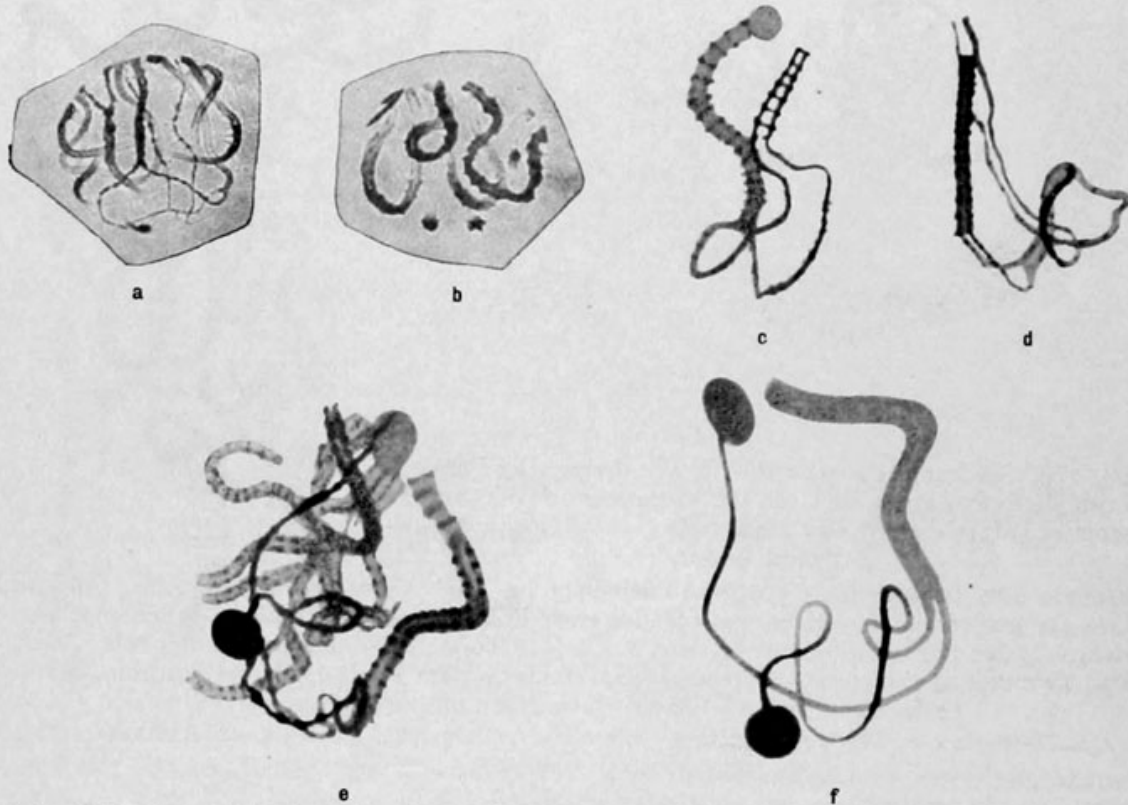


Abb. 175. Parallelkonjugation der anfänglich weit voneinander entfernten Chromosomen. *a, b* *Tomopteris onisciformis* (Annelid). Spermatocyten im Amphitän- und Pachytänbukettstadium. *c-f* *Dendrocoelum lacteum* (Turbellar). Konjugierende Chromosomenpaare an Oocytenkernen (Amphitänstadium, vgl. Abb. 142 *i*). *e* stellt das auf *f* schematisiert gezeichnete Paar in situ dar.

a, b 1300fach, *c, d* ca. 3000fach vergrößert.

a, b Nach A. u. K. E. SCHREINER 1906a aus BÉLAŘ 1926, *c, d* nach v. GELEI 1921

der Stelle, wo die Vereinigung der homologen Chromosomen unterblieben war, zwischen diesen lag, also offenbar der vollständigen Durchführung der Paarung im Wege stand¹⁾ (Abb. 176 *a, b*). Einige weitere entsprechende Fälle sind auf den Abbildungen 176, 177 und Tafel II, 19 abgebildet.

1) Daran ist vielleicht das Auffallendste, daß es sich dabei offenbar um eine nur vorübergehende Verhinderung der Konjugation handelt; denn auf späteren Reduktionsstadien konnte v. GELEI niemals ineinanderverhängte Gemini beobachten, die anderenfalls zu erwarten wären. Ob diese Lösungen der Umschlingung nur durch die fortschreitende Verkürzung oder durch richtige Bewegungen der Chromosomen bewerkstelligt wird, ist natürlich vorderhand nicht zu entscheiden. McCLUNG und SCHREINER haben jedoch (bei Heuschrecken und Salamanderspermatocyten) verkettete Ring-gemini beobachtet, die wohl entsprechend zu deuten sind; auch ich habe sie bei *Stenobothrus lineatus* nicht selten gefunden (vgl. Abb. 177 und Tafel II, 19).

Einen weiteren Beweis für die Parallelkonjugation stellt auch das oben (S. 213) geschilderte Ausbleiben der Konjugation nach Verteilung homologer Chromosomen auf verschiedene Kerne dar; auch in diesem Fall steht es ganz

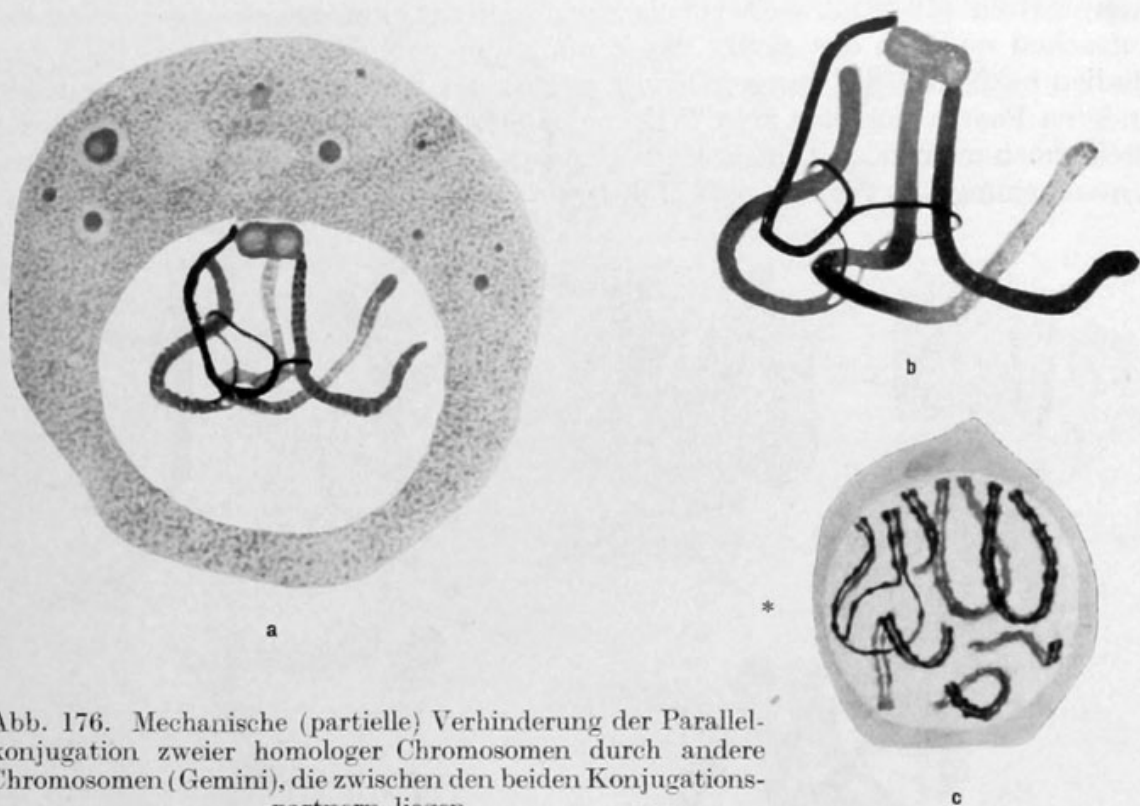


Abb. 176. Mechanische (partielle) Verhinderung der Parallelkonjugation zweier homologer Chromosomen durch andere Chromosomen (Gemini), die zwischen den beiden Konjugationspartnern liegen.

a Oocyte von *Dendrocoelum lacteum* (Turbellar) im Pachytänstadium (vgl. Abb. 142*i* und 175*c-f*); gestört ist die Konjugation des ganz links gelegenen Gemini. *b* Schematisierte Zeichnung der Chromosomengruppe aus *a*, die ihre Topographie klarer machen soll. *c* *Viviparus (Paludina) viviparus* (Schnecke). Spermatocyte im Pachytänbukettstadium. Etwas einfacherer Fall von Konjugationshemmung (rechts von *).

a ca. 3000fach, *c* ca. 3300fach vergrößert. *a, b* Nach v. GELEI 1921, *c* Original aus HARTMANN 1927

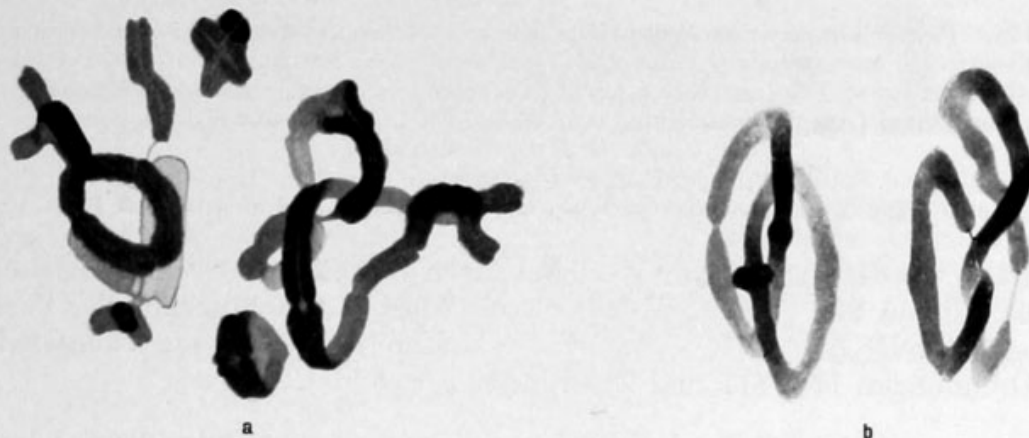


Abb. 177. Verkettung von Gemini, die darauf beruht, daß vor der Konjugation ein Konjugationspartner eines Paares zwischen die Partner eines anderen Paares zu liegen gekommen ist. Beweis, daß eine Parallelkonjugation der Chromosomen stattgefunden hat.

a *Stenobothrus lineatus*; Chromosomenbestand einer im Übergang vom Strepsitän- zum Diakinesestadium befindlichen Spermatocyte. Rechts die verketteten Gemini. Vgl. photographische Tafel II Fig. 19, 19*a*. *b* *Salamandra maculosa*; verkettete Gemini aus Metaphasestadien der ersten Reifungsteilung von Spermatocyten (vgl. Abb. 148*a* und 141*d*).

a 2300fach vergrößert. *a* Original, *b* nach A. u. K. E. SCHREINER 1906*b*

außer Frage, daß die Pachytänstadien nicht als gespaltene Einzelchromosomen anzusehen sind; sind sie doch doppelt so dick (und dabei nicht wesentlich kürzer) wie wirklich univalente Chromosomen.

Mehr indirekt ist die Beweisführung in einem von WENRICH (1916) analysierten Fall. Bei *Phrynotettix* erscheinen die Chromosomen (wie oben erwähnt) aus verschiedenen großen und in konstanter Reihenfolge angeordneten Chromomeren aufgebaut (Abb. 49, 178); die dadurch zum Ausdruck kommende Heteropolie spricht, da sie an den Pachytängeminis feststellbar ist, allein schon deutlich genug gegen die Annahme einer Metasyndese, also für die Deutung des (auf



Abb. 178. *Phrynotettix magnus* (Heuschrecke). Zwei Entwicklungsserien des Chromosomenpaares „B“, die die Umwandlung des Pachytängeminus (a) in die Tetrade (h) der ersten Reifungsteilung (der Spermatogenese) zeigen. Man beachte die korrespondierende Lage der Chromosomen beider Partner (vgl. auch Abb. 49). Obere Reihe: Gemini eines normalen Individuums. Untere Reihe: Chromosomenpaare eines Individuums, in dessen sämtlichen (analysierbaren) Zellen dem einen Partner des Paares „B“ das große Endchromomer fehlte (besonders deutlich auf c, d). Infolgedessen kann man ohne weiteres sehen, daß die beiden Chromosomen schon im Pachytänstadium parallelkonjugiert waren.

Vergrößerung 2600fach. Nach WENRICH 1916 aus MORGAN-NACHTSHEIM

Abb. 178 1, 2a sichtbaren) Primärspalts als Konjugationsspalts. Gelegentlich¹⁾ unterscheiden sich jedoch die beiden Partner eines Paares dadurch, daß dem einen von ihnen das Endchromomer fehlt; Abb. 178 zeigt wohl ohne weiteres, daß diese heteromorphen Gemini nicht anders als durch eine Parallelkonjugation vor dem Pachytänstadium entstanden sein können. In ähnlicher Weise konnten SHARP (1914a) und SAKAMURA (1920) die Parallelkonjugation eines bestimmten Chromosoms von *Vicia faba* nachweisen (Abb. 179). Ebenso kann der Aufbau des XZ-X-Z-Geminus bei der Eireifung der 57er Rasse von *Phragmotobia fuliginosa* gedeutet werden²⁾; wenn auch hier die frühen Konjugationsstadien nicht genau

1) Aber dann bei allen Spermatocyten des betreffenden Individuums.

2) SEILER 1925; vgl. S. 259.

untersucht werden konnten, so daß die Erklärung durch die Annahme einer Faltung möglich (wenn auch nicht wahrscheinlich) ist. Dasselbe gilt auch für das XY-Paar von *Elodea canadensis*¹⁾, welches ebenfalls in der Diakinese parallel konjugiert erscheint.

Ein weiterer beweiskräftiger Fall sei nur deshalb erwähnt, weil ich ihn durch die Photographien auf Tafel II (Fig. 20—23) illustrieren kann. Das auf S. 83 beschriebene heteromorphe Autosomenpaar, welches manchen Individuen von *Stenobothrus lineatus* eigentümlich ist und, dank dem Vorsprung, den es bei seiner Entwicklung vor den anderen Chromosomen hat, in jedem Kern mit Sicherheit erkannt werden kann, tritt während des Pachytän- und Diplotänstadiums ausnahmslos als sichelförmig gekrümmter Geminus auf (Abb. 136 t, u,



Abb. 179. *Vicia faba* (Leguminose). Korrespondierende Lage der Einschnürungen der konjugierten „M“-Chromosomen (das „M-Chromosom“ ist ein Chromosom der Haploidgaritur, welches beträchtlich größer ist, als alle anderen Chromosomen); Beweis, daß die Chromosomen parallelkonjugiert sind und zwar so, daß einander entsprechende Enden beisammen liegen.

a, b Einzelne (gespaltene) M-Chromosomen aus somatischen Kernteilungsfiguren im Meta- und Anaphasestadium, die mittlere Einschnürung (Spindelinsertionsstelle), ist mit „m“, die subterminale mit „e“ bezeichnet. c, d Zwei „M“-Gemini aus Pollenmutterzellen (Diakinesestadium); (auf d ist die mittlere Einschnürung nicht zu sehen). e „M“-Geminus (Tetrade) im Anaphasestadium der ersten Reifungsteilung; jedes Chromosom schon gespalten. f „M“-Chromosomen; Metaphasestadium der zweiten Reifungsteilung der Pollenmutterzellen.

Nach SAKAMURA 1920

Tafel II, 20). Diese Krümmung kann hier deshalb mit voller Bestimmtheit auf die ungleiche Länge der parallelkonjugierten Partner zurückgeführt werden, weil der Geminus im Strepsitänstadium in zwei ungleichlange Chromosomen auseinanderklappt (Abb. 136 w, Tafel II, 21—23). Und daher beweist diese Krümmung, daß die Chromosomen parallelkonjugiert waren.

In einer ganzen Reihe von Fällen ist also das Vorkommen einer Parallelkonjugation einwandfrei festgestellt worden. Denn auch dort, wo der Vorgang nicht direkt beobachtet werden konnte, aber im Strepsinem- und Diakinesestadium zwei heteropole oder ungleichlange Chromosomen parallelkonjugiert sind, folgt aus der Tatsache, daß die im Strepsitänstadium so deutliche Trennung der beiden Partner ganz allmählich durch Verbreiterung des am Pachytänchromosom

1) SANTOS 1923. (Eine Abbildung findet sich im Artikel CORRENS dieses Handbuchs.)

auftretenden Spaltes entsteht, mit Notwendigkeit, daß der Pachytänfaden durch Parallelkonjugation zustande gekommen sein muß.

Dazu kommt nun weiterhin, daß in vielen anderen Fällen, in denen die Parallelkonjugation nicht derart strikte bewiesen werden konnte, die analysierbaren Stadien genau so beschaffen sind, wie die entsprechenden Stadien in den Fällen, wo ein einwandfreier Nachweis der Parallelkonjugation möglich ist. Und wenn dies nicht nur für ein, sondern auch für mehrere Stadien, die über den ganzen Bereich der Konjugationsphase verteilt sind, gilt, dann darf man wohl mit Recht aus dieser Übereinstimmung den Schluß ziehen, daß auch in diesen problematischen Fällen eine Parallelkonjugation stattfindet.

Damit sind wir bei der Frage der Ubiquität der Parallelkonjugation angelangt. Die weitgehende Übereinstimmung, die gewisse Reduktionsstadien fast bei allen genau untersuchten Lebewesen aufweisen (vgl. die Abb. 136 bis 138, 142—150), kann zusammen mit dem Umstand, daß auch der einwandfreie Nachweis der Parallelkonjugation sowie die vorhin angeführten Wahrscheinlichkeitsbeweise an Vertretern der verschiedensten Organismengruppen geführt werden konnten, als Indizium dafür, daß die Parallelkonjugation wahrscheinlich der einzige Konjugationsmodus ist, in Anspruch genommen werden.

Allerdings nur dann, wenn ein anderer Konjugationsmodus in keinem Fall als erwiesen angesehen werden darf.

Da dies bekanntlich von den Anhängern der Metasyndese in Abrede gestellt wird, ja manche von ihnen¹⁾ behaupten, daß im Gegenteil bis jetzt nur das Vorkommen einer Metasyndese einwandfrei bewiesen sei, so ist es jetzt an der Zeit, das Beweismaterial der Gegenpartei einer Prüfung zu unterziehen²⁾. Eine ausführliche Diskussion auch nur der wichtigsten Angaben würde den verfügbaren Raum bei weitem überschreiten, und auch sonst dem hier befolgten Darstellungsprinzip zuwiderlaufen. Es kommt also nur eine summarische Kritik in Frage, wobei jedoch — um den Vorwurf der Ungerechtigkeit zu vermeiden — auf einzelne von den Anhängern der Metasyndese als besonders beweiskräftig bezeichnete Angaben näher eingegangen werden soll. Ein solches Vorgehen kann man wohl schwerlich als unfair bezeichnen, wofern es motiviert ist und von keinen unrichtigen Behauptungen Gebrauch macht.

Vorher muß aber noch hervorgehoben werden, daß man die Anhänger der Metasyndese in zwei Gruppen teilen kann; während die zu der einen Gruppe gehörigen Forscher³⁾ die vorhin angeführten Beweise für das Vorkommen der Parallelkonjugation gelten lassen und die Metasyndese nur auf bestimmte Fälle beschränkt wissen wollen, neigen die anderen⁴⁾ dazu, nur einige Fälle von Metasyndese als gesichert anzusehen und versuchen dementsprechend die den Angaben über Parasyndese zugrunde liegenden Tatsachen in ihrem Sinn umzudeuten oder ihnen zumindest jede Beweiskraft abzuspochen. Das Folgende ist also nicht promiscue auf die Vertreter beider Gruppen zu beziehen.

Von vornherein bestehen keinerlei Bedenken gegen die Annahme, daß die Gemini durch Metasyndese entstehen; um so weniger, als wir ja die Bildung von

1) Z. B. STIEVE 1920, 1922, WASSERMANN 1922.

2) Die von ihr gegen die hier als stichhaltig bezeichneten Beweise der Parallelkonjugation erhobenen Einwände sind größtenteils schon oben behandelt worden; einer von ihnen, der im Hinweis auf die tatsächlich in vielen Fällen fehlende Feststellung der Zahl der Chromosomen vor und nach der Konjugation besteht, kann für gewisse Fälle ebenfalls als erledigt gelten (S. 202, 222); außerdem wurde seitens der Anhänger der Metasyndese (meines Wissens) noch nie der Versuch gemacht, die durch v. GELEI, JANSSENS und WENRICH erbrachten Belege in Frage zu stellen.

3) Z. B. GATES, CLELAND.

4) Z. B. STIEVE, WASSERMANN.

Sammelchromosomen nicht anders, denn als eine metasyndetische Vereinigung ansehen können, bei der noch dazu — wie bei der Bildung der Gemini — eine bestimmte Affinität im Spiel sein muß (vgl. S. 269ff.). In der Erörterung der Frage nach der Entstehungsweise der Gemini darf uns jedoch dieser Umstand nicht präjudizieren.

Was nun die Befunde¹⁾, auf denen die Annahme einer Metasyndese in der Konjugationsphase fußt, anbelangt, so gilt für viele derselben zunächst, daß sie an Objekten erhoben wurden, für die²⁾ andere Forscher Parasyndese beschrieben (wenn auch meist nicht einwandfrei nachgewiesen) haben. Dieser Umstand allein beweist gewiß nichts gegen die Metasyndese, die Sachlage bekommt aber sofort ein anderes Gesicht, wenn man die Unterschiede zwischen den einander widersprechenden Darstellungen näher ins Auge faßt.

In vielen Fällen kann z. B. der kontinuierliche Übergang zwischen dem am Pachytänchromosom auftretenden „Primärspalt“ und dem „Strepsitängenspalt“ einwandfrei festgestellt werden. Entsteht nun aus dem Strepsitängeminus eine Kreuztetrade, so bereitet dies den Anhängern der Metasyndese weiter keine Schwierigkeiten, wohl aber der Gegenpartei, welche dabei den Nachweis zu führen hat, daß dabei ein Auseinanderklappen der Konjugationspartner stattfindet. Und dieser



Abb. 180. *Phrynotettix magnus* (Heuschrecke). Chromosomenpaar „A“ (aus Spermatocyten). Umwandlung des Pachytängeminus (a) in die Tetrade der ersten Reifungsteilung (i Metaphasestadium). Auseinanderklappen der „doppeltlängsgespaltenen“ Tetrade und divergente Aufspaltung am unteren Ende.

Vergrößerung ca. 2000fach. Nach WENRICH 1916 aus DEPDOLLA 1927

Nachweis gelingt in der Mehrzahl aller Fälle ohne Mühe (Abb. 178, 180, 181 u. Taf. II, 16—18). Umgekehrt aber konnte in keinem Fall ein kontinuierlicher Übergang zwischen Pachytängeminus und Kreuztetrade der Art, wie ihn die Abbildungen 174 b₁, c₁, veranschaulichen, nachgewiesen werden³⁾. In allen Fällen aber, wo so-

1) Und schließlich wäre noch eins zu bemerken; die Anhänger der Metasyndese berufen sich zum Teil auf Arbeiten, die 20 und mehr Jahre zurückliegen. Wenn auch dieser Umstand keineswegs zu bedeuten hat, daß die betreffenden Arbeiten ungenaue oder gar unrichtige Resultate enthalten, so ist es doch eine alte Erfahrungstatsache, daß eine Arbeit, bei deren Entstehen gewisse Eventualitäten nicht ins Auge gefaßt worden waren, gegen diese Eventualitäten so lange nichts beweist, als ihre Resultate nicht vollkommen eindeutig sind, da die Erwägung der betreffenden Eventualität möglicherweise den Autor selbst dazu veranlaßt hätte, eine andere Deutung in Betracht zu ziehen. Zudem beziehen sich viele dieser älteren Angaben auf Objekte (z. B. Heuschrecken [DAVIS, BRUNELLI], *Vicia* [FRASER], Amphibien [GRIGGS]), für die spätere Untersuchungen (MCCLUNG 1927, WENRICH, ROBERTSON 1916, SHARP 1914a, SAKAMURA 1920, JANSSENS) andere Resultate ergeben haben, und das beweist zumindest, daß die Verhältnisse nicht so ganz einfach sind. Auf diese älteren Angaben soll also ebenfalls nicht näher eingegangen werden.

2) Oft handelt es sich dabei zwar nicht um ein und dieselben Objekte, sondern um einander sehr naheliegende Formen, die sich in allen übrigen cytologischen Details kaum unterscheiden.

3) Daß für die Entscheidung dieser Alternative Stadien der Oogenese (in der ja die Chromosomen meist eine Zeitlang sich der Beobachtung entziehen) meistens ganz ungeeignet sind, ist fast selbstverständlich.

genannte doppeltgespaltene Tetraden vorkommen, da bleiben für die Anhänger der Metasyndese nur zwei Auswege übrig: entweder die Annahme eines Zusammenklappens (sog. Faltungstheorie) oder die Negierung einer richtigen Reduktion, d. h. der Trennung ganzer Chromosomen. Da dieser letzteren Annahme durch alles, was an einwandfreien Beweisen für das Stattfinden echter Reduktion und Rekombination von Chromosomen vorliegt, so gut wie ganz der Boden entzogen wird, so bleibt nur die Faltungstheorie übrig. Und eine derartige Faltung konnte ebenfalls nie auch nur einigermaßen glaubwürdig gemacht werden, im Gegenteil, in einer Reihe von Fällen kann man durch kontinuierliche Verfolgung der allmählichen Entwicklung der doppeltlängsgespaltene Tetrade den Nachweis führen, daß eine Faltung bestimmt nicht in Frage kommt (vgl. S. 226); besonders demonstrativ ist in dieser Hinsicht z. B. die bei Heuschrecken unschwer feststellbare Vierteligkeit der Pachytänchromosomen (Abb. 136 t, u). Verlegt man aber die Faltung in die Zygo- und Amphitänstadien, so wird der Unterschied zwischen Meta- und Parasyndese fast gleich null.



Abb. 181. *Drosera longifolia*. Veränderungen der Gemini vom Diplotänstadium (a—c) an bis zur Metaphase der ersten Reifungsteilung der Pollenmutterzelle (i). Auseinanderklappen der Konjugationspartner.

Nach ROSENBERG 1905 aus TISCHLER

Nun kennen wir aber eine Reihe von Organismen, bei denen kreuzförmige und doppeltlängsgespaltene Tetraden nebeneinander in die Reifungsteilung eintreten (z. B. Heuschrecken). Da nun eine Entstehung der doppeltlängsgespaltene Tetraden durch Faltung nicht in Frage kommt, so müßte man — vom Standpunkt der „Metasyndetiker“ aus — in den Fällen, wo das Auseinanderklappen der Kreuztetraden nicht nachgewiesen werden konnte, annehmen, daß die Kreuztetraden durch Meta-, die anderen Tetraden durch Parasyndese entstehen, eine Konsequenz, die wohl von jedermann als unannehmbar bezeichnet werden dürfte.

Als zwar nicht typisches, aber instruktives Beispiel der Schwierigkeiten, die sich aus der Annahme einer Metasyndese ergeben, seien einige Angaben STIEVES, die ich seiner Arbeit über die Spermatogenese des Grottenolms (1920) entnehme, näher besprochen, zumal da sie von einigen Anhängern der Metasyndese als beweiskräftig angesehen werden. STIEVE sieht den primären Längsspalt als Äquationsspalt an, gibt auch ausdrücklich an, daß die Metasyndese erst nach Beginn der strepsinematiscen Spaltung vor sich geht, und daß die endweise Vereinigung derart innig ist, daß die beiden Hälften des Strepsitängeminus als völlig einheitlich erscheinen, obwohl sie aus je zwei endweise vereinigten Chromosomenhälften bestehen. (Außerdem glaubt STIEVE nachgewiesen zu haben, daß stets je zwei ungleichlange Chromosomen miteinander konjugieren.) In der Anaphase der ersten Reifungsteilung trennen

sich nach STIEVE die Spaltheilften voneinander, in der zweiten Reifungsteilung werden die Konjugationspartner voneinander getrennt.

Nun geben aber fast sämtliche Forscher¹⁾, die sich mit der Reduktion anderer Urodelen (Salamander, *Triton*, *Amphiuma* usw.) beschäftigt haben, übereinstimmend an, daß schon in der Metaphase der ersten Reifungsteilung die Hälften jeder Tetrade einen Längsspalt aufweisen, daß somit die Tetraden dieser Urodelen nach unserer Terminologie als ursprünglich doppeltlängsgespaltene zu bezeichnen sind (vgl. Abb. 148 b und die alten Abbildungen FLEMMINGS [1887]). Und ein Vergleich der STIEVESchen Abbildungen mit denen der oben erwähnten Autoren ergibt, daß (in fast sämtlichen Details) der Verlauf der Reduktion aller (untersuchten) anderen Urodelen mit dem der Reduktion von *Proteus* weitgehend übereinzustimmen scheint. Es muß also zumindest auffällig erscheinen, daß die Konstitution der Tetraden bei *Proteus* so ganz anders sein soll als bei anderen Urodelen²⁾. Und seltsamerweise ignoriert STIEVE, der im übrigen die einschlägige Literatur weitgehend berücksichtigt und alle möglichen mit seiner Darstellung nicht im Einklang stehenden Befunde ausführlich diskutiert, diese Angaben über den sekundären Längsspalt vollständig.

Bezeichnend für die Art und Weise, in der STIEVE — nicht nur bei der Erörterung der Konjugationsfrage, sondern auch in anderen Fällen — die Ansichten der Gegenpartei zu widerlegen versucht, ist auch folgendes Zugeständnis, welches er in einer anderen Arbeit (1922, S. 526) an die Anhänger der Parasyndese macht: „Auch der linearen Anordnung³⁾ einzelner Chromatinklumpen, auf die MORGAN so großen Wert legt, kann ich keine allzu hohe Bedeutung beimessen, ich ersehe vielmehr aus den ganzen Abbildungen und Schilderungen, die WENRICH gibt, daß bei *Phrynotettix* keine parallele, sondern eine endweise Chromosomenkonjugation statthat, der jedoch eine Parallellagerung vorausgeht“⁴⁾. Daß WENRICH die Umwandlung der parallel gelagerten Chromosomen aus den Pachytänchromosomen⁵⁾ kontinuierlich verfolgen konnte, ohne dabei andere nennenswerte Umlagerungen der Chromosomen als die, welche auf S. 171 ff. beschrieben worden und aus Abb. 178 und 180 ersichtlich sind, festgestellt zu haben, davon ist keine Rede (l. c. S. 525: „Auf Einzelheiten der Befunde [von WENRICH B.] hier einzugehen, ist überflüssig“). Begrifflicher Weise, sonst könnte STIEVE nicht zu wiederholten Malen (l. c. S. 504, 523 ff., 583) behaupten, „daß die Parallelkonjugation bis heute noch niemals bewiesen ist“.

Auch in anderer Hinsicht gerät die Annahme einer Metasyndese mit den beobachteten Tatsachen in Widerspruch, wengleich dieser nicht so schwerwiegender Art ist, wie der soeben erörterte. In sehr vielen Arbeiten, in denen Metasyndese beschrieben wird, figuriert die Kontinuität des Spirems (im Lepto- und eventuell auch im Pachytänstadium), wenn auch nicht als eine *conditio sine qua non* der Metasyndese, so doch als ein wesentliches Glied der Beweisführung (vgl. Abb. 182 b). Da diese Kontinuität des Spirems bereits oben (vgl. S. 52) erörtert wurde, so braucht hier nur daran erinnert zu werden, daß sie in vielen Fällen zwar de facto im Präparat existiert, daß wir aber triftige Gründe zur Annahme haben, daß sie sehr oft (aber nicht immer, vgl. S. 53) als Artefakt zu beurteilen ist. Denn: wir wissen erstens, daß eine Verklebung durch Koagulation der Kerngrundsubstanz erzeugt werden kann, zweitens konnten in sehr vielen Fällen die freien Enden der Chromosomen schon in den allerfrühesten Prophasestadien nachgewiesen werden, und drittens ist ein Teil der Tatsachen, welche im Abschnitt VIII als Beweisstücke der morphogenetischen Kontinuität der Chromosomen ausführlich behandelt werden (S. 263 ff.), mit der Annahme einer Kontinuität eines Spirems vollkommen unverträglich. Seitens mancher Anhänger der Metasyndese wird darauf hingewiesen, daß ihre Vorstellung das vor der Parallelkonjugationshypothese voraus hat, daß sie nicht mit der Annahme des Vorhandenseins eines von der gewöhnlichen Prophase wesensverschiedenen Vorgangs operiert, sondern in der Konjugationsphase eine Prophase erblickt, die sich nur dadurch von der somatischen Prophase unterscheidet, daß sie erstens viel länger dauert

1) FLEMMING 1887, MEVES 1896, WILSON 1925, A. und K. E. SCHREINER 1906b, MCGREGOR, JANSSENS 1905 u. a. m.

2) Vergleicht man die Abbildungen STIEVES mit den entsprechenden anderer Autoren und mit wohl gelungenen Präparaten von Salamanderspermatocyten (die man sich leicht verschaffen kann), so drängt sich einem die Vermutung auf, daß wahrscheinlich die Fixierung bei STIEVES Objekt nicht so günstig ausgefallen ist, wie die des den anderen Angaben zugrundeliegenden Materials.

3) NB.: Schon diese Formulierung ist irreführend; denn es handelt sich bei den Befunden WENRICHS nicht um die lineare Anordnung schlechtweg, sondern um ihre Konstanz.

4) Von mir gesperrt.

5) Die STIEVE an einer anderen Stelle ganz generell als längsgespaltene endweise vereinigte Chromosomen bezeichnet; vgl. l. c. S. 504: „ich möchte dazu bemerken, daß die beiden angeblich parallelgelagerten Chromosomen nichts anderes sind als die beiden Spaltheilften zweier endweise miteinander vereinigten Kernschleifen, die jedoch nicht auseinander-rücken, sondern bei der ersten Reifungsteilung nebeneinander liegen bleiben.“

und daß zweitens in ihrem Verlauf das Spirem nicht in $2n$, sondern in n Chromosomen zerfällt¹⁾. Darauf wäre folgendes zu erwidern: Erstens ist doch allein das Vorhandensein des Bukettstadiums ein deutlicher Hinweis darauf, daß die Konjugationsphase eben doch keine „gewöhnliche“ und nur etwas abgeänderte Prophase darstellt. Zweitens aber beruht die soeben skizzierte Argumentation auf einer Selbsttäuschung, wie folgende Überlegung zeigt. Wenn die Gemini durch Zerfall eines kontinuierlichen Spirems entstehen, dann müssen in diesem je zwei homologe Chromosomen beisammenliegen, ja noch mehr als das: Alles was wir von der Konjugation solcher Chromosomen, deren Heteropolie irgendwie manifest ist, wissen, berechtigt zur Annahme, daß sich die Chromosomen nicht „irgendwie“ aneinanderlegen, sondern stets in derselben Weise, also sozusagen Kopf an Kopf. Dies führt aber, wenn man sich auf den Standpunkt der Faltungshypothese stellt, zur Annahme, daß die homologen Chromosomen eines kontinuierlichen Spirems ganz bestimmt zueinander orientiert sind. Nun wissen wir aber, daß in der somatischen Mitose die homologen Chromosomen zwar manchmal dicht nebeneinander liegen, aber keineswegs in allen Fällen; auch der Anhänger der Metasyndese kommt also um die Annahme, daß die homologen Chromosomen in der Konjugationsphase einander aufsuchen, nicht herum²⁾.

Die Annahme einer Metasyndese bei vorausgehender Kontinuität des Spirems³⁾ macht also keineswegs die Annahme einer mehr oder weniger komplizierten Umordnung der Chromosomen (die gelegentlich den Anhängern der Parasyndese als allzuweit hergeholt und phantastisch vorgeworfen wird) überflüssig, sondern verlegt sie nur vor die Konjugationsphase⁴⁾. Und wenn man sich das Verhalten der Chromosomen bei den Bastarden des *Drosera*-Typs vergegenwärtigt, dann sieht man, daß die Umordnungsvorgänge, welche bei Annahme der Kontinuität des Spirems unbedingt vorausgesetzt werden müssen, an Komplikationen alles übertreffen, was die Parallelkonjugationshypothese annimmt; es müßten nämlich in all diesen Fällen in dem einheitlichen Spiremfaden zunächst väterliche und mütterliche Chromosomen alternierend angeordnet sein (die nachher Gemini bilden), die überzähligen (asyndetischen) Chromosomen aber entweder zwischen diese Gemini eingeschaltet oder irgendwie anders angeordnet sein.

Eine ganze Reihe von Angaben⁵⁾ über Metasyndese fußt endlich auf der Untersuchung von Objekten, bei denen gewisse Stadien der Konjugationsphase, und gerade die, welche für die Entscheidung „Para- oder Metasyndese“ am wichtigsten sind, einer einwandfreien Analyse dadurch entzogen sind, daß sie gegen die Fixierung sehr empfindlich sind, d. h. zur synaptischen Verklumpung

1) „Im Gegensatz dazu (nämlich zur Parallelkonjugation B.) stellt die endweise Vereinigung eine Erscheinung dar, die wir in mehr oder weniger deutlicher Ausbildung im Stadium des Monospirems auch bei den somatischen Mitosen zahlreicher Objekte beobachten können, die sich bei der Reifung der Keimzellen nur in besonderer Weise abwickelt und die sinngemäße Verteilung der Chromosomen bei der Reduktion auf die reifen Geschlechtszellen verbürgt.“ (STIEVE 1920, S. 263/64.)

2) Merkwürdigerweise wird in manchen Arbeiten, in denen Metasyndese beschrieben wird, das Fehlen einer paarigen Anordnung der homologen Chromosomen in der somatischen Mitose (S. 191) mit einer gewissen Emphase konstatiert.

Die Gleichsetzung der somatischen mit der heterotypischen Prophase wird vielfach (z. B. von DIGBY 1919) auch mit dem Hinweis darauf begründet, daß bei manchen Organismen (speziell Pflanzen) auch die somatische Prophase nach den Angaben einiger Forscher (LUNDGARDH, SCHUSTOW u. a. m.) durch ein typisches Diplotänstadium eingeleitet wird. Es sollen also in diesen Fällen die bereits in der Interkinese voneinander gesonderten Spaltheilften jedes Chromosoms zunächst deutlich getrennt sichtbar werden, um sich erst im weiteren Verlauf der Prophase miteinander zu vereinigen. Nach einem eingehenden Vergleich der verschiedenen Abbildungen, welche diese Angaben illustrieren, und nach eigenen (unveröffentlichten) Untersuchungen über die Kernteilung von *Allium cepa* (einem der Objekte, für die diese „Dualität“ der jungen Chromosomen beschrieben worden ist) steht es für mich außer Frage, daß diese Dualität durch ein Fixierungsartefakt, d. h. durch eine Erweiterung des Abstandes zwischen den Chromosomenspaltheilften, vorgetäuscht wird. Eine weitere Begründung dieser Behauptung kann an dieser Stelle nicht gegeben werden (vgl. Abb. 17 und 41).

3) Dieser Zusatz ist nötig, weil manche Anhänger der Metasyndese annehmen, daß die Konjugation erst nach dem Zerfall des Spirems stattfindet.

4) Natürlich nur dann, wenn sie die Individualitätserhaltung der Chromosomen anerkennt, doch hat, wenn man dies nicht tut, die ganze Frage „Para- oder Metasyndese“ keinen Sinn.

5) Z. B. FARMER und Mitarbeiter; DIGBY, NOTHNAGEL, R. R. GATES, GATES & REES, CLELAND, NAKAHARA, YOCOM.

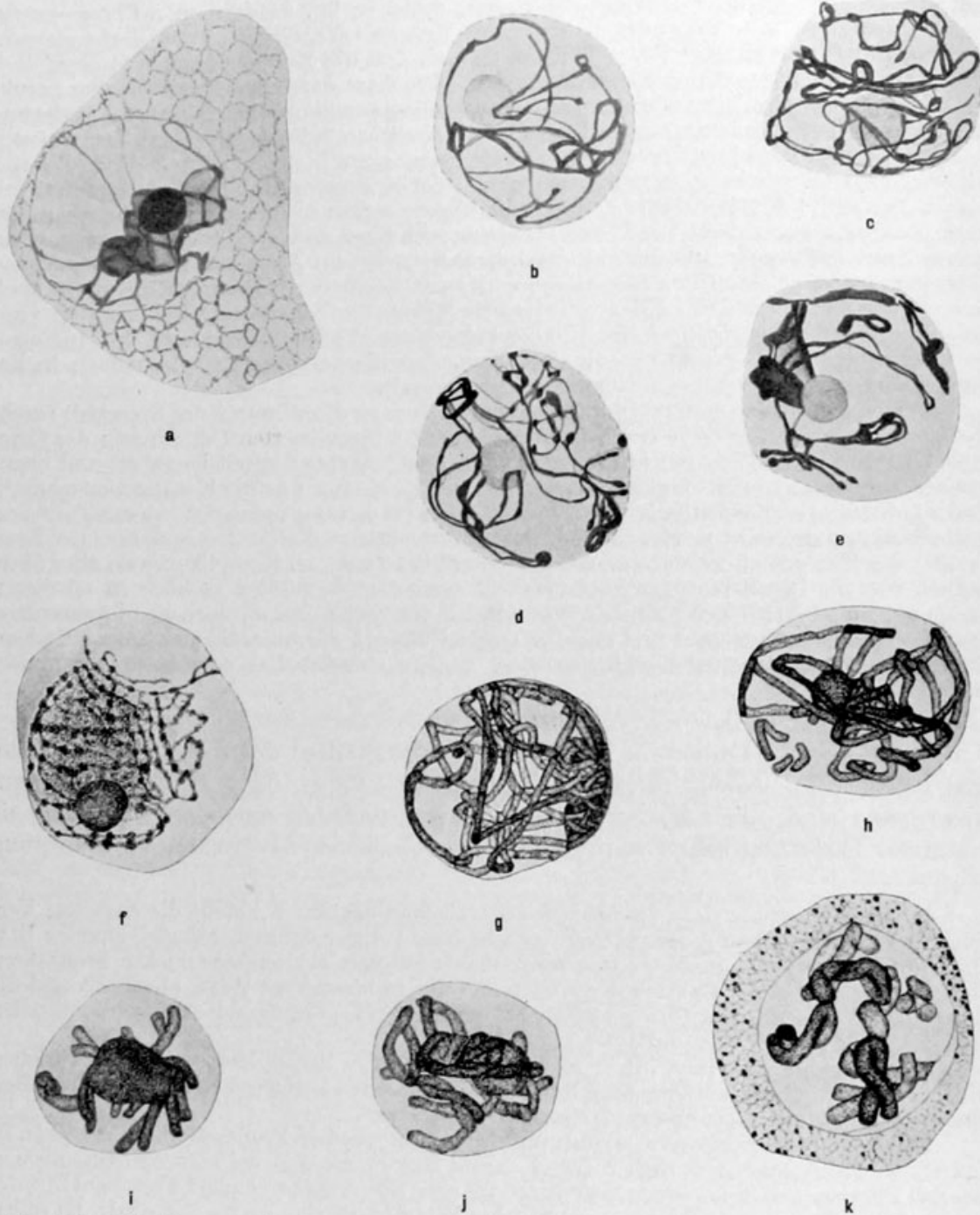


Abb. 182. Stadien aus der Konjugationsphase der Pollenmutterzellen von *Lactuca sativa* (Composite) (a—e) und *Allium tricoccum* (Liliaceae) (f—k). Diese Figuren werden von ihren Autoren als Belege ihrer Annahme, daß die Chromosomenkonjugation in diesen Fällen metasyndetisch ist, angesehen.

a und k: ganze Pollenmutterzellen, alle anderen Figuren: Kerne. a Ende der „Synapsis“ (wahrscheinlich: frühes Pachytän). b Pachytänstadium (nach GATES & REES: nahezu kontinuierliches Spirem). c, d „Faltung“ der mit ihren Enden vereinigten Chromosomen. e Diplotänstadium. „Segmentierung“ des Spirems. f Zygotänstadium (synaptisch); nach NOTHNAGELS Deutung: Vereinigung der Tochterspireme*). g Frühes Pachytän. h Pachytänstadium „Faltung“ (sog. „second contraction“). i Diplotänstadium (second contraction), freie Enden von Geminis ragen aus den Chromosomenklumpen heraus. j Übergang zur Diakinese. k Mittlere Diakinese.

a—e 2250fach, f ca. 1700fach, g—k ca. 1300fach vergrößert.

a—e Nach GATES & REES 1921, f—h nach NOTHNAGEL 1916

*) N. nimmt an, daß sich die Chromosomen in der Telophase der vorhergegangenen Kernteilung gespalten haben und daß dieser Spalt in der Interphase nicht nur erhalten geblieben, sondern sogar erweitert worden ist.

neigen (Abb. 182). Wenn aber weder das, was sich bei dem Übergang vom Lep- totän- zum Pachytänstadium an den Chromosomen abspielt, noch das Verhältnis zwischen primärem Längsspalt und Strepsitänspalt mit Sicherheit klargestellt werden kann, dann bleibt natürlich der Phantasie bei der Deutung der unklaren Stadien ein weiter Spielraum¹⁾. Und daß in diesen Fällen das Aussehen der Gemini auf späten Reduktionsstadien, in denen die (nach unserer Deutung auseinandergelappten) Gemini aus endweise vereinigten Chromosomen zusammengesetzt erscheinen, die Deutung der vorausgehenden unklaren Stadien in hohem Maße beeinflußt, ist ohne weiteres verständlich.

Man kann es als durchaus symptomatisch für eine ganze Reihe von Angaben dieser Art ansehen, daß sie sich auf die Reduktion der Pollen- und Embryosackmutterzellen von Blütenpflanzen, also Objekten, deren Fixierungsstabilität notorisch ist, beziehen.

Der Faltungshypothese, die zur Erklärung der bei vielen Pflanzen in der Diakinese feststellbaren Parallellagerung der Konjugationspartner, wie wir oben sahen, unbedingt herangezogen werden muß, liegen ebenfalls zu allermeist Beobachtungen an Objekten, bei denen eine synaptische Verklumpung auftritt, zugrunde. Und die als Belege für die Richtigkeit der Faltungshypothese abgebildeten Stadien, in denen sich aus dem „synaptischen“ Knäuel einzelne „loops“ (wie in der angloamerikanischen Literatur die angeblich in Faltung begriffenen Chromosomenpaare heißen) entwirren, machen durchweg keinen sehr vertrauenerweckenden Eindruck, wenn man die Eventualität einer Artefaktbildung ganz unbefangen in Erwägung zieht (Abb. 182 c, d, e)²⁾. Außerdem konnten bei tierischen Objekten niemals Konfigurationen der Chromosomen, die im Sinne der Faltungshypothese gedeutet werden könnten, beobachtet werden.

Das Fixierungsartefakt stellt aber erst eine der Fehlerquellen, die bei Beurteilung der Befunde, aus denen eine Metasyndese abgeleitet wird, in Betracht zu ziehen sind, dar. Als weitere wären zu nennen: 1. das — wie neuere Untersuchungen³⁾ gezeigt haben — weit verbreitete Vorkommen von Einschnürungen, die an bestimmten Stellen der Chromosomen auftreten und wohl sicher in manchen Fällen⁴⁾ als „Querkerben“ beschrieben worden sind und in manchen Arbeiten die Rolle eines wichtigen Indiziums einer stattgefundenen Metasyndese spielten. 2. eine in manchen Fällen eventuell in Betracht kommende vorübergehende Lösung der Konjugation (vgl. S. 193), der eine Wiedervereinigung der homologen Chromosomen folgt, die dann tatsächlich manchmal nicht nur als Metasyndese imponieren, sondern wirklich eine solche sein mag⁵⁾.

Und zu all dem kommt noch die subjektive Fehlerquelle: der Beobachtungsfehler. Es wurde schon mehrmals darauf hingewiesen, daß bei cytologischen Untersuchungen immer mit Beobachtungsfehlern zu rechnen ist, und

1) Ich bitte dies nicht als leichtfertige Beschuldigung aufzufassen; wo immer Verhältnisse irgendwelcher Art nicht durch direkte Beobachtung eindeutig erfaßt werden können, da muß die Phantasie eingreifen, wenn man nicht auf jegliche Interpretation verzichten will.

2) In derselben Weise möchte ich den negativen Ausfall der von WASSERMANN (1922) vorgenommenen Nachprüfung der SCHREINERSchen Befunde an *Tomopteris* erklären, die zu dem Resultat führen, daß die vom Ehepaar SCHREINER gegebene Schilderung der Parallelkonjugation unrichtig ist und daß andererseits eine Metasyndese zwar nicht bewiesen werden konnte, aber mit allen beobachteten Vorgängen gut im Einklang stehen würde. Ein Vergleich seiner Abbildungen mit den des Ehepaars SCHREINER ergibt, daß entweder A. u. E. K. SCHREINER in unverantwortlicher Weise schematisiert haben müssen, oder daß WASSERMANNs Präparate nicht so gut fixiert waren, wie die des Ehepaars SCHREINER.

3) Vgl. S. 68, 72.

4) Z. B. bei Copepoden und Nematoden (vgl. KORNHAUSER, WALTON).

5) Außerdem handelt es sich dabei sehr oft um nahezu kugelförmige Chromosomen; in diesem Fall ist natürlich eine Entscheidung, ob Para- oder Metasyndese stattfindet, unmöglich.

das gilt erst recht für die Untersuchung der Chromosomenkonjugation, wo die hier so schwierige Feststellung der Chromosomenzahl oft die Hauptrolle spielt. Absichtlich mußte bisher diese Fehlerquelle aus dem Spiel bleiben, weil ihre Betonung angesichts des summarischen Charakters der Kritik nur zu leicht (und mit Recht) als leichtfertiges Argument wirken könnte; sie sei daher nur — aber mit allem Nachdruck — der Erwägung anheimgestellt.

Auf die eine oder andere der erwähnten Fehlerquellen dürfte wohl die überwiegende Mehrzahl aller Angaben über metasyndetische Konjugation zurückzuführen sein. Es gibt wohl einige Fälle, in denen vorderhand derartige Einwände nicht erhoben werden können und die Metasyndese scheinbar einwandfrei fest-

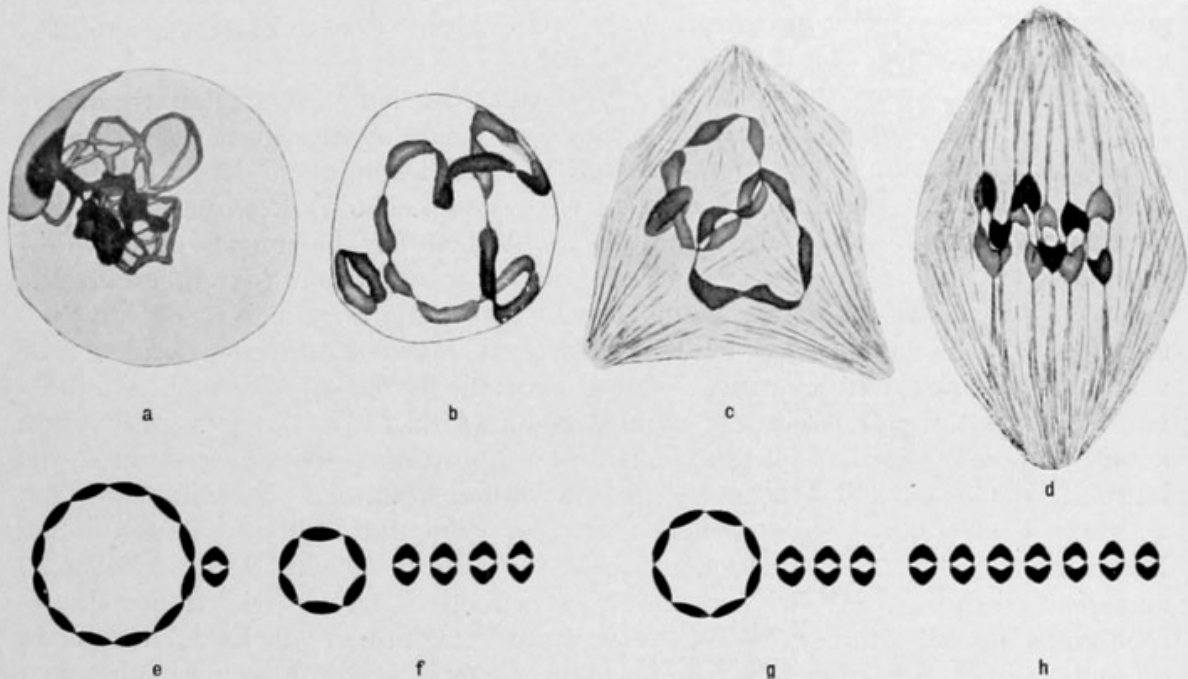


Abb. 183. Vereinigung der konjugierenden Chromosomen zu Ringkomplexen bei verschiedenen *Oenothera*-Arten (Pollenmutterzellen).

a—d *Oenothera franciscana suljurea* ($n = 7$). a Frühes Pachytänstadium (synaptyisch). b Frühe Diakinese; ein Doppelring und ein zwölfteiliger Ring. c Übergang zur Metaphase der ersten Reifungsteilung; Doppel- und Zwölferring. (Die Mehrpoligkeit der Spindel ist vermutlich ein Artefakt*). d Metaphase der ersten Reifungsteilung; Zickzackanordnung der Chromosomen; je zwei nebeneinanderliegende Chromosomen gehen an zwei verschiedene Pole. e Schema der Ringbildung bei *Oe. Lamarckiana*. f Desgl. bei *Oe. rubrinervis*, g *Oe. rubricalyx*, h *Oe. blandina* und *Oe. deserens*.

a—d 2100fach vergrößert. Nach CLELAND 1924 (a—d) und 1925 (e—h)

*) Vgl. S. 80 und DÉVISÉ 1922.

gestellt erscheint (z. B. *Zoogonus mirus* [WASSERMANN 1913]), und andere, in denen das Endresultat der Konjugation zunächst kaum anders als durch Metasyndese zustande gekommen gedacht werden kann.

Letzteres gilt für die Reduktionsvorgänge mancher *Oenothera*-Arten, wo in der Diakinese alle Chromosomen zu einem oder mehreren Ringen vereinigt sind, deren Zahl nach den Angaben verschiedener Forscher konstant sein kann (Abb. 183)¹⁾.

Als endgültig nachgewiesen kann jedoch die Metasyndese in keinem dieser Fälle gelten; die zuerst genannten Angaben liegen vorderhand in zu geringer

1) Vgl. BOEDIJN 1924, CLELAND 1922 bis 1926, DAVIS 1909 bis 1911, GATES & THOMAS, McAVOY 1913, GEERTS, GATES 1908, HÅKANSSON 1926, LUTZ, OEHLKERS 1926, SCHWEMMLE 1924 und 1927, SHEFFIELD 1927.

Zahl vor und haben bis jetzt keine Bestätigung gefunden, so daß Beobachtungsfehler nicht völlig außer Frage stehen; was aber die eigenartigen Chromosomenkonfigurationen der *Oenotheren*¹⁾ anbelangt, so können sie, so suggestiv sie auch für das Vorkommen einer Metasyndese sprechen, doch auch auf andere Weise entstanden gedacht werden, nämlich durch Parasyndese, wie KIHARA (1927) in durchaus plausibler Weise folgendermaßen gezeigt hat.

Bei *Rumex acetosella* (dies ist, nebenbei bemerkt, eine der wenigen Blütenpflanzen, bei der ein typisches Bukettstadium hat nachgewiesen werden können, vgl. S. 181) zeichnen sich sechs Chromosomen (des diploiden Bestandes) durch besondere Größe aus; sind daher auch in der Konjugationsphase leicht von den anderen Chromosomen zu unterscheiden. Im Strepsitänstadium treten nun die

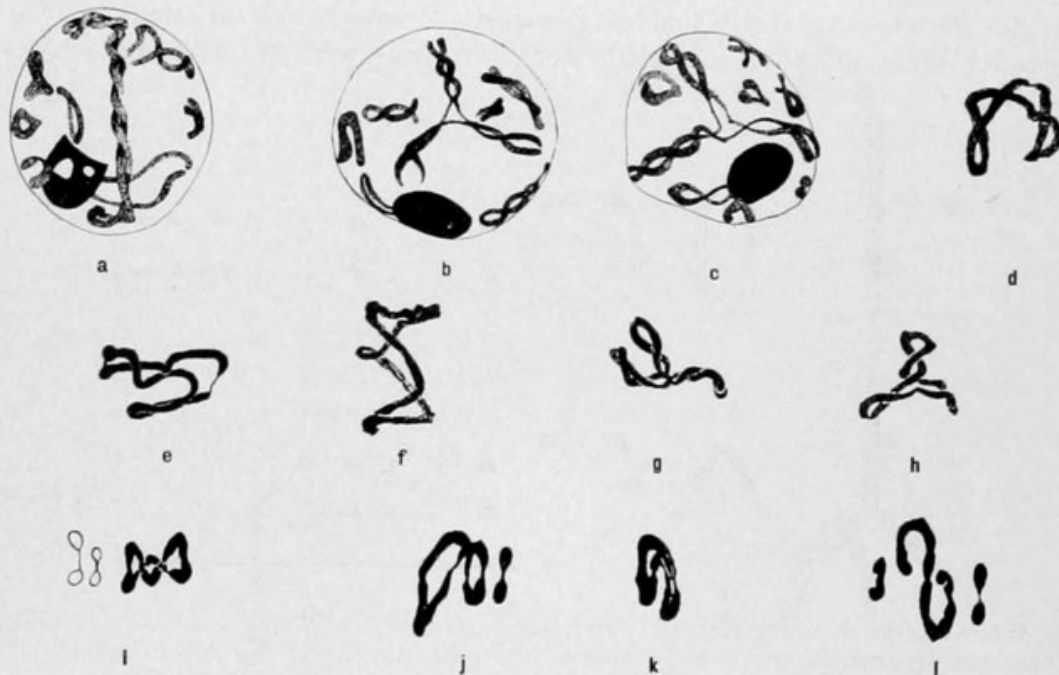


Abb. 184. *Rumex acetosella*, Pollenreifung. Vereinigung von drei bestimmten Chromosomenpaaren zu sechsteiligen Ringen.

a Doppelkette (die drei parallelkonjugierten Paare in einer Linie angeordnet; vgl. Abb. 185); Strepsitänstadium. b, c Kleeblattanordnung der drei Paare (vgl. Abb. 185, untere Reihe); Strepsitänstadium. d—j Doppelketten; Diakinesestadium. g, h Kleeblattgruppen; Diakinese. i—l Verschiedene Einstellungstypen der Ringe in die Spindel der ersten Reifungsteilung (vgl. Abb. 187); außer den Ringen sind auch noch einzelne Gemini gezeichnet, die die Lage der Spindelachse kenntlich machen. i Typus I. j, k Typus II. l Typus III (vgl. Abb. 185).

a—c 2500fach, d—e 2000fach vergrößert. Nach KIHARA 1927

von diesen sechs Chromosomen gebildeten drei Gemini sehr oft entweder zu einer Kette oder zu einem „kleeblatt“förmigen Aggregat vereinigt auf (Abb. 184). In der Diakinese wandeln sich sowohl die dreigliederigen Ketten, wie auch die Kleeblattgruppen in sechsgliedrige Ringe um, deren Verhalten während der Anaphase der ersten Reifungsteilung auf Abb. 185 dargestellt ist. Da nun diese drei Gemini nicht in allen Pollenmutterzellen zu solchen Komplexen vereinigt sind, vielmehr manchmal völlig voneinander getrennt in die Reifungsteilung eintreten können, so erscheint die Annahme KIHARAS, daß die Bildung dieser Dreiergruppen auf einer sekundären „endweisen“ Vereinigung längskonjugierten

1) Zudem sind — nach der Abbildung der betreffenden Autoren zu urteilen (vgl. Abb. 183a) — die *Oenotherapollenmutterzellen* offenbar sehr fixierungslabile Objekte, so daß ein genaues Verfolgen der Entstehung der Ringe noch nicht möglich gewesen ist.

Chromosomen (also auf eine Art Sammelchromosombildung) beruht, durchaus plausibel. KIHARAS Beobachtungen machen es auch wahrscheinlich, daß die Umwandlung der Pachytänchromosomen in die strepsinematischen Gemini bei *Rumex acetosella* in derselben Weise vor sich geht, wie etwa bei Heuschrecken (vgl. Abb. 143 c—f, 145 f). Es braucht wohl nicht ausführlich auseinandergesetzt zu werden, daß und wie die Entstehung der mehrgliedrigeren Ringe, die bei der Reifungsteilung mancher *Oenothera*-Arten auftreten, ebenfalls auf eine sekundäre „metasyndetische“ Vereinigung parallelkonjugierter Chromosomen (die dann im Ring natürlich auseinanderklappen) zurückgeführt werden kann (vgl. Abb. 186). Auch das von CLELAND u. a. beschriebene und zunächst so befremdliche „alternative“ Auseinanderweichen der nebeneinanderliegenden homologen Chromosomen (Abb. 183 d) wird nunmehr einigermaßen¹⁾ verständlich. Allerdings kann man die Entstehung der Kleeblattgruppen — wenn auch in nicht sehr überzeugender Weise — auch mit Hilfe der Faltungshypothese erklären, schwerlich

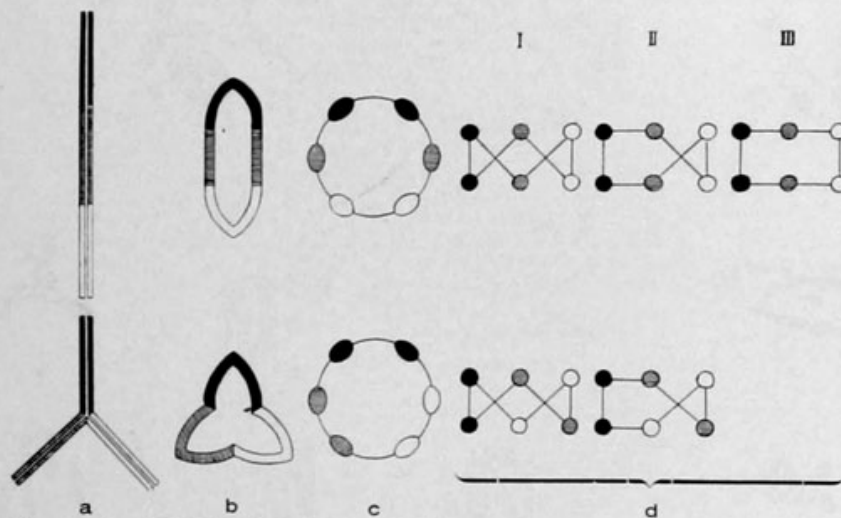


Abb. 185. Schema der Ringbildung in der Pollenreifung von *Rumex acetosella*; von den drei Chromosomenpaaren ist eines weiß, das zweite schraffiert, das dritte schwarz gezeichnet. Obere Reihe: Doppelkette, untere: Kleeblattgruppe. a: Diplotän, b frühe, c späte Diakinese, d: Metaphase der ersten Reifungsteilung. Die römischen Ziffern bezeichnen die drei Typen der Einstellung in die Spindel der ersten Reifungsteilung.

Nach KIHARA 1927

aber die Entstehung der dreigliedrigeren Ketten; man müßte dazu schon ein Aufgeben der zwischen den Chromosomen vor der Faltung bestehenden Bindungen und Bildung neuer annehmen²⁾).

Ist es somit zwar nicht bewiesen, daß die eigenartigen Chromosomenringe der *Oenothera* durch Parallelkonjugation entstanden sind, so läßt sich noch viel weniger aus diesen aberranten Fällen Kapital für die Metasyndese schlagen, da KIHARAS Deutung mindestens ebenso plausibel ist, wie die Annahme einer Metasyndese ab origine. Noch suggestiver als die *Oenothera*-Ringe sprechen manche Drillingstypen von *Datura* (vgl. Abb. 163 a, dritte Reihe, unterste Abb.) für eine stattgefundene Metasyndese; doch ist die Entstehung dieser Drillinge

1) Nur einigermaßen, d. h. es ist zu verstehen, weshalb nebeneinanderliegende Chromosomen nach verschiedenen Seiten auseinanderweichen, sofern es sich um homologe Chromosomen (also um einen auseinandergeklappten Geminus) handelt; unverständlich bleibt nach wie vor, weshalb auch nicht homologe Chromosomen, die nebeneinanderliegen, nach verschiedenen Spindelpolen gehen; doch ist es noch die Frage, ob dies wirklich stets der Fall ist.

2) Diese Möglichkeit zieht KIHARA nicht in Betracht, wenn er die Ableitung der Ringe aus Kleeblattgruppen, die von der Annahme einer stattgehabten Metasyndese ausgeht, für unmöglich erklärt; sie ist aber auch kaum ernsthaft in Erwägung zu ziehen.

erstens noch nie genauer verfolgt worden und kann zweitens sehr wohl auf ähnliche Weise erklärt werden, wie die *Oenothera*-Ringe.

Endlich wäre gegen die Annahme einer weiteren Verbreitung der Metasyndese noch eines anzuführen: die mangelnde Übereinstimmung zwischen den Angaben der verschiedenen Anhänger der Metasyndese. Sie alle stimmen nur darin überein, daß sie eine endweise Vereinigung behaupten, aber über die Art und Weise, in der dieser Vorgang sich abspielen soll, darüber gehen die Ansichten

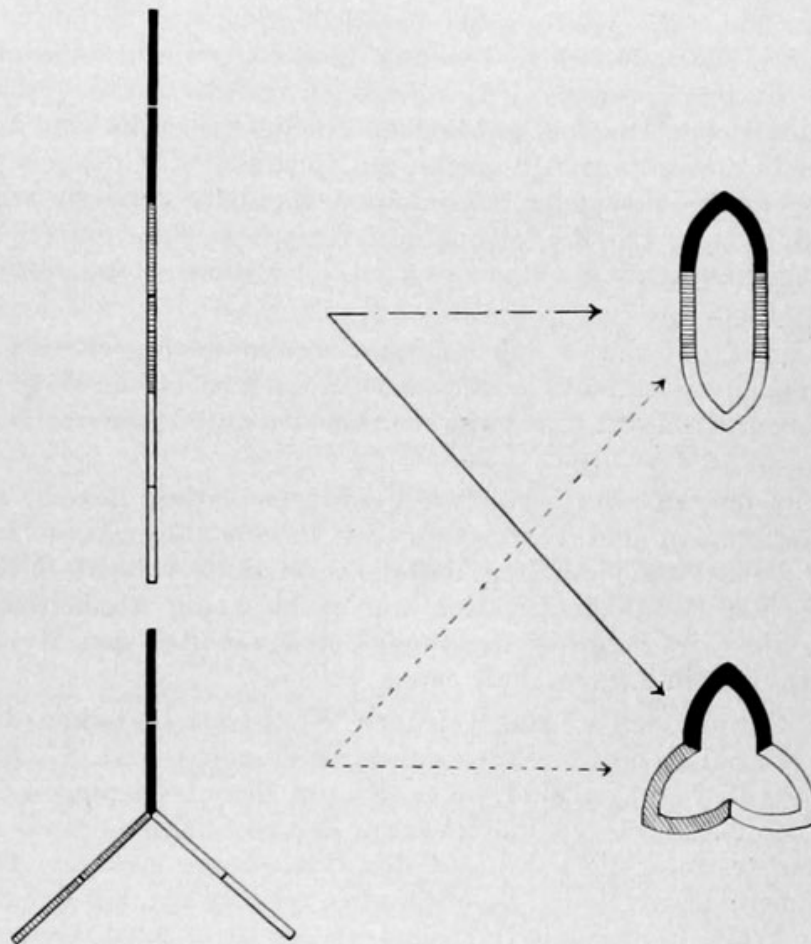


Abb. 186. Schema der Ringbildung bei *Rumex acetosella*, welches auf der Annahme, daß die Chromosomen metasyndetisch gepaart sind, basiert. Oben Doppelkette, unten Kleeblatt. Links spätes Pachytänstadium, rechts Diakinese. Die ausgezogene Linie bedeutet, daß der bezeichnete Ring aus der Konstellation, von der die Linie ausgeht, ohne weiteres entstanden gedacht werden kann; die gestrichelte Linie, daß eine Ableitung gar nicht oder nur unter Zuhilfenahme unwahrscheinlicher Annahmen möglich ist; die Punkt-Strichlinie, daß die Ableitung nur unter der Annahme, daß die drei Chromosomenpaare auch untereinander homolog sind, möglich ist.

Nach KIHARA 1927

der einzelnen Autoren sehr auseinander. An sich hätten diese Differenzen (so weit es sich nicht um ein und dasselbe Objekt handelt) gewiß nichts zu bedeuten, wenn ihr nicht auf der anderen Seite eine fast vollkommene Übereinstimmung zwischen allen Angaben der Anhänger der Parallelkonjugation gegenüberstehen würde (die man ja, wenn man durchaus will, darauf zurückführen kann, daß die betreffenden Autoren völlig unter dem Bann der „genetischen Postulate“ gestanden haben; eine Annahme, die schlechterdings nie widerlegt werden kann). Es liegt gewiß nahe, die verschiedenen Versionen über den Verlauf der Meta-

syndese, welche man aus der hierhergehörigen Literatur herauslesen kann, zu den obengenannten Fehlerquellen in Beziehung zu setzen.

Die Frage nach dem Konjugationsmodus läßt sich also etwa folgendermaßen beantworten: Das Stattfinden einer Parallelkonjugation ist in manchen Fällen und bei Vertretern der verschiedensten Organismengruppen völlig einwandfrei nachgewiesen worden, und in vielen anderen Fällen sprechen gewichtige Indizien dafür, daß auch hier die Paarung als Parallelkonjugation verläuft. Das Vorkommen einer metasyndetischen Paarung homologer¹⁾ Chromosomen konnte bis jetzt nicht nachgewiesen werden, wenngleich manche Befunde die Annahme einer metasyndetischen Paarung nahelegen. Nachgewiesen ist eine Metasyndese nur in Fällen, in denen zwar Affinitäten im Spiel sind²⁾, wo es sich aber nicht um eine typische reduktionelle Konjugation handelt, sondern um Sammelchromosomenbildung. Ob die sogenannte verspätete Paarung (S. 193) ebenfalls als Parallelkonjugation aufzufassen ist oder nicht, kann vorläufig nicht entschieden werden.

Der Annahme, daß der Parallelkonjugation eine noch größere Verbreitung, als bis jetzt nachgewiesen, zukommt, steht demnach nichts im Wege; die Frage, ob wir in ihr den einzigen Konjugationsmodus erblicken dürfen, ist jedoch vorderhand offen zu lassen.

Vor der im letzten Satz berührten Verallgemeinerung dessen, was wir bis jetzt über Vorkommen und Verbreitung der Parallelkonjugation wissen, wird uns nicht nur die Tatsache abhalten, daß die sogenannte verspätete Konjugation mit der typischen Parallelkonjugation nur recht wenig Ähnlichkeit aufweist, sondern auch die Erwägung des Umstandes, daß wir über den Mechanismus der Konjugation in keinem Fall etwas wissen.

Daß die Chromosomen in den frühen Konjugationsstadien Bewegungen ausführen, darf wohl als einigermaßen sichergestellt gelten (vgl. S. 223). Welcher Art jedoch diese Bewegungen sind, ob es sich um Eigenbewegungen oder passive Bewegungen handelt, darüber können wir zur Zeit nicht einmal etwas mutmaßen. Daß die offenbar unter dem Einfluß des Centrosoms stehende Orientierung der Chromosomen, die wir in den Bukettstadien beobachten, mit der Konjugation in irgendeiner Weise funktionell verknüpft ist, erscheint wohl recht wahrscheinlich; doch bringt uns diese Feststellung nicht weiter. Um so weniger, als sich die gegenseitigen Affinitäten der homologen Chromosomen nicht nur in der Konjugationsphase manifestieren, sondern auch außerhalb derselben, nämlich in dem schon öfters erwähnten Beisammenliegen der homologen Chromosomen in der Äquatorialplatte. Denn es ist ja in vielen Fällen nachgewiesen worden, daß nach der Karyogamie die beiden vom Sperma- resp. Eikern gelieferten haploiden Chromosomengarnituren zunächst zu zwei getrennten Gruppen angeordnet sind und sich erst allmählich vermengen³⁾. Wenn also in den späteren somatischen⁴⁾ Teilungen die homologen Chromosomen paarweise nebeneinanderliegen, so müssen sie einander aufgesucht haben.

1) Metasyndetische Vereinigung nichthomologer Chromosomen = Sammelchromosomenbildung.

2) Vgl. S. 271.

3) Besonders deutlich ist dies in den frühen Furchungsteilungen des Bastards *Fundulus* × *Menidia* zu sehen (Abb. 206).

4) METZ (1916a) konnte nachweisen, daß bei manchen Fliegen diese Art von Paarung schon auf frühen Furchungsstadien vollzogen wird.

Es ist möglich¹⁾, daß auch diese Art von Paarung sich in der Prophase vollzieht, doch wissen wir über diese Erscheinung noch viel weniger, wie über die „reduktionelle“ Paarung. Die verschiedentlich ventilerte Frage nach dem Wesen der zwischen den homologen Chromosomen bestehenden „Affinität“ bedarf an dieser Stelle keiner Erörterung; besser gesagt, sie ist noch nicht reif dafür, da eine solche Erörterung über ganz vage Mutmaßungen nicht hinausgehen könnte.

Über die Vorgänge, die sich an den Chromosomen nach ihrer Paarung abspielen, ist schon oben das Wichtigste gesagt worden; es sei nur wiederholt, daß bis jetzt nur eine (für jede Prophase typische) Verkürzung und Verdickung, sowie eine zeitweilige oder dauernde Lockerung des Verbandes, sowohl zwischen den Konjugationspartnern, wie auch zwischen ihren Spaltheilften nachweisbar gewesen ist.

Von einem anderen Vorgang, der von manchen Autoren in die Konjugationsphase verlegt wird, nämlich von der Chiasmotypie, soll erst weiter unten die Rede sein. Hier sei nur noch bemerkt, daß die von manchen Autoren²⁾ geäußerte Annahme einer Verschmelzung der konjugierten Chromosomen zu einheitlichen Mixo-Chromosomen (die dann durch eine „echte“ doppelte Spaltung wieder in Tetraden zerfallen) uns heute recht unwahrscheinlich vorkommen muß. Erstens sind die Stützen dieser Annahme höchst fragwürdiger Natur, da sie in nichts anderem bestehen, als der scheinbaren Einheitlichkeit der Pachytänchromosomen (die natürlich durch Fixierungs- und Färbungsartefakte sehr leicht vorgetäuscht werden kann)³⁾, und zweitens spricht das Verhalten heteromorpher Gemini⁴⁾ deutlich genug gegen die Annahme einer völligen Verschmelzung der Konjugationspartner.

c) Reduktionsteilung

Daß bei der Reduktionsteilung statt Chromosomenspaltheilften ganze und zwar in der Regel homologe Chromosomen verteilt werden, ist schon in der Einleitung gesagt worden und geht auch aus der vorangegangenen Diskussion der Konjugationsfrage hervor. Nur zwei Seiten des eigentlichen Reduktionsvorgangs bedürfen noch eingehender Erörterung. Erstens die Frage, in welcher der beiden Reifungsteilungen die Reduktion stattfindet; zweitens die Frage, ob bei der Reduktion die einzelnen Chromosomen der beiden haploiden Sätze in zufallsmäßigen Kombinationen aufgeteilt werden, also so daß jede der durch die Reduktionsteilung „produzierten“ haploiden Garnituren zwar nur ein Chromosom jedes homologen Paares enthält, dabei aber aus einer beliebigen Kombination von Chromosomen väterlicher und mütterlicher Provenienz besteht.

Während die Tragweite der Antwort, welche wir auf diese letztere Frage geben müssen, ohne weiteres einleuchtet (freie Kombination der Erbanlagen!), hat das Interesse⁵⁾ an der ersten Frage heute stark nachgelassen, wohl auch des-

1) Und nicht unwahrscheinlich, da die homologen Chromosomen in den Prophasen der somatischen Mitose mancher Fliegen (z. B. *Drosophila*) stets enger beisammenliegen, als in den Metaphasen (vgl. S. 209).

2) VEJDOVSKY (1907, 1912), BONNEVIE (1906, 1908, 1911), WINIWARTER & SAINMONT (1909).

3) Es sei hier auch daran erinnert, daß sehr oft (z. B. bei Heuschrecken) der im Strepitänstadium deutlich sichtbare Äquationsspalt an der Tetrade des Metaphasestadiums nicht nachweisbar ist.

4) Um nicht das Beweismaterial der Chromosomentheorie der Vererbung ins Feld zu führen.

5) Das in der „prämenelistischen“ Periode der Cytologie sehr rege war.

halb, weil die genetischen Konsequenzen, die mit ihr verknüpft sind, nur an den Nachkommen isolierter Tetraden nachgeprüft werden können¹⁾.

Naturgemäß kann die Entscheidung, ob die erste oder die zweite Teilung die Reduktion „bewerkstelligt“, nur dann mit Sicherheit gefällt werden, wenn man noch in der Metaphase der ersten Teilung den Konjugationsspalt vom

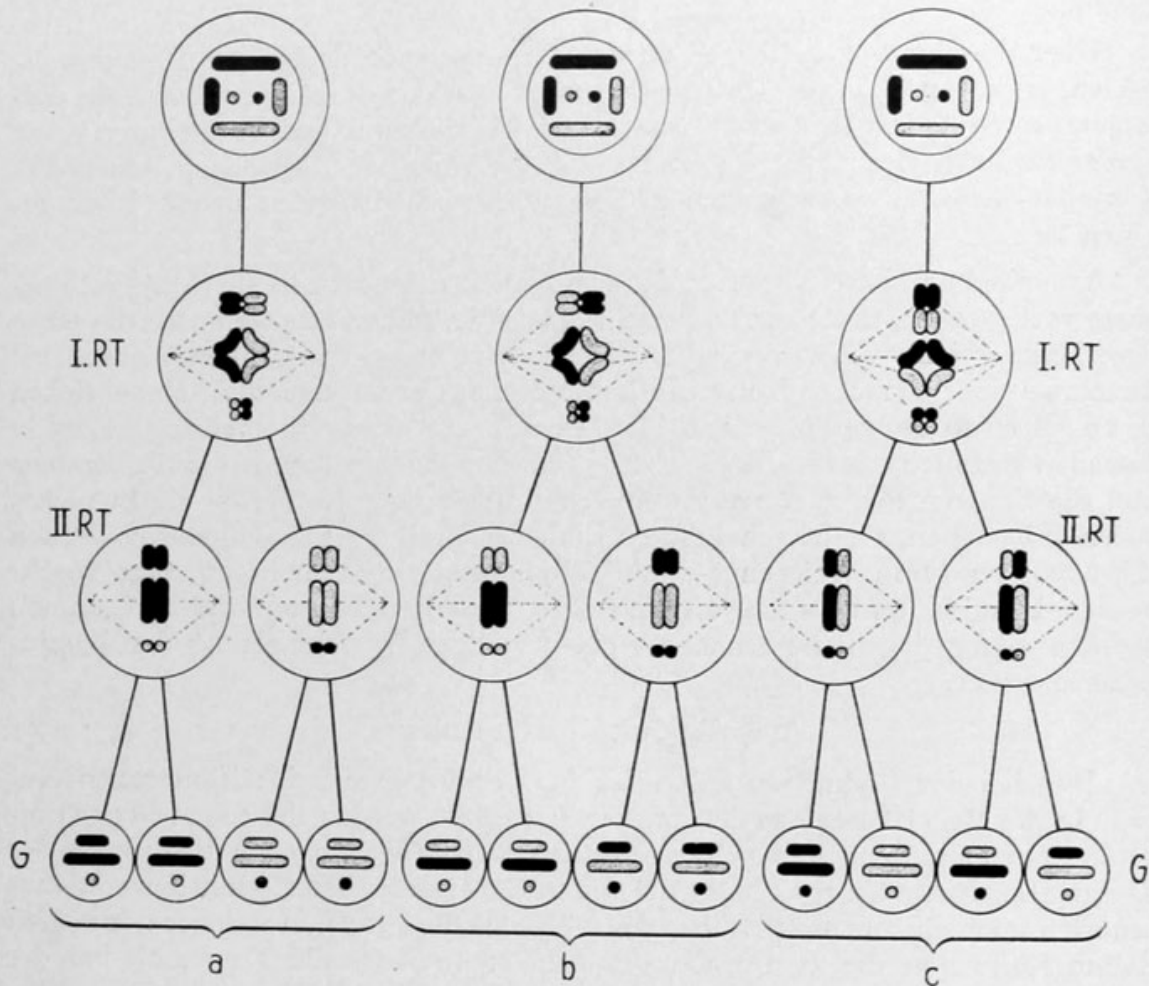


Abb. 187. Schematische Darstellung der möglichen Konsequenzen (für die Zusammensetzung der Gonentetrade) von Prä- und Postreduktion. „Väterliche“ Chromosomen schwarz, „mütterliche“ gepunktet.

a und *b* Präreduktion; zwei der vier möglichen Einstellungen der Gemini zur Reduktionsebene; Resultat: von den vier Gonen jeder Tetrade haben stets zwei ein und denselben Chromosomenbestand. *c* Postreduktion; in der dritten Horizontalreihe (*II RT*) sind zwei der vier möglichen Einstellungsmodi der Gemini dargestellt. Resultat: alle vier Gonen der Tetrade unterscheiden sich in ihrem Chromosomenbestand. *RT* Reifungsteilung. *G* Gonen.

Original

Äquationsspalt unterscheiden kann²⁾, d. h., wenn also die beiden Konjugationspartner ungleich beschaffen sind. Denn in allen anderen Fällen kann in Anbetracht

1) Bei Präreduktion müssen je zwei Abkömmlinge einer Pollen- oder Sporenmutterzelle ein und dieselbe Chromosomenkombination besitzen, während bei Postreduktion alle vier Gonen sich in ihrer Chromosomenkonstitution unterscheiden können (aber natürlich nicht müssen). Vgl. Abb. 187 und S. 301—304.

2) Dies gilt für die Fälle normaler Reduktion; bei der Keimzellreifung der Bastarde vom *Drosera*-Typ, wo Gemini und Einzelchromosomen in die Reifungsteilung eintreten, kann man an dem Verhalten der Einzelchromosomen ohne weiteres ablesen, ob sie in der ersten oder zweiten Reifungsteilung reduziert werden; allerdings nur dann, wenn sie nicht in beiden Teilungen äqual geteilt werden.

des Umstandes, daß sich schon im Strepsitänstadium der Äquationsspalt sehr erweitern, der Konjugationsspalt aber schließen kann, nie ganz einwandfrei festgestellt werden, welche der beiden Trennungsebenen mit der Äquatorial-ebene der Spindel zusammenfällt. Die Untersuchung des Verhaltens heteromorpher Gemini (einschließlich des XY-Paares) hat nun ergeben, daß die Reduktion in jeder der beiden Teilungen stattfinden kann¹⁾ und daß in dieser Hinsicht verschiedene Gemini ein und desselben Chromosomenbestandes sich voneinander unterscheiden können; d. h. daß die erste resp. zweite Reifungsteilung nicht für sämtliche Gemini die Reduktions- oder Äquationsteilung darzustellen braucht, sondern daß in der ersten Teilung nur einige Gemini reduziert, die anderen aber äqual geteilt werden und erst in der zweiten Teilung ihre Reduktion erfahren (Abb. 156). Ob trotzdem in der Mehrzahl aller Fälle sämtliche Chromosomen in ein und derselben Teilung reduziert werden (wie man früher anzunehmen geneigt war), das kann heute noch nicht gesagt werden;

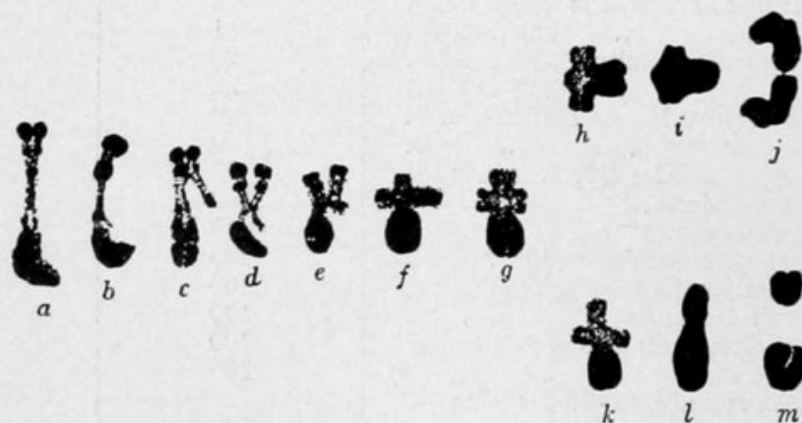


Abb. 188. *Phrynotettix magnus*. Prä- und Postreduktion des heteromorphen Geminus „C“. Aus verschiedenen Spermatozyten eines Individuums herausgezeichnet.

a, b Diplotänstadium. c, d Divergente Aufspaltung der Tetrade (vgl. Abb. 141 und 180); es wird offenbar, daß dem einen Konjugationspartner die beiden großen Endchromosomen fehlen (vgl. Abb. 178). e, f Diakinese. g Metaphase der ersten Reifungsteilung. h—j Postreduktion: äquationelle Teilung der Tetrade in der ersten Reifungsteilung. k—m Reduktionelle Teilung in der ersten Reifungsteilung.

Vergrößerung ca. 1700fach. Nach WENRICH 1916 aus DEPDOLLA 1927

in manchen Fällen²⁾ dürfte dem so sein. In der Regel dürfte ein bestimmter Geminus ein und derselben Species stets in ein und derselben Teilung reduziert werden, doch sind Fälle bekannt geworden, in denen nicht einmal dieser Grad von Stabilität erreicht ist, in denen also ein und derselbe Geminus bald in der ersten, bald in der zweiten Reifungsteilung reduziert werden kann (Abb. 188).

1) Ein ganz entsprechendes Resultat hat die Untersuchung der Reduktionsteilung mancher Bastarde des *Drosera*-Typs ergeben: bei manchen Weizenbastarden (z. B. *Triticum vulgare* [n = 21] × *Tr. durum* [n = 14]) werden die 7 ungepaarten Einzelchromosomen in der ersten Reifungsteilung äqual geteilt und in der zweiten unregelmäßig verteilt, bei anderen Weizenbastarden (*Tr. monococcum* [n = 7] × *turgidum* [n = 14]) ist es gerade umgekehrt (SAX 1921, 1922, 1923, KIHARA 1919, 1921, 1924).

2) Dafür spricht vor allem das Verhalten der Chromosomen bei der Reduktion mancher Bastarde des *Drosera*-Typs; wenn nämlich die ungepaarten Einzelchromosomen sämtlich in einer der beiden Reifungsteilungen asyndetisch reduziert und in der anderen äqual gespalten werden, so darf man ein ebenso gleichartiges Verhalten der Gemini wohl mutmaßen; dasselbe gilt für die asyndetische Reduktion der Chromosomen bei haploiden *Datura*- und *Nicotiana*-Pflanzen. Ganz einwandfrei erwiesen ist die Reduktion aller Chromosomen in einer (und zwar der ersten) Reifungsteilung bei allen triploiden Formen, die bisher diesbezüglich untersucht worden sind (*Datura*, *Hyazinthus*, *Canna* usw., Literatur: S. 206).

des Umstandes, daß sich schon im Strepsitänstadium der Äquationsspalt sehr erweitern, der Konjugationsspalt aber schließen kann, nie ganz einwandfrei festgestellt werden, welche der beiden Trennungsebenen mit der Äquatorialebene der Spindel zusammenfällt. Die Untersuchung des Verhaltens heteromorpher Gemini (einschließlich des XY-Paares) hat nun ergeben, daß die Reduktion in jeder der beiden Teilungen stattfinden kann¹⁾ und daß in dieser Hinsicht verschiedene Gemini ein und desselben Chromosomenbestandes sich voneinander unterscheiden können; d. h. daß die erste resp. zweite Reifungsteilung nicht für sämtliche Gemini die Reduktions- oder Äquationsteilung darzustellen braucht, sondern daß in der ersten Teilung nur einige Gemini reduziert, die anderen aber äqual geteilt werden und erst in der zweiten Teilung ihre Reduktion erfahren (Abb. 156). Ob trotzdem in der Mehrzahl aller Fälle sämtliche Chromosomen in ein und derselben Teilung reduziert werden (wie man früher anzunehmen geneigt war), das kann heute noch nicht gesagt werden;

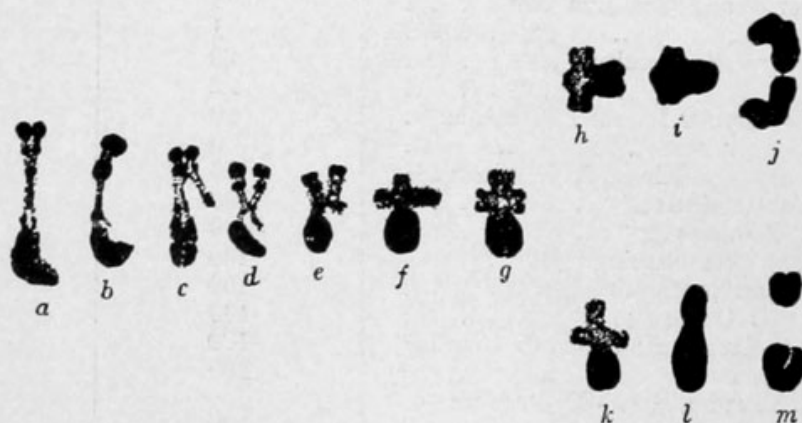


Abb. 188. *Phrynotettix magnus*. Prä- und Postreduktion des heteromorphen Geminus „C“. Aus verschiedenen Spermatozyten eines Individuums herausgezeichnet.

a, b Diplotänstadium. *c, d* Divergente Aufspaltung der Tetrade (vgl. Abb. 141 und 180); es wird offenbar, daß dem einen Konjugationspartner die beiden großen Endchromomeren fehlen (vgl. Abb. 178). *e, f* Diakinese. *g* Metaphase der ersten Reifungsteilung. *h—j* Postreduktion: äquationelle Teilung der Tetrade in der ersten Reifungsteilung. *k—m* Reduktionelle Teilung in der ersten Reifungsteilung.

Vergrößerung ca. 1700fach. Nach WENRICH 1916 aus DEPDOLLA 1927

in manchen Fällen²⁾ dürfte dem so sein. In der Regel dürfte ein bestimmter Geminus ein und derselben Species stets in ein und derselben Teilung reduziert werden, doch sind Fälle bekannt geworden, in denen nicht einmal dieser Grad von Stabilität erreicht ist, in denen also ein und derselbe Geminus bald in der ersten, bald in der zweiten Reifungsteilung reduziert werden kann (Abb. 188).

1) Ein ganz entsprechendes Resultat hat die Untersuchung der Reduktionsteilung mancher Bastarde des *Drosera*-Typs ergeben: bei manchen Weizenbastarden (z. B. *Triticum vulgare* [$n = 21$] \times *Tr. durum* [$n = 14$]) werden die 7 ungepaarten Einzelchromosomen in der ersten Reifungsteilung äqual geteilt und in der zweiten unregelmäßig verteilt, bei anderen Weizenbastarden (*Tr. monococcum* [$n = 7$] \times *turgidum* [$n = 14$]) ist es gerade umgekehrt (SAX 1921, 1922, 1923, KIHARA 1919, 1921, 1924).

2) Dafür spricht vor allem das Verhalten der Chromosomen bei der Reduktion mancher Bastarde des *Drosera*-Typs; wenn nämlich die ungepaarten Einzelchromosomen sämtlich in einer der beiden Reifungsteilungen asyndetisch reduziert und in der anderen äqual gespalten werden, so darf man ein ebenso gleichartiges Verhalten der Gemini wohl mutmaßen; dasselbe gilt für die asyndetische Reduktion der Chromosomen bei haploiden *Datura*- und *Nicotiana*-Pflanzen. Ganz einwandfrei erwiesen ist die Reduktion aller Chromosomen in einer (und zwar der ersten) Reifungsteilung bei allen triploiden Formen, die bisher diesbezüglich untersucht worden sind (*Datura*, *Hyacinthus*, *Canna* usw., Literatur: S. 206).

Das bis jetzt bekannt gewordene Tatsachenmaterial ist zu klein, um die Entscheidung zu gestatten, ob — wie es fast scheinen könnte — im allgemeinen viel öfter die erste Teilung als Reduktionsteilung anzusprechen ist oder ob sich Prä- und Postreduktion ungefähr die Wage halten. Die Tabelle II gibt eine Übersicht über einige diesbezüglich genauer untersuchten Fälle.

Tabelle II

Übersicht über das Verhalten heteromorpher Gemini und unpaarer X-Chromosomen verschiedener Insekten in den beiden Reifungsteilungen. (Nach CAROTHERS 1926.)

Spezies und der auf seine Reduktion hin untersuchte Geminus (resp. Einzelchromosom)	Prozentsatz von Reduktion in der ersten Reifungsteilung	Prozentsatz von Reduktion in der zweiten Reifungsteilung	
Heuschrecken	<i>Trimerotropis citrina</i> Geminus „1“	95	5
	„ „ „ „ „2“	10	90
	<i>Amphitornus bicolor</i> Geminus „1“	1	99
	„ „ „ „ „2“	1	99
	<i>Mecostethus gracilis</i> Geminus „1“	20	80
	„ „ „ „ „2“	22	78
	<i>Phrynotettix magnus</i> Klasse 1 Geminus B.	0	100
	„ „ „ „ „ „ C.	0	100
	„ „ „ „ Klasse 2, Geminus C ¹⁾	50	50
	<i>A. granulata</i> Geminus „1“	100	0
	<i>A. simplex</i> Geminus „2“	100	0
	<i>Brachystola magna</i> Geminus „3“	100	0
	<i>Dissosteira carolina</i> Geminus „3“	100	0
	<i>T. paroipennis</i> Geminus „4“	100	0
	<i>Trimerotropis</i> -Arten, Haken-Stab Gemini ²⁾	100	0
	<i>Circotettix</i> -Arten ³⁾	100	0
	<i>Mermiria</i> „Hexaden“ ⁴⁾ (X-Chromosom + Autosomengeminus)	100	0
	<i>Hesperotettix</i> -Arten „Hexaden“ ⁴⁾	100	0
	<i>Anabrus</i> -Arten „ „	100	0
Wanzen	<i>Acridier</i> (alle untersuchten Arten) X-Chromosom	100	0
	<i>Anasa</i> -Arten X-Chromosom	0	100
	<i>Banasa</i> -Arten „ „	100	0

Im vorangegangenen wurde die Möglichkeit einer partiellen Chiasmotypie, also ein Austausch von Stücken zwischen nur je einer Spalthälfte jedes Konjugationspartners, nicht in Betracht gezogen. Es liegt auf der Hand, daß nach einem solchen Austausch die Chromosomentetrade aus vier verschiedenen Stücken besteht $\left(\begin{array}{c|c} AB & Ab \\ \hline aB & ab \end{array} \right)$, vgl. Abb. 262, 263), somit jede der beiden Reifungsteilungen eine Reduktion vollzieht. Es ist aber noch die Frage, ob ein solcher Austausch überhaupt stattfindet und ob er — wenn dem so ist — häufig ist.

Auch die zweite Frage kann heute als beantwortet gelten: wie schon oben erwähnt, verteilt die Reduktionsteilung die homologen Chromosomen tatsächlich in zufallsmäßigen Kombinationen. Es ist dies naturgemäß eine Konsequenz der völligen Unabhängigkeit, die zwischen den Chromosomen (resp. Geminis) hinsichtlich der Orientierung ihrer Spalthälften (resp. Partner) zu den Spindelpolen besteht.

1) Vgl. Abb. 188.

2) Vgl. Abb. 189.

3) Vgl. Abb. 168.

4) Vgl. Abb. 53—55.

Der Nachweis zufallsmäßiger Aufteilung ist sowohl auf rein deskriptivem Wege (durch die Untersuchung des Verhaltens mehrerer heteromorpher Gemini¹⁾, vgl. Abb. 189), wie auch durch die auf S. 211 und S. 257 geschilderten Versuche von CAROTHERS und SEILER erbracht worden.

Nur ausnahmsweise ist diese Unabhängigkeit aufgehoben; einer der auffälligsten Fälle geregelter Verteilung homologer Chromosomen (man kann auch sagen: einer besonderen Affinität bestimmter Chromosomen zu einem bestimmten Spindelpol) ist oben (S. 199) beschrieben worden; auch die von SEILER (1920) erzielte Beeinflussung der Reduktion des X-Chromosoms bei *Talaeporia tubulose* (welches für gewöhnlich ebensooft in den Eikern- wie in den Richtungskörper „geht“ und durch abnorm hohe oder tiefe Temperatur wie auch durch intrauterine Überreife dazu veranlaßt werden konnte, die eine Richtung zu bevorzugen). Auch da, wo mehrere Chromosomen des haploiden Satzes zu Sammelchromosomen vereinigt sind und sich daher wie ein Chromosom verhalten, ist eine solche freie Kombination weder zu erwarten noch vorhanden. (Vgl. auch S. 341.)

Viel wichtiger als das oben berührte Problem „Prä- oder Postreduktion“ sind jedoch einige Abnormitäten der Reduktionsteilung, die im Gefolge einer abnormen Chromosomenkonstitution der sich zur Reduktion anschickenden Kerne auftreten können, wo nicht müssen. Letzten Endes sind nämlich diese Abweichungen von der Norm als ebensoviele Naturexperimente anzusehen, welche die Richtigkeit der Vorstellungen, die wir uns vom Wesen der Reduktion machen, beweisen. Schon der normale Verlauf der Reduktionsteilung zeigt in manchen Fällen (nämlich dort, wo ein Geschlechtschromosomenmechanismus vom XO-Typus vorkommt), daß eine genaue Halbierung des diploiden Satzes nur dann erfolgt, wenn alle Chromosomen zu Geminis vereinigt sind: das X-Chromosom, welches keinen Partner hat, wird nur in einer der beiden Reifungsteilungen äqual geteilt, während es in der anderen nur einer der beiden Tochterplatten, die somit um ein Chromosom mehr hat als die andere, eingliedert wird (vgl. Tafel I, 10—12). Aus diesen, wie auch aus anderen Fällen (vgl. z. B. die Reifungsteilung der Pollenmutterzellen haploider *Datura*-Pflanzen S. 216) kann man als Regel²⁾ ableiten, daß jedes (Einzel-)Chromosom im Verlauf der beiden Reifungsteilungen nur einmal äqual gespalten wird. Aus dieser Regel ergibt sich nun als wichtige Konsequenz, daß in allen Fällen, wo im diploiden Satz einzelne Chromosomen oder gar ganze haploide Garnituren mehr als zweimal vertreten sind (somit entweder außer den Geminis überzählige Einzelchromosomen in die Reduktionsteilung eintreten, oder aber statt Geminis Dreiergruppen oder noch höherwertige Chromosomenkomplexe vorhanden sind) die Reduktionsteilung keine genaue Halbierung der abnormen Chromosomenzahl zur Folge hat, sondern eine zufallsmäßige Verteilung überzähliger Chromosomen herbeiführt (vgl. Abb. 160, 166, 240). Auf diese Weise bekommen die reduzierten Kerne außer einer ganzen haploiden Garnitur einen verschieden großen Bruchteil einer solchen mit. Die bedeutsamen genetischen Konsequenzen solcher Abweichungen von der Norm sollen erst weiter unten erörtert werden. Als einfachstes Beispiel eines solchen Falles kann das schon oben erwähnte Verhalten der überzähligen M-Chromosomen von *Metapodius* (Abb. 166) gelten.

Auch bei normaler Chromosomenkonstitution kann eine ungleiche Verteilung der Chromosomen dadurch zustandekommen, daß sich in der Reduktionsteilung die beiden Konjugationspartner nicht voneinander trennen, sondern mehr oder

1) CAROTHERS 1913, 1917.

2) Von den Ausnahmen wird weiter unten die Rede sein.

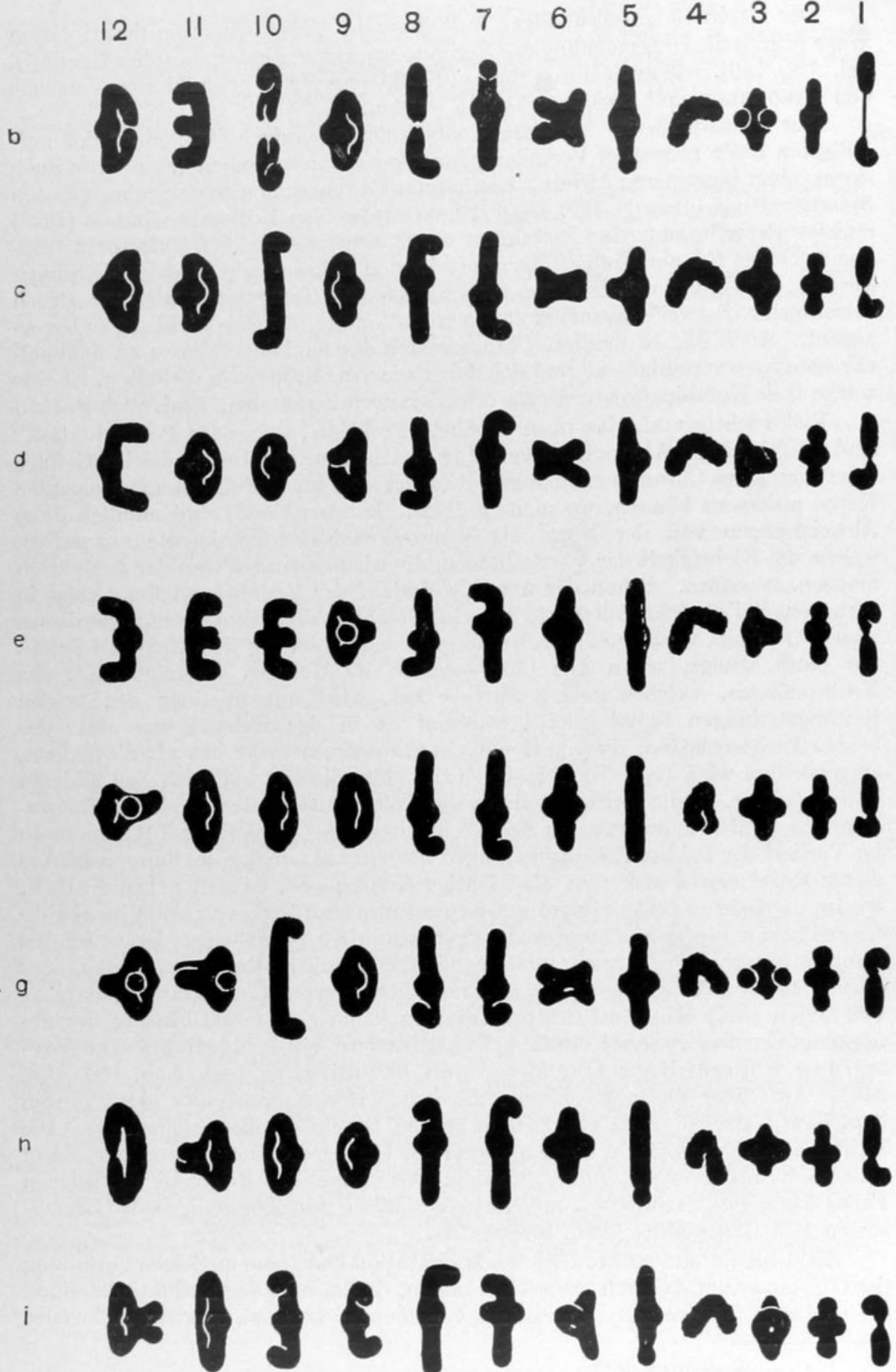


Abb. 189

Abb. 189. *Trimerotropis suffusa* (Heuschrecke). Chromosomenbestände acht verschiedener Spermatocyten ein und desselben Individuums. Metaphase der ersten Reifungsteilung. Jede Horizontalreihe repräsentiert den Chromosomenbestand einer Spermatocyte; die Ziffern am oberen Rand bezeichnen die einzelnen Gemini. Unabhängige Aufteilung der drei heteromorphen Gemini 1, 7, 8. Die Gemini sind ihrer Größe nach geordnet (Nr. 4 ist das unpaare X-Chromosom), die Umrisse und die Orientierung der Gemini zur Spindelachse (die normal zu den Horizontalreihen verlaufend zu denken ist) sind getreu wiedergegeben; das X-Chromosom ist für den Spindelpol „bestimmt“, dem es seine Umbiegungsstelle zukehrt.

Vergrößerung 1600fach. Nach CAROTHERS 1917 aus MORGAN-NACHTSHEIM

weniger innig vereinigt an einen und denselben Pol der Kernteilungsfigur wandern; in diesen Fällen entstehen hypo- und hyperhaploide Garnituren. Natürlich kann diese Abnormität mit der vorhin erwähnten unregelmäßigen Aufteilung überzähliger Chromosomen kombiniert sein, wie denn überhaupt abnorme Chromosomenkonstellationen sehr oft auch noch anderweitige Abweichungen vom normalen Verlauf der Reifungsteilungen im Gefolge haben, von denen nur eine, die Elimination überzähliger Einzelchromosomen (oder auch nicht geteilter Gemini), erwähnt sei.

Nicht immer jedoch führt eine von der Norm abweichende Zusammensetzung des Chromosomenbestandes zu unregelmäßiger Verteilung der Chromosomen. Wenn z. B. bei der Keimzellreifung tetraploider Pflanzen (*Solanum*¹⁾, *Moose*)²⁾ immer nur je zwei homologe Chromosomen zu einem Geminus zusammenzutreten, dann liefern die Reifungsteilungen diploide Garnituren.

Ein entsprechendes Resultat kommt zustande, wenn selbst bei Zahlenverschiedenheit der zum diploiden Satz vereinigten haploiden Garnituren die Konjugation völlig unterbleibt, in jeder der beiden Reifungsteilungen aber eine äquale Spaltung jedes Chromosoms erfolgt. Eine dieser beachtenswerten Ausnahmen von der Regel, daß sich jedes Chromosom im Verlauf beider Reifungsteilungen nur einmal spaltet, ist bereits oben erwähnt worden: bei der Spermatogenese des Bastards *Pygaera curtula* × *Pygaera anachoreta* werden sämtliche (ungepaart gebliebenen) Chromosomen in beiden Reifungsteilungen äqual geteilt (Abb. 161), und dasselbe ist auch bei anderen Bastarden beobachtet worden. Besondere Erwähnung verdienen solche Fälle, in denen die überzähligen Einzelchromosomen in beiden Reifungsteilungen äqual geteilt werden, während das Verhalten der Gemini der Norm folgt (*Hieracium*-, Rosen- und Schmetterlingsbastarde, Abb. 190).

Und schließlich kann eine unregelmäßige Aufteilung ungleicher haploider Garnituren auch dadurch „verhütet“ werden, daß die eine der beiden Reifungsteilungen unterdrückt wird, während in der anderen jedes Chromosom sich äqual teilt. Dieser Vorgang, der vor allem von ROSENBERG³⁾ bei verschiedenen *Hieracium*-Arten⁴⁾ beobachtet wurde, ist meist mit einem vollständigen Ausbleiben der Chromosomenkonjugation verknüpft; in der Diakinese sind also meist 2n Einzelchromosomen zu zählen. Der Kern der Pollenmutterzellen trifft sodann zwar Anstalten (die bei verschiedenen Arten mehr oder minder weit gedeihen können) zur Teilung, durchläuft aber dann ein interkineseähnliches Stadium („Restitutionskern“ ROSENBERGS), dem sich eine ganz typische Äquationsteilung anschließt, in der die Chromosomen in Diploidzahl auftreten. Natürlich entstehen dabei aus jeder Pollenmutterzelle nicht vier, sondern nur

1) Vgl. Abb. 172.

2) Vgl. F. v. WETTSTEIN 1924 b, S. 199.

3) 1926 a, b.

4) Die ja gerade auf Grund des atypischen Reduktionsvorgangs (und der Bindung ihrer Chromosomen) als Bastarde angesehen werden.

zwei (und zwar diploide) Pollenkörner (Abb. 191, 192). Daß in diesen Fällen tatsächlich eine der beiden Reifungsteilungen, und zwar die erste unterdrückt wird, geht nicht nur aus dem ganzen Verlauf dieses Vorgangs hervor, sondern

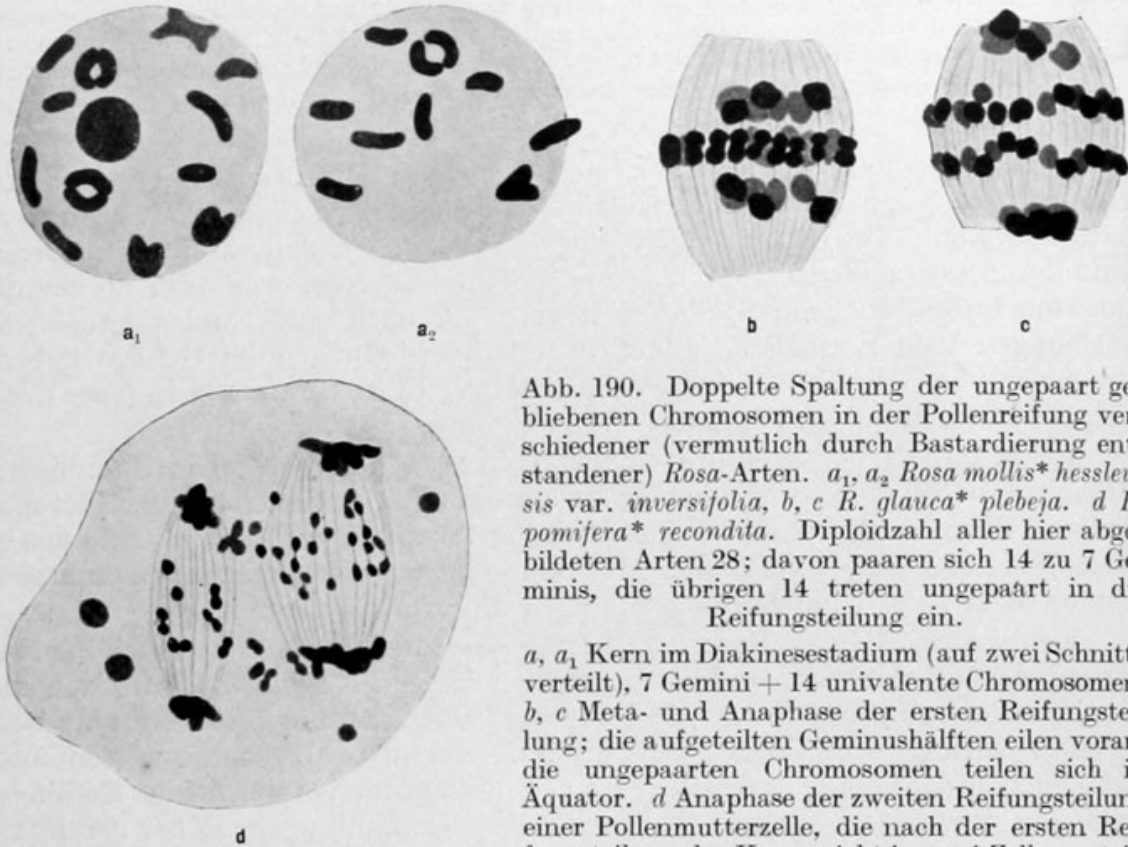


Abb. 190. Doppelte Spaltung der ungepaart gebliebenen Chromosomen in der Pollenreifung verschiedener (vermutlich durch Bastardierung entstandener) *Rosa*-Arten. a_1, a_2 *Rosa mollis** *hessleusis* var. *inversifolia*, b, c *R. glauca** *plebeja*. d *R. pomifera** *recondita*. Diploidzahl aller hier abgebildeten Arten 28; davon paaren sich 14 zu 7 Geminis, die übrigen 14 treten ungepaart in die Reifungsteilung ein.

a, a_1 Kern im Diakinesestadium (auf zwei Schnitte verteilt), 7 Geminis + 14 univalente Chromosomen. b, c Meta- und Anaphase der ersten Reifungsteilung; die aufgeteilten Geminushälften eilen voran, die ungepaarten Chromosomen teilen sich in Äquator. d Anaphase der zweiten Reifungsteilung einer Pollenmutterzelle, die nach der ersten Reifungsteilung des Kerns nicht in zwei Zellen geteilt

wurde; daher liegen die beiden Spindeln nebeneinander. Die (Spalt-?)Hälften der syndetisch reduzierten Chromosomen sind bereits an den Spindelpolen angelangt, die nachhinkenden ungepaart gebliebenen Chromosomen teilen sich zum zweiten Mal. Zwischen beiden Spindeln liegen eliminierte univalente Chromosomen.

Nach TÄCKHOLM 1922

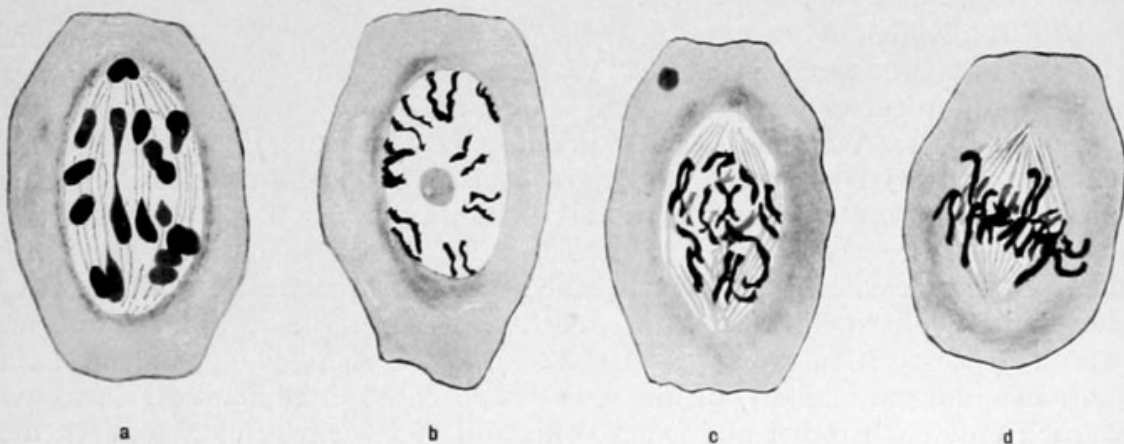


Abb. 191. *Hieracium boreale* (Composite), sog. semiheterotypische Teilung der Pollenmutterzellen.

a Metaphase der ersten Reifungsteilung (die wieder rückgängig gemacht wird); zwei Geminis und zahlreiche ungepaarte Chromosomen. b Interkinese (Restitutionskern): jedes Chromosom ist in zwei Hälften zerfallen. c Prophase. d Metaphase der zweiten Reifungsteilung.

Nach ROSENBERG 1926 b

auch aus dem Vorkommen mannigfaltiger Übergänge, die ihn mit dem *Drosera*-Typ verbinden, wie auch aus den Ansätzen zur Plasmotomie, die gelegentlich gemacht werden.

Während ROSENBERG diese Abnormität der Reduktionsteilung (die paradoxerweise die durch die „disharmonische“ Zusammensetzung des Chromosomenbestandes verursachten Anomalien hintanhält), bei Pflanzen gefunden hat, die

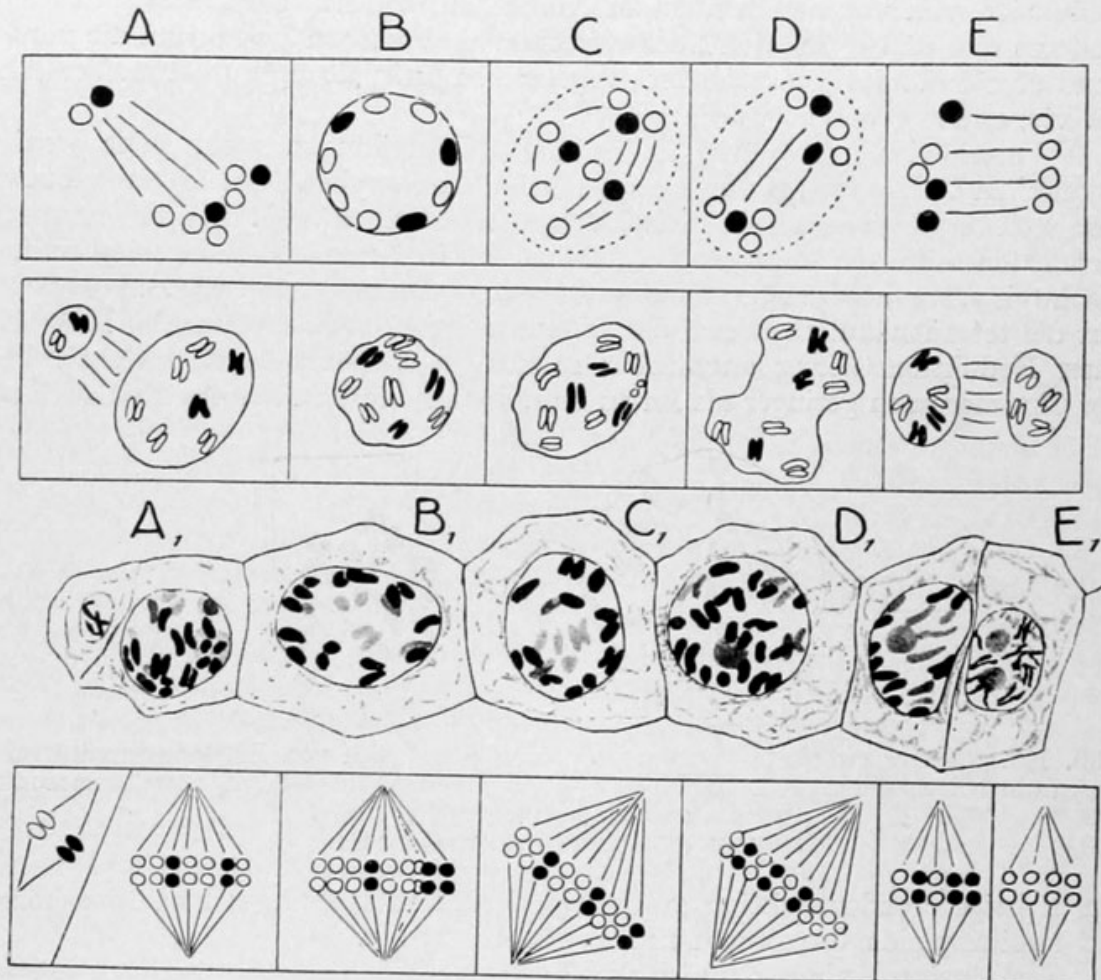


Abb. 192. *Hieracium lacerum*. Semiheterotypische Teilung der Pollenmutterzellen. In der mit A_1 — E_1 bezeichneten Reihe sind fünf Pollenmutterzellen, deren Kerne sich im Stadium der Interkinese (Restitutionskernbildung) befinden, naturgetreu gezeichnet. Oberhalb jeder Zelle sind zwei Stadien (Metaphase der ersten Reifungsteilung und Beginn der Restitutionskernbildung) gezeichnet, welche die mutmaßliche Vergangenheit der betreffenden Zelle charakterisieren, unter jeder Zelle steht das Stadium der zweiten Reifungsteilung, daß sie vermutlich später durchlaufen hätte. Da diese *Hieracium*-Spezies (wie auch *H. boreale* vgl. Abb. 191) vermutlich ein Bastard ist, so sind in den schematischen Figuren drei Chromosomen (die des einen Elters) schwarz gezeichnet, die sechs des anderen Elters weiß (die wirklichen Zahlen sind 9 und 18). In den Zellen A_1 und D_1 ist es noch zur Durchführung der ersten Reifungsteilung gekommen; doch ist diese bei Zelle A_1 sehr unregelmäßig verlaufen. In den Zellen B_1 — D_1 ist hingegen die erste Reifungsteilung vollständig unterdrückt worden.

Nach ROSENBERG 1926c

nur mutmaßlich als Bastarde angesprochen werden können, hat KARPETSCHENKO kürzlich (1927 a, b) ganz genau denselben Vorgang bei Bastarden zwischen *Raphanus sativus* und *Brassica oleracea* beobachten können.

Zum Schluß sei noch die Frage nach dem Vorkommen sog. „somatischen Reduktionsteilungen“ kurz erörtert. Man versteht darunter Reduktions-

teilungen, die nicht an „gehöriger“ Stelle (also bei der Keimzellreifung oder vor der Sporenbildung oder in der Zygote) sondern „irgendwo“ in einer meristematischen Zelle stattfinden.

In Anbetracht des Umstandes, daß sich die zwischen den homologen Chromosomen bestehende Affinität auch außerhalb der Konjugationsphasen geltend machen kann (vgl. S. 191, 209), ist die Möglichkeit einer solchen somatischen Reduktion von vornherein nicht in Abrede zu stellen. Und es leuchtet ohne weiteres ein, daß durch den Nachweis einer somatischen Reduktion die vorderhand so rätselhafte Tatsache der „vegetativen Aufspaltung“ unserem Verständnis viel näher gebracht würde.

Verschiedene Autoren¹⁾ haben nun Kernteilungen mehr oder weniger atypischen Charakters, die in meristematischen Geweben²⁾ (meist nach Einwirkung von verschiedenen Narcoticis) hier und da auftreten (Abb. 193), als somatische Reduktionsteilungen angesprochen. Doch ist in keinem Fall der einwandfreie Nachweis erbracht worden, daß diese Klassifikation berechtigt war. Meist wurde nur die tetradenähnliche Form der Chromosomen³⁾ als ausreichendes Kriterium einer Reduktionsteilung angesehen; in einigen Fällen scheint auch die Zahl der Chromosomen geringer als $2n$ zu sein, doch konnte in keinem Fall auch nur

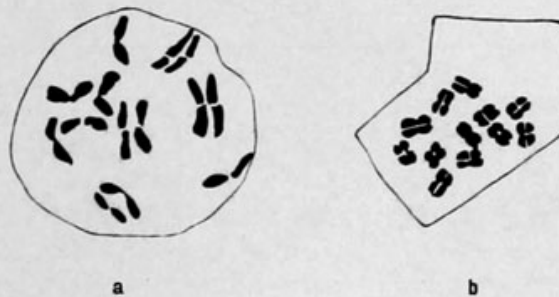


Abb. 193. *Cyclops viridis* (?) (Crustacee). Metaphasestadien von Blastomerenmitosen, in denen durch Behandlung mit Chloroform (*a*) und Äther (*b*) eine Bildung von Chromosomenpseudotetraden hervorgerufen wurde.

Nach SCHILLER 1909 aus WILSON 1925

eine richtige Pseudoreduktion, geschweige denn eine Aufteilung der Chromosomen auf zwei haploide Garnituren nachgewiesen werden.

Den einzigen Anhaltspunkt für die Vermutung, daß gelegentlich doch so etwas wie somatische Reduktion vorkommt, könnte man in der von WINKLER 1921 festgestellten Tatsache erblicken, daß bei vegetativer Vermehrung aus (durch Pfropfung entstandenen) tetraploiden Pflanzen von *Solanum nigrum* durch allmähliche Chromosomenelimination diploide Pflanzen entstehen können. Doch läßt die weitere Feststellung WINKLERS, daß das Resultat dieser Herabsetzung wahrscheinlicherweise⁴⁾ nicht einen normalen aus zwei haploiden Garnituren bestehenden Chromosomenbestand liefert, sondern einen, in dem das eine oder andere Chromosom fehlt, resp. entsprechend viel Chromosomen mehr als zweimal vertreten sind, auch andere Vorstellungen über den Mechanismus dieser Regulation (Nichttrennen oder Elimination usw.) zu⁵⁾.

1) NÉMEC 1909, 1910, LUNDEGARDH 1913, 1914, v. SCHUSTOW 1913 u. a. m. Vgl. auch DELLA VALLE 1907.

2) Wurzelmeristeme verschiedener Pflanzen und Blastomeren tierischer Eier.

3) Die von anderen Autoren (AGAR 1912 b, SAKAMURA 1920) auf ein durch starke Verkürzung bewirktes Hervortreten von Einschnürungen (Querkerben) zurückgeführt wird. Vgl. die eingehende Diskussion dieser Frage bei SAKAMURA 1920.

4) Dieser Schluß wurde nur aus genetischen Feststellungen (nicht Kreuzungsversuchen) abgeleitet.

5) Vgl. ferner DE MOL 1927, ROBERTS 1915.

VIII. Chromosomenindividualität

Definition — Zahlengesetz: Konstantbleiben abnormer Chromosomenzahlen, Regulationsvorgänge — Andere Beweise der Individualitätserhaltung: Chromosomenzyklen von Bastarden — *Phragmotobia fuliginosa* — Beweise der morphogenetischen Kontinuität — Die Sammelchromosomen von *Hesperotettix* — Einwände gegen die Theorie der Chromosomenindividualität: Inkonzanz und Variabilität der Chromosomenzahlen — Andere Einwände

Die Theorie der Erhaltung der Chromosomenindividualität¹⁾ kann auf zweierlei Weise formuliert werden:

1. Jedes Chromosom, welches in der Telophase einer Kernteilung dem Tochterkern einverleibt wird, bringt irgend etwas in diesen Kern; ein „Etwas“, welches bewirkt (und allein bewirken kann), daß in der nächstfolgenden Kernteilung ein jenem Chromosom entsprechendes, d. h. ein ebenso beschaffenes Chromosom sich aus dem Karyoplasma herausdifferenziert. Wird ein bestimmtes Chromosom nicht in den Tochterkern einbezogen, so fehlt auch in der nächsten Kernteilung das ihm entsprechende Chromosom. Diese Fassung sei als allgemeine Theorie der Individualitätserhaltung bezeichnet.

Die zweite Fassung, die man die Theorie der morphogenetischen Kontinuität der Chromosomen nennen könnte, lautet folgendermaßen.

2. Die in der Telophase einer Kernteilung in die Tochterkerne einbezogenen Chromosomen bleiben auch in der Interphase in irgendeiner (wenn auch noch so abgeänderten) Form als selbständige Individuen erhalten, kommen also in der nächsten Prophase im wahren Sinne des Wortes wieder zum Vorschein. Die Spalthälften eines bestimmten Chromosoms stehen somit nicht nur zu diesem Chromosom, sondern auch zu dem ihm entsprechenden Chromosom, welches in der Telophase der vorausgegangenen Kernteilung in den betreffenden Kern einbezogen wurde, in demselben Verhältnis, in dem die durch Teilung eines Protozoons entstandenen Tochtertiere zu ihrem Mutterindividuum stehen.

Der wesentliche Inhalt der Theorie der Chromosomenindividualitätserhaltung (in jeder ihrer beiden Fassungen) ist also:

Jedes Chromosom entsteht letzten Endes nur aus seinesgleichen.

Von vornherein muß es einleuchten, daß diese Theorie eine durchaus plausible Erklärung alles dessen liefert, was über das Verhalten der Chromosomen bei Kernteilung, Befruchtung und Reduktion bekannt geworden ist. Als bewiesen kann sie aber deshalb gelten, weil so gut wie sämtliche Konsequenzen, die sich aus ihr ergeben, Tatsachen entsprechen, die sowohl auf deskriptivem wie auch auf experimentellem Wege ermittelt werden konnten.

Von diesen Tatsachen wären an erster Stelle alle die zu nennen, aus denen das sog. Zahlengesetz der Chromosomen abgeleitet werden kann.

Dieses Gesetz besagt, daß in einem Kern, der sich zur Teilung anschickt, genau so viel Chromosomen entstehen als in der Telophase der Teilung, aus der

1) Der Begründer dieser Theorie ist bekanntlich BOVERI (1887), der auch fast sämtliche Abarten ihrer Beweise durch eigene Untersuchungen erbracht hat.

dieser Kern hervorgegangen ist, in ihn „eingegangen“ sind. Ist aber ein Kern nicht durch Teilung eines Kerns, sondern durch Kernverschmelzung entstanden, dann ist die Zahl der Chromosomen, die aus ihm entstehen, gleich der Summe der Chromosomenzahlen, welche jedem der an der Verschmelzung beteiligten Kern „zuschrieben“ werden kann.

Daß die Konstanz der sog. Normalzahl der Chromosomen und die Verdoppelung der Haploidzahl bei der Befruchtung nur zwei der Fälle, in denen sich diese Gesetzmäßigkeit manifestiert, darstellen, liegt auf der Hand. Da sie jedoch als Norm anzusehen sind, so können diese Erscheinungen nicht zum Beweis des Zahlengesetzes herangezogen werden.

Bewiesen wird die Gültigkeit des Zahlengesetzes zunächst durch die Konstanz der von der Normalzahl abweichenden Chromosomenzahl in den Teilungsfiguren aller Kerne, die von dem Kern, an dessen Bildung (in der Telophase) sich eine von der Normalzahl abweichende Zahl von Chromosomen beteiligt hat, durch Teilung abstammen.

Dieses Konstantbleiben abnormer Chromosomenzahlen ist bei den verschiedenen Lebewesen immer wieder festgestellt worden; nach der Art des Zustandekommens der Abänderung der Normalzahl lassen sich die hierher gehörigen Fälle in verschiedene Kategorien einteilen, deren jede im folgenden durch ein Beispiel belegt sei.

An erster Stelle sei die Haploidie der Männchen mancher Tiere genannt. Sie kann zwar nicht als Abnormität, aber in gewissem Sinne als Ausnahme gelten; sie kommt bei allen Tieren vor, deren Männchen aus reduzierten Eiern parthenogenetisch entstehen (Hymenopteren, *Tetranychus*, *Trialeurodes*, *Icerya purchasi*, Rotatorien [s. auch S. 214]). Die durch die Reduktion auf n herabgesetzte Chromosomenzahl ist in vielen dieser Fälle auch in den somatischen Kernteilungen des Männchens nachweisbar (Abb. 194). Die Beweiskraft dieser Erscheinung wird durch die Tatsache, daß bei Tieren, die aus künstlich zur Parthenogenese veranlaßten Eiern aufgezogen worden sind, eine Aufregulierung der Chromosomenzahl auf $2n$ eintreten kann¹⁾, nur scheinbar beeinträchtigt; denn wir wissen ja, auf welche Weise eine solche Regulierung zustande kommen kann²⁾.

Auch der antithetische Kernphasenwechsel vieler Pflanzen gehört hierher, insbesondere aber die von E. MARCHAL und F. v. WETTSTEIN festgestellte Tatsache, daß der Kernphasenwechsel ausbleibt, wenn durch einen Eingriff eine Reduktionsteilung sozusagen umgangen wird, der Generationswechsel aber trotzdem eintritt. Veranlaßt man das Sporogon eines Moores (die diploide Generation) durch Zerstückeln und Aussaat in geeigneten Nährmedien³⁾ zur Bildung eines Gametophyten (also der Generation, die normalerweise aus den Sporen, deren Bildung eine Reifungsteilung vorausgeht, entsteht), so sind die Kerne dieser Gametophyten erwartungsgemäß nicht haploid, sondern diploid. Wird eine Eizelle eines solchen diploiden Moospflänzchens von einem ebensolchen (diploiden) Spermatozoid befruchtet, so entsteht aus der Zygote — ebenfalls erwartungsgemäß — ein tetraploides Sporogon, welches durch die oben erwähnte Maßnahme zur Bildung eines tetraploiden Gametophyten veranlaßt werden kann. Wird endlich eine diploide Eizelle von einem haploiden (also normalen) Spermatozoid befruchtet (und umgekehrt), so entsteht ein triploides Sporogon, aus dessen Seta man wieder triploide Gametophyten aufziehen kann (Abb. 195; vgl. auch Abb. 8).

1) Z. B. bei Fröschen (GOLDSCHMIDT 1920 b).

2) Z. B. durch Monasterbildung (bei Seeigeln; vgl. HERBST, LANDAUER usw. [S. 290]).

3) Man verwendet dazu meist die sog. Seta, den Stiel der Mooskapsel, die dann zunächst ein Protonema, aus dem später die Moospflanze entsteht, „regeneriert“.

In die zweite Gruppe von Erscheinungen, welche als Beweise des Zahlen-gesetzes angesehen werden dürfen, gehören alle Fälle von Erhaltenbleiben einer durch Anomalien des Kernteilungsvorgangs (Nichttrennen, Elimination, mehr-polige Spindeln) bewirkten Abänderung der Chromosomennormalzahl.

Es ist nur selten möglich gewesen, die Entstehung anormaler Chromosomen-zahlen auf eine der soeben angeführten Teilungsanomalien mittels direkter Be-

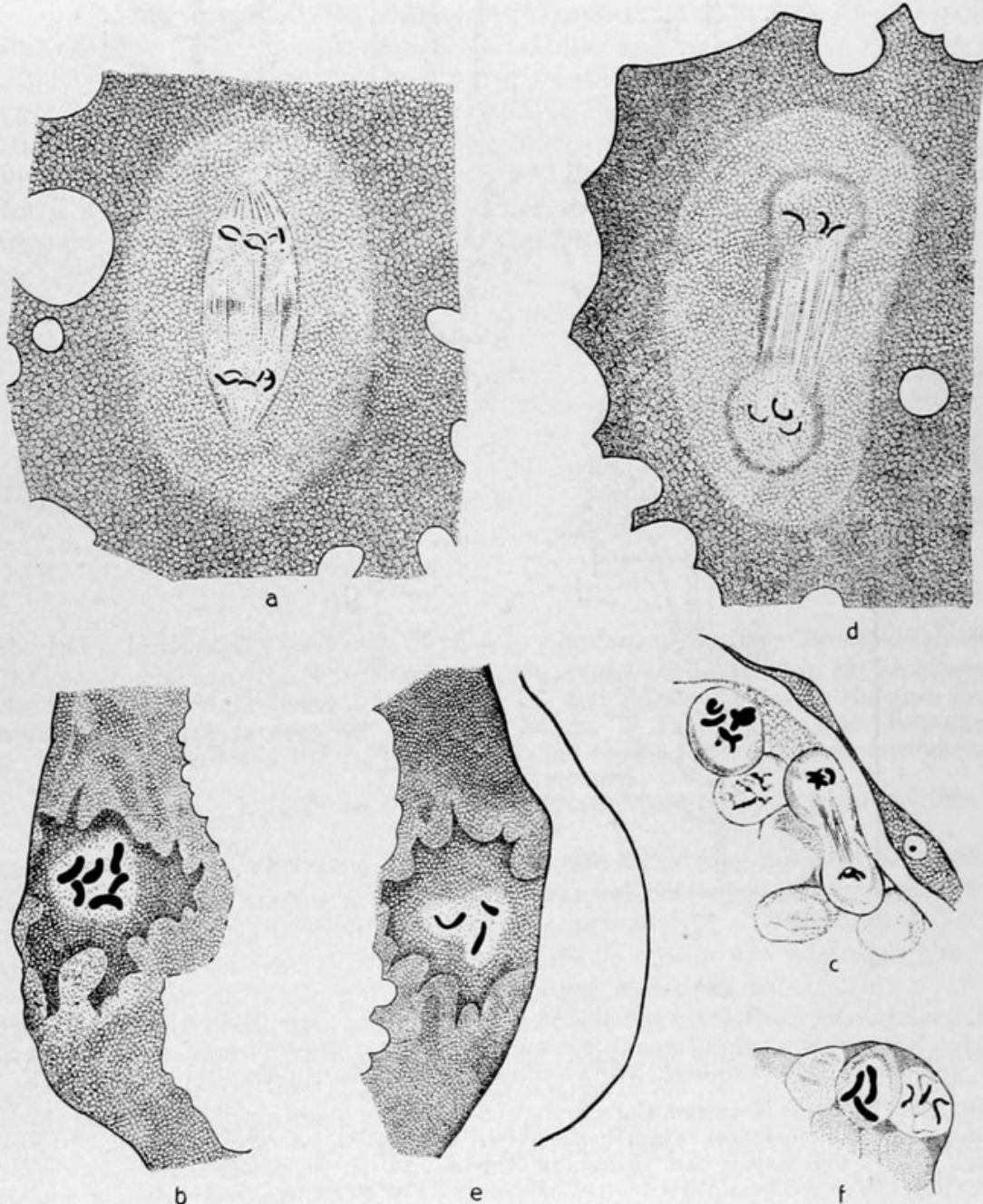


Abb. 194. *Tetranychus bimaculatus* (Acarine). Chromosomenformwechsel. *a—c* Weibchen ($2n$), *d—f* Männchen (n).

a Erste Furchungsteilung (Anaphase) eines befruchteten Weibcheneies: 6 Chromosomen.
b Äquatorialplatte einer späteren Furchungsteilung eines Weibcheneies: 6 Chromosomen.
c Zwei Kernteilungsfiguren von Oogonien. *d* Anaphase der ersten Furchungsteilung eines unbefruchteten Männcheneies: 3 Chromosomen. *e* Äquatorialplatte einer späteren Furchungsteilung eines Männcheneies. *f* Kernteilungsfigur einer Spermatogonie.

Nach F. SCHRADER 1923a aus HARTMANN 1927

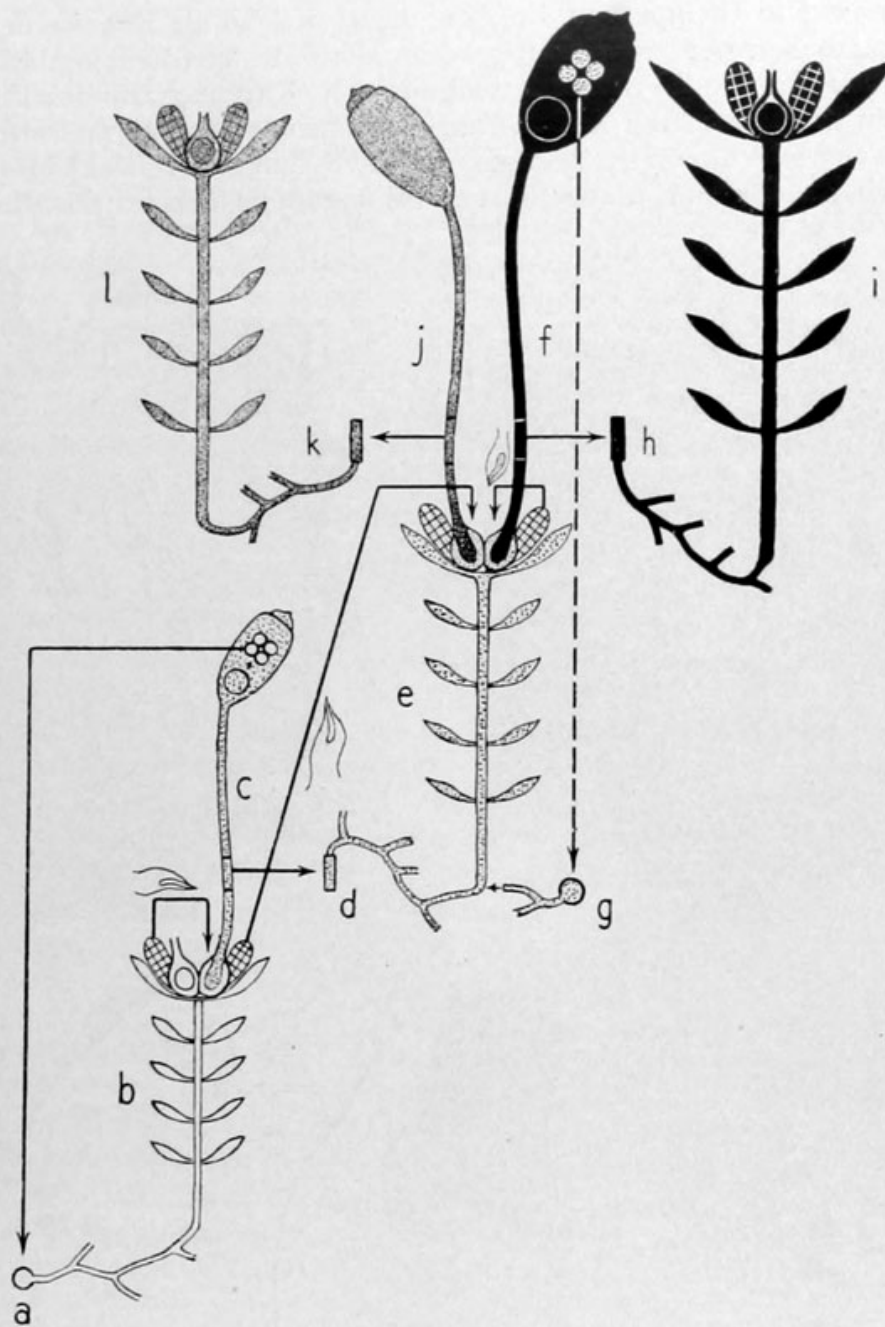


Abb. 195. Schema der Entstehung diploider, triploider und tetraploider Moosgametophyten durch „Regeneration“ der Kapselstiele und Kreuzung. Haplophase einfach konturiert, Diplophase zart punktiert, Triplophase dicht punktiert, Tetraplophase schwarz.

a Normale Spore. *b* Normaler Gametophyt (mit zwei Archegonien [in einem eine Eizelle, im andern der Fußteil der Seta eines Sporophyten] und zwei Antheridien [karriert]). *c* Normaler Sporophyt (in der Kapsel eine Sporenmutterzelle und eine Sporentetrade). *d* Stück der Seta eines diploiden Sporophyten, aus dem ein diploider Protonema auswächst. *e* Diploider Gametophyt (mit zwei Antheridien [karriert]) in den beiden Archegonien stecken die Fußteile der triploiden und tetraploiden Sporophyten. *f* Tetraploider Sporophyt (im Innern eine ebensolche Sporenmutterzelle und eine Tetrade diploider Sporen [*g*], aus denen wieder diploide Gametophyten entstehen können), entstanden aus einer diploiden Eizelle, die von einem diploiden Spermatozoid befruchtet worden ist. *h* Regenerierendes Setafragment von *f*. *i* Tetraploider Gametophyt (mit einem Archegonium und zwei Antheridien). *j* Triploider Sporophyt (entstanden aus: diploides Ei \times haploides Spermatozoid). *k* Regenerierendes Setastück desselben. *l* Triploider Gametophyt.

Original. Nach den Untersuchungen von F. v. WETTSTEIN (1924b) zusammengestellt

obachtung zurückzuführen und gleichzeitig nachzuweisen, daß die abgeänderte Zahl in einer der auf die anormale Mitose folgenden Teilungen wieder auftritt. Einen derartigen Fall haben wir schon oben bei der Besprechung der Konjugationsfrage kennen gelernt (*Dendrocoelum*, vgl. S. 213).

Ein anderer Fall erscheint deshalb besonderer Beachtung wert, weil es sich hier um ein Protozoon (die Amöbe *Vahlkampfia bistadialis*) handelt, dessen „Chromatinsegmenten“ lange Zeit nicht die Wertigkeit von Chromosomen zuerkannt wurde. Unter gewissen Bedingungen treten bei dieser Amöbe sehr oft mehrpolige Teilungsfiguren auf, von denen sich die dreipoligen zur weiteren Analyse besonders eignen. Da nun die abnorme Kernteilung keine Plasmotomie im Gefolge hat, so bleiben die drei Tochterkerne in einem einheitlichen Cytoplasmakörper beisammen liegen, und wenn sie sich neuerdings teilen, so tun sie dies meist gleichzeitig. Dank dieser Umstände konnte KÜHN feststellen, daß die Summe der in den Teilungsfiguren der drei Schwesterkerne vorhandenen Chromosomen erwartungsgemäß¹⁾ ungefähr gleich der doppelten Normalzahl²⁾ ist (Abb. 196a—c).

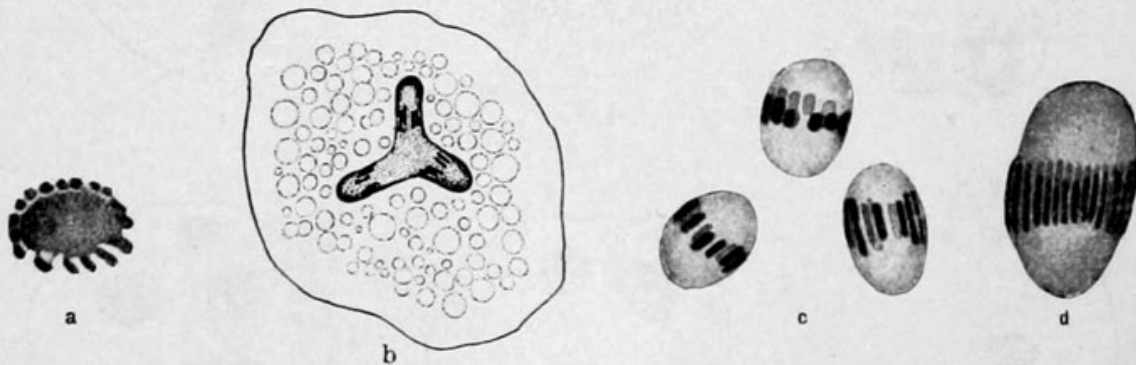


Abb. 196. *Vahlkampfia bistadialis* (Amöbe). Konstanz abnormer Chromosomenzahlen. *a* Polansicht einer normalen Kernteilungsfigur (Metaphase; vgl. Abb. 30 *e*), 17 Chromosomen. *b* Amöbe mit dreipoliger Kernteilungsfigur. *c* Die drei Teilungsfiguren der (in einer Amöbe verbliebenen) Tochterkerne einer dreipoligen Mitose. *d* Teilungsfigur eines Riesenkerns, der durch Verschmelzung der beiden Tochterkerne einer normalen Mitose entstanden ist (32—36 Chromosomen).

Vergrößerung von *a*, *c*, *d* 2000fach, *b* schwächer vergrößert. Nach KÜHN 1921 aus BÉLAR 1926

Verschmelzen umgekehrt zwei Tochterkerne, die durch eine normale Kernteilung (der sich keine Zellteilung angeschlossen hat) entstanden sind, miteinander, so treten in der nächsten Teilung dieses „Synkaryons“ 32—36 Chromosomen auf (Abb. 196 *d*). Zwei weitere ganz ähnliche Fälle dieser Art sind auf Abb. 197 abgebildet; sie bedürfen wohl keines weiteren Kommentars.

Erwähnung verdient auch eine Angabe BELLINGS (1925 *b*), daß ab und zu in den beiden Schwesterzellen der ersten Reifungsteilung (von Pollenmutterzellen) komplementäre Chromosomenzahlen auftreten; d. h. die eine Zelle hat um ebensoviel Chromosomen zu viel, wie die andere zu wenig hat. Die Art dieser Aberration läßt es so gut wie sicher erscheinen, daß sie auf einem Nichttrennen in der ersten Reifungsteilung beruht. Ganz entsprechende Beobachtungen sind auch kürzlich von RUTTLE mitgeteilt worden.

Und schließlich sei noch auf den oben (S. 62) geschilderten Nachweis der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen, den BOVERI an Hand der Analyse der

1) Da bei der dreipoligen Mitose die doppelte Normalzahl von Spaltheilungen auf drei (statt auf zwei) Kerne aufgeteilt wird.

2) Die Normalzahl von *Vahlkampfia bistadialis* ist 16—18; da man über die Befruchtung dieser Amöbe nichts weiß, so muß die Frage, ob diese Zahl die Diploid- oder Haploidzahl ist, offen gelassen werden.

Entwicklung dispermer Seeigeleier geführt hat, hingewiesen; auch hier wird die (allerdings vorher über die Norm erhöhte) Chromosomenzahl durch mehrpolige Mitose herabgesetzt und tritt in der Deszendenz der Tochterkerne dieser abnormen Mitose immer wieder auf.

In den meisten Fällen, die in diese Kategorie gehören, konnte allerdings die Entstehung der abnormen Chromosomenzahlen nicht festgestellt werden,

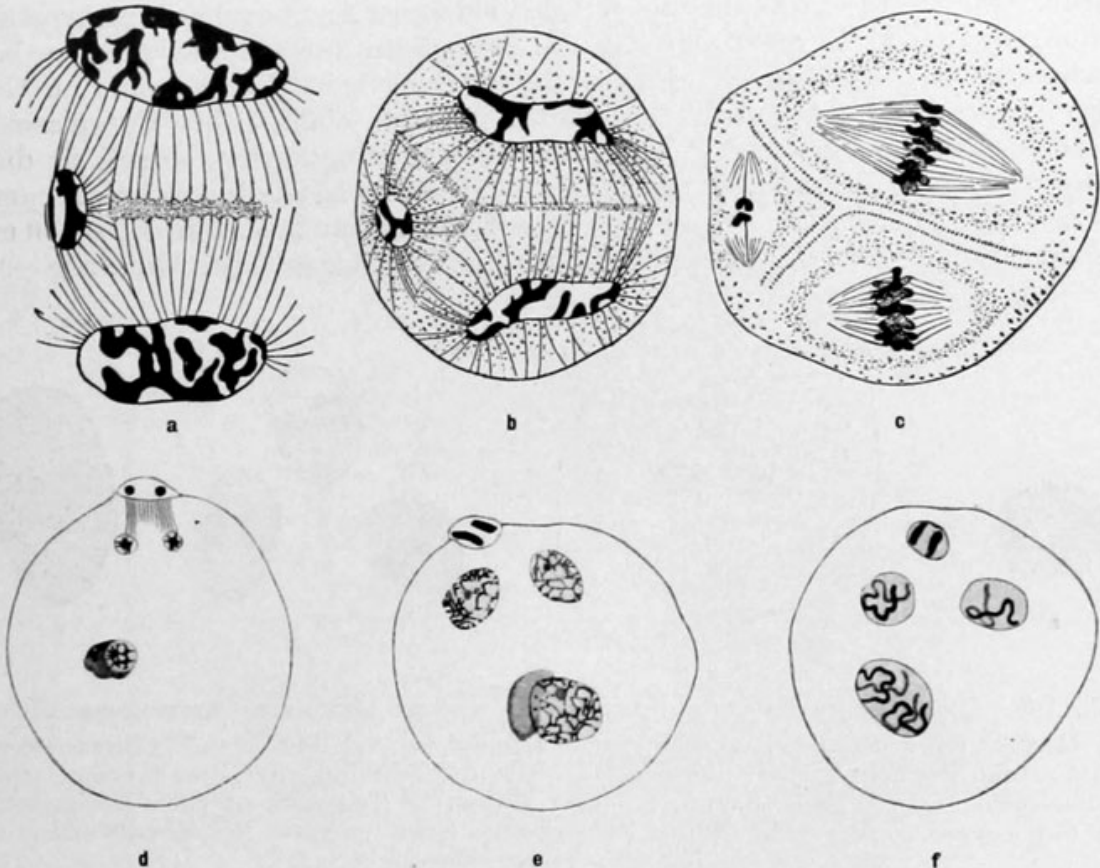


Abb. 197. Umwandlung einzelner Chromosomen in kleine Kerne und Entstehung einzelner Chromosomen aus diesen Kernen.

a—c Hemerocallis fulva (Liliacee). Pollenmutterzellen. *a* Telophase der ersten Reifungsteilung; links ein von zwei (?) eliminierten Chromosomen gebildetes Kernchen. *b* Eine ähnliche Zelle in Interkinese. *c* Zweite Reifungsteilung einer Pollenmutterzelle, die vorher wohl so ausgesehen hat, wie die auf *a* und *b* abgebildeten Zellen; aus dem Teilkernchen ist ein (äqual gespaltenes) Chromosom entstanden, welches sich „auf eigene Faust“ teilt.

d—f Ascaris megalocephala var. *bivalens*. *d* Ei, in dem die Spindel der zweiten Eireifungsteilung gespalten ist; infolgedessen bilden die beiden für den weiblichen Vorkern bestimmten Chromosomen nicht einen, sondern zwei Kerne (*e*). Unter den Eikernen liegt der Spermakern. *f* Ein ebensolches Ei im Stadium der späten Vorkernbildung; in jedem der beiden Teilkernchen hat sich ein Chromosom herausdifferenziert; oberhalb dieser Kerne liegt der Richtungkörper, unter ihnen der männliche Vorkern (mit zwei Chromosomen).

a 1800fach, *b*, *c* 750fach vergrößert. *a—c* Nach JUEL 1897 aus WILSON 1925, *d—f* nach BOVERI 1888

sondern nur ihr Konstantbleiben (hier wären z. B. die von WILSON beobachteten überzähligen M-Chromosomen mancher Wanzen zu nennen [vgl. S. 209]).

Zur dritten Gruppe gehören endlich alle Fälle, in denen die von der Normalzahl verschiedene Chromosomenzahl durch Kernverschmelzung zustande kommt. Diesen Fällen kommt deshalb besondere Beweiskraft zu, weil hier die Art der Entstehung der abnormen Chromosomenzahl genau bekannt ist und weil das Resultat solcher abnormer Verschmelzungen (in bezug auf die Chromosomenzahlen) sehr oft vorhergesagt werden kann. Einen dieser Fälle, die „Herstellung“

tri- und tetraploider Moosgametophyten, haben wir bereits oben kennen gelernt; auch die auf S. 202 besprochenen Chromosomenverhältnisse von Bastarden, deren Eltern sich in ihrer Chromosomenzahl unterscheiden, gehören hierher (vgl. auch Abb. 207, 208).

Es sei daher nur noch an Hand der Abb. 198 u. 199 eine bisher noch nicht erwähnte Modifikation eines derartigen Falles geschildert. Es kommt gelegentlich vor, daß bei der Reifung des Eies von *Ascaris megaloccephala* (deren normaler Verlauf auf Abb. 198a—d dargestellt ist) die erste Reifungsteilung unterdrückt

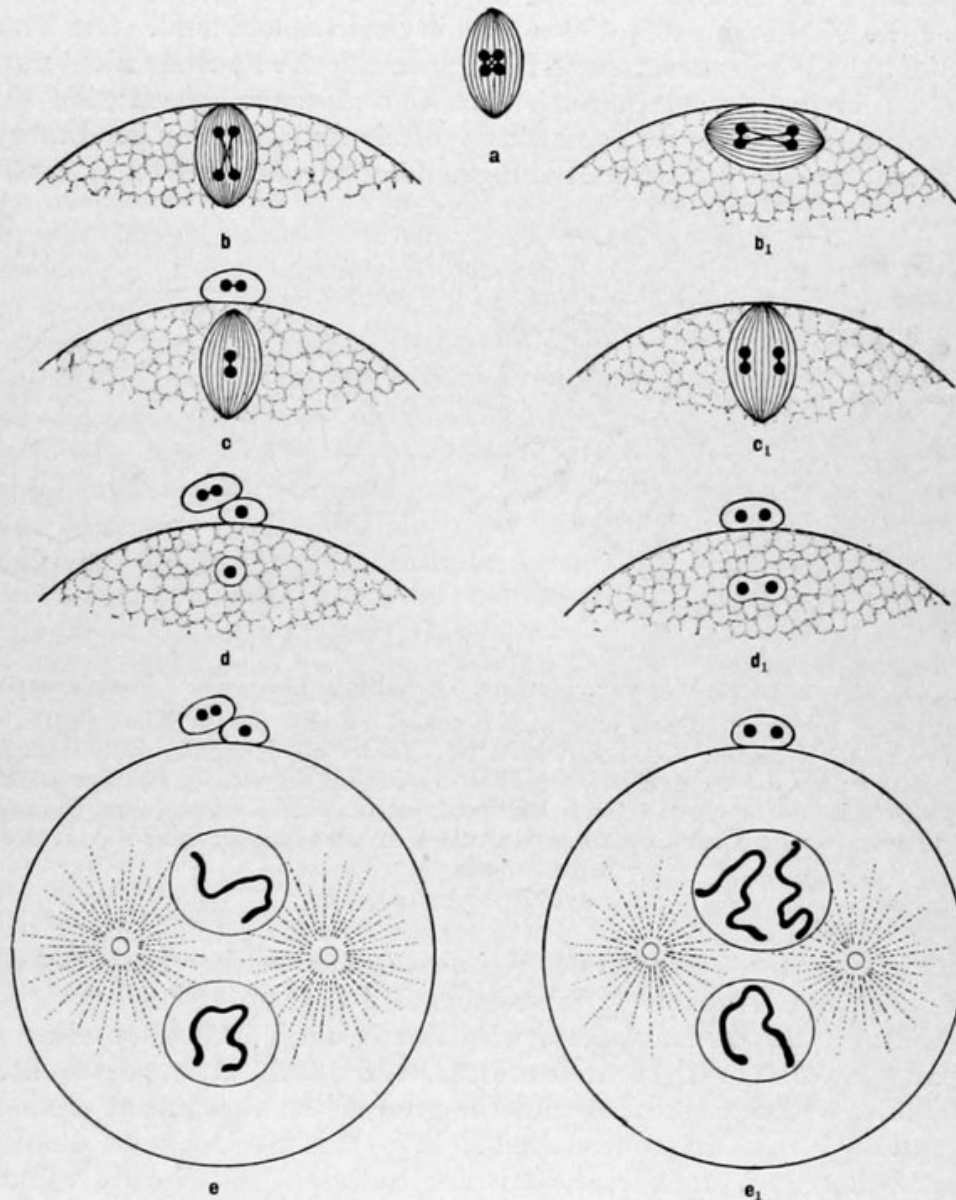


Abb. 198. *Ascaris megaloccephala* var. *univalens*. Erhaltung abnormer Chromosomenzahlen. *a* Normale Spindel der ersten Eireifungsteilung. *b—d* Normaler Verlauf der Eireifung (*b* Anaphase der ersten Reifungsteilung, *c* Metaphase, *d* Telophase der zweiten Reifungsteilung). *e* Späte Prophase der ersten Furchungsteilung; oben der Ei-, unten der Spermakern. *b₁—d₁* Verdoppelung der Chromosomenzahl des Eikerns infolge abnormer Lage der Spindel der ersten Eireifungsteilung. *b₁* Tangential liegende Spindel der ersten Reifungsteilung in Anaphase. *c₁* Metaphase der zweiten Reifungsteilung. Zwischen *b₁* und *c₁* wird die erste Spindel rückgebildet infolgedessen unterbleibt die Abschnürung des ersten Richtungkörpers), wobei die Chromosomentetrade in zwei Dyaden zerfällt, die dann in die zweite Spindel eintreten. *d₁* Telophase der zweiten Reifungsteilung. *e₁* Prophase der ersten Furchungsteilung; der Eikern enthält zwei Chromosomen. Halbschematisch.

wird, und zwar derart, daß die erste Reifungsspindel zwar ausgebildet wird, sich dann aber nicht radial, sondern tangential zur Eioberfläche einstellt.

Die einzige Tetrade¹⁾ zerfällt dann zwar in zwei Dyaden, die aber beide im Ei verbleiben und in der nach Rückbildung der ersten Reifungsspindel alsbald auftretenden zweiten Reifungsspindel ganz normal geteilt werden.

Dieser abnorme Verlauf der Eireifung hat also zur Folge, daß erstens nur ein Richtungskörper (der zwei Chromosomen enthält) gebildet wird und daß zweitens der weibliche Vorkern diploid ist. Es ist also zu erwarten, daß derartige Eier nach der Befruchtung ein triploides Synkaryon enthalten und daß auch sämtliche Nachkommen²⁾ dieses Synkaryons triploid sind. Der Umstand, daß die Richtungskörper des *Ascaris*-Eies innerhalb der Eischale nicht nur lange Zeit erhalten bleiben, sondern auch ihre Chromosomenkonstitution deutlich erkennen lassen, ermöglicht nun eine einwandfreie Agnoszierung der Embryonen, die aus Eiern, welche nur eine Reifungsteilung absolviert haben, entstanden

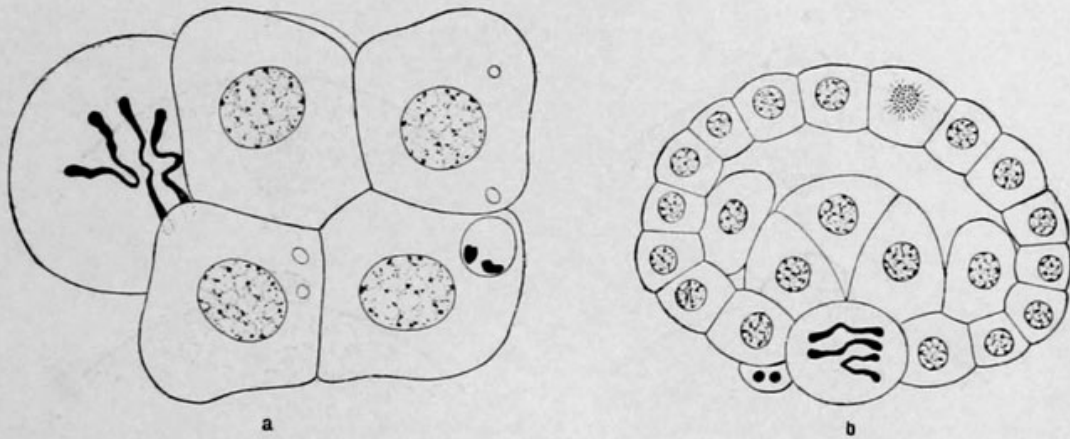


Abb. 199. *Ascaris megalocephala* var. *bivalens*. Erhaltung abnormer Chromosomenzahlen. *a* Sechszelliges Furchungsstadium, entstanden aus einem Ei, dessen Eireifung in der auf Abb. 198 *b*₁—*d*₁ dargestellten Weise verlaufen ist. Links die Keimbahnzelle (vgl. Abb. 66, 67) in Metaphase; auf der rechten unteren Blastomere liegt der einzige Richtungskörper des Eies. *b* Querschnitt durch einen älteren Embryo, der aus einem ebensolchen Ei entstanden ist wie der Keim von *a*. Unten eine Keimbahnzelle in Metaphase; links davon der einzige Richtungskörper.

Aus BOVERI 1904a

sind. Und in den Kernteilungen der Keimbahnzellen solcher Embryonen findet sich denn auch die erwartete Chromosomenzahl 3 (Abb. 199).

Die Geltung des Zahlengesetzes wird durch das Vorkommen einer Regulierung abgeänderter Chromosomenzahlen³⁾ nicht in Frage gestellt. Nicht so sehr deshalb, weil eine solche Regulierung nur selten vorkommt, sondern, weil wir — wenn auch nur in vereinzelt Fällen — den Mechanismus dieser Regulierung auf bekannte Vorgänge, die mit der Individualitätstheorie vollkommen in Einklang steht, zurückführen können.

Solche Vorgänge sind: Zweiteilung eines oder mehrerer Chromosomen bei unterdrückter Kernteilung (nachgewiesen bei parthenogenetisch sich entwickelnden Seeigel- und Nematodeneiern) und Elimination von Chromosomen. Wenn

1) Es handelt sich in dem geschilderten Fall um die Varietät *univalens* ($2n = 2$).

2) Bei *Ascaris* kommen nur die Kerne der Keimbahnzellen als unveränderte Nachkommen des Synkaryons in Betracht, da ja die Kerne der anderen Blastomeren eine Chromatidimination erfahren (S. 98).

3) Besonders nach künstlicher Parthenogenese (GOLDSCHMIDT 1920 b, P. HERTWIG 1920 b, HOVASSE 1922, LANDAUER 1922, BUCHNER 1911).

es auch bisher nur in ganz wenigen Fällen möglich gewesen ist, die Art und Weise der Regulierung derart einwandfrei aufzuklären, so steht doch der Annahme, daß die Regulierung stets durch einen der oben erwähnten Vorgänge bewirkt wird, nichts im Wege¹⁾.

Das Zahlengesetz ist nur eine der Stützen der Individualitätstheorie. Als weitere und noch viel beweiskräftigere Stützen dürfen wir eine Reihe von Tatsachen ansehen, aus denen man die Behauptung ableiten kann, daß ein bestimmtes nach Form und relativer Größe von den anderen Chromosomen der Garnitur unterscheidbares Chromosom nur dann in einer Kernteilung auftritt, wenn an der Entstehung des betreffenden Kernes ein dieses Chromosom entsprechendes Chromosom beteiligt war. Einige Beweise dieses Satzes, die auf dem Verhalten der Chromosomen gewisser Bastarde²⁾ fußen, sind bereits oben (S. 210) bei der Erörterung der Konjugationsfrage dargelegt worden.

Der eleganteste Beweis dieser Art, den SEILER (1925) durch die Untersuchung der Rassenbastarde von *Phragmotobia fuliginosa* erbracht hat, verdient jedoch eine ganz ausführliche Schilderung, da in diesem Fall sämtliche Folgerungen, die sich aus der Individualitätstheorie ergeben, durch die Beobachtung des Verhaltens von zwei (eigentlich drei) Chromosomen, welches durch mehrere Generationen hindurch verfolgt werden konnte, bestätigt worden sind.

Phragmotobia fuliginosa, ein Schmetterling aus der Familie der Arctiiden, kommt in vier äußerlich nicht unterscheidbaren Rassen vor, die sich in ihren Chromosomenbeständen unterscheiden. Drei von diesen Rassen hat SEILER für seine Versuche verwendet; die eine hat in beiden Geschlechtern haploid 28 Chromosomen, darunter ein auffällig großes, die zweite ebenfalls in beiden Geschlechtern haploid 29, darunter ebenfalls ein großes Chromosom, das aber etwas kürzer ist als das der „28er“ Rasse; bei der dritten Rasse hat das Männchen diploid 56 Chromosomen (wie die 28er Rasse), das Weibchen aber diploid 57 Chromosomen, darunter ein Chromosom, welches so lang ist, wie das große Chromosom der 28er Rasse, und ein etwas kürzeres, welches dem langen Chromosom der 29er Rasse gleicht (Abb. 200). SEILER bezeichnet die langen Chromosomen der „reinen 28er Rasse“ — aus Gründen, die sich aus dem Folgenden ohne weiteres ergeben — als XZ- und die der 29er Rasse als X-Chromosomen³⁾. Die Untersuchung der ersten Reifungsteilung der 57er Rasse (SEILER bezeichnet sie als „28er Rasse mit weiblicher Digametrie“) ergaben folgendes: Beim Männchen wie beim Weibchen treten in der ersten Reifungsteilung 28 Gemini auf, darunter ein besonders großer. Während aber beim Männchen diese 28 Gemini stets in 28 Einzelchromosomen zerlegt werden (somit nur eine Sorte von Spermien gebildet wird), wird der Chromosomenbestand des Weibchens bei der Reifungsteilung in zwei Garnituren, deren eine aus 28 und deren andere aus 29 Chromosomen besteht,

1) Wenn die Nachkommen heteroploider Eltern nicht erwartungsgemäß heteroploid sind, so ist die Erklärung dieses Ergebnisses durch die Annahme, daß nur orthoploide Gameten befruchtungstüchtig sind, nicht als leichtfertige Ausflucht zu bezeichnen, denn es ist in vielen Fällen nachgewiesen worden, daß ein größerer oder geringerer Prozentsatz der Gameten heteroploider Organismen zugrunde geht (NB. nicht: zugrunde gehen muß!) oder degenerativ verändert erscheint.

2) *Circotettix*, *Drosera*, *Pygaera*.

3) Da man als X-Chromosomen gewöhnlich die Geschlechtschromosomen bezeichnet, so könnte diese Bezeichnung irreführend erscheinen; sie ist es aber deshalb nicht, weil das Verhalten der Chromosomen der „28er Rasse mit weiblicher Digametrie“ deutlich zeigt, daß sich X- und XZ-Chromosom so benehmen wie ein Geschlechtschromosomenpaar; nebenbei bemerkt stellen diese Chromosomenverhältnisse einen der stichhaltigsten Anhaltspunkte für die Annahme, daß sich X- und Y-Chromosom nicht immer morphologisch unterscheiden müssen, dar.

aufgeteilt, und zwar geschieht das derart, daß in der Anaphase der ersten Reifungsteilung der eine Partner des zum großen Geminus vereinigten Chromosomen-

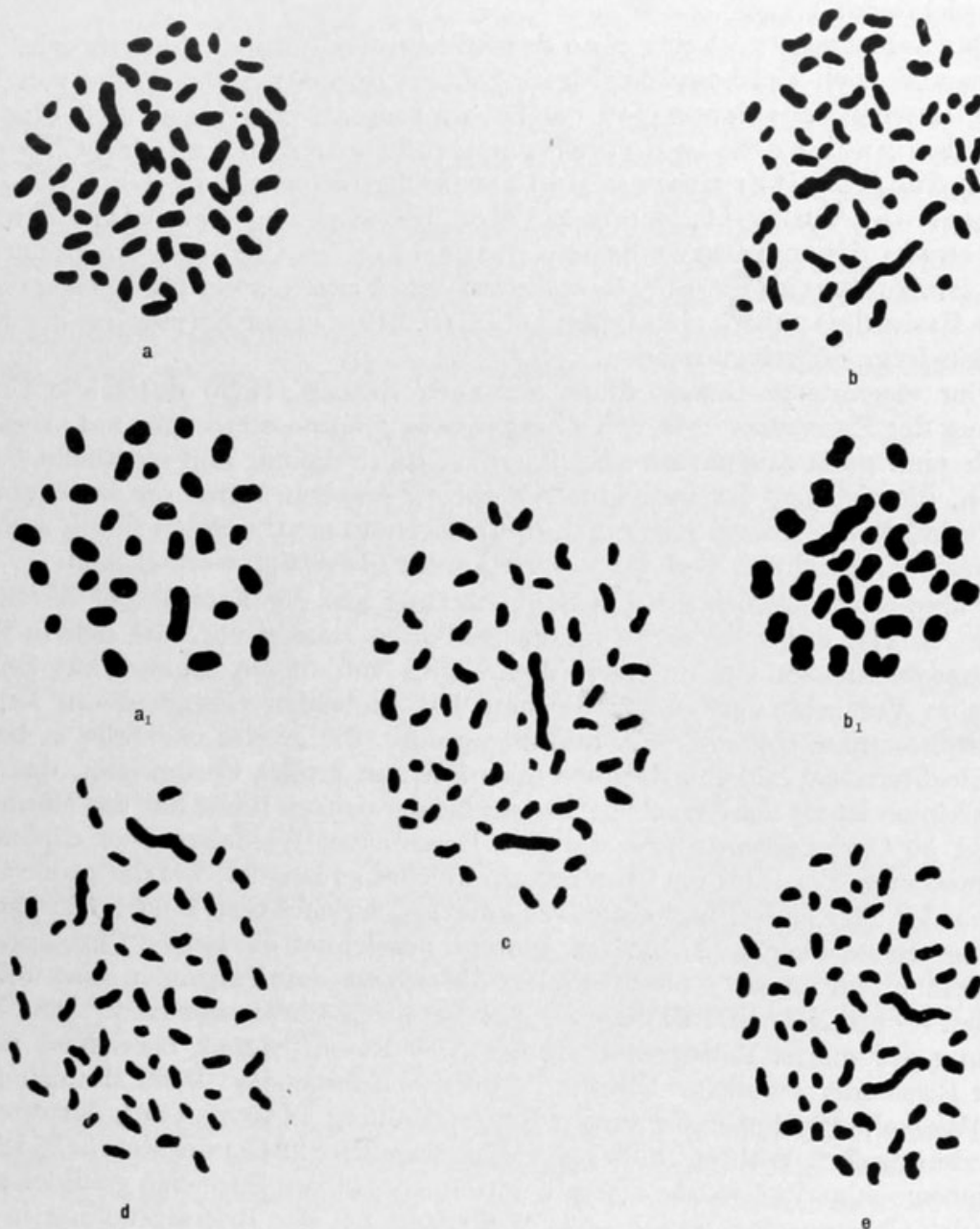


Abb. 200. *Phragmotobia fuliginosa* (Schmetterling). Übersicht über das Verhalten der XZ- und X-Chromosomen bei Kreuzung der Rassen „ $n = 28$ “ und „ $n = 29$ “.

a, a₁ Diploider und haploider Chromosomenbestand der 29er Rasse. *a* Äquatorialplatte einer Blastoderm- (Furchungs-) Mitose: 58 Chromosomen; die beiden X-Chromosomen oben links und rechts. *a₁* Tochterplatte der ersten Eireifungsteilung (29 Chromosomen, X-Chromosom rechts unterhalb der Mitte). *b* Diploider Chromosomenbestand der 28er Rasse mit weiblicher Digamete (σ : $54 + 2$ XZ-Chromosomen, ρ : $54 + XZ + X + Z$). Äquatorialplatte einer Blastodermmitose eines männlichen Embryos (56 Chromosomen, die beiden XZ-Chromosomen in der untern Hälfte). *b₁* Haploider Chromosomenbestand der reinen 28er Rasse: Tochterplatte der ersten Eireifungsteilung; (28 Chromosomen, links oben das XZ-Chromosom). *c* Diploider Chromosomenbestand des Bastards $28 \rho \times 29 \sigma$ (Blastodermmitose; 57 Chromosomen, in der Mitte das XZ-, unten das X-Chromosom). *d, e* Diploide Chromosomenbestände von F_2 -Individuen aus der Rückkreuzung $28 \rho \times (29 \rho \times 28 \sigma) \sigma$ (Blastodermmitosen). *d* 57 Chromosomen, XZ ganz oben, X Chromosom links unterhalb davon. *e* 56 Chromosomen; die beiden XZ Chromosomen rechts unterhalb der Mitte.

Vergrößerung 3000fach. Nach SEILER 1925

paares in zwei Chromosomen zerfällt, in ein ganz kleines und in ein großes Chromosom, welches nur um wenig kürzer ist als der ungeteilt gebliebene Partner. Es entstehen also zweierlei Sorten von Eiern (mit 28 und 29 Chromosomen) und da die Weibchen dieser Rasse stets 57 (28 + 29), die Männchen stets 56 (28 + 28) Chromosomen besitzen, so ergibt sich daraus ohne weiteres, daß die Eier mit 29 Chromosomen weibchenbestimmend sind¹⁾. Es folgt aus diesen Befunden aber noch etwas anderes: da der große Geminus des Weibchens vor der Anaphase der ersten Reifungsteilung keine Ungleichheit seiner Partner erkennen läßt, wohl aber später, so muß man annehmen, daß er eigentlich aus drei Chromosomen besteht: einem ganz langen, einem etwas kürzeren und einem ganz kurzen,

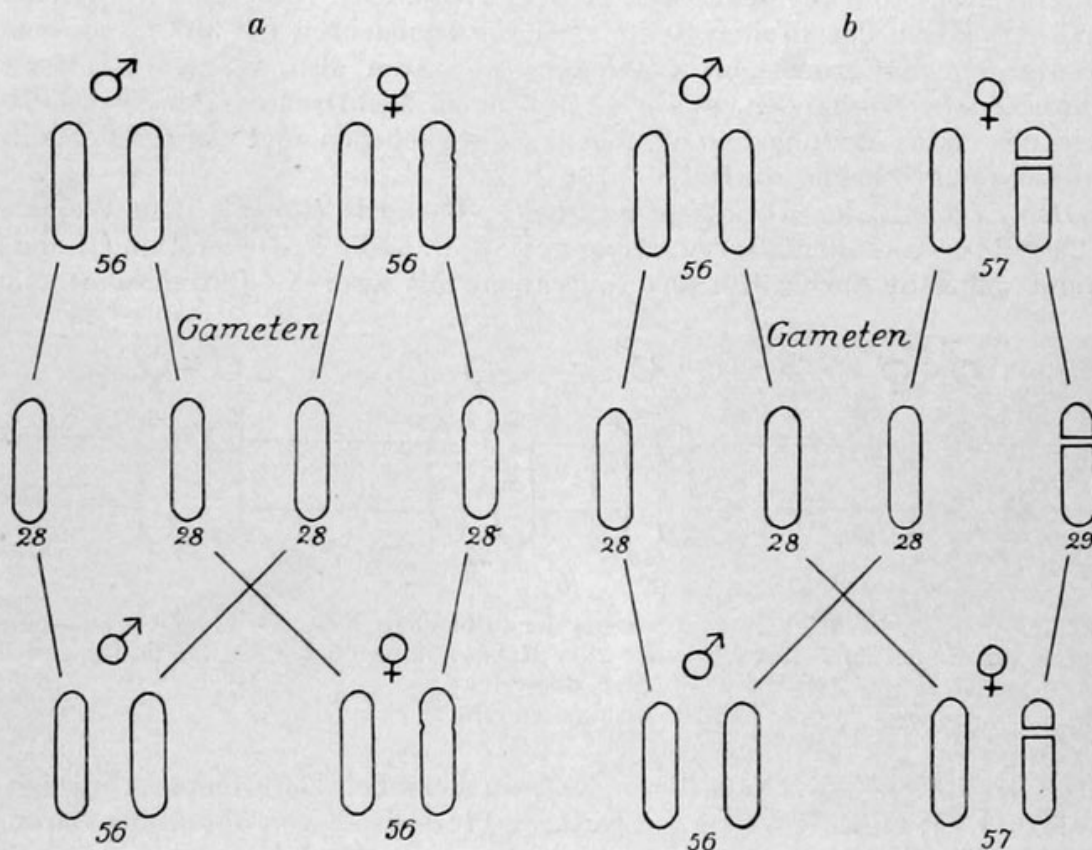


Abb. 201. *Phragmotobia fuliginosa*. Schema des Verhaltens der XZ-, X- und Z-Chromosomen der reinen 28er Rasse (a) und der 28er Rasse mit weiblicher Digametrie (b). Obere und untere Reihe: diploide, mittlere Reihe: haploide Chromosomenbestände (die Zahlen geben die Gesamtzahl der Chromosomen inklusive der gezeichneten XZ-, X- und Z-Chromosomen an).

Nach SEILER 1925

und daß die beiden letzteren Chromosomen bis zur Anaphase der Reduktionsteilung zu einem Sammelchromosom vereinigt sind. Die Berechtigung der Bezeichnung XZ-, X- und Z-Chromosom für diese drei Chromosomen liegt somit auf der Hand (Abb. 201, 202).

Bei Kreuzung der reinen 28er Rasse mit der 29er Rasse war also zu erwarten, daß alle F_1 -Individuen diploid 57 Chromosomen besitzen würden (Abb. 200 c, 203 a, b); was aber nicht so sicher zu erwarten war und trotzdem eintrat, war das, daß in den Spermatozyten des Bastardmännchens XZ-, X- und Z-Chromosom

1) Es sei daran erinnert, daß bei anderen Schmetterlingen die (cytologische) Heterogametrie des Weibchens noch viel deutlicher ist, nämlich da, wo ein Geschlechtschromosomenmechanismus vom XO-Typ vorkommt (vgl. SEILER 1914, 1920).

paares in zwei Chromosomen zerfällt, in ein ganz kleines und in ein großes Chromosom, welches nur um wenig kürzer ist als der ungeteilt gebliebene Partner. Es entstehen also zweierlei Sorten von Eiern (mit 28 und 29 Chromosomen) und da die Weibchen dieser Rasse stets 57 (28 + 29), die Männchen stets 56 (28 + 28) Chromosomen besitzen, so ergibt sich daraus ohne weiteres, daß die Eier mit 29 Chromosomen weibchenbestimmend sind¹⁾. Es folgt aus diesen Befunden aber noch etwas anderes: da der große Geminus des Weibchens vor der Anaphase der ersten Reifungsteilung keine Ungleichheit seiner Partner erkennen läßt, wohl aber später, so muß man annehmen, daß er eigentlich aus drei Chromosomen besteht: einem ganz langen, einem etwas kürzeren und einem ganz kurzen,

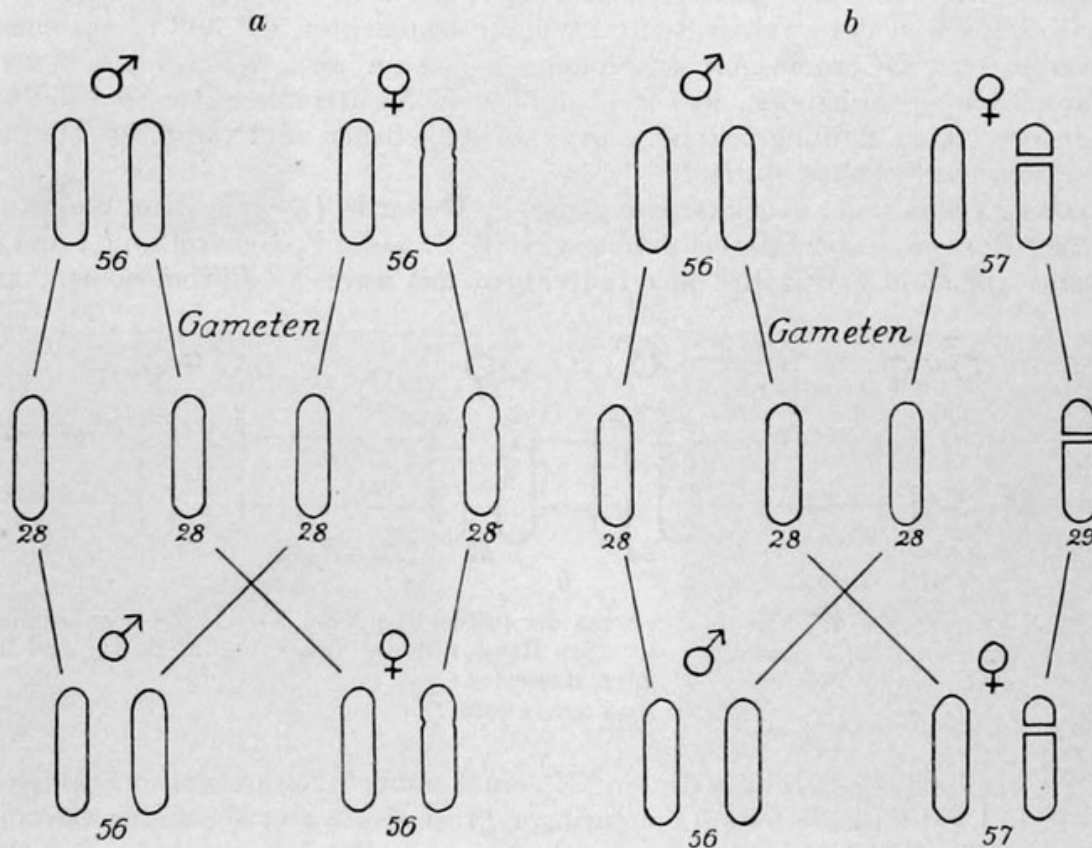


Abb. 201. *Phragmotobia fuliginosa*. Schema des Verhaltens der XZ-, X- und Z-Chromosomen der reinen 28er Rasse (a) und der 28er Rasse mit weiblicher Digamete (b). Obere und untere Reihe: diploide, mittlere Reihe: haploide Chromosomenbestände (die Zahlen geben die Gesamtzahl der Chromosomen inklusive der gezeichneten XZ-, X- und Z-Chromosomen an).

Nach SEILER 1925

und daß die beiden letzteren Chromosomen bis zur Anaphase der Reduktionsteilung zu einem Sammelchromosom vereinigt sind. Die Berechtigung der Bezeichnung XZ-, X- und Z-Chromosom für diese drei Chromosomen liegt somit auf der Hand (Abb. 201, 202).

Bei Kreuzung der reinen 28er Rasse mit der 29er Rasse war also zu erwarten, daß alle F_1 -Individuen diploid 57 Chromosomen besitzen würden (Abb. 200 c, 203 a, b); was aber nicht so sicher zu erwarten war und trotzdem eintrat, war das, daß in den Spermatozyten des Bastardmännchens XZ-, X- und Z-Chromosom

1) Es sei daran erinnert, daß bei anderen Schmetterlingen die (cytologische) Heterogamete des Weibchens noch viel deutlicher ist, nämlich da, wo ein Geschlechtschromosomenmechanismus vom XO-Typ vorkommt (vgl. SEILER 1914, 1920).

sich so miteinander paarten¹⁾, daß die Zusammensetzung des „dreiwertigen Geminus“ sichtbar blieb (Abb. 203c—e), (dies kommt daher, weil in der Reifungsteilung der Spermatocyten die Chromosomen fast kugelig sind; in der Eireifung der F₁-Weibchen, wo die Chromosomen ihre Stäbchenform bis in die Reifungsteilung hinein beibehalten, verhielt sich der XZ—X—Z-Komplex wie beim Weibchen der 57er Rasse). Und das weitere Verhalten dieses Geminus entsprach ebenfalls allen Erwartungen: in den meisten Fällen ging in der Reifungsteilung des Männchens das XZ-Chromosom an den einen, das X- und das Z-Chromosom an den anderen Spindelpol; beim Weibchen war dies fast ausnahmslos²⁾ der Fall; doch kamen immerhin nicht selten Fälle vor, in denen das Z-Chromosom sich dem XZ-Chromosom angeschlossen hatte (vgl. Abb. 204). Außerdem wurden auch Äquatorialplatten der zweiten Reifungsteilung beobachtet, die 30 Chromosomen (darunter ein X-Chromosom) enthielten; es waren also wahrscheinlich zwei Z-Chromosomen vorhanden, was wohl auf einem Nichttrennen der Spaltheilften des in der ersten Reifungsteilung ungepaart gebliebenen und vorzeitig geteilten Z-Chromosoms beruhen dürfte.

Das Ergebnis der Rückkreuzung des F₁-Bastards (♂) mit dem Weibchen der 28er Rasse war ebenfalls erwartungsgemäß; d. h. die F₂-Generation (♂ und ♀) bestand ungefähr zur Hälfte aus Individuen mit zwei XZ-Chromosomen, zur

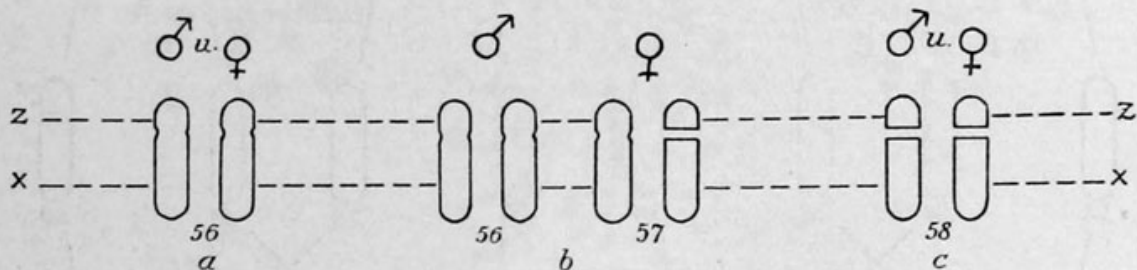


Abb. 202. *Phragmotobia fuliginosa*. Schema der (diploiden) XZ-, X- und Z-Chromosomenbestände der reinen 28er Rasse (a), der 28er Rasse mit weiblicher Digamete (b) und der 29er Rasse (c).

Nach SEILER 1925

anderen Hälfte aus Individuen, die ein XZ-, ein X- und ein Z-Chromosom enthielten (Abb. 200d, e); außerdem kam ein geringer Prozentsatz von abnormen Chromosomenkombinationen vor, die aber nach dem, was die Untersuchung der Reifungsteilung des F₁-Bastards ergeben hatte (s. oben), ebenfalls zu erwarten war. Die Rückkreuzung eines F₁-Weibchens mit einem Männchen der 28er Rasse ergab ebenfalls eine F₂-Generation von der erwarteten Zusammensetzung (wenn die beiderlei Sorten von Eiern, die das Bastardweibchen liefert [solche mit 28 und solche mit 29 Chromosomen], ebenso männchen- resp. weibchenbestimmend sind wie die des Weibchens der 28er Rasse mit weiblicher Digamete, so darf die Rückkreuzung nur Männchen mit 56 Chromosomen und Weibchen mit 57 Chromosomen ergeben). Umgekehrt mußte eine Rückkreuzung eines F₁-Weibchens aus der Kreuzung: Männchen der 29er × Weibchen der 57er Rasse mit einem Männchen der 28er Rasse lauter Tiere (♂ und ♀) mit 57 Chromosomen liefern; auch dieses war der Fall (allerdings konnten nur vier F₂-Männchen unter-

1) In einigen wenigen Fällen paarten sich nur X- und XZ-Chromosom; da die Äquatorialplatten, in denen dies der Fall war, 29 statt 28 Chromosomen enthielten, so ist es so gut wie sicher, daß das Z-Chromosom ungepaart neben dem X—XZ-Geminus in die Äquatorialplatte eingeordnet war.

2) Gelegentlich wurden die beiden großen Chromosomen in der Anaphase eliminiert; auch andere Anomalien kamen hier und da vor.

sucht werden). Und schließlich lieferte auch die Inzucht der F_1 -Generation das erwartete Resultat (Abb. 205).

Einige weitere ähnliche Fälle seien nur durch die Abbildungen 206 bis 208 illustriert¹⁾.

Als ebensoviele Beweise der Erhaltung der Chromosomenindividualität dürfen auch alle im IX. Kapitel als Beweise der Chromosomentheorie der Ver-

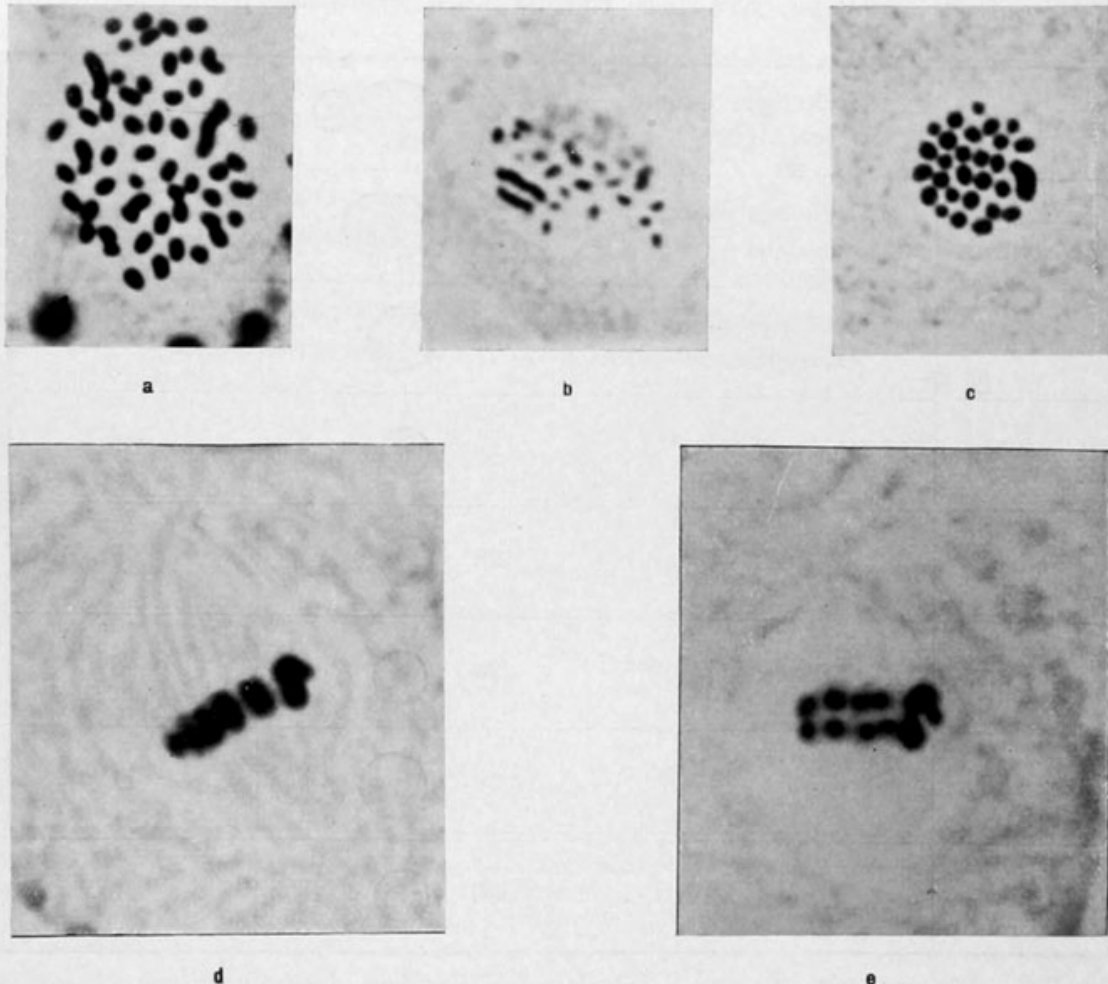


Abb. 203. *Phragmotobia fuliginosa*. Verhalten der XZ-, X- und Z-Chromosomen im Bastard „n = 28“ × „n = 29“ (Mikrophotographien).

a, b Äquatorialplatten von Blastodermmitosen (57 Chromosomen, X-Chromosom auf *a* links oben, auf *b* links, XZ-Chromosom auf *a* rechts, auf *b* links [über dem X-Chromosom]). *c—e* Erste Reifungsteilung der Spermatocyten des Bastardmännchens. *c* Äquatorialplatte in Polansicht: 28 Gemini, der XZ-X-Z-Komplex rechts am Rande (das Z-Chromosom ist als kleiner Auswuchs links oben zu sehen). *d* Metaphasestadium in Seitenansicht; rechts der XZ-X-Z-Komplex (das XZ-Chromosom ist dem unteren Spindelpol zugekehrt, X und Z-Chromosom dem oberen). *e* Frühe Anaphase; rechts der XZ-X-Z-Komplex, ebenso orientiert, wie auf *d*.

a—c 2000fach, *d, e* 3000fach vergrößert. Nach SEILER 1925 (*a—c*) und 1926 b (*d, e*)

erbung aufgezählten Fälle atypischen Chromosomenverhaltens bei *Drosophila* angesehen werden (S. 312 bis 333).

Endlich wären hier auch die auf S. 292 erwähnten Untersuchungen BALTZERS an Seeigelbastarden zu erwähnen.

1) Vgl. hierzu auch SCHWEMMLE 1927, HARMAN 1920, COLLINS & MANN, PINNEY, MORRIS 1914, FEDERLEY 1915, 1916, 1923.

Daß die in so vielen Fällen nachweisbare Zusammensetzung des diploiden Satzes aus zwei haploiden Garnituren sowie das Verhalten der Geschlechtschromosomen denselben Schluß notwendig machen, wie die vorhin genannten Tatsachen, liegt auf der Hand.

Alle bis jetzt angeführten Beweise der Individualitätstheorie zeigen nur, daß jedes Chromosom irgend etwas in den Kern mitbringt, welches „Etwas“ bewirkt, daß in der nächsten Teilung ein ihm ganz entsprechendes Chromosom wieder auftritt. Welcher Art diese Individualitätserhaltung jedoch ist, darüber









XZ+X+Z	I. Reifungsteilung (Gemini)	28		251
XZ+X (Z extra)	I. Reifungsteilung (Gemini)	29		2
XZ	II. Reifungsteilung (Einzelchromosomen)	28		97
X (Z extra)	..	29		87
X+Z oder XZ	..	28		99
X (Z fehlt)	..	28		3
XZ (überzähliges Z)	..	29		11
X (2 über- zählige Z)	..	30		6

Abb. 204. *Phragmotobia fuliginosa*. Tabellarische Übersicht über die Chromosomenzahlen und die Bestände an XZ-, X- und Z-Chromosomen in den Äquatorialplatten der Reifungsteilungen der Spermatozyten der Bastarde $29 \text{♀} \times 28 \text{♂}$ und $28 \text{♀} \times 29 \text{♂}$. Die Zeichnungen zeigen (schematisch) die ungefähre Form und relative Größe der XZ-, X- und Z-Chromosomen (Gemini resp. Einzelchromosomen). Links von jeder Zeichnung steht die gefundene Chromosomenzahl, rechts davon die Anzahl der Äquatorialplatten, die ausgezählt wurden; in der ersten Vertikalreihe ist der mutmaßliche Bestand an XZ-, X- und Z-Chromosomen angegeben.

Nach SEILER 1925, etwas ergänzt

können wir uns nach dem bis jetzt mitgeteilten Beweismaterial keine genauere Vorstellung machen; alle diese Tatsachen können ebensogut durch die Annahme, daß jedes Chromosom aus einzelnen Teilchen (etwa Chromiolen) besteht, die sich in der Interphase zerstreuen und bei der nächsten Teilung zufolge einer besonderen Affinität wieder richtig „zusammenfinden“¹⁾, erklärt werden, wie auch

1) Diese Vorstellung hat ihren Ausdruck in der sog. Manövriehypothese von FICK gefunden. (FICK nimmt allerdings keine irgendwie geartete Differenz der einzelnen Teile an.) Aber selbst gegen eine derart modifizierte Manövriehypothese könnte geltend gemacht werden, daß überzählige Chromosomen stets gesondert erhalten bleiben; würden die Chromo-

durch die Annahme, daß jedes Chromosom oder ein wesentlicher Teil desselben als Ganzes, wenn auch noch so metamorphosiert, im Ruhekern erhalten bleibt.

Es liegen nun einige Beobachtungen vor, welche — zwar nur für wenige Objekte — die Entscheidung zugunsten dieser letzten Alternative¹⁾ erbringen, also als Beweise der morphogenetischen Kontinuität der Chromosomen anzusehen sind; denen aber deshalb eine größere Bedeutung zukommt, weil sie mit allem, was wir sonst über den Chromosomenformwechsel wissen, gut in Einklang stehen.








X+X (Z Geminus extra)	I. Reifungsteilung (Gemini)	29		61
X (Z extra)	II. Reifungsteilung (Einzelchromosomen)	29		73
XZ+X+Z	I. Reifungsteilung (Gemini)	28		97
XZ	II. Reifungsteilung (Einzelchromosomen)	28		22
X (Z extra)	..	29		18
XZ oder X+Z	..	28		23
X (2 über- zählige Z)	..	30		2

Abb. 205. *Phragmotobia fuliginosa*. Tabellarische Übersicht über die Chromosomenzahlen und die Bestände an XZ-, X- und Z-Chromosomen in den Äquatorialplatten der Spermatozyten von 18 F₂-Individuen (Kreuzung [28* ♀ × 29 ♂] ♀ × [29 ♀ × 28* ♂] ♂. (28* bedeutet, daß es nicht die reine 28er Rasse, sondern die mit weiblicher Digamete war; infolgedessen haben alle F₁-Weibchen der Kreuzung [28* ♀ × 29 ♂] 58 Chromosomen [2 X + 2 Z], alle F₁-Männchen dieser Kreuzung 57 Chromosomen; die F₁-Individuen der reziproken Kreuzung [29 ♂ × 28* ♀] haben jedoch sämtlich 57 Chromosomen.) Horizontalreihe 1 und 2: Herausgemeldete 29er Tiere. Alle anderen Reihen Bastarde. Die Tabelle ist ebenso zu lesen wie Abb. 204.

Nach SEILER 1925, etwas ergänzt

Es sei auch hier zunächst mit der Darstellung des überzeugendsten dieser Beweise (den wir wieder BOVERI verdanken) begonnen. In der ersten Furchungsteilung von *Ascaris megalcephala* erfolgt die Umwandlung der durch die Anaphasebewegung haarnadelförmig gewordenen Chromosomen in den Ruhekern derart, daß zunächst im Bereich der Umbiegungsstellen eine Vakuole auftritt, an deren Wand sich die „distalen“ Teile jedes Chromosoms in ähnlicher Weise wie bei der oben geschilderten Karyomeritenbildung der Axolotblastomeren (Abb. 42) ver-

somen aus einzelnen Partikeln sich aufbauen, so wäre in diesem Fall vielleicht zu erwarten, daß sich die Teile des überzähligen Chromosoms zu denen seines homologen Partners gesellen.

1) Mit diesem Ausdruck soll nicht gesagt sein, daß die oben angeführten Erklärungen der Individualitätserhaltung die beiden einzig möglichen sind; sie sind nur die nächstliegenden.

teilen und sich schließlich der Beobachtung entziehen (Abb. 209 a, b). Die freien Enden der Chromosomen bleiben jedoch etwas länger sichtbar, und die Stellen, an denen sie gelegen haben, sind auch dann, wenn sich auch die Enden in ein Retikulum aufgelöst haben, am Ruhekern als Aussackungen¹⁾ deutlich kenntlich (Abb. 209 c).

In diesen Aussackungen, deren Zahl nie größer ist als die der Chromosomenenden (also gleich $4n$), wohl aber kleiner sein kann (wenn nämlich mehr als ein Ende in einer Aussackung liegt), treten nun bei der nächsten Prophase wieder Chromosomenenden auf (Abb. 209 d).

Noch mehr: BOVERI konnte wahrscheinlich machen (man kann fast sagen nachweisen), daß gelegentlich auch die gegenseitige Lagebeziehung der in

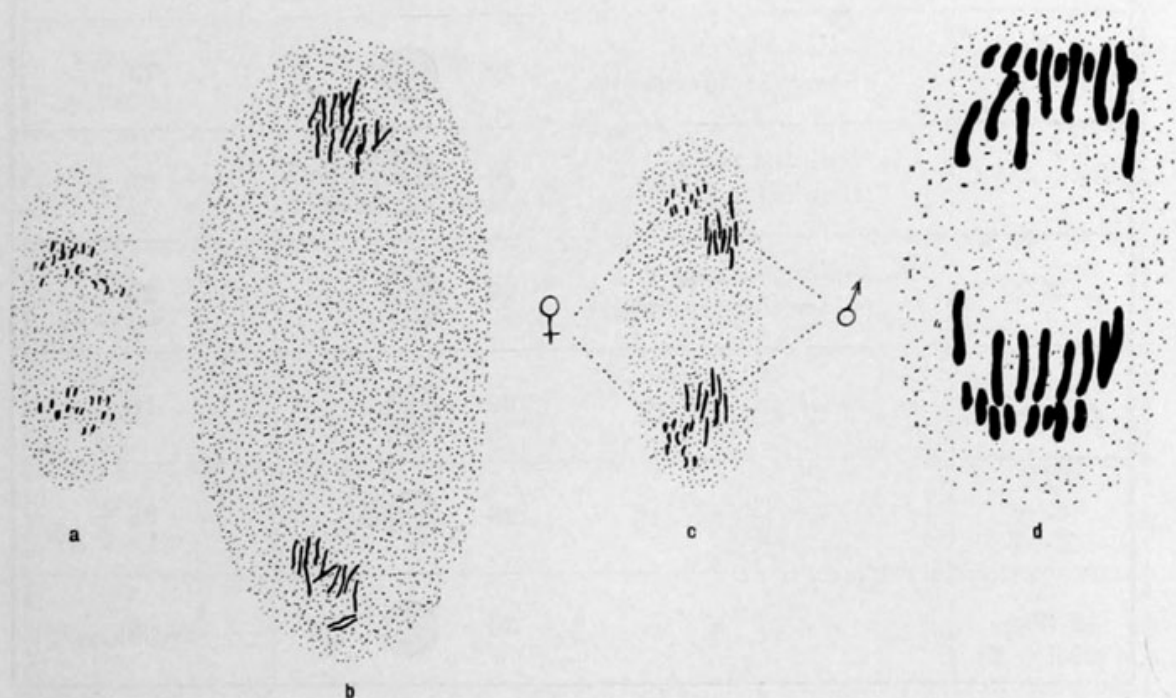


Abb. 206. Erhaltung der Chromosomenindividualität im Bastard *Menidia notata* ♀ × *Fundulus heteroclitus* ♂ (Teleostier).

a Anaphase der ersten Furchungsmiitose eines *Menidia*-Eies. b Anaphase der ersten Furchungsteilung eines *Fundulus*-Eies. c Anaphase der ersten Furchungsteilung eines Bastardeies, links die *Menidia*-, rechts die *Fundulus*-Chromosomen. d Anaphase einer späteren Furchungsteilung eines Bastardeies. Väterliche und mütterliche Chromosomen vermengt; die Mehrzahl der *Menidia*-Chromosomen liegt näher an den Spindelpolen, als die *Fundulus*-Chromosomen.

a—c gleichstark vergrößert, d etwa doppelt so stark vergrößert als a—c. Nach MOENKHAUS 1904

der Kernvakuole gelegenen (aber regressiv veränderten!) Mittelstücke der Chromosomen während der Interphase keine nennenswerte Veränderung erfährt. Wie die Abb. 209 d und 210 besser als eine lange Erklärung zeigen, stimmt in den von BOVERI analysierten Fällen²⁾ die Anordnung der in der Pro-

1) Die dementsprechend nur den Kernen der Keimbahnzellen zukommen; die Kerne der Somazellen (die ja diese Enden bei der Chromatindiminution eingebüßt haben) sind ausnahmslos ganz abgerundet (vgl. Abb. 66 c).

2) Es ist nicht schwer, sich von der Richtigkeit dieser Beobachtung BOVERIS zu überzeugen; man darf nur nicht erwarten, daß die Eier des erstbesten *Ascaris*-Weibchens die Chromosomenverhältnisse so klar zeigen wie die Abb. 210. Erstens kommt es (wie BOVERI 1909, S. 196 ausdrücklich hervorhebt) nicht selten vor, daß die Blastomerenkerne eine Drehung erfahren, so daß sie in der Prophase der zweiten Teilung verschieden orientiert sind.

Zweitens aber geben in manchen Fällen schon die Spalthälften (in den auseinander-

phase der zweiten Furchungsteilung auftretenden Chromosomen in den beiden Kernen des zweigeteilten Eies weitgehend überein. Daß diese Übereinstimmung am einfachsten durch die Annahme, daß das Verschwinden der Chromosomen in

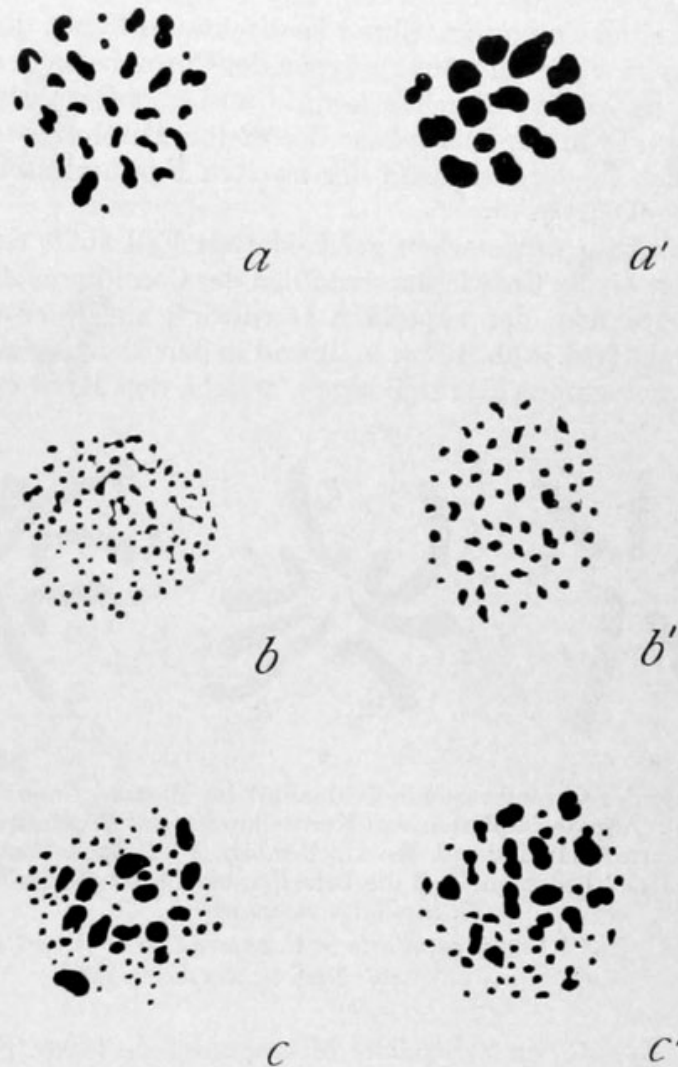


Abb. 207. Erhaltung der Chromosomenindividualität im Bastard *Ithysia (Nyssia) zonaria* ♀
× *Lycia (Biston) hirtaria* ♂ (Schmetterlinge).

a, b, c Äquatorialplatten von Spermatogonienmitosen. *a₁—c₁* Äquatorialplatten der ersten Reifungsteilung von Spermatocyten. *a, a₁* *Lycia hirtaria* ($n = 14$). *b, b₁* *Ithysia zonaria* ($n = 56$). (NB. die diploide Platte konnte von HARRISON und DONCASTER nicht genau ausgezählt werden; sie enthält nach den Angaben der Autoren mehr als 100 und weniger als 120 Chromosomen.) *c, c₁* Bastardmännchen. (*c* enthält 14 *hirtaria*- und 56 *zonaria*-Chromosomen, *c₁* 12 bis 13 *hirtaria*- und 50 bis 51 *zonaria*-Chromosomen, die Paarung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen ist also größtenteils unterblieben.)

Nach HARRISON & DONCASTER 1914 aus MORGAN-NACHTSHEIM

weichenden Tochter-, „Platten“ die gegenseitige Orientierung auf, die sie in der Äquatorialplatte gehabt haben, so daß noch vor der Telophase die eine Spalthältengruppe eine andere Anordnung ihrer Teile zeigt als die andere. Daß dann in der nächstfolgenden Prophase keine Übereinstimmung zwischen beiden Schwesterkernen hinsichtlich der Chromosomenanordnung zu erwarten ist, liegt auf der Hand (vgl. BOVERI 1909, S. 208). Da nun die im Uterus eines Weibchens enthaltenen Eier, sowohl was diese beiden Vorgänge anbelangt, wie auch in anderer Hinsicht meist ziemlich weitgehend übereinstimmen, so muß man meist mehrere *Ascaris*-Weibchen untersuchen (an Totalpräparaten), bevor man auf günstiges Material trifft.

der Telophase nur auf einer exzessiven Verlängerung (evtl. auch Verästelung¹⁾), die mit einer (wahrscheinlich unter anderem durch Quellung bedingten) Einbuße an Färbbarkeit Hand in Hand geht, nicht aber auf einer richtigen Auflösung beruht, liegt auf der Hand. In der Überzeugung, daß diese Deutung das Richtige trifft, kann uns der Umstand bestärken, daß BOVERI die verschiedenen in der Prophase der zweiten Furchungsteilung beobachteten Typen der Chromosomenanordnung auf ebensoviele Anordnungstypen der Chromosomen der Metaphase der ersten Furchungsteilung beziehen konnte und überdies festgestellt hat, daß Anordnungstypen, die in der Metaphase der ersten Furchungsteilung selten anzutreffen sind, auch in der Prophase der zweiten Furchungsteilung selten vorkommen und umgekehrt²⁾.

Ein Gegenstück zu dem soeben geschilderten Fall stellt das Verhalten der Chromosomen in gewissen Entwicklungsstadien des Coccidiums *Aggregata eberthi*³⁾ dar. Zwei Chromosomen der haploiden Garnitur⁴⁾ sind hier durch besondere Länge ausgezeichnet (vgl. Abb. 157 a, b, d) und in den dicht aufeinanderfolgenden frühen pro- und metagameten Kernteilungen, welche den Kern des Mikrogameto-

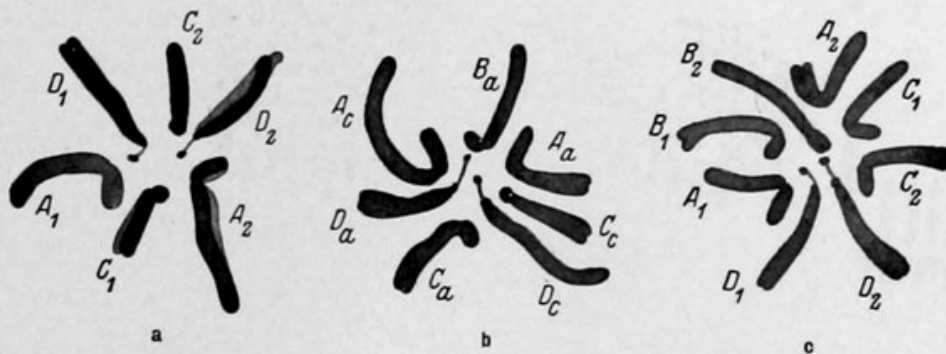


Abb. 208. Erhaltung der Chromosomenindividualität im Bastard *Crepis capillaris* × *Crepis aspera* (Compositen). Äquatorialplatten von Kernteilungen aus Wurzelspitzen. Die Chromosomen der Haploidgarnituren sind mit den Buchstaben A—D bezeichnet (vgl. Abb. 43, 44); die Indices „a“ und „c“ bedeuten, daß die betreffenden Chromosomen von *C. aspera* resp. *C. capillaris* stammen.

a *Crepis capillaris* ($n = 3$). b *Crepis capillaris* × *C. aspera* ($2n = 7$). c *Crepis aspera* ($n = 4$). Vergrößerung 2500fach. Nach M. NAWASCHIN 1927 b

cyten (resp. der Zygote) in zahlreiche Mikrogameten- (resp. Sporozoitkerne) zerlegen, setzt die Telophase sehr oft zu einem Zeitpunkt ein, in dem sich die Spalzhälften dieser beiden langen Chromosomen noch nicht vollständig voneinander getrennt haben. Das hat zur Folge, daß die beiden in Interphase befindlichen Tochterkerne durch einen Strang, dessen Struktur mit dem des Ruhekerns übereinstimmt, verbunden bleiben (Abb. 211 b). In der nächsten Prophase treten in diesem Strang wieder die Enden der Spalzhälften der beiden langen Chromosomen auf, und zwar in derselben gegenseitigen Anordnung (nämlich „strepseinematisch“ umeinander gewunden), in der sie von der Telophase gleichsam „überrascht“ worden sind. Da außerdem jede Spalzhälfte ihrerseits wieder gespalten ist und diese „sekundären“ Spalzhälften an ihrem distalen (dem Cen-

1) „wir . . . dürfen . . . jedes Chromosoma einem Rhizopoden vergleichen, der bei der Mitose zu einem kompakten Körperchen zusammengezogen, im Ruhekern in ein feinstes Reticulum ausgebreitet ist“ (BOVERI 1909, S. 257).

2) So ist z. B. „Typus 5“ (Abb. 210 a) seltener als der (recht häufige) „Typus 6“ (Abb. 210 b), und zwar sowohl in der Metaphase der ersten, wie in der Prophase der zweiten Furchungsteilung.

3) Vgl. Abb. 27, 109, 157.

4) *Aggregata* ist ja ein Haplont.

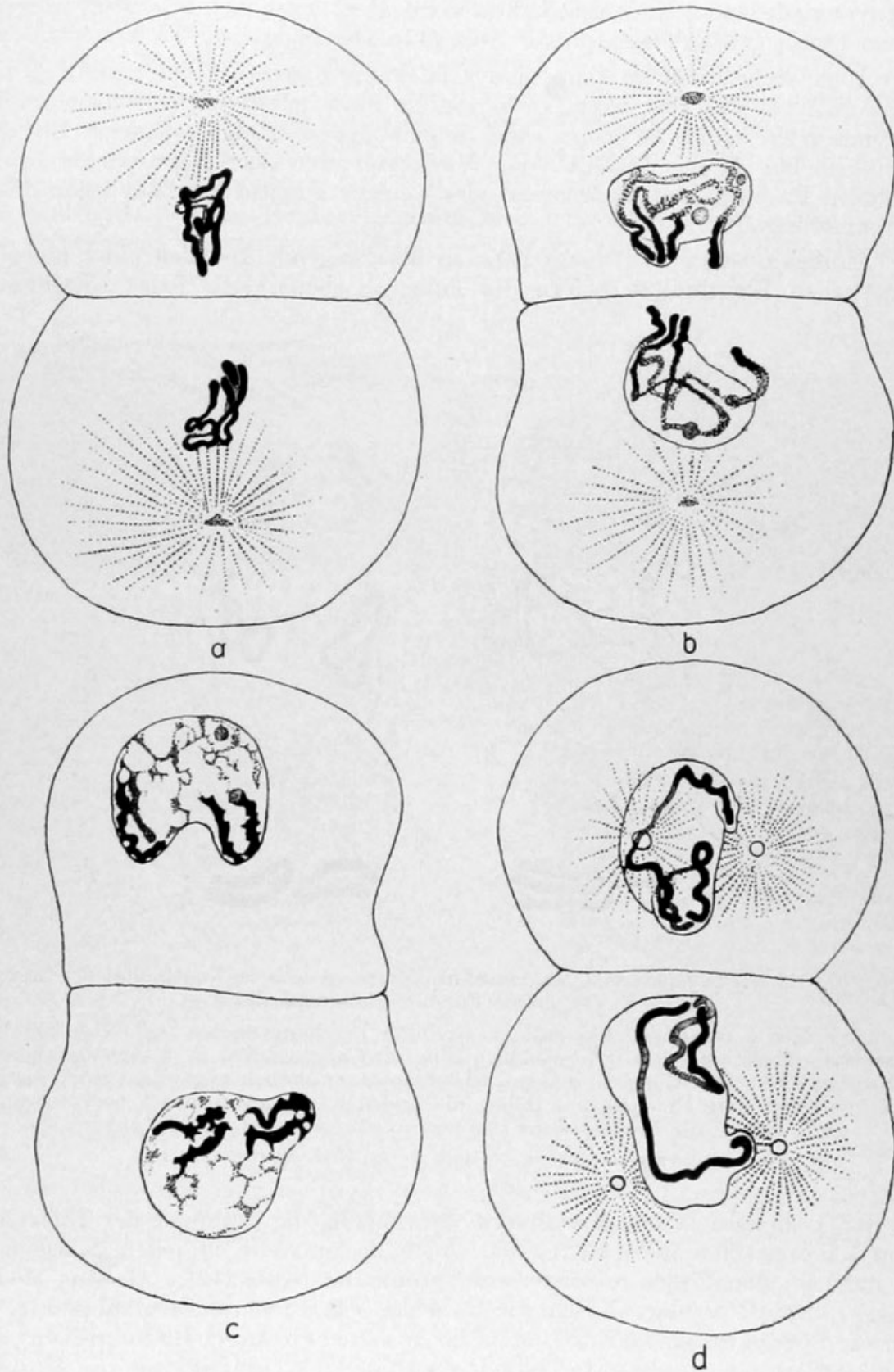


Abb. 209. *Ascaris megalocephala* var. *univalens*. Morphogenetische Kontinuität der Chromosomen in den ersten Furchungsteilungen.

a Erste Furchungsteilung, späte Anaphase. *b* Desgl.; frühe Telophase; man beachte die übereinstimmende Anordnung der Tochterchromosomen. *c* Interphase. *d* Prophase der zweiten Furchungsteilung; kongruente Lage der Chromosomen.

Vergrößerung ca. 1500fach. Nach BOVERI 1909 aus HARTMANN 1927

trosom zugekehrten) Ende sehr bald auseinander zu weichen beginnen, so resultieren Stadien, wie deren eins auf Abb. 211c abgebildet ist.

Auch diese Tatsache kann man wohl kaum anders interpretieren, als mit der Annahme, daß das, wenn auch noch so kurz befristete, Verschwinden der Chromosomen in der Interphase auf dieselbe Weise erfolgt, wie nach BOVERIS Annahme bei *Ascaris* und daß das Wiederauftreten der Chromosomen in der nächsten Prophase auf einer mehr oder weniger kongruenten Reversion dieses Vorgangs beruht.

Ähnliche, wenn auch nicht ganz so überzeugende Indizien einer morphogenetischen Kontinuität liefern die Fälle, in denen sich jedes Chromosom

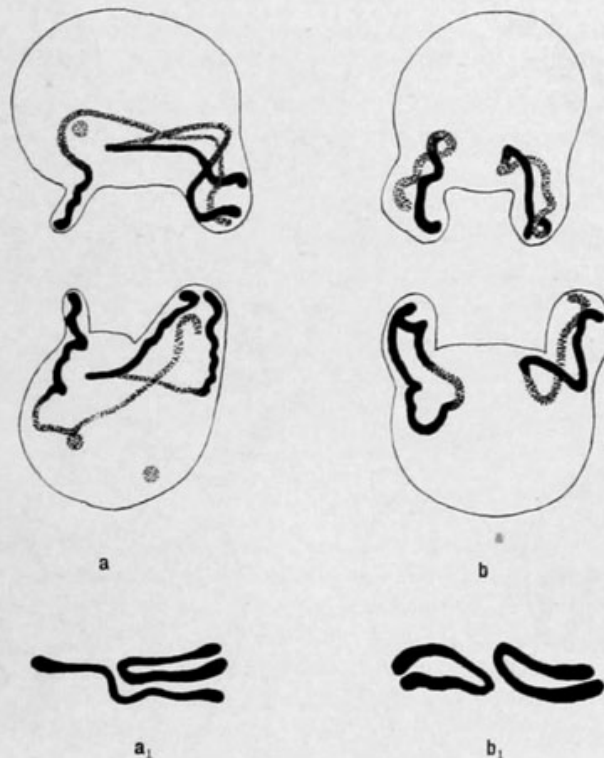


Abb. 210. *Ascaris megalocephala* var. *univalens*. Morphogenetische Kontinuität der Chromosomen in den ersten Furchungsteilungen des Eies.

a und *b* Kernpaare (Schwesterkerne) zweizelliger Furchungsstadien (vgl. Abb. 209*d*) in Prophase; die Chromosomen spiegelbildlich kongruent angeordnet. *a*₁, *b*₁ Äquatorialplatten der ersten Furchungsteilung, in denen die Chromosomen ähnlich angeordnet sind, wie in *a* und *b*; in den Kernteilungen, aus denen die beiden Kernpaare *a* und *b* hervorgegangen sind, dürften die Chromosomen also ebenso gelegen haben, wie in *a*₁ resp. *b*₁.

Vergrößerung ca. 1600fach. Nach BOVERI 1909 aus HARTMANN 1927

in der Telophase in ein Karyomerit umwandelt, das während der Interphase von seinesgleichen getrennt bleibt. Auch da entsteht in jedem Karyomerit in der nächsten Prophase wieder ein Chromosom (Abb. 212). Als eine Modifikation dieses Vorgangs dürfen wir wohl die sog. Prochromosomenbildung, die für die Spermatogonienmitosen mancher Insekten (Wanzen, Heuschrecken) charakteristisch ist, ansehen; in besonders auffälliger Weise tritt hier die Absonderung des X-Chromosoms von den übrigen Chromosomen zutage (Abb. 136c—e). Und von dieser Art des Verhaltens der Chromosomen führt nur ein kleiner Schritt zu der in so vielen Fällen beobachteten Übereinstimmung der Anordnung der in Telophase befindlichen Chromosomen (die in der Interphase in einem einheitlichen Kern vereinigt sind) mit der der Prophasechromosomen (Abb. 213,

vgl. auch Abb. 15¹⁾ u. 21), die ja zuerst den Gedanken an eine morphogenetische Kontinuität der Chromosomen wachgerufen hat [C. RABL 1885]).

Mit den Vorstellungen, die man sich auf Grund aller dieser aufgezählten Tatsachen über die Art der Individualitätserhaltung bilden kann, steht auch die auf S. 54, 55 erwähnte nachweisbare Verlängerung der Chromosomen in der Anaphase oder Telophase mancher Mitosen²⁾, sowie die Erscheinung der Gonomerie gut in Einklang. Ein Fall, in dem die genetische Kontinuität zwischen den beiden Hälften des gonomeren Kerns und dem Ei resp. Spermakern durch das Experiment einwandfrei erwiesen werden konnte, ist auf Abb. 214 dargestellt.

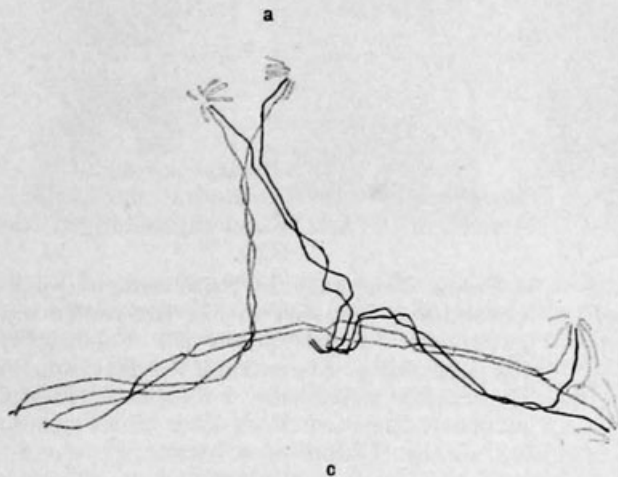
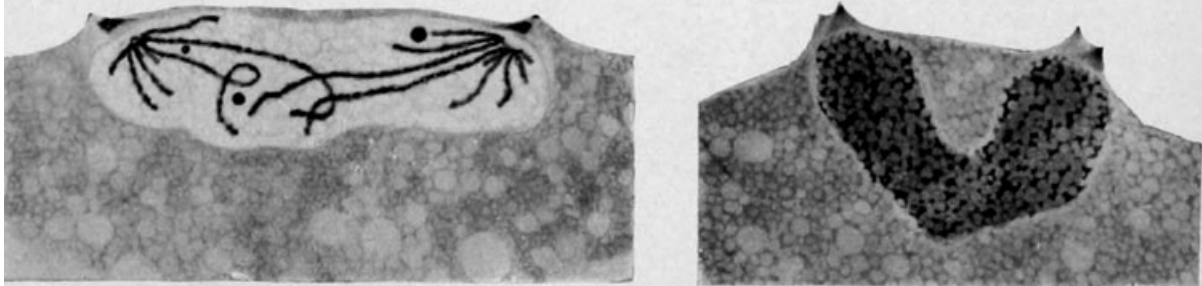


Abb. 211. *Aggregata eberthi*.
Morphogenetische Kontinuität der
Chromosomen (vgl. Abb. 27).

a Anaphase einer mittleren Kernteilung aus der Sporogonie; die Spalthälften der beiden langen Chromosomen haben sich noch nicht völlig voneinander getrennt. *b* Interphase zwischen zwei späten Kernteilungen aus der Sporogonie; die Tochterkerne sind durch eine breite Brücke miteinander verbunden. *c* Anaphase der dritten Teilung eines Mikrogametocyten (es

sind nur die Chromosomen dargestellt, die ganz langens*) punktiert, die nächst kürzeren schwarz; die vier kleinen Chromosomen zart punktiert). Die zwei Spalthälftenpaare der ganz langen Chromosomen sind ebenso umeinandergewickelt, wie die Spalthälften jedes Paares.

Vergrößerung 2300fach. Nach BÉLAŘ 1926a

*) Vgl. Abb. 157a; der Mikrogametocyt ist auch haploid.

Ein Indizienbeweis der morphogenetischen Kontinuität der Chromosomen, der aber ganz anderer Art ist, als die soeben aufgezählten, kann man aus den auf S. 73 referierten Untersuchungen Mc CLUNGS über „Chromosomenkoppelung“ bei *Hesperotettix viridis* ableiten (vgl. Abb. 53, 54).

1) Die Umwandlung des für die frühen Interphasenstadien charakteristischen Loch- oder Ringkerns in den Hufeisenkern erfolgt durch eine früher oder später (gelegentlich erst in der nächsten Prophase) erfolgende Öffnung des Rings.

2) Vgl. Abb. 25 und 42; kürzlich habe ich (unveröffentlicht) auch die Veränderungen, die die Chromosomen der Heuschrecke *Stenobothrus lineatus* beim Übergang von der Telophase der ersten Reifungsteilung zur Interkinese (in der sie auf kurze Zeit fast vollständig verschwinden) erfahren, im Leben genauer verfolgt und feststellen können, daß sie sich dabei nicht nur verlängern, sondern daß auch mit ihrem vorübergehenden Unsichtbarwerden Veränderungen verknüpft sind, die fast völlig mit denen, die bei einer experimentell bewirkten Verquellung der Metaphasechromosomen zu beobachten sind, übereinstimmen.

MC CLUNG hat festgestellt, daß das X-Chromosom von *Hesperotettix viridis* mit drei bestimmten Autosomen gekoppelt sein kann; aus der relativen Häufigkeit¹⁾ der verschiedenen Koppelungstypen kann man schließen, daß das X-Chromosom zu keinem dieser Autosomen eine besondere Affinität hat. Da nun eine gegebene Kombination in sämtlichen Spermatozyten und Spermatogonienteilungen ein und desselben Individuums stets dieselbe ist, so muß man annehmen, daß das X-Chromosom entweder schon in einer der letzten Furchungsteilungen oder zumindest in der Urkeimzelle eine feste Bindung mit einem Autosom eingeht und dann deshalb beibehält, weil es auch in der Interphase mit dem betreffenden Autosom verbunden bleibt²⁾. Allerdings könnte man gegen diese Argumentation einwenden, daß die jeweils vorliegende Kombination zweier³⁾ Autosomen (die ja auch miteinander gekoppelt sein können) in beiden haploiden Garnituren sehr oft dieselbe ist. Das scheint darauf

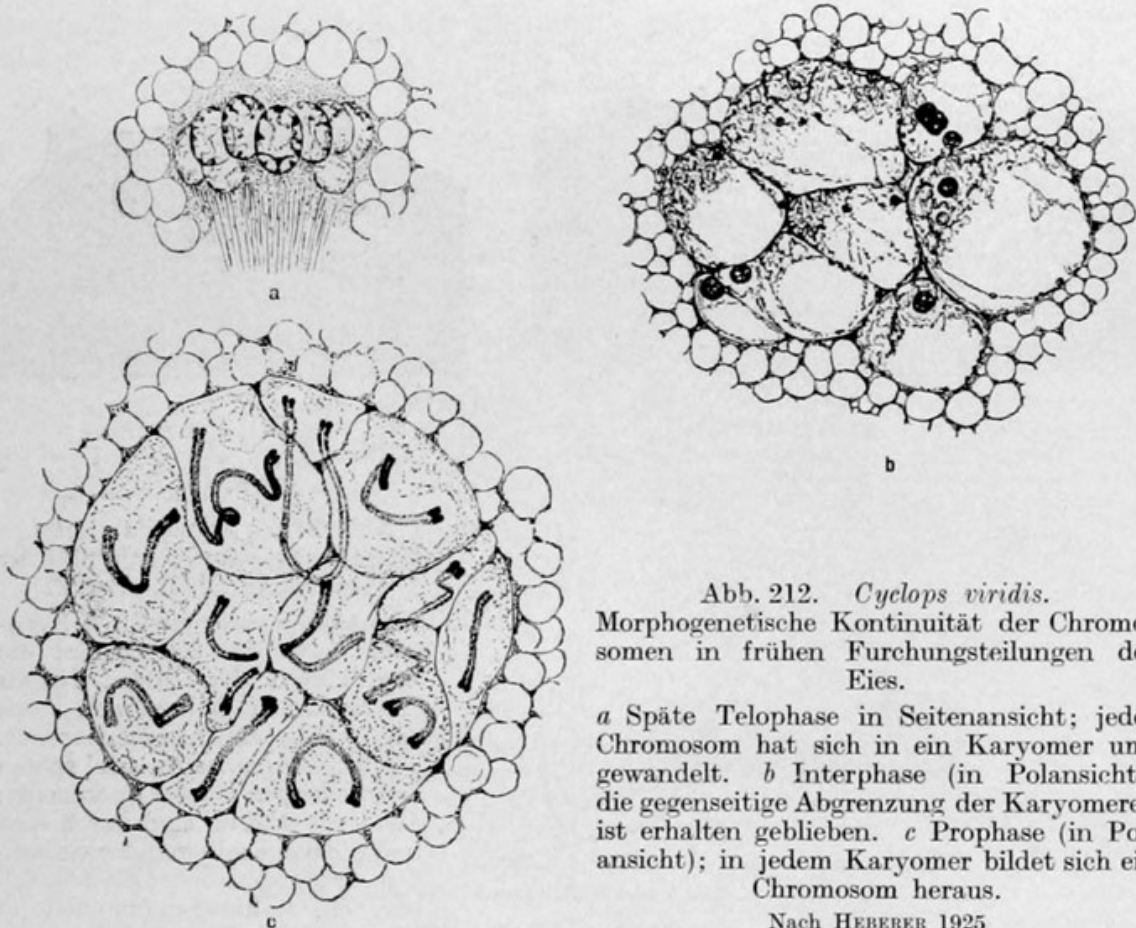


Abb. 212. *Cyclops viridis*.
Morphogenetische Kontinuität der Chromosomen in frühen Furchungsteilungen des Eies.

a Späte Telophase in Seitenansicht; jedes Chromosom hat sich in ein Karyomer umgewandelt. *b* Interphase (in Polansicht); die gegenseitige Abgrenzung der Karyomeren ist erhalten geblieben. *c* Prophase (in Polansicht); in jedem Karyomer bildet sich ein Chromosom heraus.

Nach HEBERER 1925

hinzudeuten, daß die Koppelung durch irgendeinen außerhalb der betreffenden Chromosomen gelegenen Faktor, der beide Garnituren gleichartig beeinflußt, bewirkt wird⁴⁾. Denn: würde die Chromosomenkoppelung Reduktionsteilung, Gametenbildung und Befruchtung

1) Die Kombinationen X + N^o12 (Klasse 2, Abb. 53) und X + N^o8 (Klasse 4) wurden bei je sieben Individuen, die Kombination X + N^o9 (Klasse 3) bei fünf Individuen gefunden („+“ bedeutet Koppelung).

2) Man könnte die Konstanz der jeweils gegebenen Koppelung in allen Zellen eines Individuums auch mit der Annahme erklären, daß es von einer besonderen Beschaffenheit des Plasmas abhängt (die bei den Individuen einer Koppelungsklasse dieselbe, bei den verschiedenen Koppelungsklassen aber verschieden ist), ob das X-Chromosom mit Autosom Nr. 12, 9 oder 8 in Verbindung tritt (vor jeder Teilung). Eine Annahme, die jedenfalls viel gewungener ist, als die oben gegebene Erklärung, obzwar sie nicht gänzlich aus der Luft gegriffen ist (vgl. den Unterschied zwischen ♂ und ♀ von *Lymantria monacha* [S. 72]).

3) Die Kombination N^o9 + N^o10 (Klasse 4, 5) fand sich bei 13 Individuen, bei den restlichen 25 Individuen waren diese beiden Chromosomen frei.

4) Eine ähnliche Beeinflussung der Chromosomenkoppelung ist ja auch bei *Lymantria monacha* unbedingt anzunehmen (vgl. S. 76). Daß diese Überlegung in keiner Weise gegen die Annahme einer morphogenetischen Kontinuität schlechtweg geltend gemacht werden darf, braucht wohl nicht ausführlich dargelegt zu werden (vgl. hierzu auch S. 326, 333).

überdauern, so wäre zu erwarten, daß ab und zu „heterozygote“ Individuen auftreten, d. h. Individuen, bei denen in einer Garnitur zwei bestimmte Chromosomen miteinander gekoppelt sind, in der anderen aber nicht. Und dasselbe wäre erst recht zu erwarten, wenn die Chromosomen jeder Garnitur sozusagen auf eigene Faust untereinander in Verbindung treten resp. dies unterlassen würden. Nun hat McCLUNG solche heterozygote Individuen zwar gefunden¹⁾, (vgl. Abb. 54b), aber sie stehen an Zahl weit hinter den homozygoten zurück²⁾. Dies gilt jedoch nur, wenn wir alle Individuen, in denen zwei Autosomen miteinander vereinigt sind, in Bausch und Bogen vergleichen. Vergleichen wir jedoch das Verhalten jedes einzelnen Sammelchromosoms in verschiedenen Individuen, dann ändert sich das Bild. Die Chromosomen Nr. 8, 9 und 10 sind nur bei den (insgesamt 14) Individuen der Klassen 4, 5, 5a miteinander verbunden, bei allen anderen Individuen (23) sind sie (und zwar in beiden Garni-

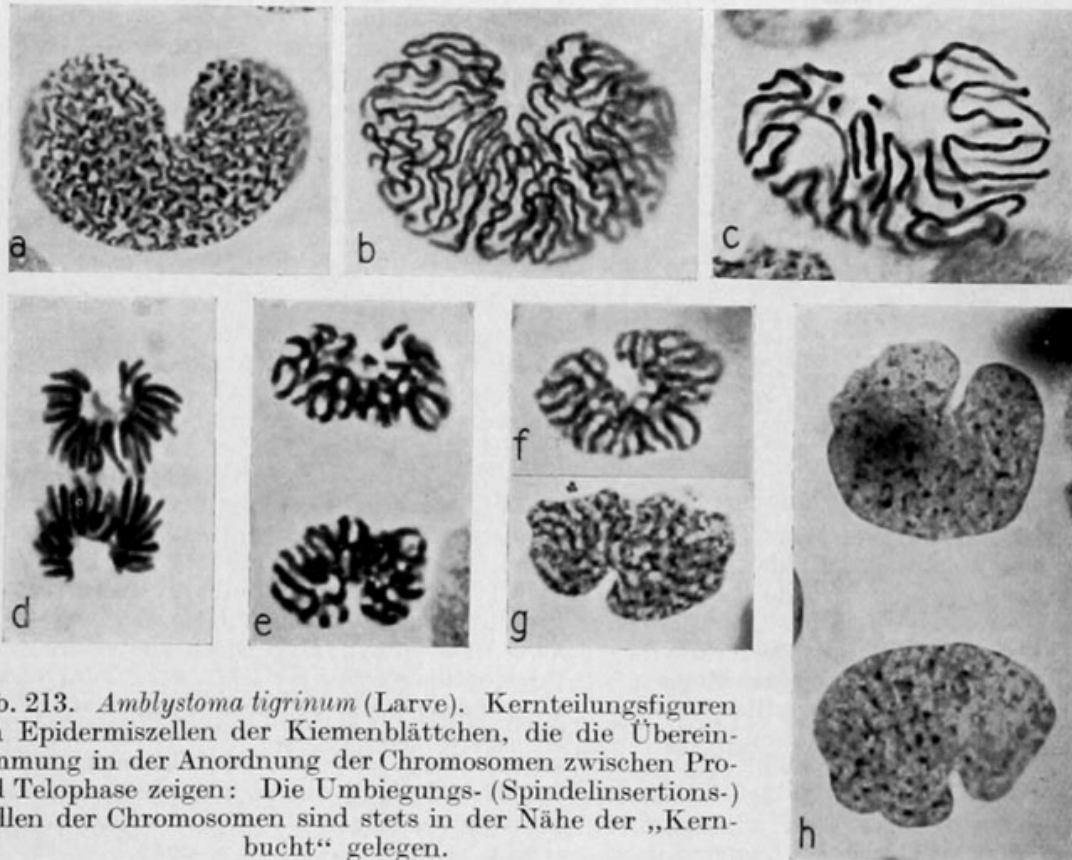


Abb. 213. *Amblystoma tigrinum* (Larve). Kernteilungsfiguren von Epidermiszellen der Kiemenblättchen, die die Übereinstimmung in der Anordnung der Chromosomen zwischen Pro- und Telophase zeigen: Die Umbiegungs- (Spindelinsertions-) Stellen der Chromosomen sind stets in der Nähe der „Kernbucht“ gelegen.

a Frühe, b mittlere, c späte Prophase (die beiden großen Lücken sind die Stellen, an denen die Centrosomen liegen; da die Zellen sehr flach sind, so wird die junge Centralspindel etwas in den Kern hineingepreßt). d Mittlere Anaphase. e Frühe, f mittlere, g späte Telophase. h Frühe Interphase.

Mikrophotogramme nach Totalpräparaten (Zenker-Helly, Ehrlichs Hämatoxylin).

Vergrößerung ca. 900fach. Original

turen) voneinander gesondert. Es kommen also auf 23 „homozygotgetrennte“ 7 heterozygote und 7 „homozygotgekoppelte“ Individuen. Bei Chromosom Nr. 11 und 12 liegt die Sache jedoch anders. Nur bei 12 Individuen (Klasse 1 und 2) waren diese Chromosomen in beiden Garnituren miteinander nicht gekoppelt; (bei 7 dieser Individuen war zudem eins der Chromosomen Nr. 12 mit dem X-Chromosom verbunden), bei 26 Individuen waren sie aber in beiden Garnituren gekoppelt. Offenbar haben also diese beiden Chromosomen eine viel größere Affinität zueinander, wie die Chromosomen 9 und 10; so daß die Seltenheit der heterozygoten Individuen nicht so auffällig ist.

Obwohl also McCLUNGS Annahme, daß unmittelbar vor oder bei der Befruchtung die diversen Sammelchromosomen in ihre Komponenten zerfallen und sich nachher wieder

1) Wobei noch zu bemerken ist, daß die „Heterozygotie“ sowohl in den Spermatogonien wie auch in den Reifungsteilungen vorhanden war.

2) Unter den 26 Individuen, bei denen die Kombination N^o 11 + N^o 12 vorkam, war nur eines heterozygot, von den 7 + 7 Individuen der Klasse 4 und 5 war ungefähr die Hälfte (ihre Zahl ist nicht genau angegeben) „heterozygot“.

vereinigen, wahrscheinlich zutrifft¹⁾, so zeigt doch das Vorkommen von heterozygoten Individuen, daß die Annahme einer ständigen (also bei jeder Teilung wirksamen) Beeinflussung der Chromosomenkoppelung durch einen (etwa im Cytoplasma gelegenen) Faktor weniger wahrscheinlich ist, als die einer zeitweiligen Permanenz der Koppelung infolge morphogenetischer Kontinuität²⁾. Denn: da die Heterozygotie in allen Zellen des betreffenden Individuums vorhanden ist, so müßte man bei Annahme einer plasmatischen Beeinflussung außerdem eine qualitative Differenz der homologen Chromosomen annehmen.

Trifft diese Erklärung das Richtige³⁾, dann wäre dieser Fall um so bemerkenswerter, als es sich ja hier um eine Verbindung handelt, die weit lockerer ist, als die, welche wir zwischen den Chromomeren mancher Chromosomen annehmen können (vgl. S. 360), denn gerade bei der Sammelchromosombildung spielt sich der Vorgang ab, den die Manövriehypothese (aber für Chromosomenteile ganz anderer Größenordnung) annimmt, nämlich ein Zerfall des Chromosoms in Teile, die sich bei der Neukonstitution des Sammelchromosoms wieder zusammenfinden.

Ein ganz entsprechender Beweis läßt sich auch aus den Befunden von L. V. MORGAN und C. STERN über Koppelung der beiden X-Chromosomen (resp. des X-Chromosoms mit einem Bruchteile des Y-Chromosoms) bei *Drosophila* ableiten (vgl. S. 326, 333).

Der Indizien für eine Individualitätserhaltung der Chromosomen gibt es noch weit mehr, doch erübrigt sich ihre Aufzählung angesichts der Zahl der wirklichen Beweise. Nur eines dieser Indizien sei in aller Kürze erwähnt. Es ist das Gesetz (besser wohl: die Regel) des proportionalen Chromatinwachstums. „Das Chromatin, das einer Zelle bei ihrer Entstehung zufällt, vermehrt sich nicht bis zur Erreichung einer bestimmten für die betreffende Zelle typischen Menge, sondern es vermehrt sich genau proportional seiner eigenen Menge“ (BOVERI 1904, S. 15). Dies ist so zu verstehen: in der Regel teilt sich ein Kern erst dann wieder, wenn er die Größe des Kerns, aus dem er durch Teilung entstanden ist, wieder erreicht hat; dementsprechend sind auch die Chromosomen der nächsten Teilung ungefähr doppelt so groß wie die Chromosomenspaltheilungen der vorangegangenen Teilung. Wird nun der Chromosomenbestand eines Kerns (und damit sein Chromatingehalt) durch Kernverschmelzung oder Reduplikation auf das Doppelte erhöht, dann erfolgt die nächste Teilung dieses Kerns (der

ja bereits die Größe eines normalerweise teilungsreifen Kerns besitzt) trotzdem erst nach einem entsprechenden Kernwachstum, nach dessen Ende der Kern dann doppelt so groß ist, als ein normaler Kern. Und Entsprechendes gilt auch für den umgekehrten Fall: „Erhält eine Zelle bei ihrer Entstehung halb so viel Chromatin als normal, so bleibt der Kern dauernd entsprechend kleiner; die Zelle teilt sich wieder, ohne den Normalstand erreicht zu haben“ (BOVERI 1904, S. 18).

1) Es spricht dafür vor allem das Fehlen der zahlreichen Kombinationen, die bei völliger Permanenz der Koppelung zu erwarten wären. Z. B. $\frac{X + 12, 11}{12 + 11}$ oder $\frac{X + 9, 10}{9 + 10}$.

2) Mc CLUNG nimmt allerdings an, daß die Vereinigung durch unvollständige Fragmentierung eines kontinuierlichen Spirems zustande kommt, eine Annahme, die nicht sehr wahrscheinlich ist.

3) Entscheidend wäre natürlich die cytologische Untersuchung der Weibchen von *Hesperotettix*, die bis jetzt noch nicht vorgenommen wurde; fände man z. B. in den somatischen Mitosen eines Weibchens stets das eine X-Chromosom mit dem Autosom Nr. 12, das andere X-Chromosom aber mit dem Autosom Nr. 8 gekoppelt, so wäre damit bewiesen, daß die Koppelung auch die Befruchtung überstehen kann und daß dies auf morphogenetischer Kontinuität beruht.

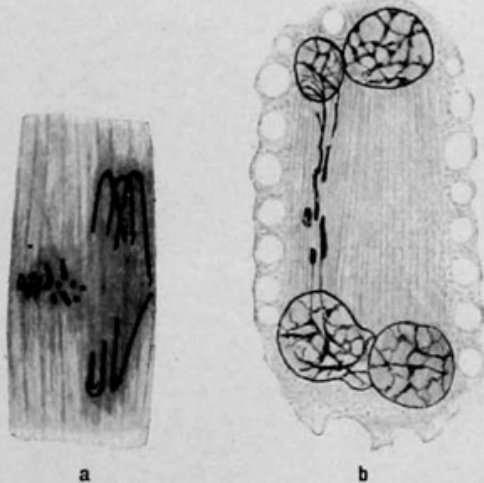


Abb. 214. *Cyclops viridis*. Furchungsteilungen. Nachweis der väterlichen Provenienz der einen Hälfte gonomerer Kerne resp. Kernteilungsfiguren (vgl. Abb. 124). Die Eier, aus denen die dargestellten Furchungsmitosen stammen, sind von radiumbestrahlten Spermien befruchtet worden; infolgedessen ist die eine Hälfte jeder Kernteilungsfigur mehr oder weniger stark geschädigt, was in einem Nachhinken oder Eliminiertwerden aller oder einiger väterlicher Chromosomen (linke Hälfte) zum Ausdruck kommt.

a Meta- und Anaphase, b Telophase.

Nach ALVERDES 1921

„Was wir in diesen Feststellungen über das Chromatin ausgesagt haben, das ist nun nur denkbar bei Annahme einer dieser Substanz zukommenden Individualität. Es kann sich im Chromatin des ruhenden Kerns nicht um eine gleichartige formlose Substanz handeln, auch nicht um etwas einem Kristall Vergleichbares; sondern wir sind gezwungen, im Chromatin ein oder mehrere Individuen anzunehmen, ganz in dem Sinne, wie wir eine Zelle oder ein Metazoon als Individuum bezeichnen, d. h. Gebilde mit einer festen, anisotropen Struktur und bestimmter Maximalgröße. Denn nur ein solches „organisches“ Individuum kann einen Jugendzustand und einen ausgewachsenen Zustand als immanente Eigenschaft besitzen“ (BOVERI l. c. S. 20).

Die Aufzählung der Tatsachen, auf die sich die Individualitätstheorie stützt, wäre damit beendet. Diese Tatsachen sind, wie man sieht, so mannigfaltig, entsprechen in vielen Fällen so vollkommen der Vorhersage und stehen derart miteinander und mit allem übrigen, was man vom Formwechsel der Chromosomen sonst weiß, in Einklang, daß man die allgemeine Theorie der Individualitätserhaltung der Chromosomen als bewiesen ansehen kann. Die morphogenetische Kontinuität ist zwar nur in einigen Fällen bewiesen, doch steht die Verallgemeinerung der aus diesen Beweisen abgeleiteten Vorstellungen mit keiner anderen Tatsache in Widerspruch.

Trotzdem ist zu wiederholten Malen der Versuch gemacht worden, die Theorie der Chromosomenindividualität zumindest als ein noch nicht genügend fundiertes Hypothesengebäude¹⁾, wo nicht als völlig haltlose Spekulation hinzustellen (FICK, MEVES 1911 b, TELLYESNITZKY, GRANATA 1910, 1913, DELLA VALLE 1912, HOVASSE 1924, CHAMPY, RÉGAUD).

Eine eingehende Diskussion dieser Widerlegungsversuche ist eigentlich überflüssig; die überwältigende Masse und Einheitlichkeit des Tatsachenmaterials, auf welches sich die Individualitätstheorie stützt, spricht weit eindringlicher für deren Richtigkeit, als jede weitere Verteidigung. Außerdem hat bereits BOVERI (1907 und 1909) eine Reihe der gegen die Individualitätstheorie erhobenen Einwände so treffend widerlegt, daß jede weitere Fortsetzung der Diskussion auf eine Wiederholung seiner Argumente hinauslaufen würde; zumal da seit dem Erscheinen der beiden zitierten Arbeiten BOVERIS nicht ein einziges Mal²⁾ der Versuch gemacht wurde, die seither für die Richtigkeit der Individualitätstheorie beigebrachten Beweise einer sachlichen und gerechten³⁾ Kritik zu unterziehen.

Wenn nun trotzdem im folgenden einige der gegen die Individualitätstheorie vorgebrachten Einwände in aller Kürze diskutiert werden, so geschieht dies nicht nur der Ordnung wegen. Vielmehr deshalb, weil manche dieser Einwände (und nur von diesen soll hier die Rede sein)⁴⁾ von vornherein plausibel

1) FICK (1925) gebraucht an einer Stelle den Ausdruck „Chromosomenphantasien“.

2) DELLA VALLES Einwände sind im wesentlichen derselben Art, wie die von FICK erhobenen; ihre sachlichen Unterlagen werden weiter unten besprochen werden; und auf seine „Kristalltheorie“ der Chromosomen einzugehen erscheint mir überflüssig, denn man braucht bloß auf die Art und Weise, mit der er sich mit den konstanten Größen- und Formunterschieden einzelner Chromosomen abfindet (1912, S. 257ff. und 126ff.) hinzuweisen, um die Schwäche seiner Position kenntlich zu machen.

3) Auf die meisten Gegner der Individualitätstheorie paßt nämlich wohl dasselbe, was BOVERI von FICK gesagt hat: „Während FICK alles, was für die Individualitätstheorie spricht, in der soeben betrachteten Weise der peinlichsten Visitation unterwirft, ist Widerspruch gegen diese Theorie ein Legitimationsschein, mit dem die unvollkommensten Beobachtungen und die unsichersten Schlüsse den Schlagbaum seiner Kritik unbehelligt passieren“ (1909, S. 228).

4) Die überwiegende Mehrzahl der gegen die Individualitätstheorie erhobenen Einwände beruht auf einem Mißverstehen dessen, was die Individualitätstheorie besagt; es werden gleichsam der Individualitätstheorie Aussagen imputiert, die sie nicht enthält, und diese Aussagen dann ad absurdum zu führen versucht. In erster Linie gilt das für den so oft gemachten Einwand, daß die stofflichen Veränderungen, welche die Chromosomen in der Interphase erfahren, die Annahme einer Individualitätserhaltung unmöglich machen. „Man braucht nur die Worte ‚Raupe — Schmetterling‘ auszusprechen, um sich die Nichtigkeit

erscheinen mögen, da sie sich auf Tatsachen (und auf berechnete Vermutungen) stützen, die allgemein bekannt und zum Teil leicht feststellbar sind¹⁾.

Der erste und gewichtigste dieser Einwände fußt auf der in vielen Fällen zweifellos vorhandenen Inkonzanz der Chromosomenzahl und gilt somit dem oben erörterten sog. Zahlengesetz.

An sich beweist eine Inkonzanz schlechtweg, also das Vorkommen von Chromosomenzahlen, die von der Normalzahl abweichen, natürlich gar nichts gegen das Zahlengesetz, da ja, wenn dies der Fall wäre, schon die auf S. 58 erwähnten Fälle normaler Inkonzanz die Aufstellung dieses Gesetzes unmöglich machen würde. Da zudem, wie auf S. 250ff. auseinandergesetzt worden ist, gerade Abweichungen von der Normalzahl (und zwar abnorme) das Beweismaterial für die Geltung des Zahlengesetzes geliefert haben, so muß die von den Gegnern der Individualitätstheorie gegen das Zahlengesetz geltend gemachte Inkonzanz der Chromosomenzahl besonderer Art sein, soll sie überhaupt diskutabile Argumente liefern. Es liegt auf der Hand, daß es sich da nur um eine Inkonzanz handeln kann, die regelmäßig auftritt und außerdem den Charakter fluktuierender Variabilität hat. Da sich manche Gegner der Individualitätstheorie über diesen Punkt nicht klar geworden zu sein scheinen, so erscheint es angebracht, die verschiedenen Arten von Inkonzanz der Chromosomenzahl, die bis jetzt bekannt geworden sind, aufzuzählen und in aller Kürze zu prüfen, inwieweit sie gegen das Zahlengesetz ins Feld geführt werden können.

Wählt man das Vorkommen der von der Norm abweichenden Chromosomenzahlen zum Einteilungsprinzip (und ein anderes kommt hier nicht in Frage), so kann man (außer den oben besprochenen typischen Abweichungen) vier verschiedene Kategorien von Inkonzanz der Chromosomenzahl aufstellen.

Erstens: Abweichungen, die in verschiedenen Zellen (und Zellarten) eines orthoploiden Lebewesens hie und da auftreten. Zweitens: Abweichungen derselben Art, die aber relativ häufig sind und sich um einen Mittelwert (die Normalzahl) derart gruppieren lassen, daß die graphische Darstellung der Häufigkeit der einzelnen Chromosomenzahlen die Gestalt einer Binomialkurve annimmt²⁾. Drittens: Abweichungen, die nicht fluktuierend variieren und in bestimmten Geweben eines Lebewesens mehr oder weniger regelmäßig vorkommen³⁾. Viertens: Abweichungen, die in sämtlichen (der Untersuchung zugänglichen) Zellen eines Individuums auftreten und gleichartig sind⁴⁾.

dieses Arguments zu vergegenwärtigen“ (BOVERI 1909, S. 241). Auf einem ähnlichen Mißverstehen des Individualitätsbegriffs beruht auch ein anderer Einwand, nämlich: daß, wenn ein Austausch von Chromosomenstücken zwischen den homologen Chromosomen in der Konjugationsphase anzunehmen ist und tatsächlich stattfindet, dies ebenfalls nicht mit der Individualitätstheorie in Einklang gebracht werden könne; man denke an Transplantation und an die Konjugation der Infusorien. Und schließlich gibt es noch eine Kategorie von Einwänden, die erst recht nicht diskutiert zu werden brauchen; es sind dies solche, die, von mehr oder minder begründeten aber rein spekulativen Vorstellungen von der Natur der Erbträger ausgehend, den Widerspruch zwischen diesen Vorstellungen und der Individualitätstheorie als hinreichenden Grund zur Ablehnung der Individualitätstheorie ansehen.

1) Man darf sich nicht durch die starke Majorität, in der sich die Anhänger der Individualitätstheorie unter den Cytologen befinden, über den Umstand hinwegtäuschen lassen, daß die Zahl der Forscher, die der Individualitätstheorie ablehnend oder zumindest abwartend gegenübersteht (speziell gilt dies von vielen Vertretern der Physiologie), weit größer ist als die Zahl derjenigen, die ihre ablehnende Stellungnahme in ausführlichen Veröffentlichungen zum Ausdruck gebracht haben.

2) Z. B.: Gewebszellen von *Salamandra* nach DELLA VALLE.

3) Beispiel: Somazellen von *Ascaris megalocephala*, Endosperm der Augiospermen, Puppensack von *Culex* (HOLT 1917).

4) Beispiel: Die triploiden Individuen von *Drosophila*, *Ascaris*, die trisomen Individuen von *Metapodius* und die verschiedenen Chromosomenklassen von *Hesperotettix viridis*.

Daß die unter 4 angeführten Fälle von Inkonstanz der Chromosomenzahl nicht nur kein Material für Einwände gegen das Zahlengesetz abgeben, sondern zu seinen besten Stützen gehören, liegt auf der Hand.

Aber auch aus den Abweichungen der Kategorien 1 und 3 lassen sich keine Argumente gegen das Zahlengesetz ableiten; nicht so sehr deshalb, weil die einen von ihnen richtige Abnormitäten¹⁾, die anderen aber regelmäßig auftreten und dabei nicht fluktuierend sind²⁾, als vielmehr deshalb, weil wir eine Reihe von Vorgängen kennen, die eine von der Norm abweichende Chromosomenkonstitution hervorrufen. Die Bildung einer vielpoligen Spindel führt zu einer erheblichen Hypoploidie der Tochterkerne³⁾; denselben Effekt hat die Chromosomenelimination⁴⁾. Nichttrennen führt naturgemäß zu einer Hypoploidie des einen und zu einer konformen Hyperploidie des anderen Tochterkernes⁵⁾. Wird eine Kernteilung vor der Anaphase rückgängig gemacht, so hat dies Hyper- oder Polyploidie zur Folge⁶⁾. Kernverschmelzungen, seien es nun vegetative oder abnorme sexuelle, können ebenfalls Hypo-, Hyper- oder Polyploidie herbeiführen⁷⁾; die beiden ersten Möglichkeiten werden in der Regel nur dann realisiert, wenn wenigstens einer der an der Verschmelzung beteiligten Kerne eine abnorme Chromosomenkonstitution besitzt⁸⁾.

Und schließlich kann eine Hyper- oder gar Polyploidie durch Chromosomenfragmentation, eine Hypoploidie aber durch Sammelchromosomenbildung vorgetäuscht werden⁹⁾.

Alle diese Konsequenzen der soeben aufgezählten Prozesse sind nicht etwa erschlossen, sondern in dem einen oder anderen Fall einwandfrei nachgewiesen worden (vgl. S. 62, 71, 72, 213, 253 ff., 277, 290), wenn auch zuzugeben ist, daß die überwiegende Mehrzahl aller beobachteten Abweichungen von der Normalzahl nur mutmaßlich auf eine dieser Anomalien zurückgeführt werden können. Mit um so größerer Sicherheit aber können wir für das Zustandekommen der Zahlenabweichungen der Kategorie 3, die oben als determiniert bezeichnet worden sind, Teilungsanomalien oder atypische Kernverschmelzungen verantwortlich machen; da in einigen Fällen das Vorkommen solcher durch „übergeordnete“¹⁰⁾ Faktoren an bestimmte Entwicklungsstadien mehr oder weniger fest gebundener Anomalien sowie ihre erwarteten Konsequenzen nachgewiesen werden konnte¹¹⁾.

Wie steht es nun um die Abweichungen unserer Kategorie 2, um die von manchen Autoren¹²⁾ beschriebene fluktuierende Variabilität der Chromosomenzahlen? Da ist zunächst hervorzuheben, daß diese Variabilität zwar sicher noch viel weiter verbreitet ist, als man sie hat nachweisen können, daß aber in der überwiegenden Mehrzahl aller Fälle die Plus- und Minusvarianten so selten sind,

1) Aber wohlgermerkt: nicht derselben Art, wie etwa das Vorkommen von überzähligen Gliedmaßen!

2) Sie können also als determiniert angesehen werden.

3) Beispiel: *Dendrocoelum* (GELEI) (S. 213), *Vahlkampfia* (KÜHN 1921) (S. 253).

4) Beispiel: Seeigelbastarde (BALTZER) (S. 292).

5) Beispiel: *Drosophila* (vgl. S. 323); vgl. ferner BELLING 1924 a, 1925 b (S. 253), RUTTLE.

6) Beispiel: Parthenogenetische Seeigeleier (S. 48, 290), narkotisierte Wurzelmeristeme (SAKAMURA 1920).

7) Beispiel: Psychiden (S. 164), Endospermkerne der Augiospermen.

8) Beispiel: *Drosophila* (S. 323 ff.).

9) Beispiel: *Crepis* (S. 71), *Oenothera scintillans* (S. 277), *Hesperotettix* (S. 72).

10) D. h. dem „blindlings“ arbeitenden Mechanismus der Mitose übergeordnet.

11) Z. B. die Elimination eines X-Chromosoms bei der Samenreifung von *Angiostomum*, oder die Verschmelzung der Richtungskerne bei manchen Hymenopteren (vgl. S. 140).

12) HOVASSE 1922, DELLA VALLE u. a. m.

ploiden Zygote heteroploid sein können¹). Er hat aber nicht nachgewiesen, daß die Deszendenten einer heteroploiden Zelle wieder orthoploid sein können, resp. daß der Mittelwert, um den ihre Chromosomenzahlen schwanken, wieder die Normalzahl ist.

Und selbst, wenn dieser Nachweis einmal geführt werden könnte, selbst dann wäre die Individualitätstheorie damit nicht widerlegt. Denn die Konstanz der Chromosomenzahlen und das Erhaltenbleiben der Zahlenabweichung stellen ja nur Indizien für die Grundannahme der Individualitätstheorie, daß ein bestimmtes Chromosom nur aus seinesgleichen entstehen kann, dar; wenn also irgendeine abgeänderte Chromosomenzahl auf irgendeine Weise (vgl. S. 256) reguliert wird, so steht das in keinem Widerspruch zur Theorie. Als wirklich widerlegt könnte sie nur dann gelten, wenn der Nachweis erbracht wäre, daß ein Kern, dem ein bestimmtes Chromosom fehlt (also auch nicht durch seinen homologen Partner vertreten ist)²), dieses auf irgendeine Weise „regenerieren“ kann. Und etwas Derartiges ist erst recht noch niemals nachgewiesen worden; ja man kann schon heute fast mit Bestimmtheit sagen, daß die haploide Chromosomen-garnitur eines der organismischen „Systeme“ ist, denen keine Regenerationsfähigkeit zukommt.

Daß und wie selbst eine richtige fluktuierende Variabilität der Chromosomenzahl unter Umständen mit der Individualitätstheorie völlig in Einklang zu bringen ist, haben die Untersuchungen von HANCE (1918) an *Oenothera scintillans* gezeigt. Die diploide Normalzahl dieser Pflanze ist 15³). Während nun in den Äquatorialplatten der zweiten Reifungsteilungen stets nur 7 oder 8 Chromosomen auftreten, variiert die Chromosomenzahl der somatischen Mitosen von 15 bis 21⁴) (Abb. 216). Eine genaue Messung der Chromosomenlänge in verschiedenen Kernteilungsfiguren ergab jedoch, daß die den Wert 15 übersteigenden Chromosomenzahlen so gut wie sicher durch Fragmentierung einzelner

bezweifelt; denn PARMENTER konnte eine derartige Variabilität bei seinem Material nicht konstatieren. PARMENTER hat im ganzen 83 Kernteilungsfiguren durchgezählt; davon enthielten 45 je 28 Chromosomen, 18 weitere wahrscheinlich ebensoviel (die Zählungen waren nach PARMENTER fast zuverlässig), 3 weitere 26 bis 28 Chromosomen (die Zählungen war unsicher) und die 7 restlichen hatten zwar abnormale Zahlen, die jedoch von PARMENTER mit großer Wahrscheinlichkeit auf Teilungsanomalien zurückgeführt werden konnten.

1) Eine Variabilität anderer Art hat CARROLL (1920) bei der Heuschrecke *Camnula pellucida* nachgewiesen; ein Fall, der zunächst um so auffälliger erscheinen muß, als ja sonst die Konstanz der Chromosomenzahlen bei den Orthopteren eine fast absolute ist — wenigstens in der Keimbahn. Bei *Camnula* finden sich nicht selten Individuen (♂), in deren Spermatogonien und Spermatocyten die Chromosomenzahlen in bestimmter Weise variierten. In ein und demselben Individuum fanden sich nebeneinander die Zahlen 23, 24 und 25 (diploid). Da nun 23 die typische Diploidzahl fast aller Acridier (zu denen *Camnula* gehört) ist, so handelt es sich um eine Vermehrung durch sogenannte überzählige Chromosomen (die wahrscheinlich durch Reduplikation entstehen, vgl. S. 49). Die verschiedenen Zahlen finden sich aber — und das ist hier die Hauptsache — nicht promiscue verteilt, sondern die Chromosomenzahl ist innerhalb jedes Follikels konstant. (Das gilt nur für die Spermatogonienmitosen und die erste Reifungsteilung. Die Chromosomenzahlen der zweiten Reifungsteilung müssen — falls nur ein überzähliges Chromosom vorhanden ist — naturgemäß auch innerhalb eines Follikels von 11 bis 13 variieren, da durch die Reduktion folgende Chromosomenkombinationen entstehen können: 11A, 11A + überzähliges A, 11A + X und 11A + überzähliges A + X.) Nun sind aber die in einem Follikel vereinigten Spermatogonien resp. Spermatocyten stets Abkömmlinge einer Urspermatogonie. Es liegt also auf der Hand, daß es sich auch in diesem Fall nicht um eine gewöhnliche Variabilität handelt, sondern um eine Folgeerscheinung irgendeiner Störung des Chromosomenformwechsels, die bei *Camnula* offenbar sehr leicht eintritt (und wahrscheinlich nur ein Chromosom betrifft).

2) Wenn also z. B. in dem Chromosomensatz von *Drosophila* (Abb. 236) beide X-Chromosomen oder beide Mikrosomen, oder in dem Satz von *Aggregata* (Abb. 157 a) das ganz lange Chromosom fehlen würde.

3) *Oenothera scintillans* ist offenbar eine einfach trisome Art, bei der also ein Chromosom der haploiden Garnitur im diploiden Chromosomenbestand nicht zwei- sondern dreimal vertreten ist.

4) N. B.: Der Mittelwert ist hier also nicht gleich der Normalzahl!

ploiden Zygote heteroploid sein können¹). Er hat aber nicht nachgewiesen, daß die Deszendenten einer heteroploiden Zelle wieder orthoploid sein können, resp. daß der Mittelwert, um den ihre Chromosomenzahlen schwanken, wieder die Normalzahl ist.

Und selbst, wenn dieser Nachweis einmal geführt werden könnte, selbst dann wäre die Individualitätstheorie damit nicht widerlegt. Denn die Konstanz der Chromosomenzahlen und das Erhaltenbleiben der Zahlenabweichung stellen ja nur Indizien für die Grundannahme der Individualitätstheorie, daß ein bestimmtes Chromosom nur aus seinesgleichen entstehen kann, dar; wenn also irgendeine abgeänderte Chromosomenzahl auf irgendeine Weise (vgl. S. 256) reguliert wird, so steht das in keinem Widerspruch zur Theorie. Als wirklich widerlegt könnte sie nur dann gelten, wenn der Nachweis erbracht wäre, daß ein Kern, dem ein bestimmtes Chromosom fehlt (also auch nicht durch seinen homologen Partner vertreten ist)²), dieses auf irgendeine Weise „regenerieren“ kann. Und etwas Derartiges ist erst recht noch niemals nachgewiesen worden; ja man kann schon heute fast mit Bestimmtheit sagen, daß die haploide Chromosomen-garnitur eines der organismischen „Systeme“ ist, denen keine Regenerationsfähigkeit zukommt.

Daß und wie selbst eine richtige fluktuierende Variabilität der Chromosomenzahl unter Umständen mit der Individualitätstheorie völlig in Einklang zu bringen ist, haben die Untersuchungen von HANCE (1918) an *Oenothera scintillans* gezeigt. Die diploide Normalzahl dieser Pflanze ist 15³). Während nun in den Äquatorialplatten der zweiten Reifungsteilungen stets nur 7 oder 8 Chromosomen auftreten, variiert die Chromosomenzahl der somatischen Mitosen von 15 bis 21⁴) (Abb. 216). Eine genaue Messung der Chromosomenlänge in verschiedenen Kernteilungsfiguren ergab jedoch, daß die den Wert 15 übersteigenden Chromosomenzahlen so gut wie sicher durch Fragmentierung einzelner

bezweifelt; denn PARMENTER konnte eine derartige Variabilität bei seinem Material nicht konstatieren. PARMENTER hat im ganzen 83 Kernteilungsfiguren durchgezählt; davon enthielten 45 je 28 Chromosomen, 18 weitere wahrscheinlich ebensoviel (die Zählungen waren nach PARMENTER fast zuverlässig), 3 weitere 26 bis 28 Chromosomen (die Zählungen waren unsicher) und die 7 restlichen hatten zwar abnormale Zahlen, die jedoch von PARMENTER mit großer Wahrscheinlichkeit auf Teilungsanomalien zurückgeführt werden konnten.

1) Eine Variabilität anderer Art hat CARROLL (1920) bei der Heuschrecke *Camnula pellucida* nachgewiesen; ein Fall, der zunächst um so auffälliger erscheinen muß, als ja sonst die Konstanz der Chromosomenzahlen bei den Orthopteren eine fast absolute ist — wenigstens in der Keimbahn. Bei *Camnula* finden sich nicht selten Individuen (♂), in deren Spermatogonien und Spermatocyten die Chromosomenzahlen in bestimmter Weise variierten. In ein und demselben Individuum fanden sich nebeneinander die Zahlen 23, 24 und 25 (diploid). Da nun 23 die typische Diploidzahl fast aller Acridier (zu denen *Camnula* gehört) ist, so handelt es sich um eine Vermehrung durch sogenannte überzählige Chromosomen (die wahrscheinlich durch Reduplikation entstehen, vgl. S. 49). Die verschiedenen Zahlen finden sich aber — und das ist hier die Hauptsache — nicht promiscue verteilt, sondern die Chromosomenzahl ist innerhalb jedes Follikels konstant. (Das gilt nur für die Spermatogonienmitosen und die erste Reifungsteilung. Die Chromosomenzahlen der zweiten Reifungsteilung müssen — falls nur ein überzähliges Chromosom vorhanden ist — naturgemäß auch innerhalb eines Follikels von 11 bis 13 variieren, da durch die Reduktion folgende Chromosomenkombinationen entstehen können: 11A, 11A + überzähliges A, 11A + X und 11A + überzähliges A + X.) Nun sind aber die in einem Follikel vereinigten Spermatogonien resp. Spermatocyten stets Abkömmlinge einer Urspermatogonie. Es liegt also auf der Hand, daß es sich auch in diesem Fall nicht um eine gewöhnliche Variabilität handelt, sondern um eine Folgeerscheinung irgendeiner Störung des Chromosomenformwechsels, die bei *Camnula* offenbar sehr leicht eintritt (und wahrscheinlich nur ein Chromosom betrifft).

2) Wenn also z. B. in dem Chromosomensatz von *Drosophila* (Abb. 236) beide X-Chromosomen oder beide Mikrosomen, oder in dem Satz von *Aggregata* (Abb. 157 a) das ganz lange Chromosom fehlen würde.

3) *Oenothera scintillans* ist offenbar eine einfach trisome Art, bei der also ein Chromosom der haploiden Garnitur im diploiden Chromosomenbestand nicht zwei- sondern dreimal vertreten ist.

4) N. B.: Der Mittelwert ist hier also nicht gleich der Normalzahl!

Chromosomen zustandekommen. Denn wenn man die Längen aller Chromosomen einer Kernteilungsfigur, die 15 Chromosomen enthält, addiert und die Summe mit der entsprechenden Summe anderer Kernteilungsfiguren, die mehr als 15 Chromosomen enthalten, vergleicht, so stellt es sich heraus, daß diese „Gesamtlänge“ des diploiden Chromosomenbestandes nur ganz unwesentlich variiert (Abb. 216) (Vgl. auch HANCE 1917)

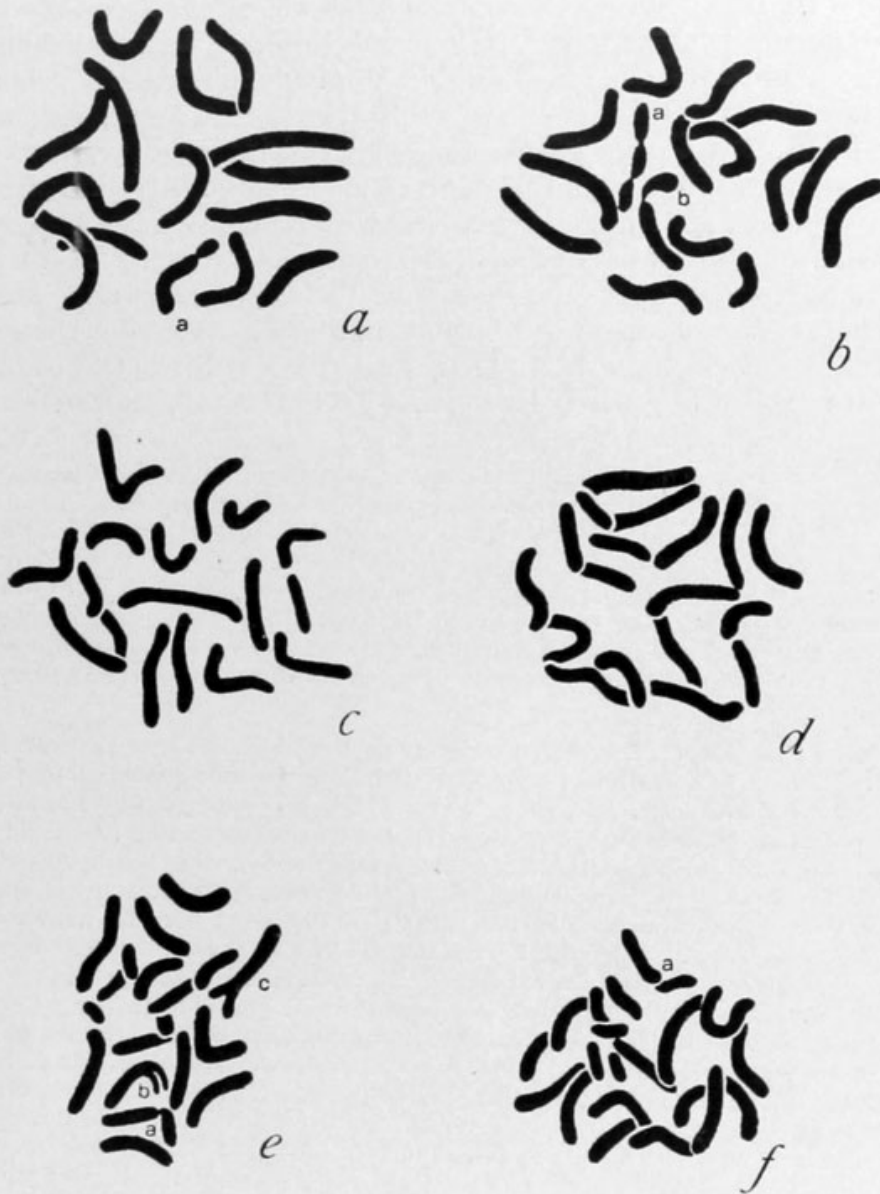


Abb. 215. *Oenothera scintillans*. Äquatorialplatten von Kernteilungen verschiedener meristematischer Zellen, die z. T. mehr als 15 ($2n$) Chromosomen enthalten.

a 15 Chromosomen *b* 16, *c* 17, *d* 18, *e* 19, *f* 21. Mit „a“ sind solche Chromosomen bezeichnet, die zwar noch einheitlich, aber schon deutlich fragmentiert sind. „b“ und „c“ (auf 215*e*) sind Chromosomen, die schon in ihre Spaltheilungen zerfallen.

Vergrößerung ca. 3800fach. Nach HANCE 1918 aus MORGAN-NACHTSHEIM

Im Vorangegangenen wurde derjenige der gegen die Individualitätstheorie erhobenen Einwände erörtert, dem man noch die meiste Fundierung zusprechen kann. Ganz anders ist es mit den übrigen, auf Tatsachen fußenden Einwänden bestellt; entweder sind die betreffenden Tatsachen nicht einwandfrei sichergestellt oder sie sind zwar an sich nicht anfechtbar, können aber nur bei völliger Verkennung der Sachlage gegen die Individualitätstheorie ins Feld geführt werden. Letzteres gilt in erster Linie für den Einwand, der sich auf die Unsichtbar-

keit der Chromosomen im Ruhekern gründet. Diesem Einwand, dessen Naivität¹⁾ höchstens durch die Sicherheit übertroffen wird, mit der er immer wieder

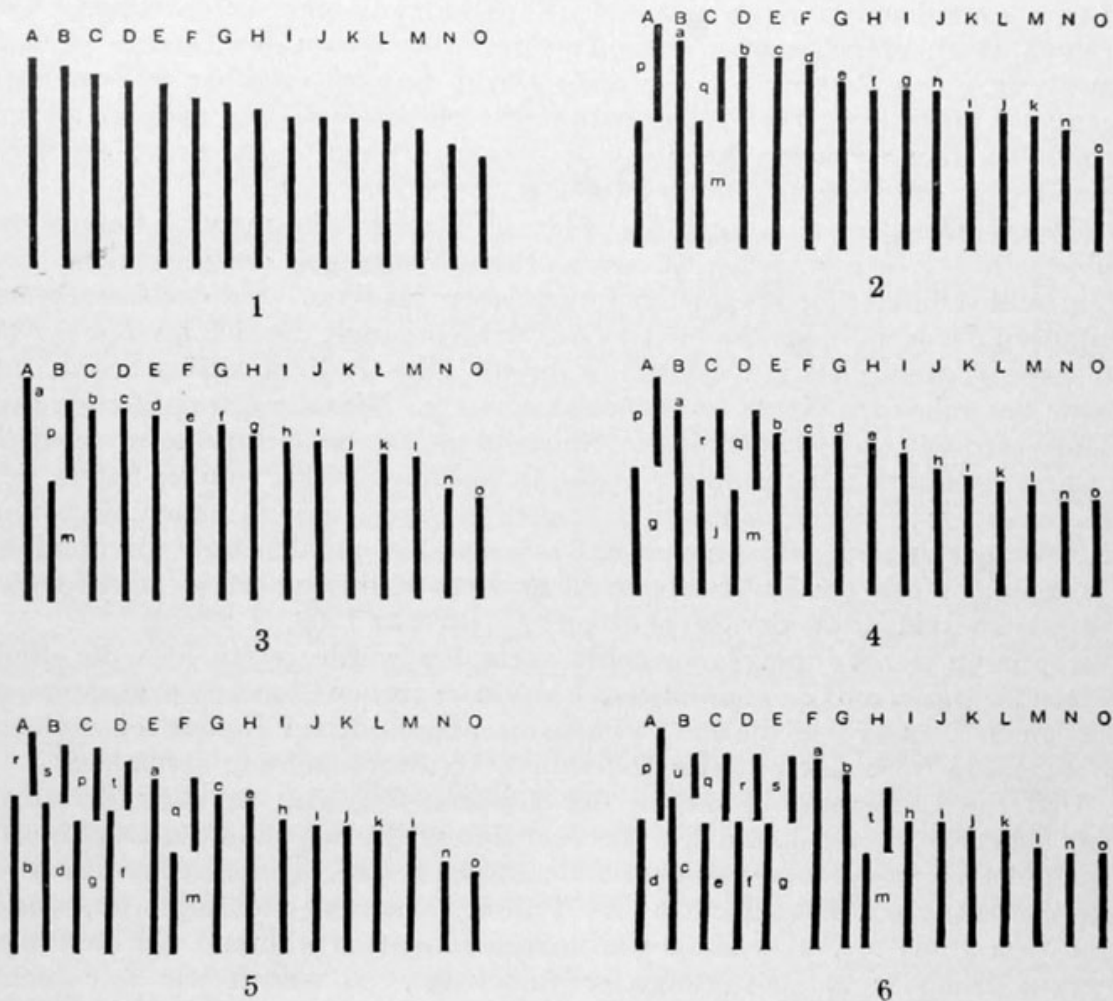


Abb. 216. *Oenothera scintillans*. Übersicht über die relativen Chromosomenlängen der auf Abb. 215 abgebildeten Äquatorialplatten. Die überzähligen, vermutlich durch Fragmentation entstandenen Chromosomen sind rechts über ihre (mutmaßlich) „supplementären“ Chromosomen gestellt. 1 entspricht Abb. 215 a, 2 215 b usw. NB. 5 entspricht nicht 215 e, sondern ist das Schema eines Chromosomenbestandes, der fünf überzählige Chromosomen aufweist. Die Abbildung ist (in M.-N.) aus Versehen statt der richtigen reproduziert worden.

Nach HANCE 1918 aus MORGAN-NACHTSHEIM

1) Den Schluß, daß etwas, was man nicht sieht, auch wirklich nicht vorhanden sein kann, auch wenn so vieles andere dafür spricht, daß es doch in irgendeiner Form da ist, verdient wohl kein anderes Prädikat. Die Chromosomen einer lebenden in isotonischem Medium liegenden Heuschreckenspermatocyte, sind deutlich sichtbar, weil stärker lichtbrechend als das Cytoplasma (Abb. 18). Bringt man diese Zellen in ein leicht hypotonisches Medium so werden die Chromosomen unsichtbar. Dies beruht darauf, daß sie stärker quellen als das Cytoplasma, die Quellung aber den Brechungskoeffizienten der Chromosomen herabsetzt und dem des Cytoplasmas angleicht. Die Chromosomen kommen aber sofort wieder zum Vorschein, wenn man die Zelle fixiert (die Chromosomen gerinnen dann) oder auf irgendeine Weise schädigt (sie werden dann wahrscheinlich auf Grund vitaler Entmischung sichtbar; vgl. CHAMBERS [1924], der diese Erscheinung zuerst beobachtet, aber nicht richtig gedeutet hat) oder wieder in ein iso- oder leicht hypertenisches Medium zurückversetzt, und in diesem letzteren Falle zeigt sich weiter, daß die Lage der Chromosomen nach ihrem Sichtbarwerden dieselbe ist, wie vor ihrem Verschwinden.

Dieser Fall zeigt nicht nur die formale Unzulänglichkeit des eingangs genannten Schlusses, sondern bringt uns vielleicht auch das Wesen des Unsichtbarwerdens der Chromosomen in der Telophase etwas näher; womit nicht gesagt sein soll, daß mit der Annahme einer Quellung der Chromosomen bereits alle Veränderungen, die sie während des Übergangs zur Telophase und Interphase erfahren, erklärt sind.

vorgebracht wird, kann man mit BOVERI nur entgegnen, daß er „die ganze Sache auf den Kopf stellt“. „Das ist ja gerade der Punkt, um den es sich handelt, daß man im ruhenden Kern nichts sieht. Sähe man hier die einzelnen Chromosomen, dann brauchte man keine Theorie. Das Wesen der Theorie ist doch eben dieses, einen Tatbestand, der nicht direkt sinnlich erfaßbar ist, auf Umwegen zu erschließen. Die Individualitätstheorie ist ja nichts anderes als ein Versuch, in dem ruhenden Kern etwas, was man nicht darin sieht, als doch vorhanden zu erweisen.“ (BOVERI 1909, S. 239.)

Ebenso scheinbar sind auch die Widersprüche, welche manche Gegner der Individualitätstheorie zwischen dieser und den Vorgängen der Chromatindiminution und -elimination konstatieren zu können glauben. Bei der Chromatindiminution der Nematoden handelt es sich um Vorgänge, die sich an den bereits gebildeten Chromosomen abspielen, während „die Individualitätstheorie nur Theorie des ruhenden Kerns ist und weiter nichts. Was die Chromosomen tun, so lange wir sie sehen, kann nie ein Einwand gegen die Theorie sein. Zerfällt ein Chromosoma in gesetzmäßiger Weise in lebende Stücke, nun so hat es sich eben vermehrt; verschmelzen zwei zu einem einzigen, nun so haben sie konjugiert. Beides tun die Protozoen ohne daß es jemandem einfällt, ihre Individualität zu leugnen. Wenn ein Scyphostoma in hundert Medusen zerfällt, spricht dies gegen die Individualität der Scyphozoen?“ (BOVERI 1909, S. 234.)¹⁾

Ja, wenn der Vorgang umgekehrt verlaufen würde, wenn also die diminierten viel kleineren Chromosomen sich zu einem großen Chromosom zusammenschließen und außerdem die ins Cytoplasma abgestoßenen Enden regenerieren würden, dann wäre das mit der Individualitätstheorie schwer vereinbar.

Daß die Chromatindiminution der *Dytiscus*-Oogonien in ganz derselben Weise beurteilt werden kann, wie die Ausbildung der sogenannten trophischen Kernanteile bei wachsenden Oocyten und anderen Zellen, bei denen eine Reservestoffspeicherung mit Riesenwuchs und Teilungshemmung verknüpft ist, wurde schon oben gesagt. Und was die Chromatinelimination während der Reifungsteilungen mancher Schmetterlingseier anbelangt, so wissen wir gar nicht, ob dabei wirklich wesentliche (d. h. etwa Chromomeren vergleichbare) Teile der Chromosomen abgestoßen werden oder ob nicht vielmehr diese Elimination als eine Art Häutung angesehen werden kann.

Damit wären wir mit den Einwänden, die sich auf gesicherte Tatsachen gründen, zu Ende. Von allen anderen Einwänden sind nur zwei erwähnens-, wenn auch keiner eingehenden Diskussion wert. Der eine von ihnen fußt auf der angeblichen Gleichwertigkeit von Mitose und Amitose, die bereits oben (S. 86) erörtert worden ist; der andere auf der sogenannten freien Kernbildung aus Chromidien, deren Existenz ebenfalls mehr als fraglich erscheinen muß (vgl. S. 88).

1) Überdies hat BOVERI festgestellt, daß die Diminution in den Fällen, sie nicht während der Metaphase der zweiten Teilung, sondern erst in der Prophase der dritten Teilung stattfindet, an den Chromosomen in genau derselben Weise abspielt, wie gewöhnlich (vgl. S. 98 und Abb. 67).

IX. Chromosomen und Vererbung

Allgemeine Formulierung — Beweise für die Lokalisation der Erbanlagen im Kern: Partiiell thelykaryotische Seeigelbastarde, Merogonie, Metrokline Seeigelbastarde, Reziproke Seeigelbastarde; Mais-Xenien; triploide Moosbastarde. — Haploide Aufspaltung bei *Spirogyra*, *Chlamydomonas*, *Funaria*, *Sphaerocarpos*, Basidiomyceten, *Oenothera*, Honigbiene, *Habrobracon*, *Apoteitix*, anderen Heuschrecken, Schmetterlingen — Haplo IV- und Triplo IV- Individuen bei *Drosophila* — Nichttrennen der X-Chromosomen bei *Drosophila* — Vereinigung der X-Chromosomen von *Drosophila* zu einem Sammelchromosom — Analyse der faktoriellen Topographie des Y-Chromosoms von *Drosophila* — Einwände gegen die Beweiskraft der Versuche an *Drosophila* — Deskriptives über die Chromosomen von *Drosophila* — — Weitere Beweise der Chromosomentheorie der Vererbung: Ausbleiben der Spaltung bei fehlender Reduktion — *Pygaera*-Bastarde — *Daphnia*-Bastarde — Entstehung konstant-züchtender Bastarde — Atypische Aufspaltung, die auf atypisches Verhalten der Chromosomen zurückgeführt werden konnte — Der sog. Merogoniefall NAWASCHINS.

Weiteres über die Beziehungen zwischen Chromosomen und Vererbung — Faktorenkoppelung, Faktorenaustausch — Chiasmotypie — SEILERS Theorie des Chromosomenaustausches — Chromosomen und Systematik, resp. Evolution — Dauernde Abänderung des Chromosomenbestandes — Amphiplastie — Beeinflussung der Chromosomen durch Gene

Über dieses Thema ist in der letzten Zeit so viel geschrieben worden, daß es wohl überflüssig ist, an dieser Stelle ausführlich auseinanderzusetzen, in welcher Weise die von der Zellforschung ermittelten Details der Kernteilung, Reduktion und Befruchtung zu Aufspaltung und Rekombination der Erbanlagen, als deren Konsequenz wir die „mendelnde Vererbung“ ansehen können, in Beziehung zu setzen sind.

Ein Blick auf die Abbildung 217 zeigt, daß an der — lediglich auf Grund von Vererbungsversuchen konstruierten — formelhaften Darstellung des „klassischen“ Mendelfalles nicht das geringste geändert wird, wenn man um jedes Buchstabensymbol eine Kontur herumzeichnet und dadurch die Annahme zum Ausdruck bringt, daß die Gene eines selbständig mendelnden Merkmalspaares in zwei homologen Chromosomen liegen oder in irgendeiner Weise an diese Chromosomen gebunden sind. Es ist auch ohne weiteres ersichtlich, daß dieses derart abgeänderte Schema gleichzeitig das Verhalten der Chromosomen bei Reduktion und Befruchtung in vereinfachter Form darstellt, ohne den Tatsachen Gewalt anzutun. Abbildung 219 zeigt ferner, daß die freie Aufspaltung und zufallsmäßige Rekombination mehrerer Allelomorphenpaare in dem Verhalten der Chromosomen ihre vollkommene Parallele findet.

Allerdings gilt alles das nur unter der Voraussetzung, daß die Theorie der Individualitätserhaltung der Chromosomen zu Recht besteht.

Und schließlich wäre noch zu betonen, daß, wenn man die soeben skizzierte Beziehung zwischen Chromosomen und Vererbung als „Chromosomentheorie der Vererbung“ bezeichnet, man zunächst¹⁾ unter „Vererbung“ nur die mendelnde Vererbung verstehen darf.

So wie im Vorangegangenen von einer Darstellung der historischen Entwicklung unserer Kenntnisse Abstand genommen worden ist, so sollen auch hier

1) Das heißt, wenn man die Chromosomentheorie der Vererbung aus dem normalen Geschehen ableitet; ist dies geschehen, so kann man die Chromosomentheorie auch auf manche Fälle nicht-mendelnder Vererbung applizieren.

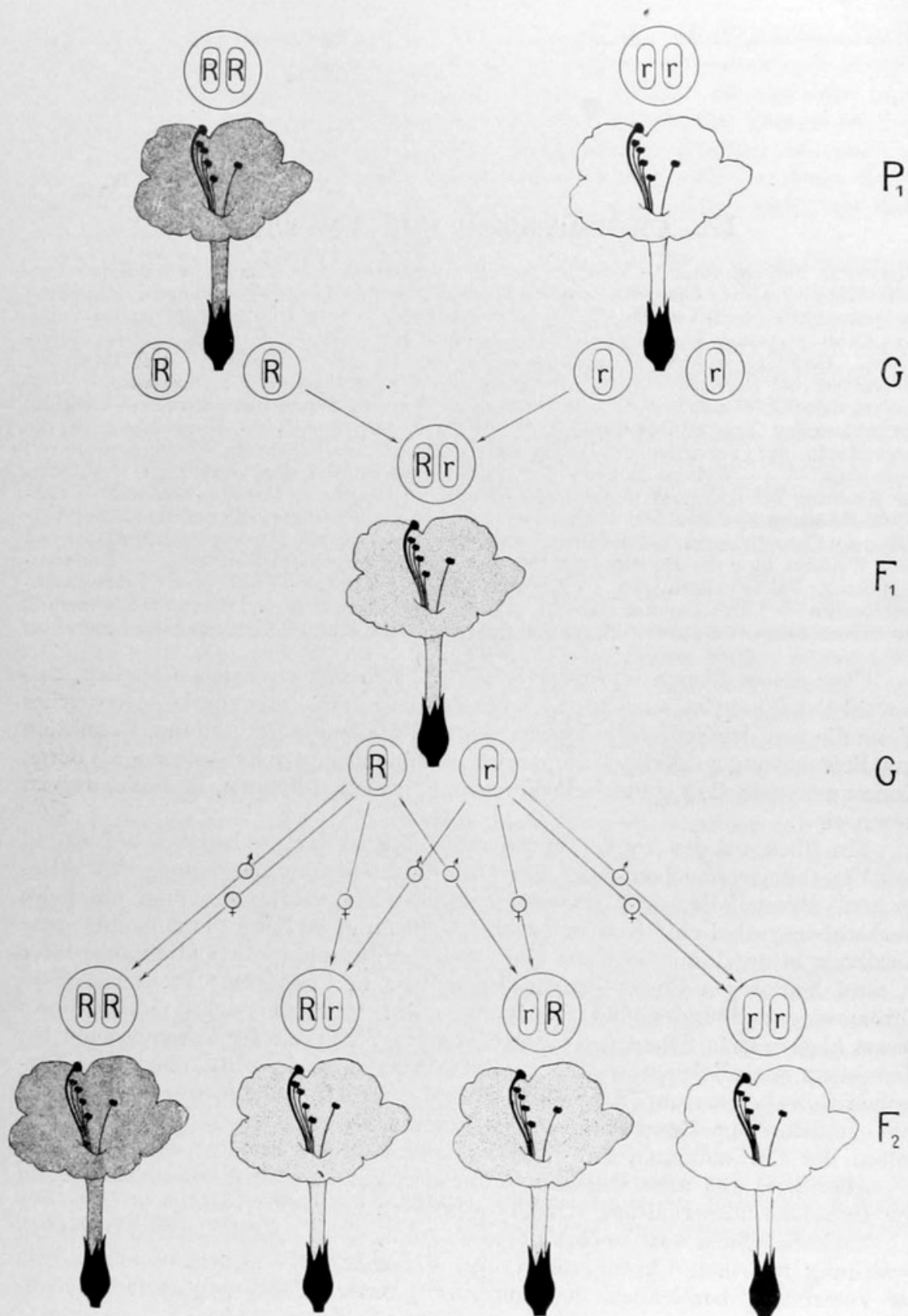


Abb. 217. Schema der monohybriden Mendelspaltung (*Mirabilis jalapa rosea* × *alba*). Durch die Konturen, die die Faktorensymbole umgeben, wird der Fall im Sinne der Chromosomentheorie der Vererbung interpretiert. Oberhalb jeder Blüte: Genotypus des Individuums. G = Gameten. (Die ♂- und ♀-Zeichen, welche die von den Gameten zu den F₂-Individuen führenden Linien unterbrechen, bedeuten, daß der betr. Gamet als Pollenkorn, resp. Eizelle zu denken ist.)

Original (in Anlehnung an CORRENS 1912)

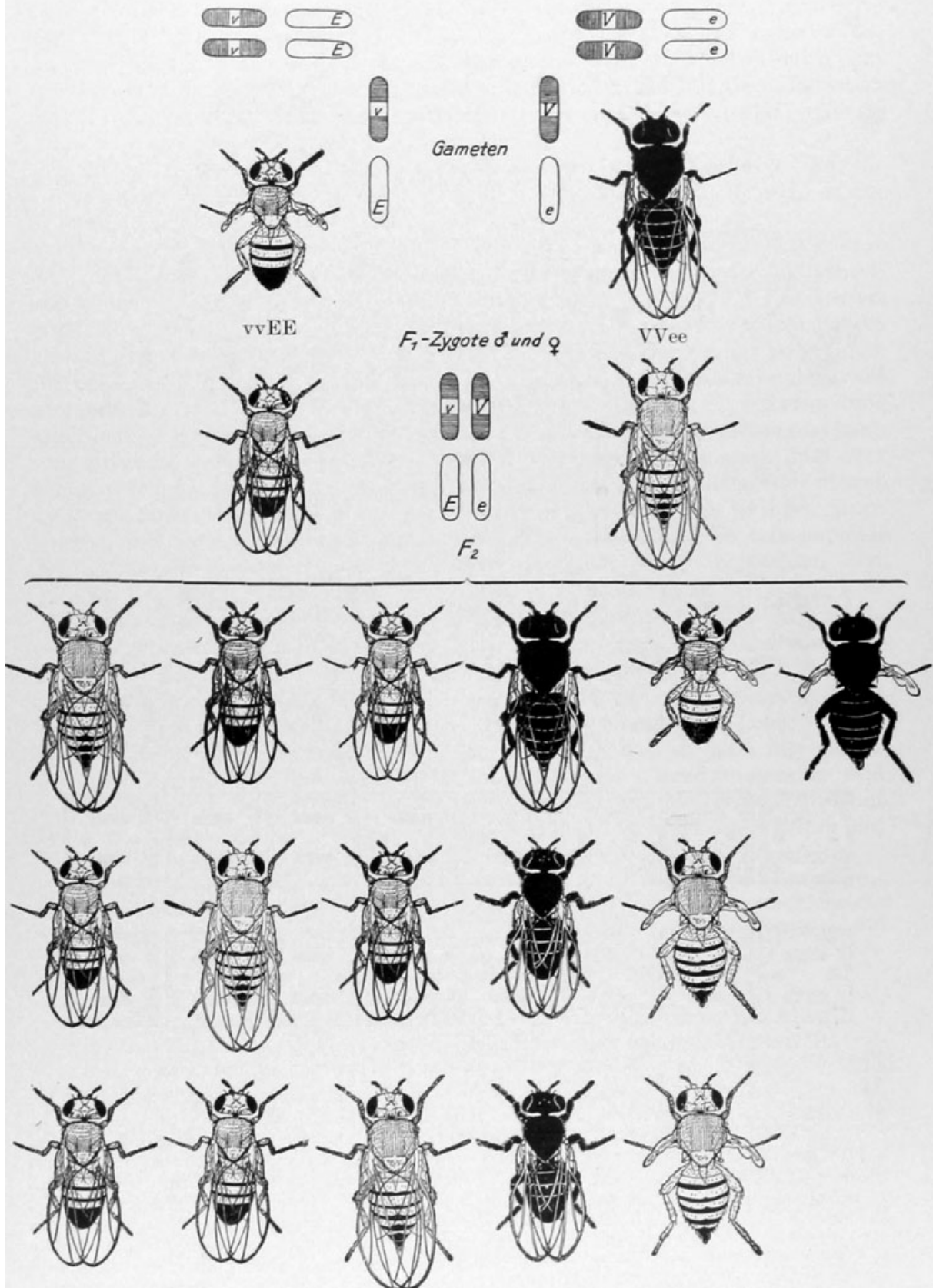


Abb. 218. *Drosophila melanogaster*. Erbgang zweier unabhängig mendelnden Gene. $P_1 \delta$ = wildfarben (E), stummelflügelig („vestigial“ v). $P_1 \text{♀}$ = ebenholzfarben („ebony“, e), normalflügelig (V). Unter dem Strich die 16 möglichen Genotypen von F_2 . Vertikalreihe 1–3: $EEVV$, $EeVv$. Vertikalreihe 4: $eeVV$, $eeVv$. Vertikalreihe 5: $EEvv$, $Eevv$, Vertikalreihe 6: $eevv$.

Aus MORGAN-NACHTSHEIM

Ursprünglich glaubte BOVERI bekanntlich nachgewiesen zu haben, daß aus kernlosen Eibruchstücken von *Sphaerechinus granularis*, die mit Spermien von *Paracentrotus lividus* befruchtet worden waren, Plutei entstehen, die alle Eigenschaften eines *Paracentrotus-Pluteus* haben, somit keine mütterlichen Eigenschaften aufweisen. BOVERI selbst hat jedoch

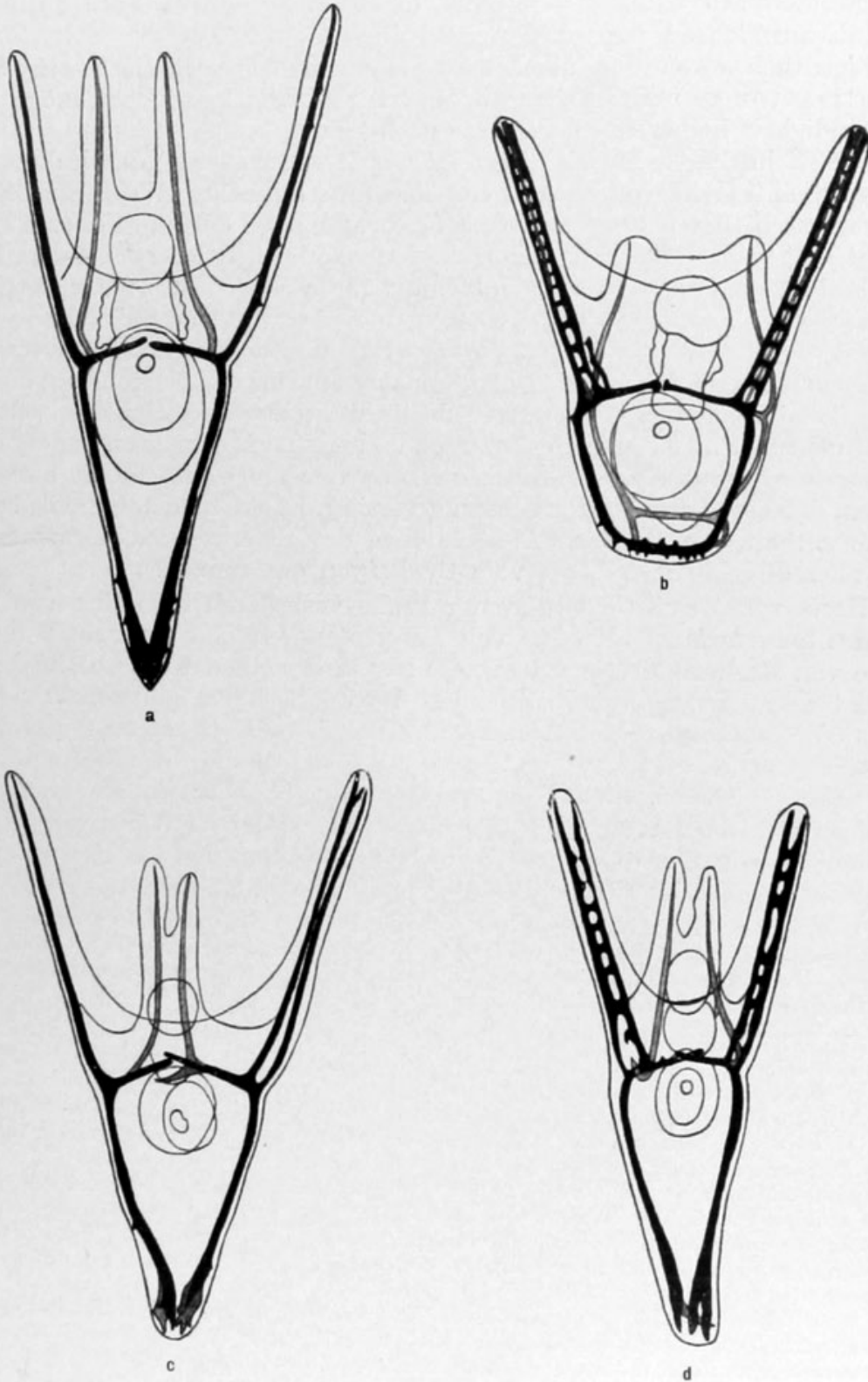


Abb. 220. Plutei von *Paracentrotus lividus* (a), *Sphaerechinus granularis* (b) und des Bastards *Sphaerechinus granularis* ♀ × *Paracentrotus lividus* ♂ (c, d). Dargestellt sind nur die äußeren Umrisse, die Skelettstäbe (schwarz) und der Darm (Konturen im Innern).

Nach HERBST 1906 b aus HERBST 1926

in einer nachgelassenen Arbeit¹⁾ auf Grund neuer ausgedehnter Versuche auf die Fehlerquellen hingewiesen, welche die Beweiskraft seiner früheren Angaben in Frage stellen.

Die (anscheinend) kernlosen Eifragmente waren in der Weise hergestellt worden, daß die unbefruchteten reifen Eier in einem Reagenzglas kräftig geschüttelt wurden. Unter dem

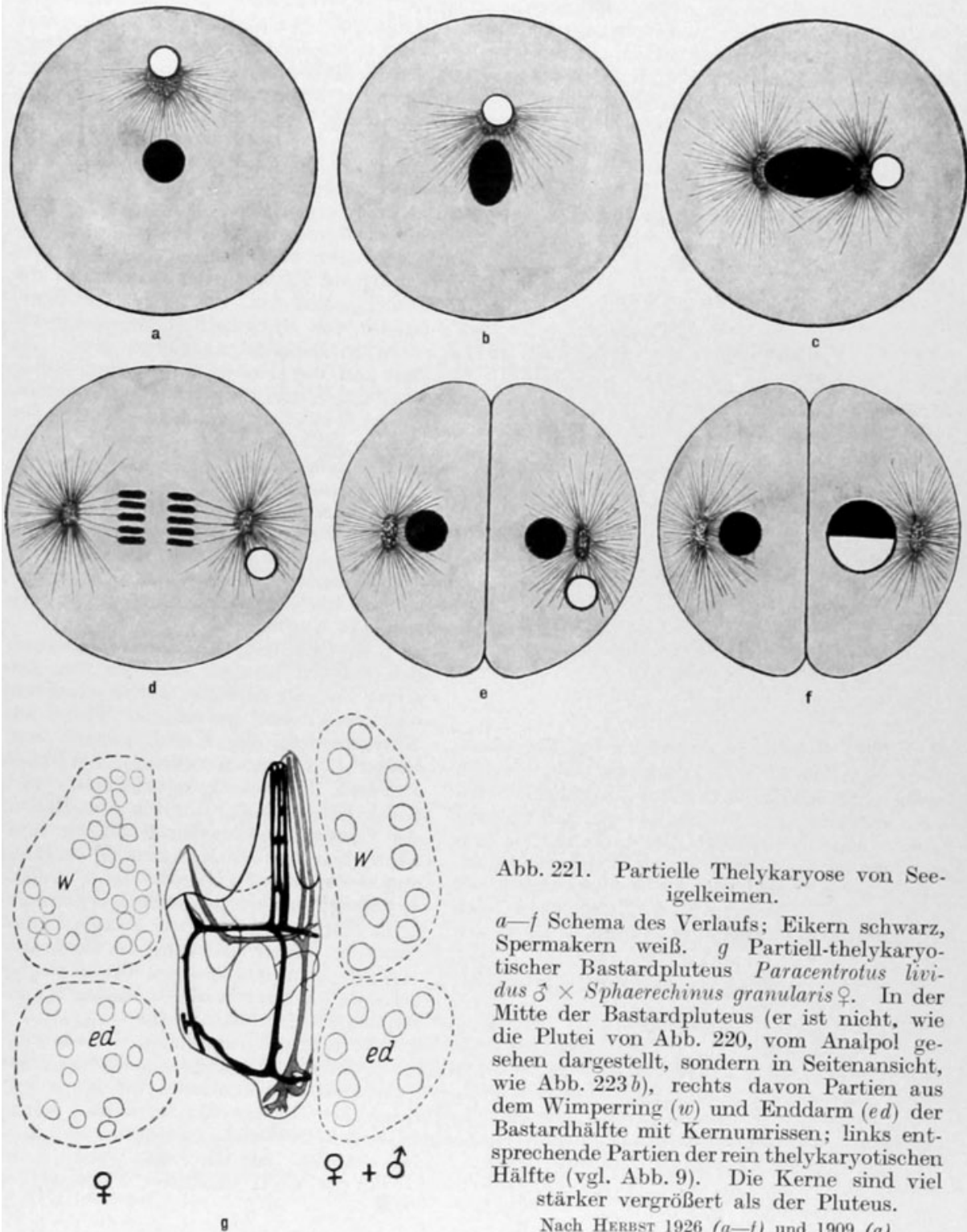


Abb. 221. Partielle Thelykaryose von Seeigelkeimen.

a—f Schema des Verlaufs; Eikern schwarz, Spermakern weiß. g Partiiell-thelykaryotischer Bastardpluteus *Paracentrotus lividus* ♂ × *Sphaerechinus granularis* ♀. In der Mitte der Bastardpluteus (er ist nicht, wie die Plutei von Abb. 220, vom Analpol gesehen dargestellt, sondern in Seitenansicht, wie Abb. 223 b), rechts davon Partien aus dem Wimperring (w) und Enddarm (ed) der Bastardhälfte mit Kernumrissen; links entsprechende Partien der rein thelykaryotischen Hälfte (vgl. Abb. 9). Die Kerne sind viel stärker vergrößert als der Pluteus.

Nach HERBST 1926 (a—f) und 1909 (g)

Mikroskop wurden dann die Eifragmente, die kernlos erschienen, herausgesucht, befruchtet und isoliert weiter gezüchtet. Die haploide (arrhenokaryotische)²⁾ Konstitution der patroklinen Plutei wurde dann durch Kernmessung nachgewiesen.

1) 1918.

2) Dieser Ausdruck („männlich-kernig“) bedeutet, daß alle Kerne des merogonen Pluteus reine Abkömmlinge des Spermakerns sind.

Nun zerfallen zwar die Eier bei diesem Verfahren in mehrere Stücke, gleichzeitig wird aber in vielen Fällen auch der (vorher als heller Fleck deutlich sichtbare) Eikern zum Verschwinden gebracht, indem (nach BOVERIS Darstellung) die Kernmembran gesprengt wird und der „Kernsaft“ sich mit dem Cytoplasma vermengt. Das nunmehr unsichtbare „Kernreticulum“ ist aber sehr wohl imstande, sich zu einem neuen Kern zu reorganisieren. Außerdem können beim Schütteln auch vom isolierten Kernreticulum Stücke abgesprengt werden und in die Eifragmente hineingeraten. Und schließlich kommen auch normalerweise gelegentlich Eier vor, die an Stelle eines einheitlichen Vorkerns mehrere Teilkerne enthalten. Dies kommt daher, daß beim Seeigeli die Kernrekonstruktion nach der Reifungsteilung unter Karyomeritenbildung verläuft; unterbleibt nun die vollständige Verschmelzung aller Karyomeriten zu einem Kern, dann entstehen derartige Eier mit mehreren verschiedenen großen „Partialkernen“. Beim Zerschütteln solcher Eier kann nun ein solcher Partialkern (der natürlich sehr unscheinbar ist) in ein Eifragment hineingeraten.

Diese drei Vorgänge: 1. Unsichtbarwerden des im übrigen ganz bleibenden Eikerns, 2. Fragmentierung des unsichtbar gewordenen Kernreticulums, 3. Bildung mehrerer un-

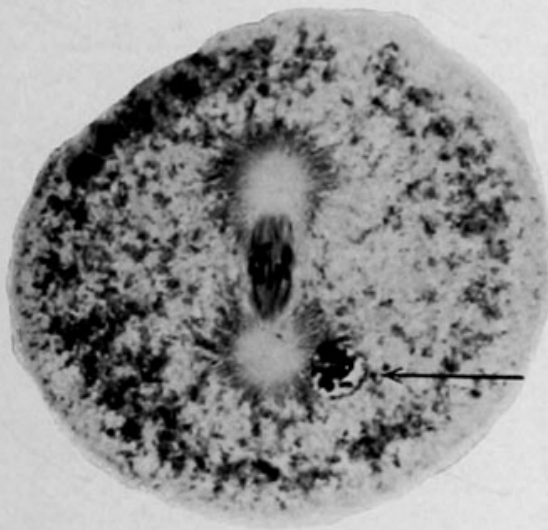


Abb. 222. *Sphaerechinus granularis*. Metaphase der ersten Furchungsteilung eines Eies, aus dem wahrscheinlich ein partiell thelykaryotischer Pluteus entstanden wäre. Rechts von der unteren Astrosphäre der Spindel (die, da in ihr 20 Chromosomen gezählt wurden, nur die Chromosomen des Eikerns enthält) liegt der Spermakern, auf den ein Pfeil hinweist. Mikrophotographie nach Schnittpräparat (Pikrinessigsäure, 6 μ , Eisenhämatoxylin).

Vergrößerung ca. 800fach. Original

Diese Befunde BOVERIS machen aber andererseits auch den Einwand, den GODLEWSKI⁴⁾ auf Grund von Merogonieversuchen gegen die Annahme, daß die Erbanlagen im Kern gelegen sind, erhoben hat, hinfällig. GODLEWSKI hatte an scheinbar kernlosen Eifragmenten⁵⁾ von *Parechinus microtuberculatus*, die mit Spermien einer *Antedon*-Art befruchtet waren, typische *Parechinus*-gastrulae gezüchtet und glaubte, daraus schließen zu dürfen, daß auch das Cytoplasma Erbanlagen enthalte. Dieser Schluß entbehrt, wie wir heute wissen, jeder Grundlage, da auch bei den Versuchen GODLEWSKIS die drei oben genannten Fehlerquellen nicht ausgeschaltet waren.

1) Vgl. BOVERI 1918, S. 444ff.

2) Der Nachweis, daß sie kernlos gewesen sind, wurde durch ganz genaue Kernmessung erbracht.

3) Dasselbe Resultat ergaben die Versuche von FRY (1927), der kernlose Eier von *Echinarachnius* mit *Arbacia*-Spermien befruchtete.

4) 1906.

5) Die ebenfalls durch Schütteln erzielt worden waren.

scheinbarer Partialkerne und ihre Verteilung auf Eifragmente stellen nun die Fehlerquellen dar, welche bei der Beurteilung der BOVERISCHEN Merogonieversuche in Betracht zu ziehen sind. Es liegt auf der Hand, daß unter diesen Umständen und vor dem Bekanntwerden dieser Fehlerquellen Eifragmente für kernlos gehalten werden mußten, die es in Wirklichkeit gar nicht waren; wenn aber Eifragmente, die nur kleine Teile des Kernreticulums resp. kleine Partialkerne enthalten, befruchtet werden, dann ist auch nicht zu erwarten, daß die Kerne der aus ihnen entstandenen „pseudomergonen“ Plutei wesentlich größer sind als haploide Kerne.

BOVERI hat denn auch wahrscheinlich machen können, daß die von ihm seiner Zeit als merogon angesehenen rein oder vorwiegend patroklinen Plutei aus Eifragmenten, die Kernfragmente enthielten, entstanden waren¹⁾. Wirklich kernlose Eistücke²⁾ entwickelten sich (nach Befruchtung) nur bis zum Beginn des Gastrulastadiums und starben dann ab³⁾. Nur bei der Kreuzung *Parechinus microtuberculatus* \times *Paracentrotus lividus* entwickelten sich gelegentlich echt merogone Eifragmente bis zur Pluteis. Doch kann bei dieser Kreuzung die Merkmalsanalyse keine eindeutigen Resultate liefern, da die Larven dieser beiden Seeigel einander zu ähnlich sehen.

Es wurde zu wiederholten Malen¹⁾ der Versuch gemacht, eine merogone Bastardierung durchzuführen, doch ist es bisher in keinem Fall gelungen, die Bastarde bis zu einem Stadium, auf dem eine eindeutige Merkmalsanalyse durchführbar ist, aufzuziehen.

Kürzlich hat M. NAWASCHIN Merogonie bei einer Pflanze beschrieben, doch verdient die von ihm irrtümlicherweise als Merogonie bezeichnete Erscheinung (die an sich einen sehr hübschen Beweis der Chromosomentheorie der Vererbung darstellt) diesen Namen gar nicht (vgl. S. 342).

Trotz der noch vorhandenen Lücken kann die Beweisführung in den von HERBST analysierten Fällen von partieller Thelykaryose als direkt bezeichnet

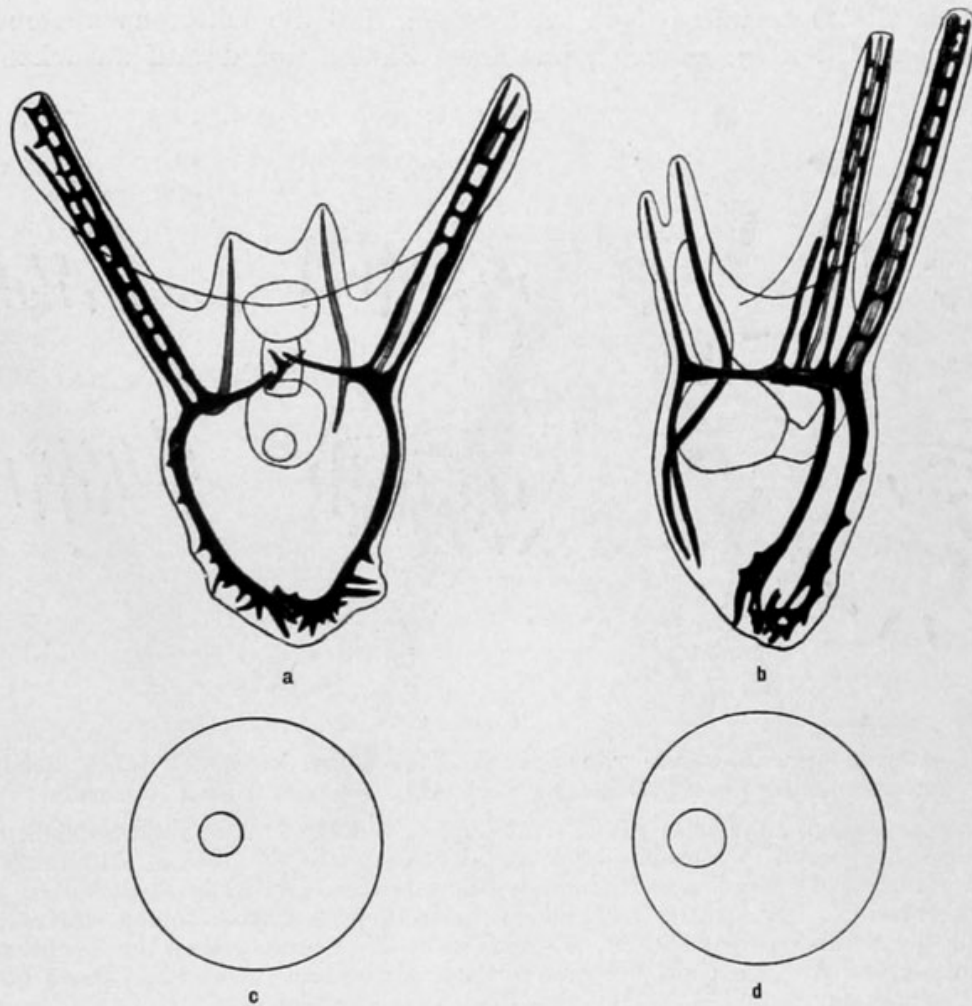


Abb. 223. *Sphaerechinus granularis* ♀ × *Paracentrotus lividus* ♂.

a, b Zwei matroklone Bastardplutei (*a* vom Analpol, *b* von der Seite gesehen), die aus Eiern, die zwar normale Größe, aber Kerne von doppelter Normalgröße hatten, gezüchtet wurden.
c Normales reifes *Sphaerechinus*-Ei. *d* „Monasterei“ mit (diploidem) Riesenkern.

a, b Nach HINDERER 1914, *c, d* nach HERBST 1926

werden: Körperteile, die nur Abkömmlinge eines Gametenkerns enthalten, zeigen nur die Merkmale des Elters, von dem der betreffende Gamet stammt; Körperteile, die Synkaryonderivate enthalten, zeigen Bastardcharaktere.

In einigen anderen Fällen wird der Beweis für die Lokalisation der Erbanlagen im Kern indirekt geführt, und zwar auf Grund der sogenannten Verschiebung der Vererbungsrichtung. Die gewöhnlichen Bastardplutei der Kreuzung *Sphaerechinus granularis* × *Paracentrotus lividus* sind in der Regel intermediär (Abb. 220 *c, d*). Werden aber die *Sphaerechinus*-Eier zunächst durch eine Behand-

1) BALTZER 1920, G. HERTWIG 1918, P. HERTWIG 1923, vgl. ferner SPEMANN 1924.

lung mit Isovaleriansäure zur parthenogenetischen Entwicklung angeregt, und zwar nur so weit, daß keine Membranbildung erfolgt, sondern nur ein Monaster¹⁾ gebildet wird, so entsteht nach dessen Rückbildung ein Eikern, der doppelt so groß ist, wie ein normaler weiblicher Vorkern. Monasterbildung hat bekanntlich eine (nicht immer totale) Reduplikation der Chromosomenzahl zur Folge. Werden diese Eier nunmehr befruchtet, so liefern sie metrokline Plutei²⁾ (Abb. 223).

Die cytologische Untersuchung ergab nun, daß die Chromosomenzahl dieser metroklinen Bastarde erwartungsgemäß höher als die der normalen Bastarde war. Allerdings erreichte sie fast nie die zu erwartende Zahl 58 ($20 + 20 + 18$)³⁾. LANDAUER (1922) konnte jedoch nachweisen, daß die Differenz zwischen den erwarteten und den tatsächlich gefundenen Zahlen nur darauf zurückzuführen

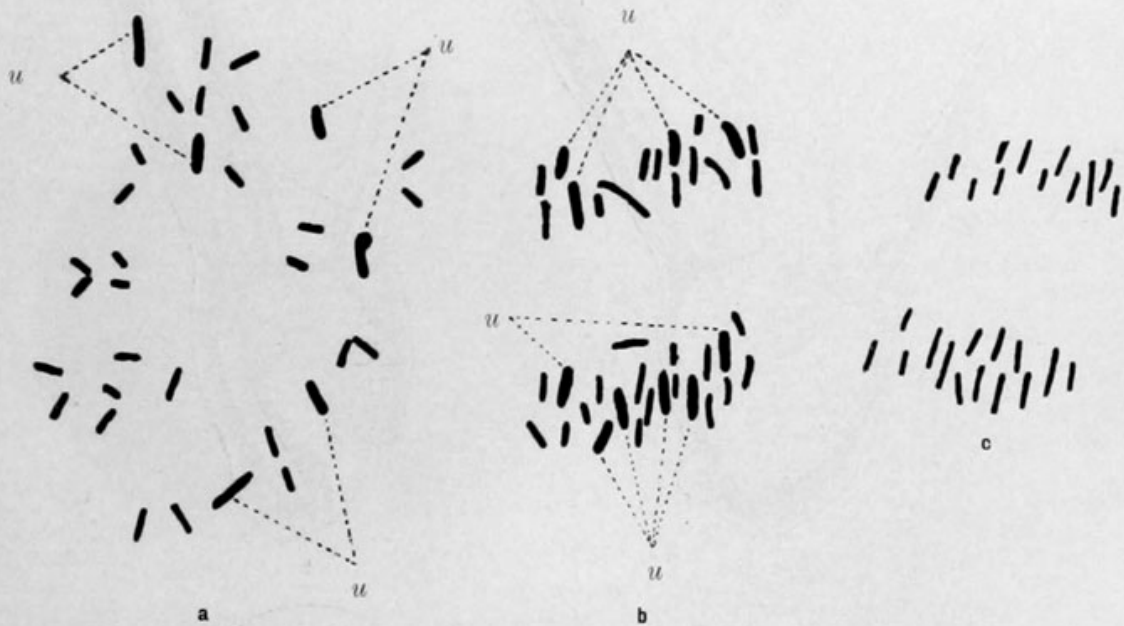


Abb. 224. Chromosomenbestände von *Sphaerechinus*-Eiern, in denen durch Behandlung mit Ammoniak Monasterbildung (vgl. Abb. 38) hervorgerufen wurde.

a Chromosomen einer „Monasterteilung“: 28 dünne, 6 dicke (ungespalten gebliebene „u“) Chromosomen ($n = 20$). b Chromosomen aus der Anaphase der ersten Furchungsteilung eines mit *Paracentrotus*-Sperma befruchteten Monastereies. NB. Die Spaltheilften der bei der Monasterbildung ungespalten gebliebenen (mütterlichen) Chromosomen sind auch hier dicker, als die normalen Spaltheilften. Es sind nicht alle Chromosomen der Tochterplatten dargestellt. c Chromosomen aus der ersten Furchungsteilung (Anaphase) eines normalen befruchteten *Sphaerechinus*-Eies (zum Vergleich mit b).

Nach LANDAUER 1922

ist, daß eine gewisse (von Fall zu Fall wechselnde) Zahl von Chromosomen der mütterlichen Garnitur im Monaster ungespalten bleibt (Abb. 224).

Eine Verschiebung der Vererbungsrichtung (also Entstehung metrokliner Plutei) kann aber auch dadurch erzielt werden, daß man sogenannte Rieseneier von *Sphaerechinus* mit normalen Spermien von *Paracentrotus* befruchtet. Es ist zwar noch nicht genau bekannt, auf welche Weise diese Rieseneier

1) Vgl. S. 48.

2) HINDERER 1914.

3) Die Normalzahl (n) von *Sphaerechinus* ist 20, die von *Paracentrotus* 18. Wenn im Monaster alle Chromosomen des mütterlichen haploiden Satzes geteilt werden, so müßte der Bastard zwei haploide Garnituren mütterlicher Provenienz und eine väterliche Garnitur enthalten.

entstehen¹⁾, doch genügt für die Deutung der Versuche die Feststellung, daß das Kern- wie auch das Plasmavolumen der Rieseneier²⁾, aus denen metrokline Riesenplutei (Abb. 225) gezüchtet werden konnten, doppelt so groß war, wie das normaler Eier³⁾.

Das Ergebnis dieser Versuche zeigt also (im Verein mit dem Ausfall „gewöhnlicher“ Bastardierung), daß eine Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite (man kann statt dessen auch sagen: Dominanz der mütterlichen Merkmale) offenbar nur darauf beruht, daß zwei mütterliche Chromosomengarnituren mit einer väterlichen kombiniert sind; denn die (unbefruchteten) Monaster- und die Rieseneier stimmen ja nur darin überein, daß sie diploid sind. Das relative Quantum des Cytoplasmas hat jedoch, wie ein Vergleich der aus Rieseneiern gezogenen Bastarde mit den aus Monastereiern

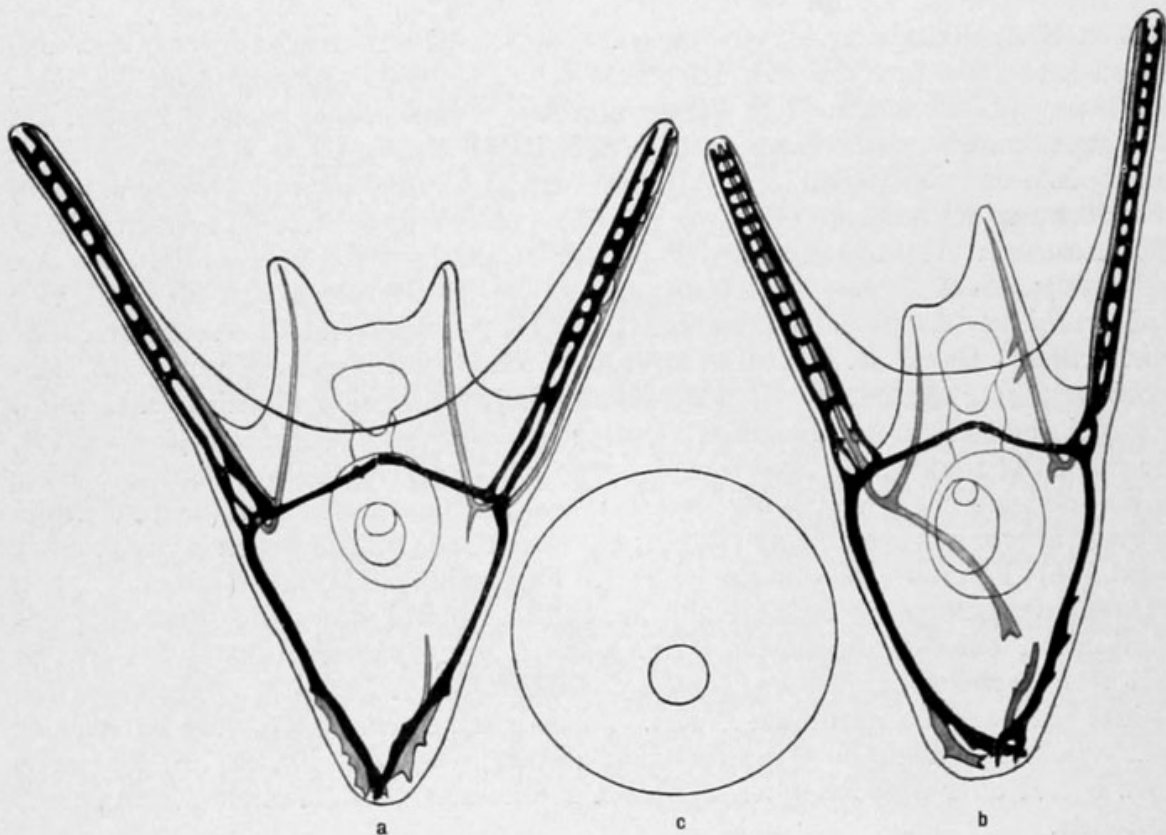


Abb. 225. *Sphaerechinus granularis* ♀ × *Paracentrotus lividus* ♂. *a, b* Bastard-Plutei, die aus Rieseneiern (*c*) gezüchtet wurden. Vgl. *c* mit 223 *c*, *a, b* mit 220 *c, d*.

Nach HERBST 1914 aus HERBST 1926

entstandenen zeigt, keinen sichtbaren Einfluß auf die Dominanz; die Kombination von zwei mütterlichen Garnituren mit einer väterlichen hat denselben Effekt, ob nun die (von der Mutter gelieferte) Cytoplasmamenge, in der der Chromosomenbestand „agiert“, verdoppelt ist oder nicht.

BOVERI (1914) hat außerdem noch auf andere Weise zeigen können, daß das in bezug auf die Kernmenge relative Cytoplasmaquantum der Eier für die Ver-

1) HERBST und BIERENS DE HAAN nehmen an, daß sie durch Verschmelzung von je zwei unreifen Oocyten oder reifen Eiern (und deren Kernen) entstehen, während BOVERI eine Unterdrückung der letzten Oogonienteilung annimmt, die die Entstehung einer tetraploiden Oocyte zur Folge hat.

2) Es gibt auch Rieseneier von vier- bis achtfacher Normalgröße, die jedoch anscheinend nicht befruchtungsfähig sind.

3) HERBST 1914.

schiebung der Vererbungsrichtung belanglos ist. Wäre dem nicht so, dann wäre zu erwarten, daß bei Pluteis, die aus befruchteten Eiern, die cytoplasmaärmer sind als normale Eier, also aus befruchteten kernhaltigen Eibruchstücken gezogen werden, die Metroklinie geringer ist als bei normalen Bastarden. Nun entstehen aber aus befruchteten Eifragmenten meist Larven mit defektem Skelett, die sich daher mit normalen Bastardlarven nicht ohne weiteres vergleichen lassen. BOVERI hat deshalb zum Vergleich Plutei herangezogen, die aus isolierten Blastomeren eines normalen Bastardeies gezogen waren. Plutei dieser letzten Art weisen nämlich Skelettdefekte derselben Art und im selben Ausmaße auf, wie die Plutei aus Eibruchstücken¹⁾. Und das Resultat des Vergleichs fiel durchaus erwartungsgemäß aus; die aus Eifragmenten gezogenen Plutei waren ebenso intermediär, wie die aus isolierten Blastomeren gezogenen.

Anhangsweise wären auch noch die Untersuchungen BALTZERS²⁾ an reziproken Seeigelbastarden zu erwähnen. Die Plutei aus der Kreuzung *Sphaerechinus* ♀ × *Paracentrotus* ♂ sind meist intermediär, die Plutei aus der reziproken Kreuzung (*Paracentrotus* ♀ × *Sphaerechinus* ♂) sind ausgesprochen metroklin. BALTZER konnte nun nachweisen, daß bei der Entwicklung der metroklinen Bastarde nur vier (bestimmte) Chromosomen der väterlichen (*Sphaerechinus*) Garnitur an der Furchungsteilung teilnehmen, während alle anderen *Sphaerechinus*-Chromosomen schon während der ersten Furchungsteilung eliminiert werden (Abb. 40); am Aufbau der Kerne dieser Bastarde beteiligen sich also nur vier *Sphaerechinus*-Chromosomen neben den 18 *Paracentrotus*-Chromosomen der mütterlichen Garnitur. Bei den intermediären Bastarden der Kreuzung *Sphaerechinus* ♀ × *Paracentrotus* ♂ verhalten sich jedoch beide Garnituren normal.

Bei einer anderen Kreuzung, *Paracentrotus lividus* ♀ × *Arbacia pustulosa* ♂, die ebenfalls metroklime Bastarde liefert, verhalten sich beide Garnituren zwar in der ersten Furchungsteilung normal; erst im Blastulastadium (wenn sich die Larven überhaupt weiter entwickeln; die meisten Bastarde gehen schon vorher zugrunde) kommt es oft zu einer „Chromatinabstoßung“ (wahrscheinlich während der Interphase), die offenbar denselben Effekt hat, wie die Chromosomenelimination bei den Bastarden *Paracentrotus* ♀ × *Sphaerechinus* ♂. Denn es läßt sich nachweisen, daß die Kerne der metroklinen Bastardplutei wesentlich kleiner sind als die normalen Plutei. Auch hier beruht also die Dominanz der mütterlichen Merkmale wahrscheinlich darauf, daß die Kerne des Bastards vorwiegend oder ausschließlich aus dem Kernmaterial mütterlicher Provenienz bestehen.

Auch in anderen Fällen konnte eine Dominanzverschiebung auf ein quantitatives Mißverhältnis zwischen den von den Eltern gelieferten Kernkomponenten eines Bastards zurückgeführt werden. Einer dieser Fälle erscheint deshalb besonders erwähnenswert, weil er schon zu einer Zeit³⁾, wo die Zusammenarbeit von Genetik und Cytologie erst in ihren Anfängen stand, richtig gedeutet worden ist; es ist dies die Xenienbildung bei Maisbastarden (CORRENS). Unter Xenien-

1) Da aus technischen Gründen die reziproke Kreuzung keine Entscheidung bringt, so mußte auch die Frage, ob auch das Cytoplasma des Spermiums Erbanlagen überträgt, auf diese Weise untersucht werden. Sind die Bastarde intermediär, dann müssen die beiden Sorten vom Cytoplasma (väterlicher und mütterlicher Provenienz) sich hinsichtlich ihrer Wirkung wie 1:1 verhalten; bei Rieseneiern wäre aber dann ein Verhältnis 1:2, bei Monastereiern 1:1, bei Eibruchstücken $1:\frac{1}{x}$, bei Blastomeren 1:1 zu erwarten. Die oben geschilderten Versuche zeigen also gleichzeitig, daß das vom Spermium etwa importierte Cytoplasma für die Dominanzverschiebung belanglos ist.

2) 1910.

3) Vgl. CORRENS, Ges. Abh. S. 7.

bildung versteht man bekanntlich hier¹⁾ das Auftreten von Bastardcharakteren an den Samenkörnern, die an einem Kolben (dem weiblichen Blütenstand) einer reinen Rasse, der mit Pollen einer anderen Rasse bestäubt worden ist, heranreifen. Die Körner sind nun, obschon sie Bastardcharaktere aufweisen, in sehr vielen Fällen²⁾ ausgesprochen metroklin³⁾. Da nun die Kerne des Endosperms triploid sind — und zwar zwei Chromosomengarnituren mütterlicher Herkunft und eine „väterliche“ Garnitur enthalten⁴⁾, so liegt es nahe, die Verschiebung der Vererbungsrichtung auf das Überwiegen der mütterlichen Kernmasse zurückzuführen und diesen Schluß hat CORRENS bereits im Jahre 1899 gezogen.

Auf andere Fälle dieser Art (triploide Moosbastarde v. WETTSTEINS und triploide *Drosophila*-Bastarde) sei hier nur hingewiesen, da sie an einer anderen Stelle dieses Handbuchs⁵⁾ ausführlich besprochen werden sollen. Erwähnt sei nur noch, daß BRIDGES die triploide Konstitution seiner „intersex producing females“ zuerst genetisch erschlossen hat und nachher cytologisch nachweisen konnte⁶⁾. Endlich muß auch noch auf die Untersuchungen HARDERS (1927) hingewiesen werden, der aus Zellen von Bastardmycelien verschiedener Hymenomyceten einen der elterlichen Kerne (die ja hier erst bei der Basidienbildung miteinander verschmelzen, und vorher sich durch konjugierte Teilungen fortpflanzen) mittels des Mikromanipulators entfernt und so nachgewiesen hat, daß gewisse Eigenschaften nur vom Kern, andere aber auch vom Cytoplasma beeinflußt, resp. bedingt sind.

Beweise der Chromosomentheorie der Vererbung

Obwohl die im Vorangegangenen geschilderten Tatsachen (streng genommen) nur beweisen, daß die Erbanlagen im Kern gelegen sind, so legen auch sie doch den Schluß nahe, daß die Erbanlagen in oder an den Chromosomen transportiert werden, da ja das einzige, was — für uns sichtbar — von einem Kern auf den anderen übergeht⁷⁾, die Chromosomen sind.

Strikte bewiesen wird jedoch dieser Schluß erst durch eine Reihe weiterer Tatsachen, die wir nach methodologischen Gesichtspunkten (d. h. nach der Art der Beweisführung) in drei Gruppen ordnen können. Zur ersten Gruppe gehören alle die Fälle, in denen auf Grund der bekannten Eigenart des Chromosomenformwechsels die Art des Erbgangs vorausgesagt und nachher nachgewiesen wurde. In den Fällen der zweiten Gruppe wurde aus einem von der Norm abweichenden Erbgang ein bestimmtes abweichendes Verhalten der Chromosomen erschlossen und nachher durch die cytologische Untersuchung als tatsächlich vorhanden erwiesen. Zu einer dritten Gruppe können wir endlich alle die Fälle zählen, in denen der Schluß von dem Bekannten auf das Unbekannte nicht so „reinlich“ gezogen (und bestätigt) werden konnte, sondern entweder nicht

1) Es wurden bekanntlich früher alle möglichen anderen Erscheinungen als Xenienbildung bezeichnet (vgl. CORRENS, Ges. Abh. S. 1ff. und 196ff.).

2) Nämlich nur dann, wenn nicht das eine Merkmal des Allelomorphenpaares über das andere dominiert (denn in diesen Fällen ist $\text{♀}A \times \text{♂}a = A$ und $\text{♀}a \times \text{♂}A$ ebenfalls $= A$; vgl. CORRENS, l. c. S. 192ff.).

3) Bei manchen Merkmalspaaren kommt es zu einer völligen Dominanz.

4) Was bekanntlich darauf beruht, daß das Endosperm (an dem die Bastardcharaktere in Erscheinung treten) von einer befruchteten Zelle abstammt, deren Synkaryon aber durch die Verschmelzung der beiden (haploiden) Polkerne mit dem (ebenfalls haploiden) zweiten Spermakern entsteht (vgl. Abb. 127).

5) Kapitel Polyploidie.

6) Vgl. MORGAN, BRIDGES, STURTEVANT 1925, S. 153ff.

7) Vgl. besonders die Vorgänge bei der Teilung „hypertrophischer“ Kerne (Beginn der Eireifung, Coccidienschizogonie und Gregarinengamogonie [S. 135—137]).

ganz stichhaltig ist, oder aber im Verlauf der Untersuchung mehrmals und zwar in verschiedener Richtung gezogen wurde.

Die Beweise der ersten Kategorie sind durch das Schlagwort „haploide

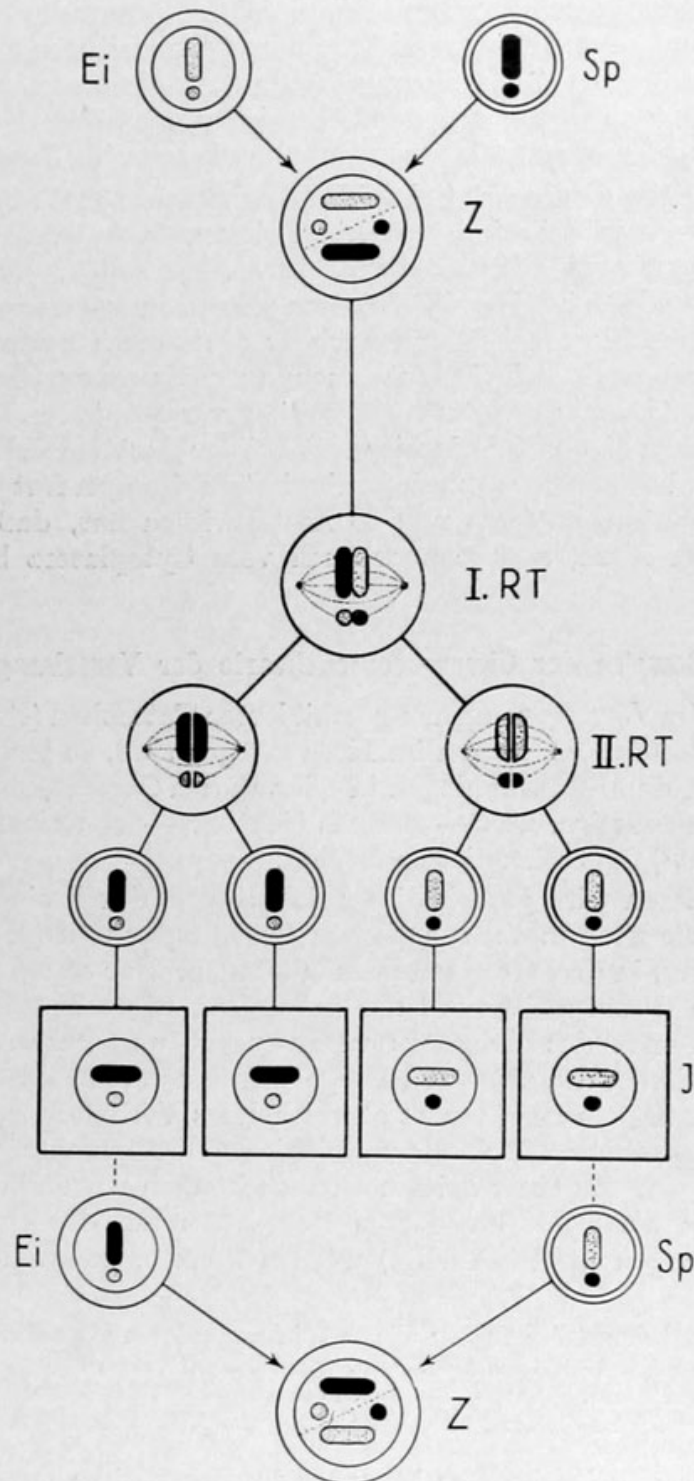


Abb. 226. Schema des Chromosomenformwechsels eines reinen Haplonten (z. B. einer Volvocinee oder einer Conjugate). Gleichzeitig Schema der haploiden Aufspaltung und azygoten Neukombination (wenn die beiden Paare homologer Chromosomen als Träger zweier Allelomorphenpaare angesehen werden). Gameten (*Ei*, *Sp*) und Sporen (*Sp*) durch Kreise, Individuen (*I*) durch Quadrate dargestellt. „Väterliche“ Chromosomen schwarz, „mütterliche“ gepunktet. *Z* = Zygote, *I*, *II RT* = erste und zweite Reifungsteilung derselben.

Aufspaltung“ (vgl. hierzu Abb. 226 bis 228) gekennzeichnet. Ist die Chromosomentheorie der Vererbung richtig, so darf nur die Diplophase (bei Metazoen und Blütenpflanzen = Individuum) Bastardcharaktere aufweisen; in der Haplophase muß dagegen jedes Allelomorphenpaar nur durch ein einziges Allelomorph vertreten sein.

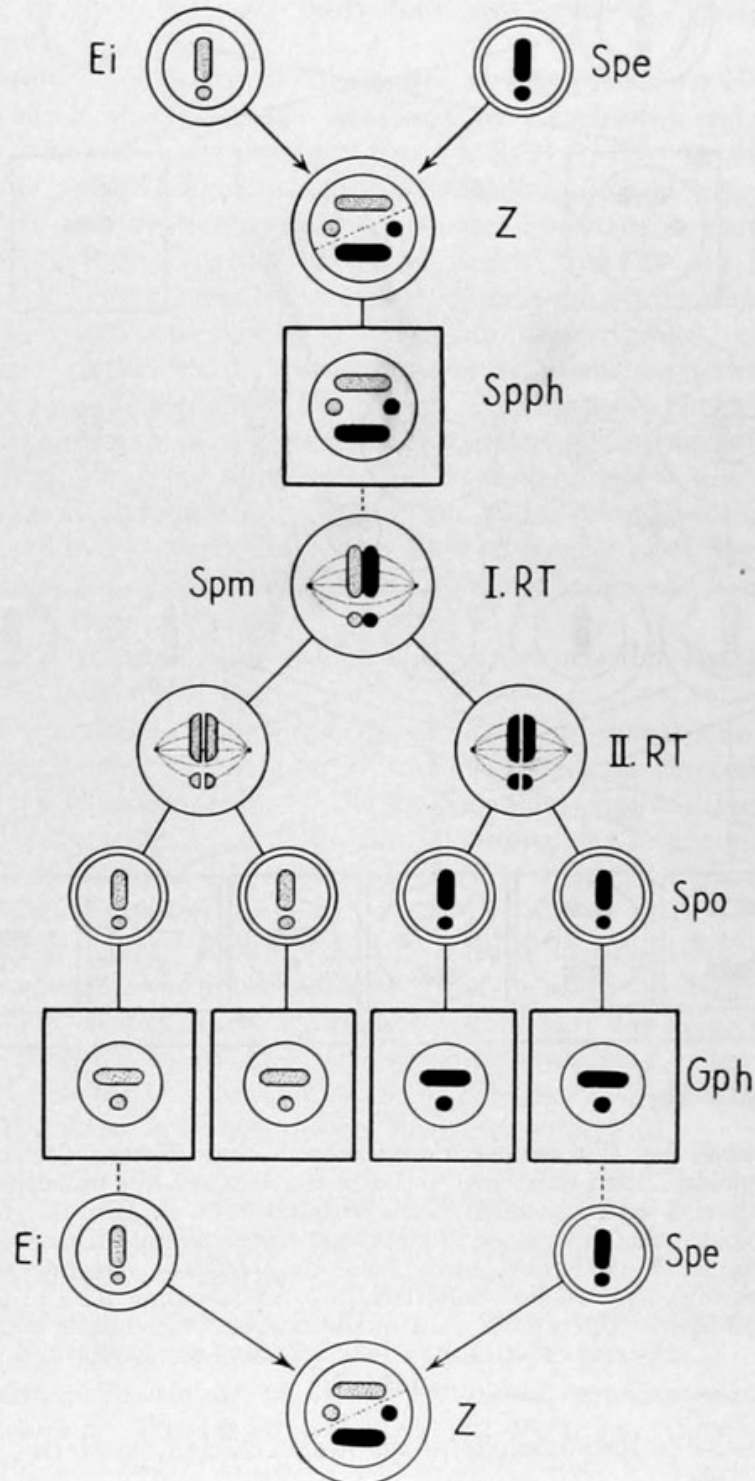


Abb. 227. Schema des Chromosomenformwechsels eines Diplohaplonten (Moos oder Farn). Gleichzeitig Schema der haploiden Aufspaltung zweier Allelomorphenpaare. Keimzellen und Sporen durch Kreise, Individuen durch Quadrate dargestellt. *Spe* = Spermatozoid, *Z* = Zygote, *Spph* = Sporophyt, *Spm* = Sporenmutterzelle, *I, II RT* = erste und zweite Reifungsteilung derselben, *Spo* = Spore, *Gph* = Gametophyt.

Original

Die Kreuzung reiner Haplonten darf daher keine Bastardindividuen, sondern nur Bastardzygoten liefern, da die Zygote durch die beiden ersten metagameten Teilungen wieder in Haplonten zerlegt wird, die — laut Annahme —

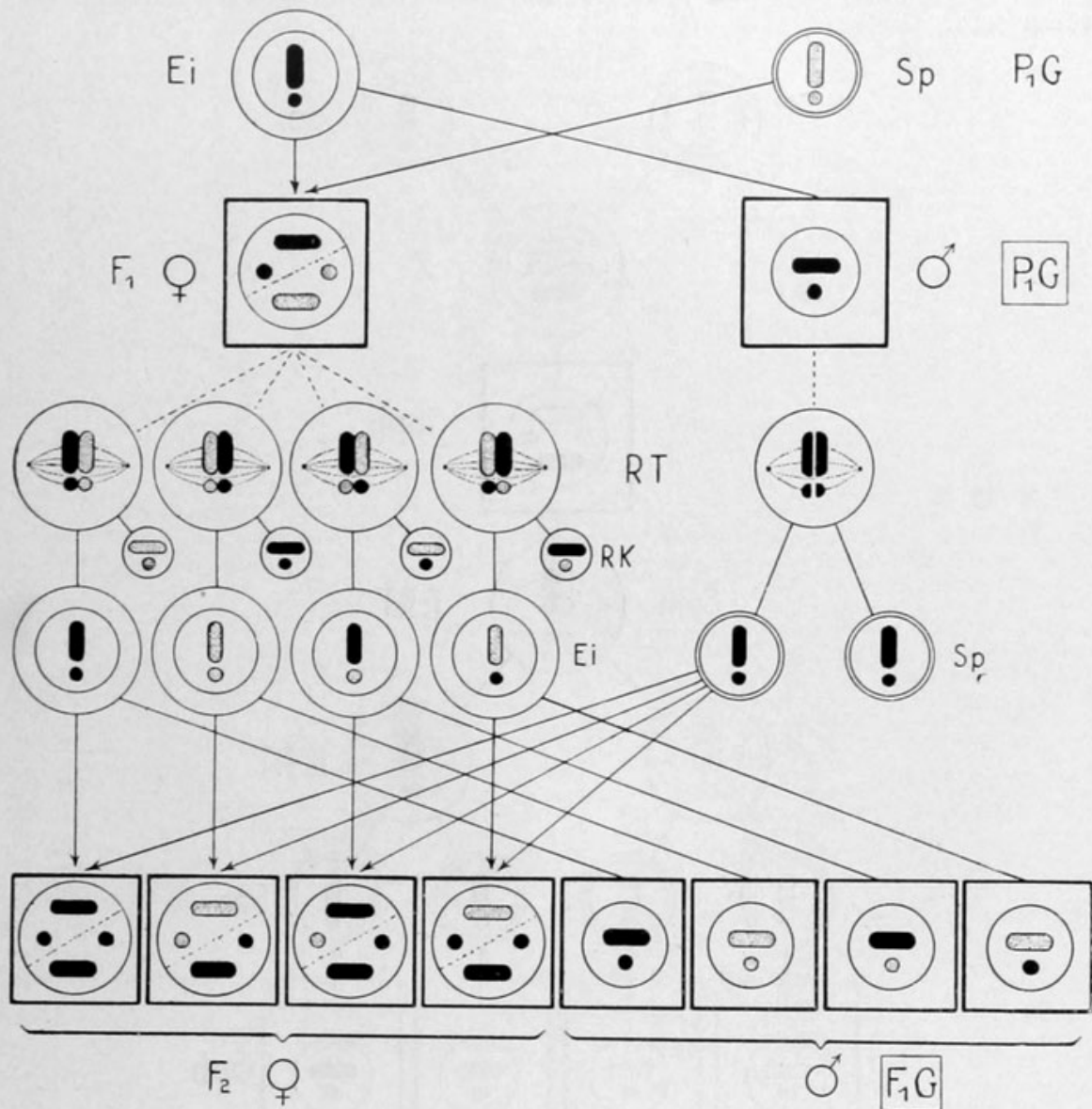


Abb. 228. Schema des Chromosomenformwechsels eines Tieres, dessen Weibchen aus befruchteten, diploiden Eiern entstehen und dessen Männchen aus unbefruchteten, haploiden Eiern entstehen (z. B. Biene). Gleichzeitig Darstellung der haploiden Aufspaltung und azygoten Neukombination zweier Allelomorphenpaare. Keimzellen sind als Kreise, Individuen als Quadrate dargestellt; „mütterliche“ Chromosomen schwarz, „väterliche“ gepunktet. *Sp* = Spermium, *RT* = Reduktionsteilung, *RK* = Richtungskörper. *P₁G* und *F₁G* in quadratischer Umrahmung = „personifizierte“, *P₁*- resp. *F₁*-Gameten (= haploide Individuen).

Original

„rein“, d. h. weder hetero- noch homozygot sein dürfen, sondern „azygot“¹⁾ sein müssen (Abb. 226).

Bei Diplohaplonten dürfen die Bastardcharaktere nur auf die Diplophase

1) Ein von ARMBRUSTER eingeführter Terminus, der sich besonders bei der Unterscheidung der durch Bastardierung bewirkten Neukombinationen von Erbanlagen bewährt, so ist z. B. die Kombination *VvEe* (vgl. Abb. 218) heterozygot, die Kombination *VVEe* (in *F₂*) homozygot, die Neukombination *VE* jedoch azygot.

beschränkt sein, die dementsprechend auch mendeln „darf“; beim Übergang zu der Haplophase muß dagegen eine reine Aufspaltung der Allelomorphenpaare (Abb. 227) erfolgen.

Sowohl bei reinen Haplonten wie auch bei Diplohaplonten muß ferner die Aufzucht der aus der Reduktionsteilung hervorgehenden vier haploiden Keimlinge (wenn sie möglich ist) zwei Individuen mütterlichen Typus und zwei des väterlichen Typus liefern¹⁾.

Bei Organismen, bei denen die Weibchen aus befruchteten Eiern entstehen (also Diplonten sind), die Männchen aber aus unbefruchteten reduzierten Eiern (also Haplonten sind, Hymenopteren u. a., vgl. S. 214), darf es nur Bastardweibchen geben; die Männchen der F_1 -Generation dürfen hingegen nur den mütterlichen Typ repräsentieren (falls die Mutter homozygot war). Die Männchen der F_2 -Generation (einerlei, ob diese durch Inzucht der F_1 -Generation oder durch Rückkreuzung von F_1 ♀ mit P_1 ♂ erzeugt wird), müssen dagegen im Verhältnis 1:1 aufspalten, da sie ja nichts anderes sind, als die weiterentwickelten („personifizierten“) Gameten der F_1 -Weibchen (Abb. 228).

All dies gilt nur für monohybride Kreuzung; bei Polyhybriden ist dagegen erstens das Auftreten von (azygoten!) Neukombinationen auch in der Haplophase zu erwarten, zweitens aber muß die Tetradenanalyse ein verschiedenes Resultat liefern, je nachdem, ob die Reduktion in der ersten oder in der zweiten Reifungsteilung vollzogen wird: im ersten Fall müssen je zwei dieser Keimlinge einander vollkommen gleichen, im anderen dagegen können alle vier voneinander verschieden sein²⁾ (vgl. Abb. 187).

Endlich muß bei Ausbleiben oder Unterdrückung der Reduktionsteilung die Spaltung ebenfalls ausbleiben.

Alle diese Voraussagen³⁾ konnten durch Vererbungsversuche vollkommen bestätigt werden; solche Versuche sind sowohl an reinen Haplonten wie auch an Diplohaplonten und Organismen, deren Weibchen diploid, deren Männchen aber haploid sind, angestellt worden. Sie alle sollen im folgenden Erwähnung finden; ausführlicher dargestellt sollen hingegen nur diejenigen von ihnen werden, die als paradigmatisch gelten können.

Es tut der Beweiskraft dieser Versuche keinen Eintrag, daß nicht in allen Fällen der Chromosomenformwechsel des Versuchsobjektes derart weitgehend aufgeklärt ist, wie es eigentlich wünschenswert wäre; für das, was bewiesen werden soll, genügt es, wenn das cytologische Fundament, also die haploide resp. diploide Konstitution der analysierten „Phasen“, als gesichert angesehen werden darf und das ist bei allen diesen Versuchen der Fall.

Reine Haplonten

Alle Vererbungsversuche, die bis jetzt mit reinen Haplonten angestellt worden sind, lassen in mancher Hinsicht noch zu wünschen übrig; es gilt dies sowohl für die Versuche PASCHERS an *Chlamydomonas*, wie für die Beobachtungen TRANSEAUS an *Spirogyra*-Bastarden.

Letztere beruhen überhaupt nicht auf Versuchen, sondern auf einer Analyse von Freilandmaterial. TRANSEAU hat in einem Bach bei Charleston (Illinois) Fäden von *Spirogyra communis* gefunden, die mit Fäden von *Spirogyra varians* konjugierten; daneben waren aber noch Fäden vorhanden, die Übergangsformen zwischen diesen beiden Spirogyraarten darstellt. Da die anderen Spirogyra-

1) Man hat für dieses Experiment den kurzen Ausdruck „Tetradenanalyse“ eingeführt.

2) Dies gilt natürlich auch für „gemischte“ Reduktion.

3) Vgl. HARTMANN 1912, 1918.

arten, die an demselben Fundorte vorkamen, sich sowohl von *Spirogyra communis* wie auch von *Sp. varians* sehr deutlich unterscheiden, so hielt TRANSEAU mit gutem Grunde die erwähnten Übergangsformen für Nachkommen der Bastardzygoten aus der Kreuzung *communis* \times *varians*. Es lassen sich nämlich diese Übergangsformen in zwei Klassen einordnen; die Fäden jeder Klasse stimmen in einem der beiden Merkmale, in denen sich *communis* und *varians* unterscheiden, mit *communis* überein, im anderen dagegen mit *varians*¹⁾. Entsprechende Beobachtungen wurden auch an Aufsammlungen gemacht, die Kopulationsstadien von *Spirogyra varians* \times *porticalis* neben Übergangsformen enthielten. Diese ließen sich hier entsprechend den drei Merkmalen, in denen sich *varians* und *communis* unterscheiden, in sechs Klassen aufteilen. Diese Beobachtungen stellen somit ein Indizium dafür, daß mit der Reduktionsteilung (die hier vor der Keimung der Zygote erfolgt) eine reine Aufteilung der Erbanlagen verknüpft ist; die Neukombinationen sind auf einen Austausch homologer Chromosomen zwischen den beiden haploiden Garnituren während der Diplophase²⁾ zurückzuführen.

PASCHERS Ergebnisse fußen zwar auf richtigen Kreuzungsversuchen, sind aber in anderer Hinsicht problematisch.

PASCHER³⁾ hat zwei *Chlamydomonas*-Arten (von ihm als I und II bezeichnet) gekreuzt, die sich in Merkmalen der Diplo- wie der Haplophase unterschieden (Abb. 229). Die Zygoten waren intermediär. Die Tetradenanalyse ergab jedoch zwei grundverschiedene Resultate; in manchen Fällen⁴⁾ erfolgte eine Aufspaltung in die beiden Elterntypen im Verhältnis 1 : 1 (eigentlich 2 : 2, da aus der Zygote vier Zoosporen ausschlüpfen), in anderen aber traten verschiedene Übergangsformen zwischen I und II auf, die sich — unter Annahme einer starken Variabilität der Merkmale — auf vier Typen (2 Elterntypen + 2 Neukombinationen) aufteilen lassen. In sämtlichen von PASCHER analysierten Fällen⁵⁾, in denen keine reine Aufspaltung in die Elterntypen erfolgte, waren die vier Keimlinge jeder Zygote voneinander verschieden und zwar derart, daß jeder der vorhin genannten vier Typen durch einen Keimling repräsentiert war. Es liegt auf der Hand, daß diese Verhältnisse weiterer Aufklärung bedürfen. Es ist nicht so sehr die Aufspaltung einer Zygote in vier Typen, die den Fall so problematisch macht, denn sie ließe sich mit der durchaus nicht aus der Luft gegriffenen⁶⁾ Annahme, daß in diesen Fällen eine Postreduktion stattgefunden hat, erklären; es sind vielmehr die Übergangsformen zwischen den Elterntypen und den Neukombinationen (vgl. Abb. 229f bis i), die einer näheren Erklärung bedürfen⁷⁾ und diese kann ohne weitere Versuche nicht gegeben werden.

Nur kurz erwähnt seien noch die Untersuchungen SCHREIBERS (1925) an Volvocineen; da die Geschlechtsbestimmung hier genotypisch ist, so ist mit der Feststellung, daß bei *Gonium pectorale* aus jeder Zygote zwei Zellen mit +Tendenz⁸⁾ und zwei mit —Tendenz (ihrer Nachkommen) entstehen, eine

1) Zahlenverhältnisse konnten von TRANSEAU selbstverständlich nicht festgestellt werden.

2) Bei der Einstellung der Gemini in die Äquatorialplatte der Reduktionsteilung.

3) 1916, 1918.

4) Fünf Zygoten.

5) Drei Zygoten.

6) Vgl. S. 241.

7) Man kann vorläufig (mit F. v. WETTSTEIN 1924b) vermuten, daß die Chromatophorenmerkmale nicht durch die Chromosomen, sondern durch die Chromatophoren selbst übertragen werden, daß aber weiter die mit den Chromosomen übertragenen Gene auch die Chromatophorenausbildung beeinflussen; diese Annahme würde sowohl die Aufspaltung in 4 Typen auch bei Präreduktion, wie auch das Auftreten von Übergangsformen verständlich machen. Man könnte auch an Polymerie denken.

8) Die Geschlechter von *Gonium* unterscheiden sich nicht morphologisch, sondern nur in ihrer sexuellen Affinität.

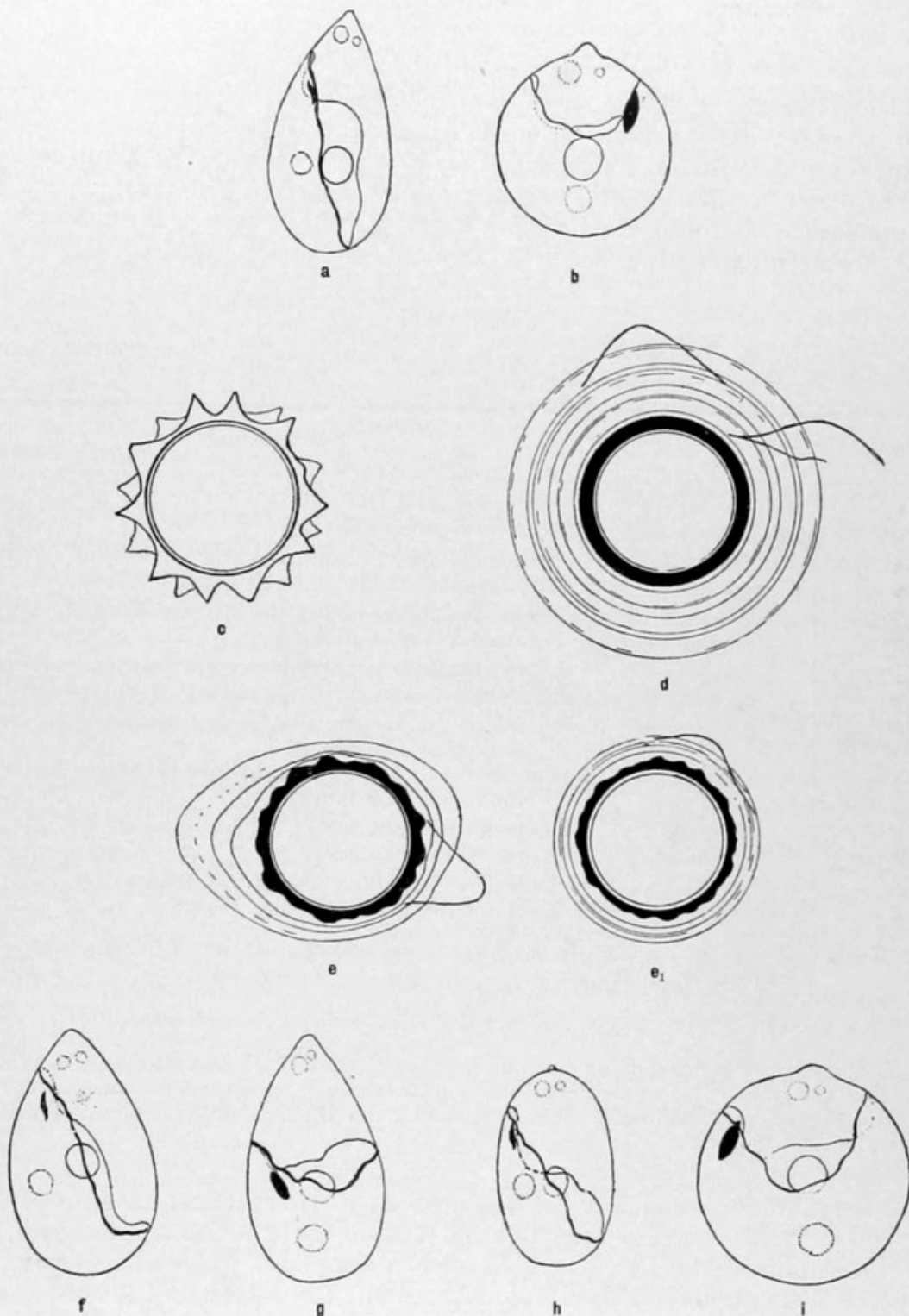


Abb. 229. Haploide Aufspaltung bei Kreuzung zweier *Chlamydomonas*-Arten.

a, b Vegetative Individuen der beiden P_1 -Formen (I und II). Stigma (Augenfleck) schwarz, kontraktile Vakuolen nahe der Membranpapille (an der die [nicht gezeichneten] Geißeln entspringen). Die gewellten Linien geben die obere Begrenzung des becherförmigen Chromatophors an. Die Kreise im untern Teil der Zelle stellen Kern und Pyrenoid dar. *c, d* Cystozygoten von Form I und II. *e, e_1* Bastardzygoten ($I \times II$). *f—i* Die aus Bastardzygoten gezüchteten Typen. *f* ist die fast reine Form I (etwas kleiner als diese), *i* die fast reine Form II (etwas größer, als diese; neigt zu Anomalien). *g, h* Übergangsformen zwischen I und II.

haploide Aufspaltung eines Faktorenpaars (der Geschlechtsrealisatoren) nachgewiesen.

Diplohaplonten

Viel weiter und vollkommener konnten Versuche an Diplohaplonten durchgeführt werden; manche dieser Versuche haben sämtliche oben aus der Chromosomentheorie abgeleiteten Folgerungen als richtig erwiesen. Es kann deshalb hier von einer ausführlichen Darstellung aller anderen Untersuchungen, die aus technischen oder anderen Gründen keine so vollkommen abgerundete Analyse des Erbgangs ergeben haben¹⁾, Abstand genommen werden.

Tabelle III

Funaria hygrometrica. Übersicht über die Merkmale der von F. v. WETTSTEIN zu seinen Versuchen verwendeten Rassen. Nach F. v. WETTSTEIN 1924 b.

Symbol	Bezeichnung	Beschreibung
G	<i>macrospora</i>	Mittlere Sporengröße 16,18
g	<i>microspora</i>	Mittlere Sporengröße 12,81
V	<i>accelerata</i>	Teilungsrate der Protonemazellen: täglich eine Teilung
v	<i>retardata</i>	Teilungsrate: täglich 0,64 Teilung
B	<i>latifolia</i>	Breite Perichätialblätter der Antheridien
b	<i>angustifolia</i>	Schmale Perichätialblätter
P	<i>globosa</i>	Paraphysenzellen perlschnurartig aneinandergrenzend
p	<i>cylindrica</i>	Paraphysenzellen breit, zylindrisch aneinandergrenz.
S	<i>macrocarpa</i>	Sporogon mit langer Seta, großer länglicher Kapsel. Setalänge 44,6 mm
s	<i>microcarpa</i>	Sporogon mit kurzer Seta, kleiner bauchiger Kapsel. Setalänge 34,9 mm
C	<i>aurea</i>	Kapselfarbe orange
c	<i>ochracea</i>	Kapselfarbe ockergelb
D	<i>convexa</i>	Deckel hochgewölbt, keglig mit Warze
d	<i>plana</i>	Deckel flach gewölbt, ohne Warze

$S + d + B = B$ (endgültiges Symbol des Gens, welches die drei absolut gekoppelten Merkmale S, d, B bedingt)

$s + D + b = b$

$G + V = G$ (endgültiges Symbol für das Gen, welches G und V bedingt).

Anmerkung. Die durch Klammern vereinigten Merkmale gehören zu einem Merkmalspaar. Das mit großen Buchstaben bezeichnete ist dominant, zumindest prävalent. Für die Merkmale G und V ist das noch nicht festgestellt; die Buchstabenbezeichnung ist daher ganz willkürlich gewählt.

An erster Stelle sind hier die Versuche F. v. WETTSTEINS an Laubmoosen zu nennen. v. WETTSTEIN kreuzte zwei Rassen von *Funaria hygrometrica*, die sich in mehreren Merkmalen — sowohl solchen des Sporo- wie des Gametophyten — unterschieden (vgl. Tabelle III und Abb. 230). Der F_1 -Bastard (das Sporogon oder die Mooskapsel) ist intermediär²⁾ (Abb. 231a—c); aus den von ihm gelieferten Sporen entstanden jedoch — erwartungsgemäß — Gametophyten (Moospflanzen), welche die verschiedenen Merkmale — teils in den elterlichen

1) Z. B. die Versuche an BURGEFF an *Phycomyces nitens* und von KNIPE (1922) an *Aleurodiscus polygonius*; es sei jedoch hervorgehoben, daß die Resultate dieser Versuche mit der Chromosomentheorie völlig in Einklang stehen, wenngleich sie sie nicht in so vollendeter Weise beweisen, wie die Versuche v. WETTSTEINS.

2) An fast allen Merkmalen tritt jedoch eine „Prävalenz“ eines Allelomorphs, die bei gewissen Merkmalen fast zur völligen Dominanz führt, in Erscheinung.

Kombinationen, teils in anderer Weise (azygot) kombiniert — in reiner Ausprägung zeigten (Abb. 232, Tabelle IV). Daß der Gametophyt nicht etwa unfähig zur Ausbildung von Bastardcharakteren ist, die reine Aufspaltung in den F_1 -Gametophyten somit nur an die Reduktionsteilung gebunden ist, konnte in der Weise gezeigt werden, daß ein Bastardsporogon zur Protonemabildung veranlaßt wurde¹⁾ und auf diese Weise diploide Gametophyten lieferte, die — erwartungsgemäß — ihre heterozygote Konstitution in einer intermediären Ausbildung der Gametophytenmerkmale (B und b) dokumentieren (Abb. 231 d, e).

Die Tetradenanalyse²⁾ zeigte weiterhin auch die Aufspaltung jeder Sporenmutterzelle in zwei verschiedene (azygote) Typen, deren jede durch je zwei Sporen (resp. deren Abkömmlinge) repräsentiert war. Zum Teil ergab schon die direkte Beobachtung der Sporentetraden dieses Resultat; da sich die beiden Eltern auch in der Sporengröße unterschieden, so waren stets zwei Sporen jeder Bastardtetrade kleiner³⁾ als die beiden anderen (Abb. 233 a, b). An einem weiteren Merkmalspaar der hohen resp. niedrigen Teilungsrate der Protonemazellen (NB.: V ist mit G, v mit g gekoppelt) konnte ebenfalls die Aufspaltung der vier Abkömmlinge einer Sporenmutterzelle im Verhältnis 2:2 an den keimenden Tetraden direkt konstatiert werden (Abb. 233 c). Und dasselbe zeigte die Merkmalsanalyse der aus einer Sporentetrade gezüchteten F_1 -Gametophyten; sie gehörten stets zwei verschiedenen Typen an (je zwei von ihnen waren also einander völlig gleich), auf die die einzelnen Merkmalspaare „rein“ aufgeteilt waren (vgl. Tabelle IV).

Tabelle IV

Funaria hygrometrica. Ergebnisse der Tetradenanalyse der Sporentetraden aus Bastardsporogonen, die durch Kreuzung einer GBPC- — mit einer gbpc- — Pflanze erzielt wurden. Nach F. v. WETTSTEIN 1924 b.

Analysiert: 24 Tetraden. Davon spalten auf

16 Tetraden in:	2 GBPC (<i>macrospora, latifolia, globosa, aurea</i>).
	2 gbpc (<i>microspora, angustifolia, cylindrica, ochracea</i>).
5 Tetraden in:	2 GBPc (<i>macrospora, latifolia, globosa, ochracea</i>).
	2 gbpC (<i>microspora, angustifolia, cylindrica, aurea</i>).
2 Tetraden in:	2 GBpc (<i>macrospora, latifolia, cylindrica, ochracea</i>).
	2 gbPC (<i>microspora, angustifolia, globosa, aurea</i>).
1 Tetrade in:	2 GbPc (<i>macrospora, angustifolia, globosa, ochracea</i>).
	2 gBpC (<i>microspora, latifolia, cylindrica, aurea</i>).

Und schließlich konnte v. WETTSTEIN auch zeigen, daß bei *Funaria* die erste Reifungsteilung die Reduktion „vollzieht“. Wurde einem Sporogon, in dem sich die Sporenmutterzellen gerade im Stadium der zweiten Reifungsteilung befanden, Chloralhydratlösung eingespritzt, so wurde sehr oft die zweite Teilung rückgängig gemacht oder unterdrückt, so daß ein solches Sporogon Tetraden lieferte, die aus zwei bivalenten und zwei abortiven Sporen bestanden. Würde nun die Reduktion erst in der zweiten Reifungsteilung erfolgen, so müßten die beiden aus diesen bivalenten Sporen (von denen jede dann je eine haploide

1) Vgl. S. 252.

2) Normalerweise fallen bei *Funaria* die vier zu einer Sporentetrade gehörenden Sporen in den Endstadien der Sporenreifung auseinander. v. WETTSTEIN konnte jedoch durch einen bestimmten Eingriff (Injektion von Narcoticis in die reifende Kapsel, und zwar in einem Zeitpunkt, in dem die beiden Reifungsteilungen schon abgelaufen waren) erreichen, daß der Tetradenverband erhalten blieb.

3) Aber nicht ganz so klein, wie die Sporen der *microspora*-Rasse (g), während die beiden großen Sporen nicht ganz so groß waren, wie die der *macrospora* (G)-Rasse; v. WETTSTEIN führt die Unterschiede auf den Einfluß, den das Bastardgewebe auf die in Bildung begriffenen Sporen ausübt, zurück.

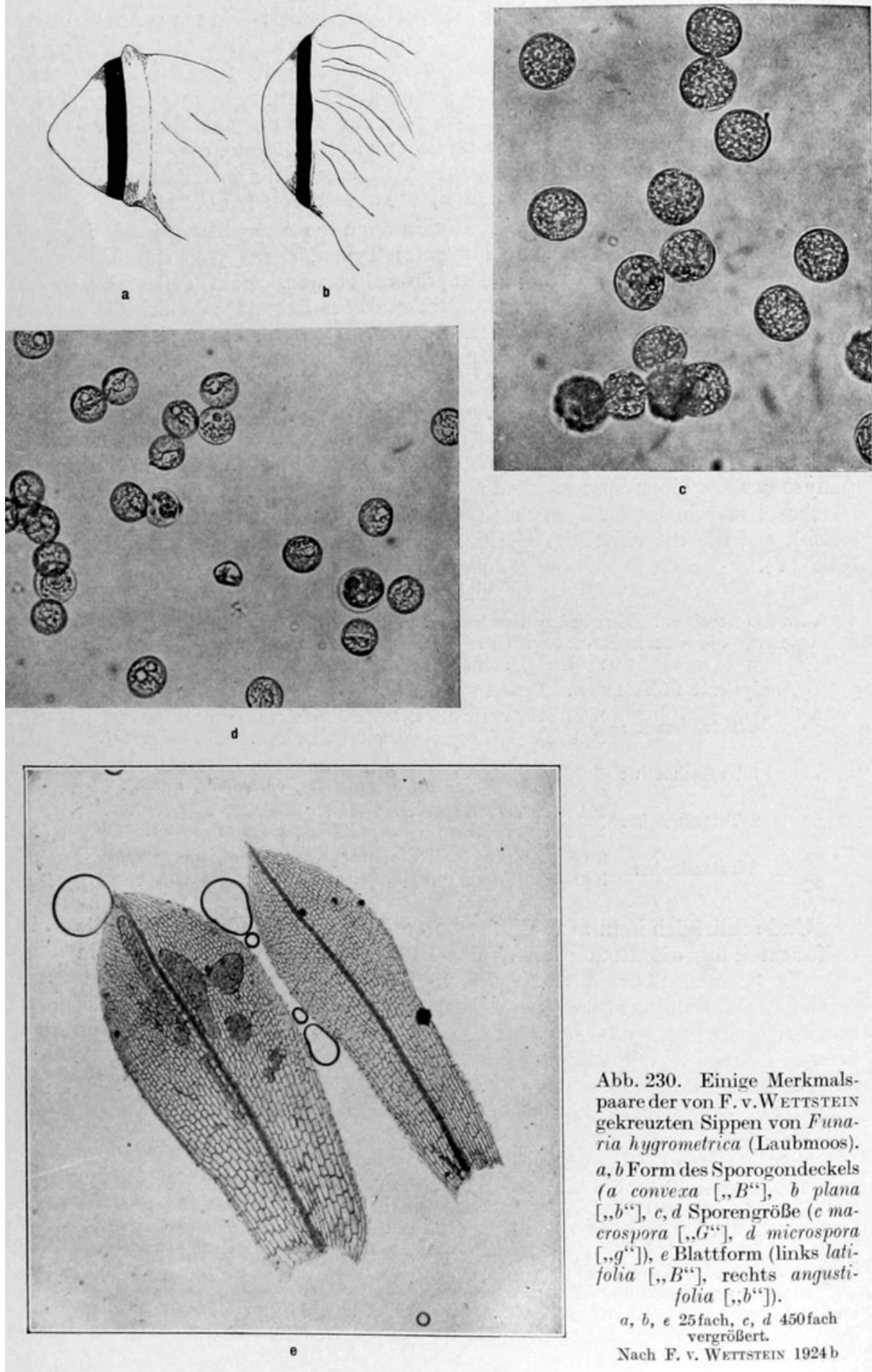


Abb. 230. Einige Merkmalspaare der von F. v. WETTSTEIN gekreuzten Sippen von *Funaria hygrometrica* (Laubmoos). *a, b* Form des Sporogondeckels (*a* *conveza* [„*B*“], *b* *plana* [„*b*“], *c, d* Sporengröße (*c* *macrospora* [„*G*“], *d* *microspora* [„*g*“]), *e* Blattform (links *latifolia* [„*B*“], rechts *angustifolia* [„*b*“]).

a, b, e 25fach, *c, d* 450fach vergrößert.

Nach F. v. WETTSTEIN 1924 b

Garnitur jedes Elters enthalten müßte) gezogenen Gametophyten heterozygot sein; findet jedoch Präreduktion statt, so müssen diese Gametophyten homozygot¹⁾ und voneinander verschieden sein.

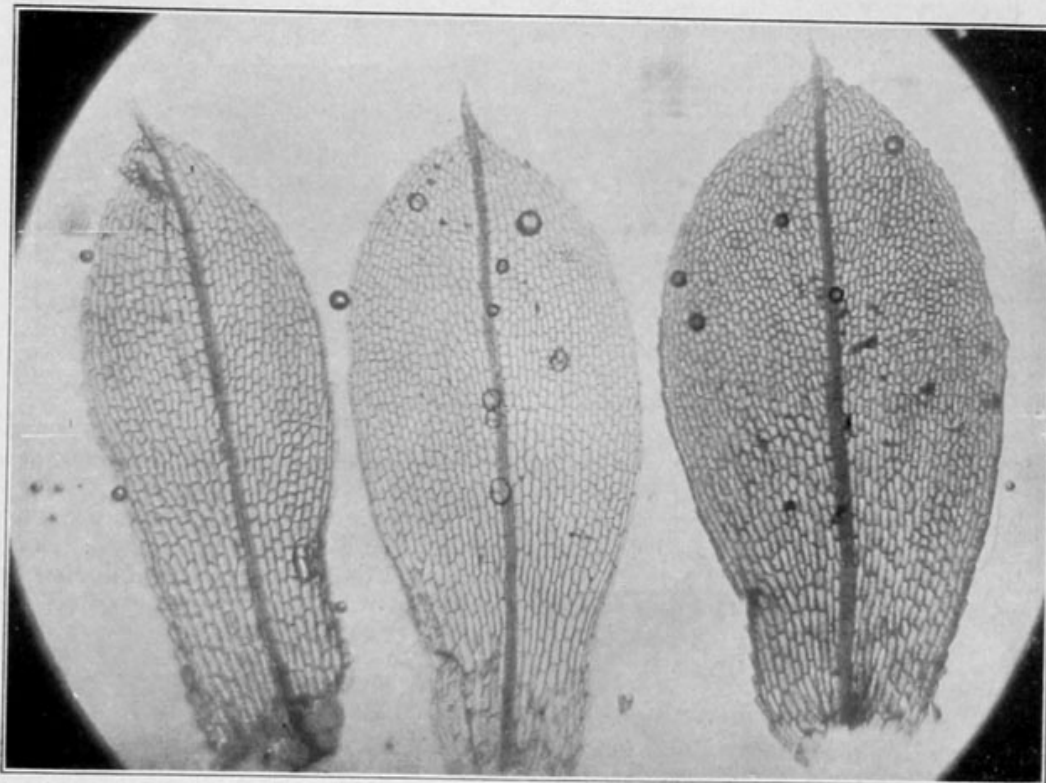
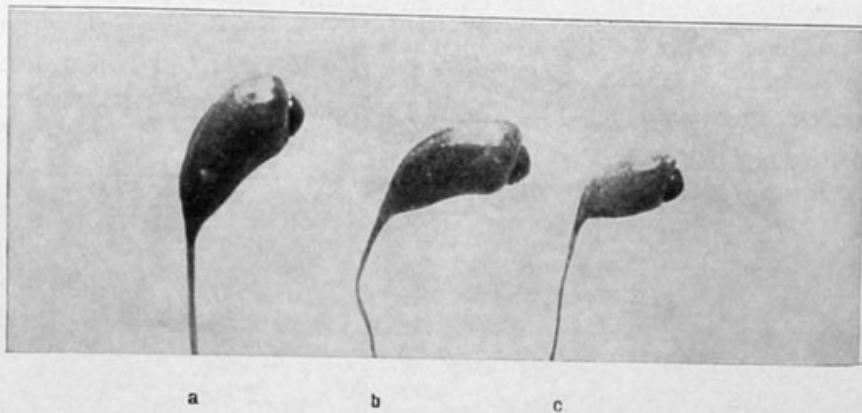


Abb. 231. *Funaria hygrometrica*. Verhalten der Merkmale der von F. v. WETTSTEIN gekreuzten Sippen in der Bastarddiplophase.

a, b, c Kapselform (*a macrocarpa* [„*BB*“], *c microcarpa* [„*bb*“], *b macrocarpa* × *microcarpa* [„*Bb*“]). *d* Blattform. (NB. Da dieses Merkmal ein Merkmal der Haplophase ist, so kann es nur durch Aufzucht eines diploiden Gametophyten aus einem Bastardsporangium zur heterozygoten Ausprägung gebracht werden; daher sind zum Vergleich Blätter von diploiden Gametophyten der reinen P_1 -Sippen abgebildet.) Links *angustifolia* („*bb*“), Mitte *angustifolia* × *latifolia* („*Bb*“), Rechts *latifolia* („*BB*“).

a—c 5fach, *d* 25fach vergrößert. Nach F. v. WETTSTEIN 1924 b

Das Ergebnis dieses Versuches brachte die Entscheidung zugunsten der zweiten Alternative; die aus Sporendyaden gezüchteten Gametophyten waren homozygot und zeigten eine reine Aufspaltung der Merkmalspaare.

1) Da in diesem Fall die beiden haploiden Garnituren, die der Gametophyt enthält, vollständig kongruent sein müssen, da sie durch die Äquationsteilung entstanden sind.

Vor einer Verallgemeinerung dieses letzten Resultats werden uns jedoch nicht nur die auf S. 241 erwähnten cytologischen Befunde, die zeigen, daß Prä- und Postreduktion nebeneinander vorkommen können, abhalten, sondern auch die Ergebnisse einiger Versuche, die CH. E. ALLEN (1926 b) an einem Lebermoos (*Sphaerocarpos Donnellii*) angestellt hat. In allen sonst wesentlichen Punkten stimmen die Resultate ALLENS mit den vorhin geschilderten Befunden v. WETTSTEINS überein; auch sie beweisen eine reine Spaltung in der Haplophase.



Abb. 232. Haploide Aufspaltung der Merkmale des Gametophyten bei Kreuzung zweier *Funaria*-Sippen. Tetradenanalyse.

Vier gleichaltrige Moosrasen, deren jeder aus einer Spore einer einzigen Sporentetrade eines Bastardsporangiums (*Gg*, *Bb*, *Cc*, *Pp*) gezüchtet wurde. Sichtbare Merkmalspaare: Schneller Wuchs („G“) und langsamer Wuchs („g“). Links zwei G-Rasen mit ausgebildeten Sporangien, rechts die beiden langsam wachsenden g-Rasen, die noch nicht so weit sind.

$\frac{1}{2}$ der natürlichen Größe. Nach F. v. WETTSTEIN 1924 b

Tabelle V

Haploide Aufspaltung bei *Sphaerocarpos Donnellii* (Lebermoos).

Übersicht über die Ergebnisse der Tetradenanalyse. Nach ALLEN 1926 b.

Merkmalspaare (Merkmale des Gametophyten!):

1. Normaler Wuchs (N) — „Polycladous“ (P).
2. Männlich-weiblich.

NB.: Die Geschlechtschromosomen (X u. Y) werden nach LORBEER (1927) stets in der ersten Reifungsteilung aufgeteilt.

	2 N ♀ 2 P ♂	2 P ♀ 2 N ♂	1 N ♀ 1 P ♀ 1 N ♂ 1 P ♂	Ergebnis der Tetradenanalyse: Beschaffenheit der vier aus einer Sporentetrade gezüchteten Gameto- phyten
Kreuzung Nr. 28 .	5	2	0	} Zahl der analysierten Sporen- tetraden
Kreuzung Nr. 29 .	2	1	1	
Kreuzung Nr. 31 .	12	7	3	
Kreuzung Nr. 32 .	13	6	4	

Nur die Tetradenanalyse ergab zum Teil abweichende Resultate; in der Mehrzahl aller Fälle erfolgte zwar auch bei *Sphaerocarpos* eine Aufspaltung im Verhältnis 2:2, in einigen Fällen entstanden jedoch vier verschiedene Typen aus einer Tetrade (Tabelle V). Und dies deutet darauf hin, daß neben Präreduktion auch Postreduktion stattfinden kann.

Diese Versuchsergebnisse v. WETTSTEINS und ALLENS lassen sich allerdings vielleicht auch noch anders deuten. Nimmt man nämlich an, daß die Faktoren resp. Faktorengruppen deren azygote Rekombination festgestellt wurde, miteinander gekoppelt sind¹⁾, also in einem

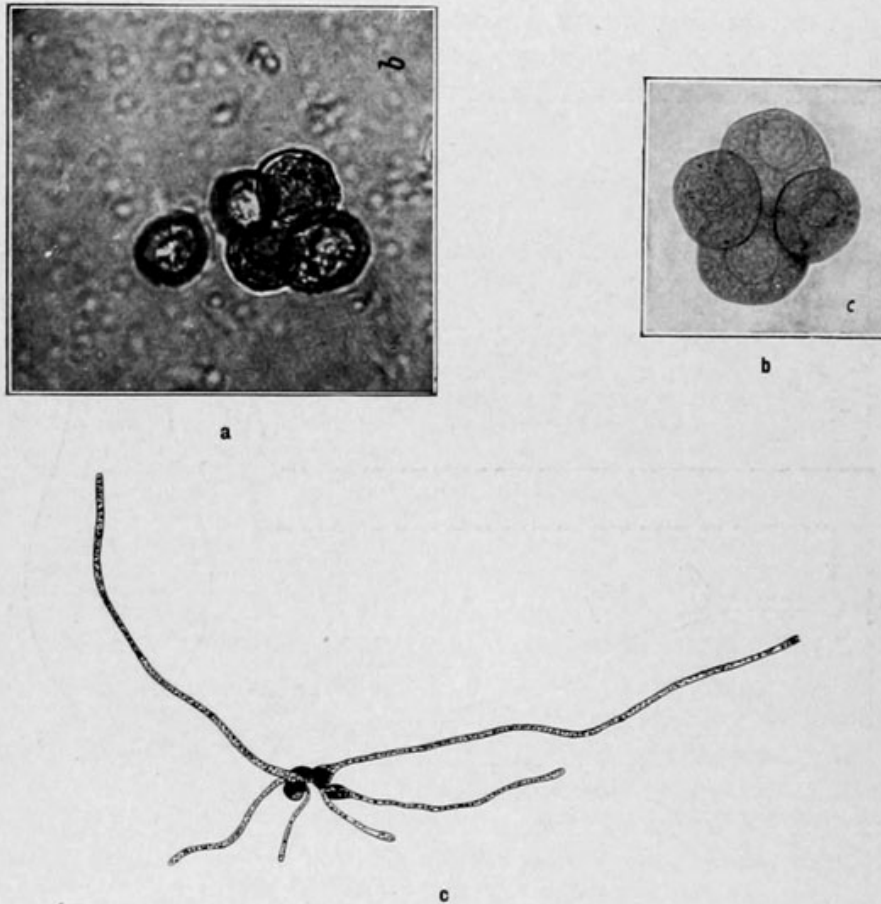


Abb. 233. Haploide Aufspaltung der Merkmale der Sporen und Gametophyten bei Kreuzung zweier *Funaria*-Sippen. Tetradenanalyse.

a, b Sporentetraden aus einem Bastardsporogon, die aus je zwei großen (*G*) und zwei kleinen (*g*) Sporen bestehen. (Links von der auf *a* abgebildeten Tetrade eine einzelne Spore.) *c* Keimende Sporentetrade eines Bastardsporogons. Die beiden großen (*G*) Sporen, aus deren jeder zwei schnellwüchsige Protonemazweige (ein kurzer und ein langer) heraus wachsen, liegen rechts oben und links unten; die kleinen (*g*) Sporen mit nur je einem (langsamwüchsigen) Protonemafaden links oben und rechts unten. *b, c* Zeichnungen, *a* Photographie.

a 450fach, *b* 400fach, *c* 40fach vergrößert. Nach F. v. WETTSTEIN 1924b

Chromosom liegen, so ist einerseits die genotypische Übereinstimmung der Abkömmlinge, die v. WETTSTEIN aus den diploiden Sporen des *Funariabastards* gezüchtet hat, verständlich; andererseits kann die Verschiedenheit aller vier Sporen einer Tetrade in ALLENS Versuchen dadurch zustande kommen, daß die beiden homologen Chromosomen, in denen die Allelomorphenpaare N—P und ♀—♂ liegen, partielle Chiasmotypie durchmachen, also Stücke je einer Spalthälfte austauschen (vgl. Abb. 262); ist etwa die ursprüngliche Konstellation

$$\begin{array}{c|c} \text{N} & \text{P} \\ \hline \text{♀} & \text{♂} \end{array}$$
, so wird daraus nach Spaltung jedes Chromosoms:
$$\begin{array}{c|c|c|c} \text{N} & \text{N} & \text{P} & \text{P} \\ \hline \text{♀} & \text{♀} & \text{♂} & \text{♂} \end{array}$$
 und nach partieller Chiasmotypie:
$$\begin{array}{c|c|c|c} \text{N} & \text{N} & \text{P} & \text{P} \\ \hline \text{♀} & \text{♂} & \text{♀} & \text{♂} \end{array}$$
. Allerdings wäre gegen diese letztere Argumentation einzuwenden

1) Die Zahlen v. WETTSTEINS legen diese Annahme direkt nahe.

daß das Y-Chromosom von *Sphaerocarpos Donnellii* um vieles kleiner ist als das X-Chromosom (vgl. LORBEER), somit eine Chiasmatische Verbindung zwischen diesen beiden Chromosomen nicht sehr wahrscheinlich ist.

Von Untersuchungen an anderen Diplohaplonten sollen nur die Versuche ZATTLERS an *Collybia velutipes* (einem Basidiomyceten) kurz geschildert werden¹⁾. ZATTLER hat nur den Erbgang von Merkmalen der Haplophase (des sog. Einkernmycels, vgl. Abb. 234) untersucht. Er isolierte zunächst aus seinem Ausgangsmaterial neben Mycelien von tiefbrauner Farbe einige Mycelien, die reinweiß waren. Die Fruchtkörper, die aus einer „Verbindung“²⁾ (=Kreuzung) dieser beiden Typen entstanden waren, lieferten Sporen, aus denen vier verschiedene Typen (die ungefähr gleich häufig waren) von Einsporenmycelien³⁾ gezüchtet werden konnten: intensiv braune, reinweiße, hellbraune und weißlichbräunliche.

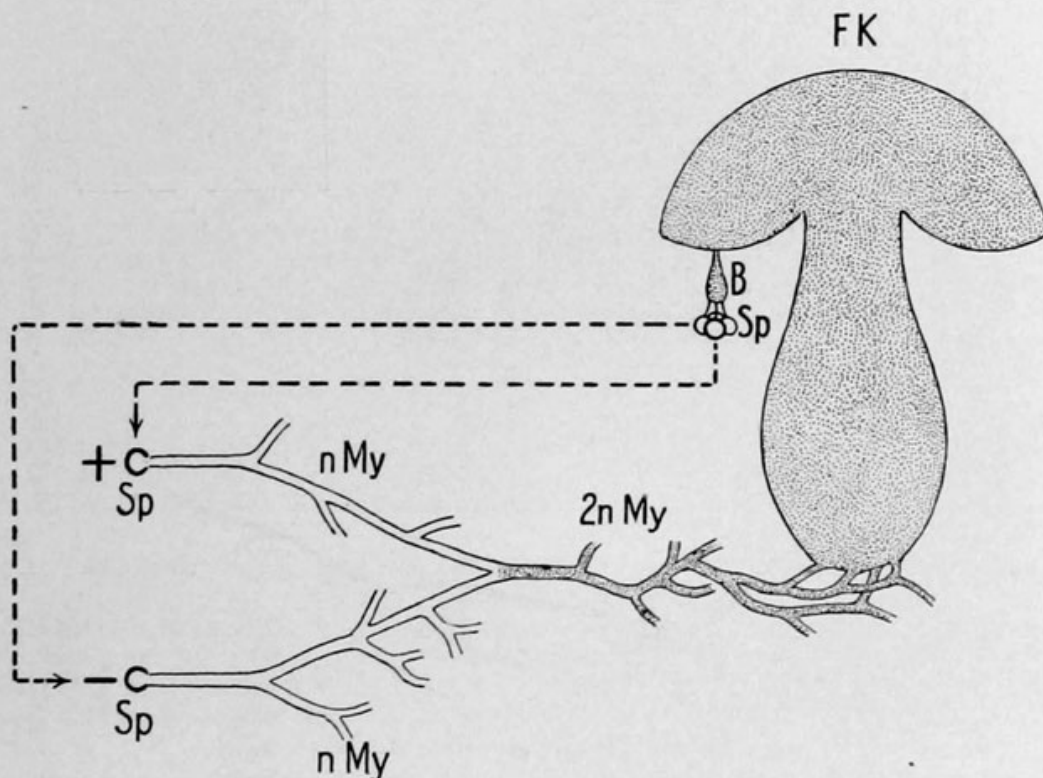


Abb. 234. Schema des Entwicklungszyklus (Generationswechsels) eines Basidiomyceten. Haplophase einfach konturiert, Diplo- (Zweikern-) Phase punktiert. *Sp* = Spore, *n My* = haploides Mycel, *2n My* = diploides (Zweikern-)Mycel, *FK* = Fruchtkörper, *B* = Basidie.

Original

Aus diesem Ergebnis folgerte ZATTLER, daß hier zwei Faktorenpaare (*R r*, *V v*) im Spiel sind, deren jedes aus einem dominanten⁴⁾ und einem rezessiven Allelomorph besteht und daß ferner jedes der dominanten Allelomorphe allein bereits Braunfärbung verursacht (Polymerie). Es würde also intensiver Braunfärbung

1) Erwähnt sei, daß ANDERSSON 1927 eine haploide Aufspaltung bei Farnbastarden auf indirektem Wege nachweisen konnte: wurden Prothallien, die aus den Sporen eines heterozygoten Sporophyten gezogen waren, „geselbstet“, so lieferten sie ausschließlich homozygote Pflanzen (Sporophyten) in den erwarteten Zahlenverhältnissen. Vgl. auch LANG 1923.

2) Bei heterothallischen Basidiomyceten entstehen bekanntlich in der Regel Fruchtkörper nur dann, wenn man zwei Einsporenmycelien, die verschiedene geschlechtliche Tendenz besitzen, in einem Kulturgefäß zusammenbringt.

3) Ein Mycel, das aus einer isolierten Spore gezüchtet wird.

4) Die Dominanz macht sich in diesem Falle nur bei azygoter Kombination geltend.

die (azygote) Kombination RV entsprechen, rein weißer Färbung die Kombination rv, hellbrauner die Kombination Rv und weißbräunlicher die Kombination rV.

Die weiteren Kreuzungen ergaben eine vollständige Bestätigung dieser Annahme; in allen Fällen trat in der Haplophase eine reine Aufspaltung der einzelnen Merkmale und ihre azygote Neukombination zutage (Tabelle VI).

Tabelle VI

Übersicht über die Merkmalsanalyse bei Kreuzung verschiedener Rassen von *Collybia velutipes*.
Nach ZATTLER 1925.

Links vom Doppelpunkt: die beiden (haploiden) Einspormycelien, die miteinander verbunden (gekreuzt) wurden.

Rechts vom Doppelpunkt: die Kategorien von Einspormycelien, die aus den Sporen, die der durch die Kreuzung der Eltern (links vom Doppelpunkt) entstandene Fruchtkörper geliefert hatte, gezogen wurden.

RV : intensiv braun.

Rv : hellbraun.

rV : weißbräunlich,

rv : weiß.

RV × rv

(1 Kreuzung, 45 Einspormycelien) : 9 RV, 13 Rv, 13 rV, 10rv.

RV × RV

(4 Kreuzungen, 69 Einspormycelien) : alle RV.

rV × RV

(1 Kreuzung, 21 Einspormycelien) : 10 RV + 11 rV

Rv × RV

(1 Kreuzung, 18 Einspormycelien) : 10 RV + 8 Rv.

rV × Rv

(1 Kreuzung, 23 Einspormycelien) : 5 RV, 4(6)Rv¹, 8(6)rV¹, 6rv.

Die zahlreichen Arbeiten, in denen haploide Aufspaltung von Geschlechtsfaktoren (wohl -realisatoren; vgl. Kapitel „Geschlechtsbestimmung bei Protisten und Thallophyten“) bei Pilzen beschrieben wird, seien nur namentlich angeführt: BRUNSWIK 1924, 1926, BURGEFF²) 1915, FUNKE 1924, HANNA 1925, KNIEP 1922, MOUNCE 1921, 1922, NEWTON 1926, VANDENDRIES 1922, 1923.

Anhangsweise sei noch die Aufspaltung von Merkmalen der Haplophase bei der Pollenbildung von *Oenothera*-Bastarden kurz geschildert. In den meisten Fällen bilden Bastarde zwischen Rassen, die sich in ihren Pollenkörnern unterscheiden, nur einerlei Sorte von Pollen; dies ist ohne weiteres verständlich, wenn wir annehmen, daß die auffälligsten Merkmale des Pollenkorns, Membrankulptur und -färbung unter dem Einfluß des (diploid-heterozygoten) Antherengewebes entstehen. RENNER konnte jedoch nachweisen, daß der Bastard *Oenothera Lamarckiana* × *Oen. muricata* tatsächlich zweierlei Sorten von Pollenkörnern liefert und zwar in gleichen Mengen, die sich voneinander in derselben Weise unterscheiden, wie die Pollenkörner der beiden Eltern (Abb. 235). Eine Tetradenanalyse war aber in diesem Fall nicht möglich. Ähnliche Fälle sind auch von PARNELL (1921), DEMEREC (1924), BRINKS & Mc GILLIVRAY (1924), LONGLEY (1925), KISSELBACH & PETERSEN u. a. beschrieben worden³).

1) In zwei Fällen konnte die Klassifikation der betreffenden Mycelien nicht mit Sicherheit vorgenommen werden.

2) B. hat außerdem auch noch die Rekombination der + resp. —Tendenz mit „somatischen“ Merkmalen festgestellt.

3) Der erste, der eine Aufspaltung in der männlichen Haplophase der Angiospermen beobachtet hat, war wohl ROSENBERG (1906). Die Pollentraden seiner *Drosera*-Bastarde hatten in der Regel *longifolia*-Habitus; es kommen jedoch auch Tetraden vor, die aus zwei Pollenkörnern vom *longifolia*- und zwei vom *rotundifolia*-Habitus bestanden.

Auch an der weiblichen Haplophase der Angiospermen, den Embryosäcken, konnte haploide Aufspaltung in einigen Fällen festgestellt werden. Am klarsten sind die Resultate BRINKS (1925); die Untersuchung von 62 Embryosäcken zweier Maispflanzen, die für die Gene „waxy“¹⁾ und „non waxy“²⁾ heterozygot waren, ergab: 25 „non waxy“, 20 „waxy“, 5 zweifelhaft, 12 frei von Stärkekörnern, resp. Amylodextrinkörnern. Andere Fälle, in denen Letalfaktoren im Spiel sind (also 50% der Embryosäcke absterben, oder unfruchtbar sind) seien nur der Vollständigkeit halber erwähnt (vgl. BELLING 1914, BRINK 1927).

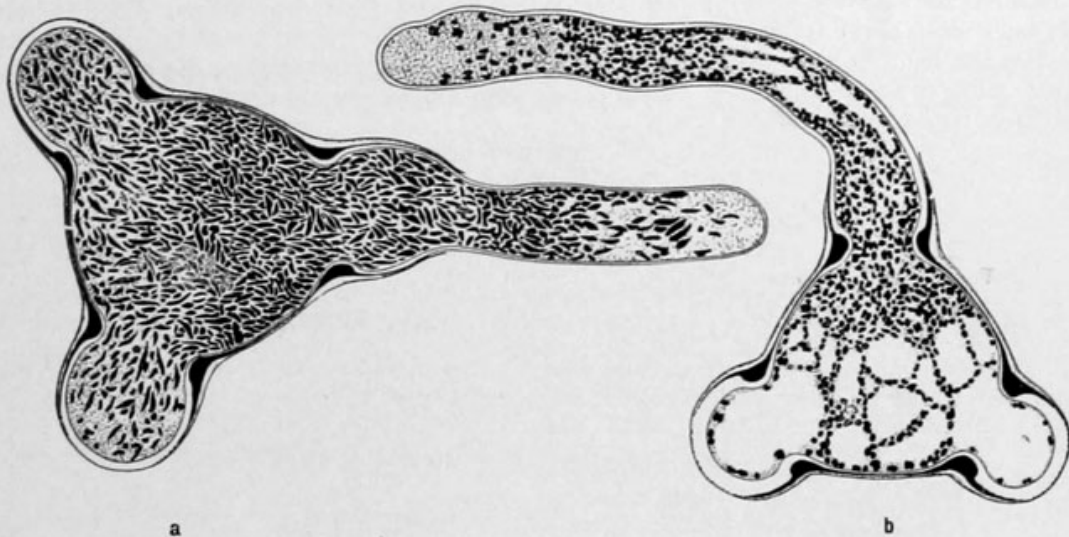


Abb. 235. Keimende Pollenkörner von *Oenothera gracilis* (= Bastard *Oenothera Lamarckiana* × *Oe. muricata*). Haploide Aufspaltung.

a Pollenkorn vom *Lamarckiana*-Habitus: groß, mit spindelförmigen Stärkekörnern. *b* Pollenkorn vom *muricata*-Habitus: kleiner, mit kugeligen Stärkekörnern.

Nach RENNER 1919a

Hymenopteren

Wir kommen jetzt zur letzten Kategorie von Vererbungsversuchen an Haplonten, Versuchen an Tieren, deren Weibchen aus befruchteten Eiern entstehen (also diploid sind), deren Männchen aber aus haploidparthenogenetischen Eiern entstehen (Abb. 228; vgl. auch Abb. 194). Nur an drei derartigen Tieren konnten solche Versuche bis jetzt angestellt werden: an der Honigbiene und an den Schlupfwespen *Habrobracon brevicornis* und *H. juglandis*.

Der einwandfreien Durchführung von Kreuzungsversuchen mit Bienen steht vor allem das im Wege, daß die Begattung der Königin „unkontrolliert“, nämlich auf dem sog. Hochzeitsfluge erfolgt. In Gegenden, in denen Bienenzucht getrieben wird, kann man daher nie sicher wissen, ob die Königin von einer der ihr „zugedachten“ Drohnen begattet worden ist.

NEWELL konnte diese Schwierigkeit umgehen; er stellte seine Belegstation in der Prairie weitab von menschlichen Niederlassungen auf. Gekreuzt wurde die „gelbe“ italienische Biene (*Apis ligustica*) mit der „grauen“ Kärntner Biene (*Apis carnica*). Die Kreuzung *ligustica* ♀ × *carnica* ♂ lieferte lauter metrokline Nachkommen: heterozygote Weibchen (Königinnen und Arbeiterinnen) von *ligustica*-Phänotypus und azygote („reine“) *ligustica*-Drohnen (die demnach bei Anwendung der genetischen Terminologie nicht als F₁-Männchen, sondern als P₁-Haplonten [personifizierte Gameten] zu bezeichnen sind). Die

1) Embryosack enthält Stärkekörner.

2) Embryosack enthält Amylodextrinkörner statt Stärke.

reziproke Kreuzung (*ligustica*-Männchen \times *carnica*-Weibchen) ergab entsprechende Resultate: *ligustica*-Weibchen¹⁾ und *carnica*-Männchen.

Die heterozygote F_1 -Königin lieferte, sowohl bei Rückkreuzung mit *carnica*-Drohnen, wie auch bei Rückkreuzung mit *ligustica*-Drohnen, gleichviel reine *carnica*- und *ligustica*-Drohnen.

An diesem Resultat muß (wie z. B. MORGAN bemerkt) nur das eine auffallen, daß die F_1 -Haplonten (also die Söhne der F_1 -Weibchen) vollkommen rein in die beiden Elterntypen aufgespalten sind. Das würde bedeuten, daß nur ein Allelomorphenpaar im Spiel war; und das erscheint nach allem, was wir sonst wissen, wenig wahrscheinlich, wenn auch nicht unmöglich. Leider hat NEWELL über seine Versuche nur in einer vorläufigen Mitteilung (ohne genaue Zahlenangaben) berichtet und bis jetzt keine ausführliche Arbeit folgen lassen (was uns aber kein Recht gibt, seine Befunde ad acta zu legen)²⁾.

Weiter durchgeführt und ausführlich publiziert sind die Versuche von P. W. und A. R. WHITING an der Schlupfwespe *Habrobracon brevicornis*³⁾. In WHITINGS Kulturen trat (als Mutation) ein Männchen auf, dessen Augen orangefarben waren (der Wildtypus hat schwarze Augen). Die Kreuzung dieser Mutante mit sechs typischen Weibchen lieferte 405 typische Weibchen und 383 ebensolche Männchen; schwarzäugig dominiert also über orangeäugig.

Vier isolierte F_1 -Weibchen lieferten, ohne begattet worden zu sein (also auf parthenogenetischem Wege) 268 schwarzäugige und 326 orangeäugige Männchen; acht andere F_1 -Weibchen wurden mit ihren Brüdern (den P_1 -Haplonten) rückgekreuzt und produzierten 425 schwarzäugige Weibchen (aus gleichviel homo- und heterozygoten bestehend), 257 schwarzäugige Männchen und 239 orangeäugige Männchen; die F_1 -Haplonten waren also im Verhältnis 1 : 1 aufgespalten. Die Rückkreuzung von F_1 -Weibchen mit ihrem orangeäugigen Vater (der ursprünglichen Mutante) ergab: 44 schwarzäugige (heterozygote) Weibchen, 59 orangeäugige (homozygote) Weibchen, 221 schwarzäugige Männchen und 243 orangeäugige Männchen; also ebenfalls ein erwartungsgemäßes Resultat. Vier orangeäugige F_2 -Weibchen lieferten bei Kreuzung mit ihrem orangeäugigen Großvater 555 orangeäugige Männchen und 1 orangeäugiges Weibchen. Dieses letztere hatte nach Kreuzung mit einem ihrer orangeäugigen Brüder 85 orangeäugige Männchen und 47 ebensolche Weibchen zu Nachkommen. Auch weitere Kreuzungen lieferten entsprechende Resultate⁴⁾.

1) Die Dominanz der *ligustica*-Merkmale war hier nicht so vollkommen wie bei der Kreuzung *ligustica* ♀ \times *carnica* ♂.

2) Um so weniger, als nicht nur DZIERZON schon im Jahre 1854 — also noch vor MENDEL — über haploide Aufspaltung bei der Honigbiene berichtet hat (vgl. ARMBRUSTER, NACHTSHEIM & RÖMER 1917, S. 291), sondern auch ZANDER (1923) Kreuzungsversuche mit Bienen angestellt hat, deren Resultate im wesentlichen mit den Befunden NEWELLS übereinstimmen.

3) Obschon nirgends ausführliche Angaben über die Chromosomenverhältnisse von *Habrobracon* zu finden sind, so steht doch fest, daß unbefruchtete (jungfräuliche) Weibchen stets nur Männchen liefern und daß diese letzteren haploid sind („Cytological work is now in progress that confirms the theory that the male is haploid. The first spermatocyte division is abortive as in the honey-bee“, WHITING 1918, S. 256).

4) In summarischer Wiedergabe: (S=Schwarzäugig, s=orangeäugig).

$$\begin{aligned} 29SS \text{♀} \times s \text{♂} &= 1369 S \text{♂} + 665 Ss \text{♀} \\ 2Ss \text{♀} \times S \text{♂} &= 28 S \text{♂} + 26 s \text{♂} + 39 (SS + Ss) \text{♀} \\ 26Ss \text{♀} \times s \text{♂} &= 967 S \text{♂} + 996 s \text{♂} \\ 7Ss \text{♀} \times s \text{♂} &= 170 S \text{♂} + 151 s \text{♂} + 82 Ss \text{♀} + 99 ss \text{♀} \\ 30ss \text{♀} &= 2996 s \text{♂} \\ 28ss \text{♀} \times s \text{♂} &= 3365 s \text{♂} \\ 47ss \text{♀} \times s \text{♂} &= 2333 s \text{♂} + 1002 ss \text{♀} \end{aligned}$$

An diesen Zuchtergebnissen fällt auf, daß sehr oft gepaarte Weibchen keine weiblichen Nachkommen haben; dies kann daran liegen, daß das zur Paarung verwendete Männchen steril war, oder aber, daß es vom Weibchen nicht zur Begattung zugelassen wurde.

Unerwartete Resultate ergaben jedoch manche Kreuzungen zwischen orangeäugigen Weibchen und schwarzäugigen Männchen; zwar lieferte auch hier eine Reihe von Kreuzungen (11) insgesamt 183 schwarzäugige Weibchen und 445 orangeäugige Männchen, aber in anderen Kreuzungen (22) traten neben 816 schwarzäugigen Weibchen und 889 orangeäugigen Männchen 57 schwarzäugige Männchen auf.

Obschon das Auftreten dieser unerwarteten schwarzäugigen Männchen die Beweiskraft der anderen Kreuzungsergebnisse nicht in Frage stellt, so fordert es doch eine Erklärung, die aber vorderhand nur hypothetisch sein kann. Es hätte wenig Zweck, die verschiedenen Annahmen, die zur Erklärung herangezogen worden sind, hier zu erörtern bevor nicht weitere Experimente die Sachlage geklärt haben. Da die weiblichen Nachkommen dieser Ausnahmsmännchen stets einerlei Art waren (orangeäugig oder schwarzäugig)¹⁾, so ist zu vermuten, daß die Ausnahmsmännchen nur einerlei Keimzellen produzierten, also in bezug auf ihre Keimbahn eben doch azygot waren²⁾. Die Untersuchungen von A. R. WHITING ergeben außerdem, daß diese „Ausnahmsmännchen“ mit allerlei Abnormitäten behaftet waren; wahrscheinlich sind es Mosaiktiere (die aus diploiden und haploiden Teilen bestehen).

Ergänzend sei noch erwähnt, daß WHITING neuerdings (1926) auch den Erbgang einiger anderer Merkmale verfolgen konnte und bei Dihybridismus eine ganz erwartungsgemäße azygote Neukombination der beiden selbständig mendelnden Erbanlagen festgestellt hat³⁾.

Andere Fälle haploider Aufspaltung bei Tieren

In diesem Zusammenhang muß auch eine Angabe NABOURS (die merkwürdigerweise wenig berücksichtigt worden ist) erwähnt werden. Bei Kreuzungsversuchen mit der Heuschrecke *Apotettix eurycephalus*, die sich auch⁴⁾ (und zwar thelytok) parthenogenetisch fortpflanzen kann, fand NABOURS (1925), daß die parthenogenetischen Nachkommen eines heterozygoten Weibchens nicht ebenfalls heterozygot waren (wie zu erwarten wäre, wenn es sich um diploide Parthenogenese handelt, vgl. w. u. u. S. 337), sondern reine Aufspaltung zeigten (Tabelle VII). ROBERTSON (1925) hat sowohl normale wie auch parthenogene-

$$\begin{array}{l}
 1) \quad 7S \text{ ♂ !!} \times ss \text{ ♀} = 332 ss \text{ ♀} + 745 s \text{ ♂} \\
 \quad 5S \text{ ♂ !!} \times ss \text{ ♀} = 27 Ss \text{ ♀} + 594 s \text{ ♂} \\
 \quad 18s \text{ ♂ (Brüder der } S \text{ ♂ !!)} \times ss \text{ ♀} = 902s \text{ ♂} + 532 ss \text{ ♀} \\
 \quad 1s \text{ ♂ (Bruder der } S \text{ ♂ !!)} \times ss \text{ ♀} = 67s \text{ ♂} + 19Ss \text{ ♀}
 \end{array}$$

Die unerwarteten S-Männchen sind also nicht heterozygot.

2) A. R. WHITING (1927) hat noch andere dieser „unerwarteten“ Männchen (aus verschiedenen Kreuzungen) untersucht und festgestellt, daß sie — ihrem Phaenotypus nach zu urteilen — wahrscheinlich zumindest in bezug auf einige Chromosomen diploid waren. Genetisch verhielt sich die Mehrzahl dieser Männchen (die in der Regel fast steril sind) als homozygot, eines erwies sich jedoch als heterozygot. Wahrscheinlich treten diese Ausnahmsmännchen nicht nur unter den Nachkommen der Kreuzung homozygot-rezessives ♀ × dominantes ♂ auf, sondern auch in anderen Kreuzungen; sie fallen jedoch da begreiflicherweise nicht weiter auf, da sie sich ja von ihren azygoten S-Brüdern phaenotypisch nicht unterscheiden.

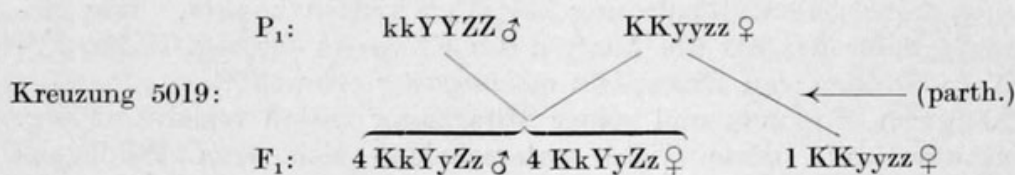
3) Beispiel: *H. juglandis*. Erbgang der Merkmalspaare „schwarzäugig (S)—orangeäugig (s)“ und „glatte, normale Flügel (G)—runzlige Flügel („wrinkled“ [g]; der Faktor erschwert das Ausschlüpfen der Imagines aus der Puppenhülle und bedingt so mannigfache Verkrüppelungen der Flügel; viele Tiere sterben aus schon als Puppen ab). SSGG (Wildtypus) ♀ × sg (orangeäugig, runzlig) ♂ = SsGg (Wildtypus) ♀ und SG (Wildtypus) ♂; parthenogenetische Nachkommen eines SsGg ♀: alles Männchen, u. zw. 889 SG (Wildtypus) 767 sG (orangeäugig, glatte Flügel), 675 Sg (schwarzäugig, runzlig), 738 sg (orangeäugig, runzlig), ssGG ♀ × Sg ♂ = sSGg ♀ und sG ♂; parthenogenetische Nachkommen (alles ♂) eines sSGg ♀: 629 SG, 717sG, 596 Sg, 605sg.

4) Die bisexuelle (amphimiktische) Fortpflanzung herrscht jedoch vor.

tische Weibchen aus NABOURS Zuchten cytologisch untersucht und folgendes festgestellt: Die diploide Normalzahl der gewöhnlichen Weibchen ist 14. Unter den (somatischen) Kernteilungsfiguren eines parthenogenetisch erzeugten Weibchens finden sich solche, die nur 7 Chromosomen enthalten und andere mit 14 Chromosomen; in diesen letzteren liegen die homologen Chromosomen oft sehr nahe beisammen und manche Chromosomen scheinen manchmal sogar direkt miteinander verbunden zu sein. Man kann also per analogiam zu anderen Fällen¹⁾ mutmaßen, daß es sich hier um eine ursprünglich haploide Parthenogenese mit nachfolgender Aufregulierung handelt, daß also die parthenogenetisch sich entwickelnden Eier eine vollkommen normale Reduktion „hinter sich haben“. Denn bei echter diploider Parthenogenese (wo also das Ei den vollständigen diploiden Chromosomenbestand mitbekommt) spalten, wie die Versuche von AGAR (1920) an *Daphnia* und OSTENFELD (1910, 1912) an *Hieracium* gezeigt haben, die parthenogenetisch erzeugten Nachkommen (also die F₂-Generation) eines heterozygoten Weibchens nicht auf, sondern bleiben heterozygot (wie die — durch Regeneration erzeugten — vegetativen Nachkommen eines heterozygoten Moossporogons; vgl. S. 301).

Tabelle VII

Zwei Fälle haploider (?) Aufspaltung bei *Apotettix eurycephalus* (Heuschrecke). K, R, Y und Z sind die Symbole von Genen, die verschiedene Farbflecken und Muster hervorrufen; ihre rezessiven Allelomorphe erzeugen „Wild“-Färbung. K, R, Y und Z sind gekoppelt! Nach NABOURS 1925.



Parthenogenetische Nachkommen eines F₁ ♀ (Zucht 5381): 11 kkYYZZ ♀, 3 KKyyzz ♀, 1 kkyZZ ♀ (! Austausch)

Parthenogenetische Nachkommen eines anderen F₁ ♀ (Zucht 5382): 9 kkYYZZ ♀, 18 KKyyzz ♀, 1 kkyZZ ♀ (! Austausch), 1 KKYYzz ♀ (! Austausch)

Ebenso sind wohl auch die — bis jetzt allerdings ziemlich spärlichen — Versuchsergebnisse HARRISONS (vgl. PEACOCK 1925 und HARRISON & PEACOCK 1926) zu deuten. Die Kreuzung eines melanotischen Männchens des Schmetterlings *Tephrosia bistortata* mit einem normalen Weibchen von *Tephrosia crepuscularia* lieferte eine nichtmelanotische F₁-Generation (der Melanismus ist also rezessiv!). Die beiden einzigen parthenogenetischen Nachkommen (1 ♂ und 1 ♀) eines F₁-Weibchens, deren Aufzucht gelang, waren aber melanotisch (müssen also homozygot [resp. ursprünglich azygot] für den Faktor sein, der Melanismus hervorruft).

Der Vollständigkeit halber sei auch noch erwähnt, daß FRYER bereits im Jahre 1913 Aufspaltung in der parthenogenetisch erzeugten Nachkommenschaft eines heterozygoten Weibchens einer *Clitumnus*- (Stabheuschrecken)-Art beobachtet hat. Ein gehörntes grünes Weibchen, welcher von einem unbekanntem Männchen begattet worden war, lieferte 3 gehörnte grüne und 3 hornlose grüne Weibchen, ferner 10 gehörnte gelbe und 8 hornlose gelbe Männchen. Eines der gehörnten grünen Weibchen produzierte auf parthenogenetischem Wege 12 gehörnte grüne Weibchen und 10 hornlose grüne Weibchen.

1) Psychiden, *Rhabditis monohystera*, *Artemia*, *Asterias*, vgl. S. 164.

Die Ergebnisse der Kreuzungsversuche an Organismen, bei denen eine Merkmalsanalyse der Haplophase durchführbar war, zeigen also, daß sämtliche Folgerungen, die aus der Chromosomentheorie der Vererbung abgeleitet werden können, realisiert sind. Mit anderen Worten: Man kann bei der Bastardanalyse eines Haplonten oder Diplohaplonten das, was beim gewöhnlichen Vererbungsversuch aus dem „Mendeln“ erschlossen wird, nämlich die reine Spaltung der beiden durch die Kreuzung vereinigten Erbanlagen eines Allelomorphenpaars an der Haplophase direkt beobachten.

Und da diese Spaltung allemal nur beim Übergang von der Diplo- zur Haplophase erfolgt, gleichgültig, ob nun diese letztere durch ein ganzes Individuum oder eine mehr oder weniger reduzierte und als „Organ“ imponierende „Generation“ repräsentiert wird, und da das allen derartigen Übergängen einzig Gemeinsame jedoch die Reduktionsteilung ist, so beweisen diese Versuche, daß die Aufspaltung der Erbanlagen wesentlich nur an die Reduktionsteilung geknüpft ist. Und deshalb ist die haploide Aufspaltung ein Beweis¹⁾ für die Richtigkeit der Chromosomentheorie der Vererbung.

Haplo- und Triplo-IV-Individuen von *Drosophila*

Die zweite Kategorie von Beweisen der Richtigkeit der Chromosomentheorie der Vererbung wird, wie schon oben gesagt, durch Untersuchungen repräsentiert, in denen aus Abweichungen vom typischen mendelnden Erbgang eine abnorme Chromosomenkonstitution der Versuchstiere erschlossen und nachher durch cytologische Untersuchung bestätigt werden konnte. Den elegantesten Beweis dieser Art hat die Analyse des Erbgangs der sog. Haplo IV- und Triplo IV-Individuen von *Drosophila melanogaster* erbracht²⁾.

In den Kulturen MORGANS und seiner Mitarbeiter traten relativ oft sog. „Minute“-Mutanten auf; diese Tiere unterscheiden sich vom Wildtypus (Abb. 236) durch ihre kleinen schlanken Borsten, relativ große Augen, relativ rundliche Flügel und einige andere Merkmale. „Minute“ ist dominant und wirkt in homozygoter Kombination letal.

Unter den Fliegen der „Minute-Klasse“ fanden sich nun ziemlich oft etwas abweichende Fliegen, die zunächst als „Diminished“ bezeichnet wurden. Eine ganze Reihe von Merkmalen war bei diesen Fliegen in typischer Weise abgeändert; die Tiere waren sehr klein, die Borsten waren sehr kurz und dünn, die Körperfarbe ziemlich blaß, die Augen groß und rauh, die Flügel gespreizt und rundlich, die Thoraxzeichnung dunkel (Abb. 237 links). Kreuzungsversuche mit diesen „Diminished“-Fliegen führten zum Schluß, daß die Gene der sog.

1) Allerdings nur unter der Voraussetzung, daß die Chromosomen die einzigen Zellbestandteile sind, die in der Reduktionsteilung „reinlich“ aufgeteilt werden. Das, was wir heute über das Vorkommen einer (qualitativ) inäqualen Plasmotomie wissen, scheint zwar diese Voraussetzung in Frage zu stellen. Aber eben nur scheinbar; denn die Folgerung, daß die Aufspaltung der Erbanlagen nur durch die Aufteilung der homologen Chromosomen bewirkt wird, fußt ja nicht nur darauf, daß die Chromosomen das Einzige sind, was — für uns sichtbar — bei der Reduktionsteilung aufgeteilt wird. Sondern außerdem auch auf der Tatsache, daß die Aufspaltung der Gene ausbleibt, wenn die Chromosomenreduktion unterbleibt, mögen auch beide Reifungsteilungen im übrigen normal verlaufen (vgl. S. 337). Und dann läßt auch schon ein Vergleich der verschiedenen Typen von Reifungsteilungen die Annahme, daß eine qualitativ inäquale „reinlich scheidende“ Plasmotomie der Chromosomenreduktion parallel geht, unwahrscheinlich erscheinen. Denn die Aufspaltung tritt in gleicher Weise ein, ob nun eine Sporenmutterzelle durch die beiden Reifungsteilungen in vier gleichgroße Sporen zerfällt, oder ob der gleiche Vorgang eine Oocyte in ein großes Ei und drei winzige Richtungskörper zerlegt.

2) BRIDGES 1921, weitere (anderswo noch nicht publizierte) Daten bei MORGAN, BRIDGES, STURTEVANT 1925.

vierten Koppelungsgruppe¹⁾ (eyeless, bent, shaven [Abb. 238] resp. ihre normalen Allelomorphe) bei Diminished-Individuen nur in „einfacher Auflage“ vorhanden waren, daß sich also die Diminished-Fliegen so „benehmen“, als ob sie nur ein Chromosom Nr. IV²⁾ besäßen. Denn: wurden Diminished-Fliegen mit Fliegen, welche für eines der (mutierten) Gene der vierten Koppelungsgruppe (eyeless, bent, shaven) homozygot waren, gekreuzt so war die Hälfte aller Nachkommen, nicht nur „Diminished“³⁾ sondern es trat bei ihnen gleichzeitig auch das betreffende mutierte Gen der vierten Koppelungsgruppe in Erscheinung. Da aber die von diesen Genen bedingten Merkmale sämtlich rezessiv sind (also nur

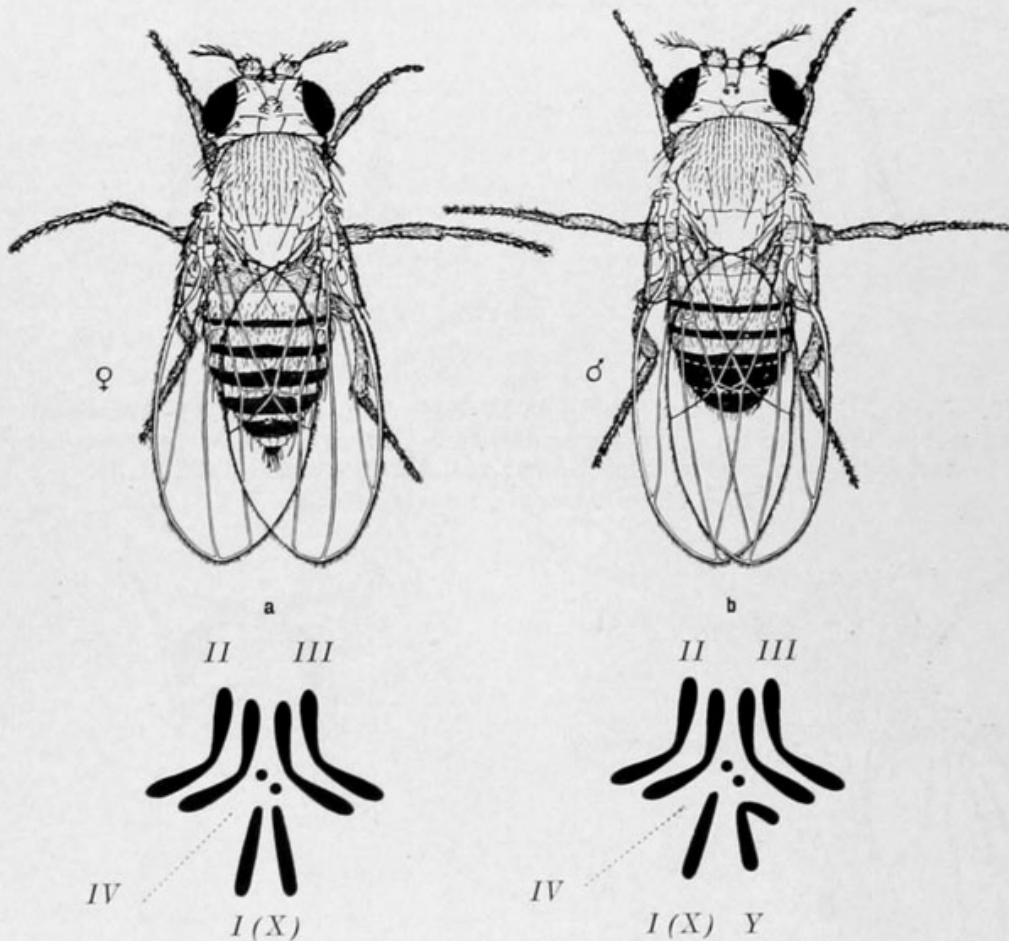


Abb. 236. *Drosophila melanogaster* (Diptere). Weibchen (a) und Männchen (b) der Wildform. Unter jedem Tier ist sein diploider Chromosomenbestand schematisch dargestellt (vgl. Abb. 254 a—d und photographische Tafel II, 1—4). Die Chromosomen sind in der herkömmlichen Weise numeriert.

Nach MORGAN, BRIDGES, STURTEVANT 1925

in homozygoter Kombination sichtbar werden, nicht aber bei Anwesenheit eines Chromosoms Nr. IV, welches das normale Allelomorph enthält), so führte dieser Versuch zu dem Schluß, daß der „Diminished“-Habitus nicht auf dem Auftreten eines neuen mutierten Gens, sondern auf dem Fehlen eines der beiden

1) Diese Gruppe ist die kleinste der bei *Drosophila* gefundenen Koppelungsgruppen und wurde daher von BRIDGES im Mikrochromosom (Chromosom Nr. IV) „lokalisiert“.

2) Die Chromosomen der Haploidgarnituren von *Drosophila* werden herkömmlicherweise folgendermaßen numeriert: Nr. I = X-Chromosom, Nr. II und III = die beiden langen, geknickten Autosomen, Nr. IV = das Mikrochromosom (vgl. Abb. 236 und 254).

3) Die anderen Nachkommen wiesen die Charaktere des Wildtypus auf.

Chromosomen Nr. IV beruht, was gleichzeitig zur Folge hat, daß die Hälfte aller von diesen Tieren produzierten Keimzellen kein Chromosom Nr. IV enthält (Abb. 239). Und tatsächlich stellte es sich bei der cytologischen Unter-

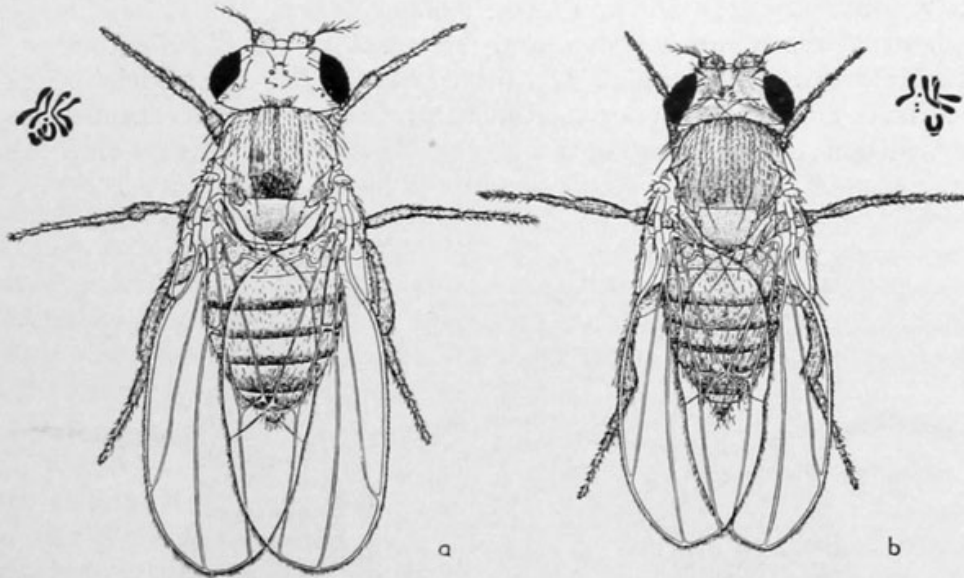


Abb. 237. *Drosophila melanogaster*. *a* Haplo IV-Weibchen, *b* Triplo IV-Weibchen. Oben links und rechts: die diploiden Chromosomenbestände (naturgetreue Zeichnungen der Äquatorialplatten von Oogonienmitosen; vgl. Abb. 254*e* und Tafel II, 7).

Nach MORGAN, BRIDGES, STURTEVANT 1925

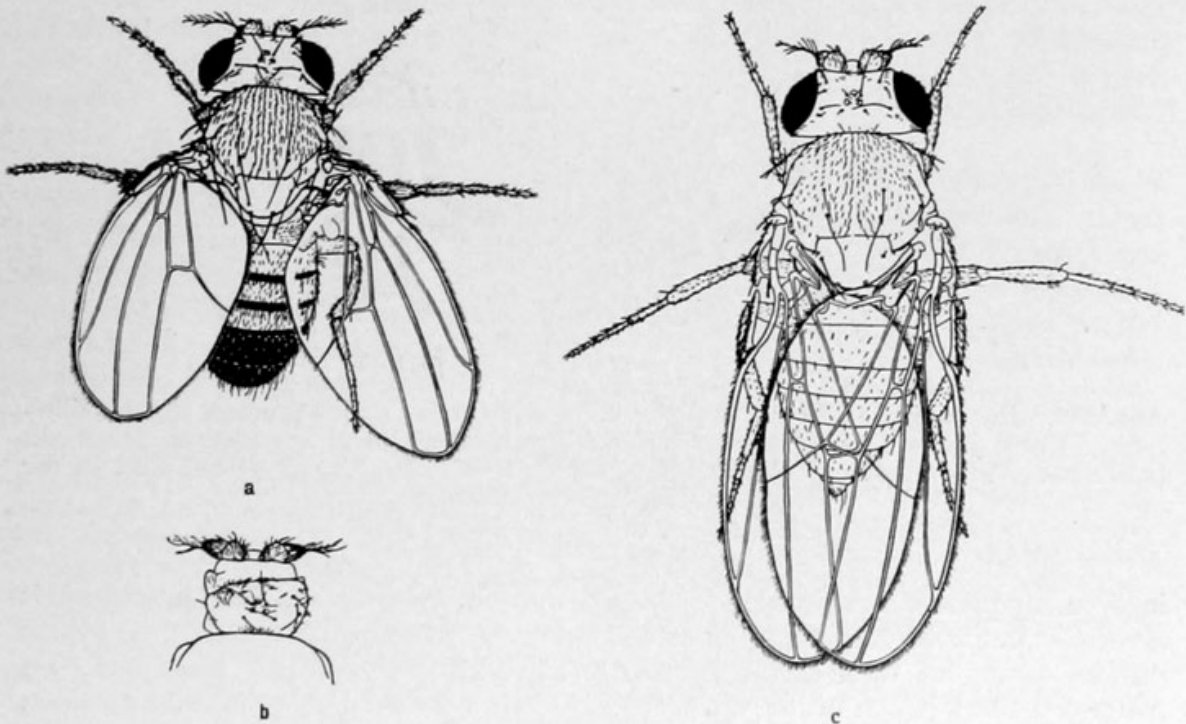


Abb. 238. *Drosophila melanogaster*. Merkmale, die durch Gene der vierten Koppelungsgruppe hervorgerufen werden.

a „bent“ (Flügel in Ruhelage nicht übereinandergeschoben, und an der Ansatzstelle nach hinten gebogen). *b* „eyeless“ (Augen schwach oder gar nicht entwickelt; Dorsalansicht des Kopfes eines gänzlich augenlosen Tieres). *c* „shaven“ (mangelhafte Entwicklung der Borsten auf Thorax und Abdomens).

Nach MORGAN, BRIDGES, STURTEVANT 1925

suchung von „Diminished“-Fliegen heraus, daß sie nur ein „viertes“ Chromosom besaßen¹⁾ (Abb. 237 links, 254e).

Diese Tatsachen würden allein schon genügen, um die Annahme, daß die Gene der vierten Koppelungsgruppe im Chromosom Nr. IV liegen, völlig sicherzustellen. Dieser Beweis wird aber sehr schön durch die Analyse der „Triplo IV“-Individuen von *Drosophila* ergänzt, eine Untersuchung, die nicht zuletzt in methodischer Hinsicht bemerkenswert erscheint.

Von vornherein war nach dem, was man über die Reduktionsteilung triploider Organismen wußte (vgl. S. 206—209, 243), zu erwarten, daß Triplo IV-Fliegen unter den Nachkommen triploider Weibchen auftreten würden (Abb. 240).

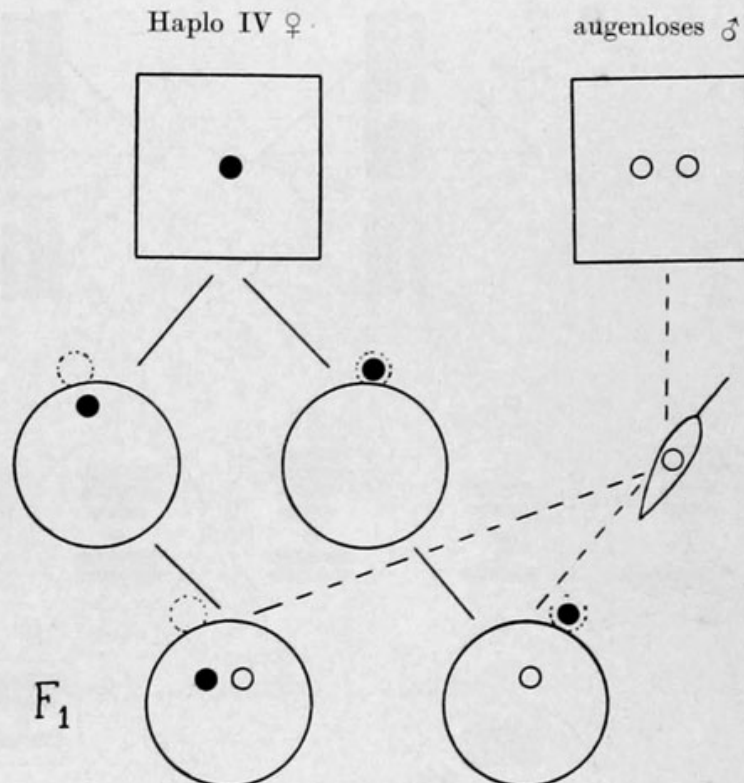


Abb. 239. *Drosophila melanogaster*. Schema des Verhaltens der Mikrochromosomen (Nr. IV) bei Kreuzung eines Haplo IV-Weibchens mit einem homozygot-augelessen (eyeless) Männchen. Es sind nur die Mikrochromosomen gezeichnet; die, welche das Gen für „eyeless“ führen, sind nur im Umriß gezeichnet, die Träger des dominanten Allelomorphs von „eyeless“ sind schwarz. Erste Reihe: Individuen. Zweite Reihe: Reduktionsteilung der Eier. Dritte Reihe: Zygoten; alle die, in denen „eyeless“ manifest wird, sind auch Haplo IV.

Nach MORGAN 1926

Zunächst blieb aber die Suche nach den erwarteten Triplo IV-Tieren erfolglos, da sie von dem Wildtypus²⁾ nicht unterschieden werden konnten. Schließlich wurden sie aber doch gefunden und zwar auf Grund folgender Überlegung:

1) Diese Individuen sind also sozusagen „haploid in bezug auf das vierte Chromosom“ — daher die Bezeichnung „Haplo-IV“ (sprich: „haplo-fourth“); Triplo-IV-Fliegen besitzen demnach drei „vierte“ Chromosomen, und mit dem monströsen Ausdruck „Nullo-IV“ werden Individuen bezeichnet, denen Chromosom IV überhaupt fehlt. Solche Individuen sind bis jetzt nie gefunden worden; da sie jedoch in manchen Kreuzungen (Diminished × Diminished) eigentlich auftreten müßten, so darf mit gutem Grund vermutet werden, daß vollständiges Fehlen des vierten Chromosoms tödlich wirkt. Überdies hat LI (1927) kürzlich nachgewiesen, daß in den Zuchten, in denen „Nullo IV“-Zygoten gebildet werden müßten, etwa ebensoviel Eier absterben, als Nullo-IV-Zygoten zu erwarten sind.

2) Dem die normalen Nachkommen triploider Weibchen angehören.

Da das Fehlen eines Chromosoms Nr. IV eine ganz bestimmte Abänderung des Gesamthabitus („Diminished“) verursacht, so wäre es möglich, daß das Vorhandensein eines überzähligen Mikrochromosoms die entgegengesetzte (reziproke) Veränderung hervorruft. Beim Durchsuchen der Nachkommen triploider Fliegen wurde also nach Individuen gefahndet, die relativ schmale, zugespitzte Flügel, kleine glatte Augen, relativ dunkle Körperfarbe, derbe Borsten und eine blasse undeutliche Thoraxzeichnung hatten (vgl. die Charakterisierung der Diminished-Fliegen auf S. 312). Solche

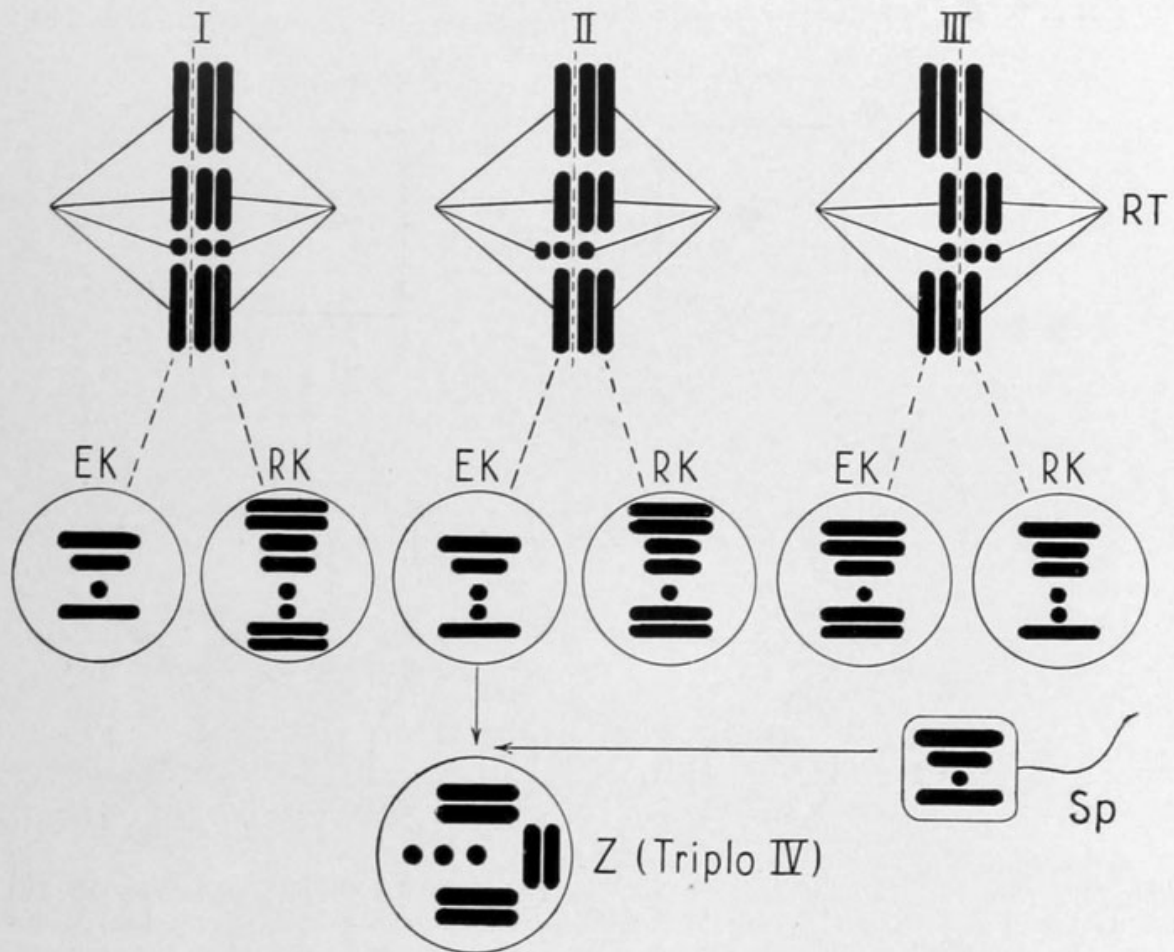


Abb. 240. *Drosophila melanogaster*. Schematische Darstellung von drei (der 16 möglichen) Arten der Einstellung eines triploiden Chromosomenbestandes in die Eireifungsspinde. Bei Realisierung des Falles II entstehen Eier, die nach Befruchtung mit normalem Spermium Triplo IV-Individuen liefern. Das X-Chromosom ist etwas kürzer gezeichnet, als die beiden großen Autosomen. Schwarze Kreise: Chromosomen Nr. IV. RT = Reduktions- teilung, Ek = Eikern, Rk = Richtungskörper, Sp = normales Spermium, Z = Zygote.

Original

Individuen wurden denn auch tatsächlich gefunden und erwiesen sich sowohl im Kreuzungsversuch als auch bei nachheriger cytologischer Untersuchung als Triplo IV-Tiere (Abb. 237 rechts). Besonders hingewiesen sei auf die frappante Übereinstimmung zwischen den erwarteten und schließlich gefundenen Zahlen- verhältnissen¹⁾ bei der Kreuzung Triplo IV \times eyeless (homozygot) (Abb. 241).

1) Die genauen Versuchszahlen sind noch nicht veröffentlicht. Die ganzen oben ge- schilderten Tatsachen sind nur bei MORGAN, BRIDGES & STURTEVANT (1925) summarisch mitgeteilt.

Nichttrennen der X-Chromosomen von *Drosophila*

Der soeben geschilderte Beweis für die Lokalisation bestimmter Gene in einem bestimmten Chromosom ist nicht der einzige seiner Art. Andere Beweise

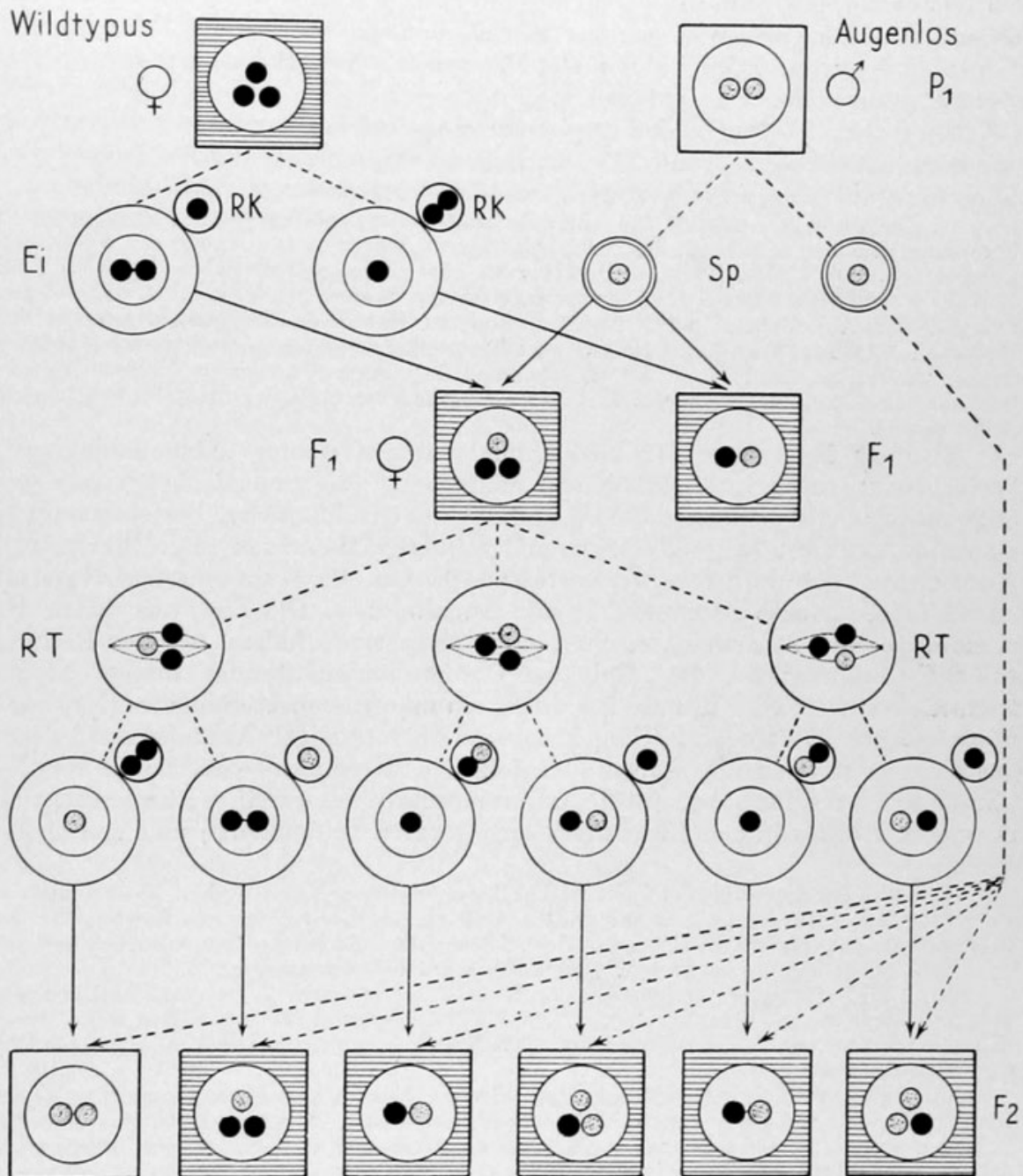


Abb. 241. *Drosophila melanogaster*. Schema des Verhaltens der „Mikro“-Chromosomen (Nr. IV) und des Erbgangs eines zur vierten Koppelungsgruppe gehörigen Allelomorphenpaars bei der Kreuzung Triplo IV-Wildtypus × Diplo IV-Augenlos und der Rückkreuzung des F₁-Weibchen mit dem augenlosen Elter. Keinzellen durch Kreise, Individuen durch Quadrate dargestellt (schraffiert = Wildtypus, weiß = augenlos). Chromosomen, die das Gen für „Augenlos“ führen, punktiert, die Träger des normalen (dominanten) Allelomorphs schwarz. In der dritten Reihe sind die drei Möglichkeiten der Einstellung des von den drei Chromosomen Nr. IV gebildeten Drillings in die Eireifungsspindel und darunter die sechs Möglichkeiten seiner Reduktion dargestellt. Vierte Reihe: die sechs Arten von Zygoten, die durch Befruchtung der sechs Eitypen des F₁-Triplo IV-Weibchens mit Spermien eines homozygot-Augenlosen Männchens entstehen können. F₂ besteht also zu fünf Sechsteln aus Tieren mit normalen Augen; nur ein Sechstel ist augenlos.

Original. (Nach MORGAN, BRIDGES, STURTEVANT 1925, etwas vervollständigt)

sind durch die Analyse gewisser Abänderungen der sog. geschlechtsgebundenen Vererbung erbracht worden; hierher gehört auch die klassische Untersuchung BRIDGES (1913, 1916) über Nichttrennen (non-disjunction) der X-Chromosomen bei *Drosophila*, die, obwohl sie die erste ihrer Art war, hier nicht an erster Stelle behandelt worden ist, weil mir der Beweis, den die Analyse des Erbgangs der Haplo- und Triplo IV-Individuen von *Drosophila* erbracht hat, zur Einführung geeigneter erschien.

Über den Verlauf¹⁾ der typischen geschlechtsgebundenen²⁾ Vererbung orientieren die Abb. 243 und 244; als Beispiel ist der Erbgang des (rezessiven) Gens für weiße Augenfarbe von *Drosophila melanogaster* gewählt worden.

In Parenthese sei erwähnt, daß schon die Analyse der normalen geschlechtsgebundenen Vererbung in einem Fall einen Indizienbeweis für die Chromosomentheorie der Vererbung geliefert hat. Die Untersuchungen DONCASTERS über geschlechtsgebundene Vererbung bei *Abraxas grossulariata* (dem Stachelbeerspanner) hatten zu dem Schluß geführt, daß bei den Schmetterlingen nicht (wie bei den meisten anderen Tieren) das Männchen, sondern das Weibchen heterogametisch ist, also zweierlei Keimzellen, männchen- und weibchenbestimmende, produziert. Und SEILER konnte später (1914) durch cytologische Untersuchungen (anderer Schmetterlinge) die Richtigkeit dieser Annahme beweisen (vgl. Kapitel Geschlechtsbestimmung).

BRIDGES fand unter den Nachkommen der Kreuzung „zinneräugiges³⁾ Weibchen \times rotäugiges (Wildtypus) Männchen“ (die von Rechts wegen aus 50 % rotäugigen Weibchen und 50 % zinneräugigen Männchen bestehen müßte) ab und zu zinneräugige Weibchen und rotäugige Männchen (sog. „primäre“ Ausnahmweibchen resp. -männchen⁴⁾). Um dieses unerwartete Resultat zu erklären, machte BRIDGES folgende Annahme: 1. Die Eier, aus denen die zinneräugigen Ausnahmweibchen entstanden sind, haben bei der Reifung beide X-Chromosomen des diploiden Chromosomenbestandes infolge Nichttrennens⁵⁾ mitbekommen und sind durch ein männchenbestimmendes (Y)-Spermium befruchtet worden. 2. Umgekehrt sind die rotäugigen Ausnahmweibchen aus Eiern entstanden, die — ebenfalls infolge Nichttrennens — überhaupt kein X-Chromosom erhalten haben (beide X-Chromosomen des unreifen Eies wären also in diesem Fall als in den Richtungskörper geraten zu denken)⁶⁾ und von einem

1) Unter der Annahme der Lokalisation der betreffenden Gene in dem X-Chromosom. Doch ist schon oben hervorgehoben worden, daß an der Darstellung des beobachteten Erbgangs nichts geändert wird, wenn in dem Schema diese Annahme zum Ausdruck kommt.

2) Eigentlich sollte es heißen: „geschlechtschromosomengebunden“.

3) Zinneräugige Augen werden durch ein rezessives Gen („v“ = vermilion) bedingt, welches ebenso wie das Gen „weißäugig“ ein Allelomorph eines der zahlreichen Gene, deren Zusammenwirken rote Augenfarbe erzeugt, ist und im X-Chromosom liegt (daher geschlechtsgebunden vererbt wird).

4) In Wirklichkeit verlief die Analyse dieses Falles etwas anders, als sie hier — der Übersichtlichkeit zuliebe — geschildert wurde; die ersten Ausnahmstiere, die BRIDGES auffielen, waren nicht die primären, sondern sekundäre Ausnahmweibchen. BRIDGES machte damals noch keinen Unterschied zwischen primären und sekundären Ausnahmen, gibt aber an, daß er die Ausnahmweibchen mit normalen und anderen Weibchen gekreuzt hat (vgl. BRIDGES 1913); primäre Ausnahmweibchen sind aber stets steril.

Die Methode der Beweisführung wird jedoch durch diesen Umstand nicht tangiert (da ja ein primäres Ausnahmweibchen dieselbe genetische Konstitution und denselben Chromosomenbestand hat, wie ein sekundäres Ausnahmweibchen); der cytologische Befund wurde von BRIDGES auf Grund des Ausfalls der Vererbungsversuche vorausgesagt.

5) Nichttrennen der Geschlechtschromosomen (allerdings der des Männchens) war schon 1909 von WILSON beobachtet worden (Abb. 245).

6) Aus dieser Annahme folgt allerdings, daß außer den tatsächlich auftretenden zwei Typen von Ausnahmstieren auch noch Zygoten von der Konstitution $2A + 3X$ und solche von der Konstitution $2A + Y$ zu erwarten sind; da entsprechende Tiere nicht beobachtet worden sind, so nahm BRIDGES ursprünglich an, daß diese Zygoten nicht lebensfähig sind (vgl. S. 326, Fußnote 1). Durch spätere Untersuchungen konnte jedoch BRIDGES (zitiert nach MORGAN, BRIDGES, STURTEVANT 1925) den genetischen wie auch den cytologischen Nachweis

weibchenbestimmenden (X)-Spermium befruchtet worden sind. Nach dieser Annahme müssen also die primären Ausnahmeweibchen die Konstitution $2A + XXY^1)$, die primären Ausnahmismännchen die Konstitution $2A + X$ haben (Abb. 246).

Die Richtigkeit dieser Annahme ließ sich nun folgendermaßen beweisen. Erstens zeigte die cytologische Untersuchung der laut Annahme infolge primären²⁾ Nichttrennens entstandenen Ausnahmeweibchen und -männchen, daß sie tatsächlich die gemutmaßte Chromosomenkonstitution besitzen³⁾. Zweitens aber konnten die Resultate der Kreuzung eines zinnoberäugigen Ausnahmeweibchens⁴⁾ ($2A + XXY$) mit einem normalen ($2A + Y$)-Männchen (vom Wildtypus) mit der Annahme, daß bei der Chromosomenkonjugation der Eier des Ausnahmeweibchens manchmal die beiden X-Chromosomen sich paaren (während das Y-Chromosom extra in die Teilung eintritt), manchmal aber eines der X-Chromosomen sich mit dem Y-Chromosom paart, während das andere X-Chromosom frei bleibt⁵⁾, erklärt werden und zwar vor jedweder cytologischen Untersuchung.

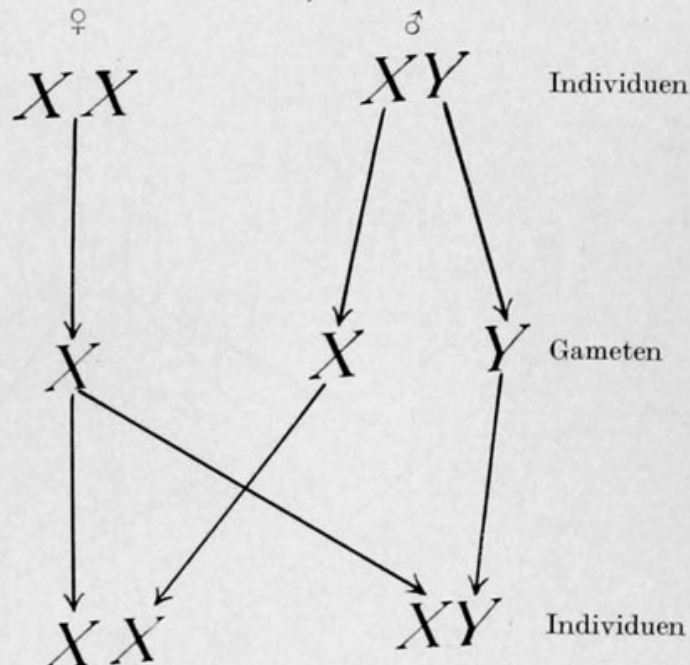


Abb. 242. Schema des Geschlechtschromosomenzyklus von *Drosophila melanogaster*.
Nach MORGAN aus MORGAN-NACHTSHEIM

führen, daß in manchen Fällen die Weibchen von der Konstitution $2A + 3X$ (mit dem Habitus der sog. Überweibchen, vgl. Abb. 249) doch auftreten, wengleich ihre Mortalität auch in diesen Fällen 90% beträgt. Damit ist sowohl eine Lücke der Beweisführung ausgefüllt, wie auch die Annahme, daß die Konstitution XXX die Lebensfähigkeit stark beeinträchtigt, bewiesen.

1) $2A$ = die Gesamtheit der im diploiden Chromosomenbestand vorhandenen Autosomen (also: zwei Chromosomen Nr. II [das X-Chromosom wird bei *Drosophila* als Nr. I bezeichnet], zwei Chromosomen Nr. III und zwei Chromosomen Nr. IV).

2) Als primäres Nichttrennen bezeichnet BRIDGES das Nichttrennen der beiden X-Chromosomen bei der Reduktion der Oo- resp. Spermatocten einer normalen Fliege (resp. der X- und Y-Chromosomen im Männchen); als sekundäres Nichttrennen das Vereinigtbleiben der X-Chromosomen bei der Eireifung eines XXY -Weibchens.

3) Die primären Ausnahmismännchen hat SAFIR (1920) cytologisch untersucht; die XXY -Konstitution habe ich kürzlich bei fünf primären Ausnahmeweibchen, die aus Kulturen von Dr. STERN stammten, nachweisen können (Abb. 255n—p).

4) Mit den rotäugigen Ausnahmismännchen ($2A + X$) konnten, da sie steril sind (vgl. S. 331), keine Kreuzungen ausgeführt werden.

5) Man könnte statt dessen ebensogut annehmen, daß stets XXY -Drillinge gebildet werden, die entweder in eine XX -Gruppe und ein Y-Chromosom, oder in eine XY -Gruppe und ein

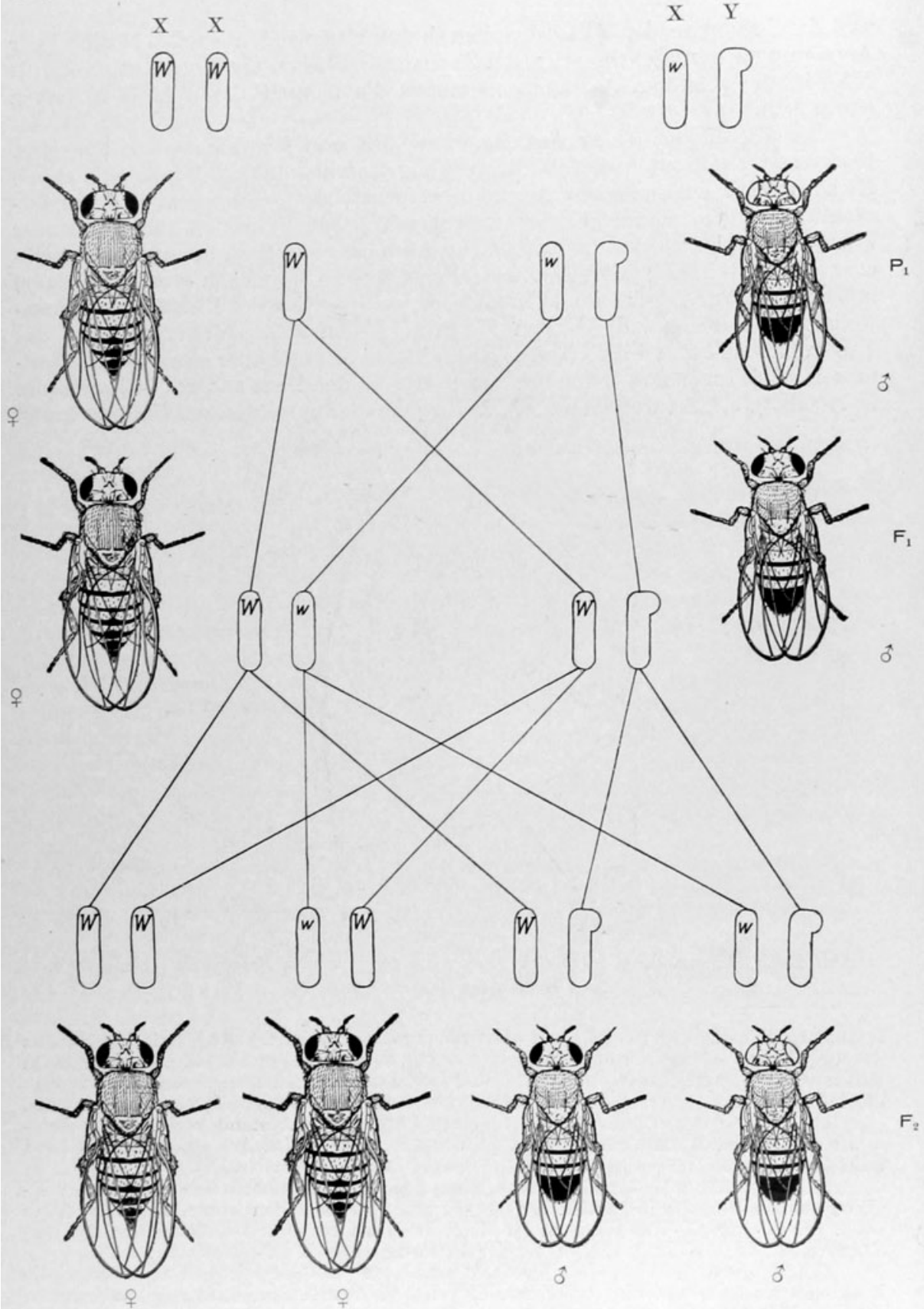


Abb. 243. *Drosophila melanogaster*. Schema der geschlechtsgebundenen Vererbung des Merkmals „weißäugig“ („w“; „W“ = Gen für „rotäugig“) in der Kreuzung „rotäugiges Weibchen × weißäugiges Männchen“ und ihrer Beziehung zum Geschlechtschromosomenzyklus; X-Chromosomen länglich-oval, Y-Chromosomen mit Knöpfchen. Kriterien des Erbgangs: F₁ uniform rotäugig, F₂: die Hälfte aller Männchen weißäugig, die andere Hälfte und alle Weibchen rotäugig.

Nach MORGAN aus MORGAN-NACHTSHEIM

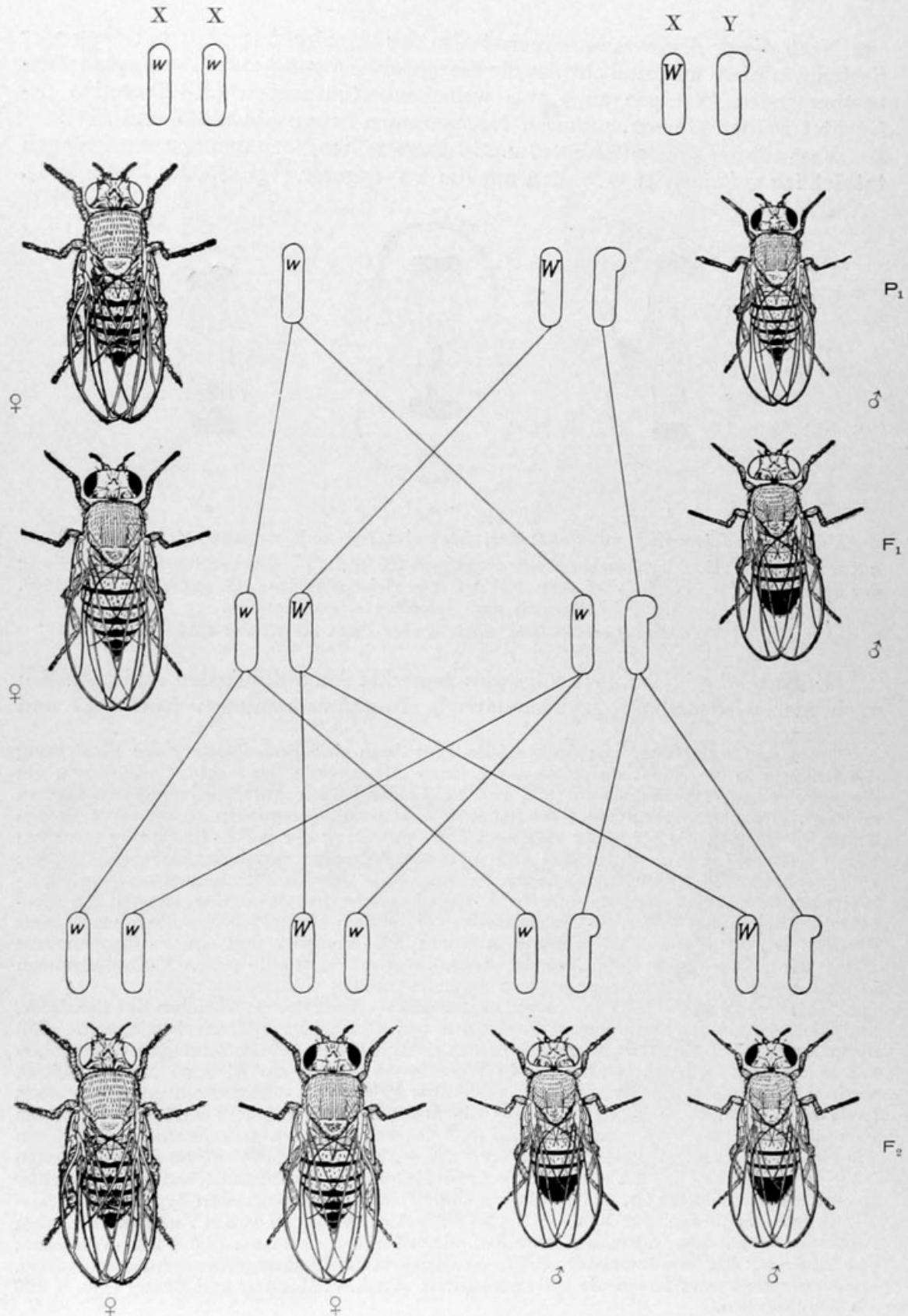


Abb. 244. *Drosophila melanogaster*. Geschlechtsgebundene Vererbung des Merkmals „weißäugig“ in der Kreuzung „weißäugiges Weibchen × rotäugiges Männchen“. Kriterium des Erbgangs: F₁ = alle Männchen weißäugig, alle Weibchen rotäugig; F₂ = die Hälfte aller Männchen und aller Weibchen weißäugig.

Nach MORGAN aus MORGAN-NACHTSHEIM

Nach dieser Annahme produziert also das primäre Ausnahmeweibchen vier Sorten von Eiern und muß also, da die Eier jeder Kategorie sowohl von männchenbestimmenden (Y-) wie auch von weibchenbestimmenden (X-) Spermien befruchtet werden können, achterlei Nachkommen liefern (Abb. 247 und 248).

Fast alle der auf den Abb. 247 u. 248 dargestellten Nachkommen wurden auch tatsächlich gefunden¹⁾; es fehlten nur die YY-Zygoten (vgl. S. 326, Fußnote 1).

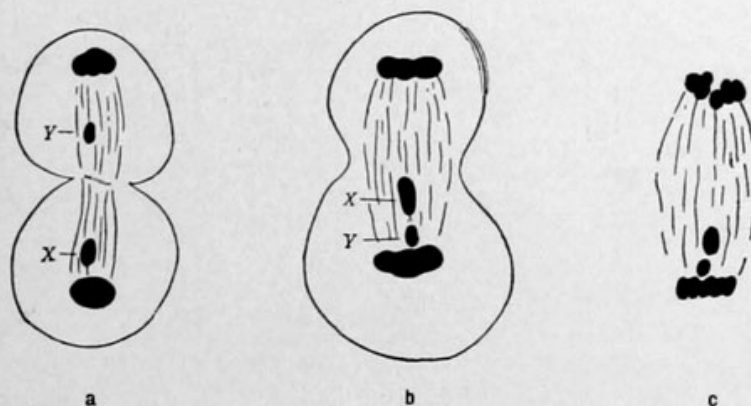


Abb. 245. *Metapodius granulatus* (a), *femoratus* (b) und *terminalis* (c) (Wanzen).
a Normale Reduktion der Geschlechtschromosomen (X und Y) in der zweiten Reifungsteilung der Spermatocyten (verläuft bei allen drei Arten in gleicher Weise; vgl. außerdem Abb. 156).
b, c Nichttrennen der Geschlechtschromosomen.

Vergrößerung ca. 2700fach. Nach WILSON 1909a aus WILSON 1925

Ergänzend sei dazu noch folgendes bemerkt: Am auffälligsten sind natürlich auch hier wieder die sog. sekundären²⁾ Ausnahmismännchen (rotäugig) und

X-Chromosom zerlegt werden; doch müßte man dann eine Beeinflussung der Einstellung des Drillings in die Äquatorialplatte durch einen „übergeordneten Faktor“ annehmen, um die verschiedenen Prozentzahlen (8% und 92%) der beiden Aufteilungsmöglichkeiten zu erklären. Denn: die sekundären Ausnahmeweibchen und -männchen treten nicht in den Prozentsätzen auf, die bei völlig zufallsmäßiger Aufteilung der XXY-Gruppe zu erwarten wären (Abb. 247, 248). Zugunsten von BRIDGES Annahme spricht außerdem folgendes: BRIDGES hat 1916 festgestellt, daß in den Fällen, wo die Geschlechtschromosomen der XXY-Weibchen in eine XY-Gruppe und ein X-Chromosomen zerlegt werden, ein Faktorenaustausch zwischen den beiden X-Chromosomen vorkommen kann; daß dies hingegen niemals der Fall ist, wenn die XXY-Gruppe in einem XX-Komplex und ein Y-Chromosomen zerlegt wird. Dies spricht dafür (beweist es allerdings nicht), daß die beiden X-Chromosomen in dem ersten Fall miteinander gepaart sind, im zweiten Fall jedoch nicht.

1) Diese Versuche liefern — nebenbei bemerkt — einen der elegantesten Beweise dafür, daß die Geschlechtschromosomen tatsächlich das Geschlecht syngam bestimmen. Ein normales Ei liefert ein Weibchen, wenn es von einem weibchenbestimmenden (X-) Spermium befruchtet wird; befruchtet aber so ein Weibchenbestimmer ein Ei ohne X-Chromosom, dann entsteht ein Männchen, weil das Verhältnis zwischen X-Chromosom und Autosomen (welches, wie BRIDGES gezeigt hat, für die Geschlechtsbestimmung maßgebend ist: die Kombinationen $4A + 4X$ und $3A + 3X + Y$ liefern ebenso weiblichbestimmte Zygoten wie die Kombinationen $2A + 2X$ und $2A + 2X + 2Y$; umgekehrt sind die Kombinationen $2A + X + Y$, $2A + X + 2Y$ und $2A + X$ in gleicher Weise männlichbestimmt) in einer solchen Zygote dasselbe ist, wie bei einer „normal“ männlich bestimmten Zygote ($2A + X + Y$). Entsprechendes gilt für die $2A + XXY$ -Weibchen. Auch hier ist das Verhältnis zwischen X-Chromosomen und Autosomen dasselbe, wie bei einem normalen ($2A + 2X$)-Weibchen, obwohl sie aus Eiern entstanden sind, die von einem Männchenbestimmer befruchtet wurden. Ganz entsprechendes haben die Untersuchungen von L. V. MORGAN und STERN (vgl. S. 326 bis 333) ergeben.

2) So werden (etwas irreführenderweise) die zinnoberäugigen XXY-Weibchen und die rotäugigen Männchen bezeichnet; deshalb, weil bei der Kreuzung eines für „vermilion“ homozygoten Weibchens (und die primären Ausnahmeweibchen sind solche Weibchen) mit einem normalen Männchen (dessen X-Chromosom das dominante Allelomorph enthält) eigentlich nur rotäugige Töchter und zinnoberäugige Söhne auftreten dürften. „Unerwartet“ sind diese

Ausnahmweibchen (zinnoberäugig). Diese letzteren mußten, wenn die oben-gegebene Erklärung stimmt, erstens die Konstitution $2A + XXY$ haben,

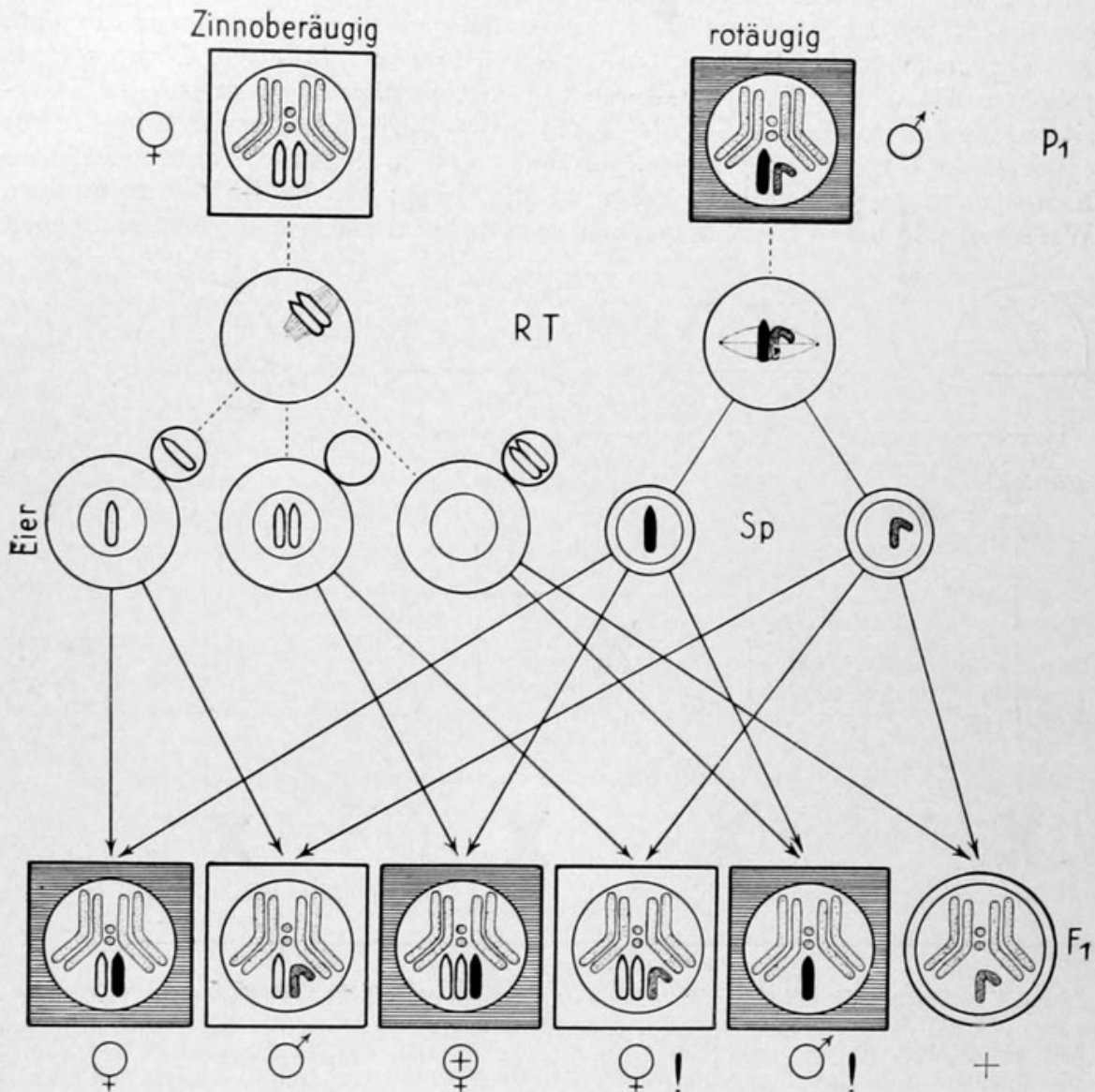


Abb. 246. *Drosophila melanogaster*. Schematische Darstellung des primären Nichttrennens der X-Chromosomen und seiner Folgen. In der dritten Reihe steht an erster Stelle das normale Ei, an zweiter und dritter Stelle die durch Nichttrennen der X-Chromosomen entstandenen 2 X- und 0 X-Eier. X-Chromosomen, die das Gen „zinnoberäugig“ führen, weiß, Träger des normalen Allelomorphs schwarz; Y-Chromosomen dicht, Autosomen zart punktiert. Schraffierung = Phänotypus „rotäugig“. Keimzellen durch Kreise, Individuen durch Quadrate dargestellt. RT = Reduktionsteilung, Sp = Spermien. ♀! und ♂! = primäre Ausnahmweibchen resp. Ausnahm Männchen. ♀ mit eingezeichnetem Kreuz = Überweibchen, die meistens sterben. „+“ = die nicht lebensfähigen X-chromosomlosen Zygoten.

Original

zweitens aber (bei Kreuzung mit einem normalen rotäugigen Männchen) dieselbe Nachkommenschaft liefern wie ihre Mutter, da sie ja genau denselben Chromo-

sekundären Ausnahmstiere aber selbstverständlich nicht. Von „sekundärem Nicht-trennen“ spricht man deshalb, weil die beiden X-Chromosomen ebenso (wenn auch nicht aus demselben Grunde) beisammen bleiben, wie bei den Eiern, aus denen primäre Ausnahmweibchen resp. -männchen entstehen.

somen- und Genbestand haben müssen, wie diese. Beide Folgerungen konnten durch Zuchtversuch und cytologische Untersuchung bestätigt werden.

Die sekundären Ausnahmismännchen mußten sich jedoch in jeder Hinsicht genau so verhalten, wie normale rotäugige Männchen. Auch das war der Fall.

Ferner zeigt das Schema, daß die Hälfte der rotäugigen Töchter eines primären Ausnahmweibchen normale Chromosomenkonstitution ($2A + 2X$) besitzen, die andere Hälfte aber die Konstitution $2A + XXY$ besitzen muß. Die cytologische Untersuchung zeigte, daß dem so ist¹⁾. Natürlich mußte sich diese Konstitution auch genetisch weiter manifestieren; die Hälfte der rotäugigen Weibchen (die $2A + XXY$ -Weibchen) mußte bei der Kreuzung mit Männchen

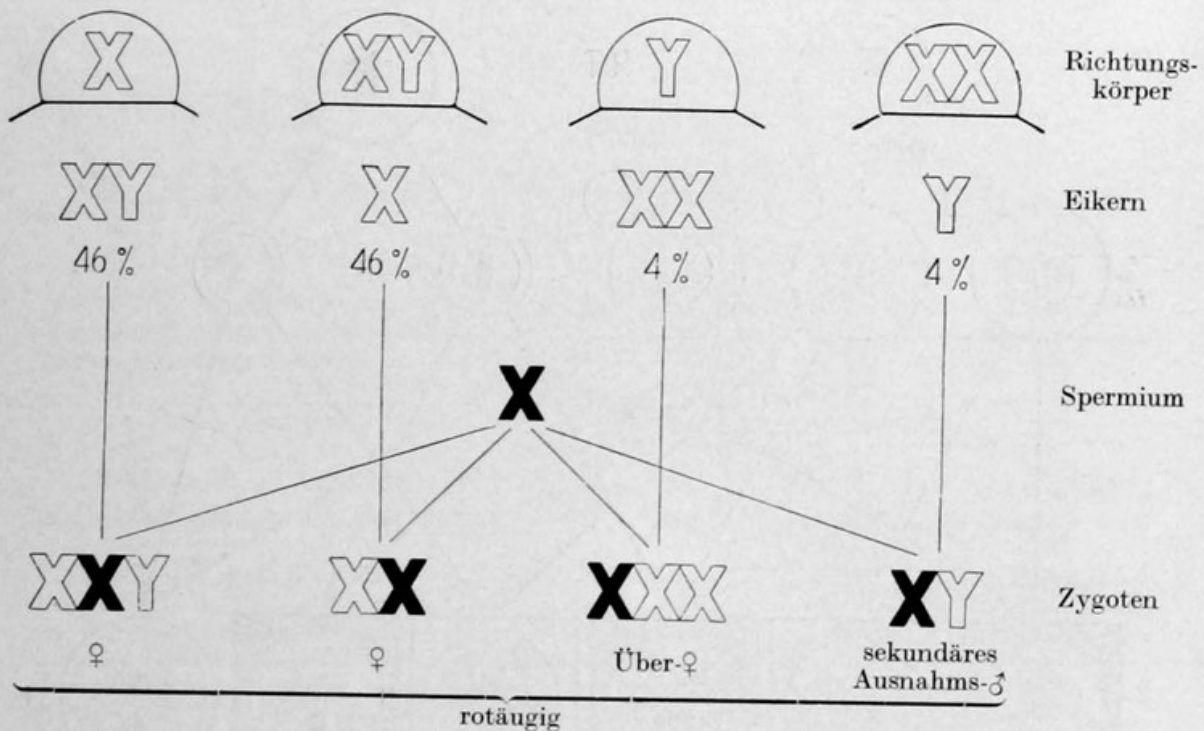


Abb. 247. *Drosophila melanogaster*. Schema des sekundären Nichttrennens der X-Chromosomen. Entstehung der vier möglichen Zygoten bei Befruchtung der Eier eines primären Ausnahmweibchens mit weibchenbestimmenden Spermien eines rotäugigen Männchens. Die Buchstaben X und Y repräsentieren die Geschlechtschromosomen selbst! X-Chromosomen, die das Gen für „zinnoberäugig“ führen, nur in Umrißzeichnung, X-Chromosom mit dem normalen Allelomorph schwarz. Y-Chromosomen „leer“. Erste und zweite Horizontalreihe: die vier möglichen Arten der Reduktion der XXY-Gruppe. Dritte Reihe: die vier zu erwartenden Sorten von Zygoten.

Nach MORGAN aus MORGAN-NACHTSHEIM

deren X-Chromosom ein (mutiertes) rezessives Gen führt, eine ähnliche Nachkommenschaft (unter anderem also wieder sekundäre Ausnahmstiere: metrokline XXY-Weibchen und patrokline XY-Männchen) liefern, wie ihre Mutter. Dies war auch der Fall, und zwar war der Prozentsatz sekundärer Ausnahmen 4,2%.

Ebenso mußte es erwartungsgemäß zwei Kategorien von zinnoberäugigen Männchen geben: Tiere mit der Konstitution $2A + XYY$ und solche mit normalem Chromosomenbestand ($2A + XY$). Auch diese Erwartung fand Bestätigung²⁾. Und auch hier lieferte die Weiterzucht dieser Männchen eine Be-

1) Von 18 Weibchen vom Wildtypus hatten neun die Konstitution $2A + XXY$, neun hatten normalen Chromosomenbestand ($2A + 2X$).

2) Von 14 untersuchten zinnoberäugigen Männchen hatten neun XYY-Konstitution, fünf hatten normalen Chromosomenbestand.

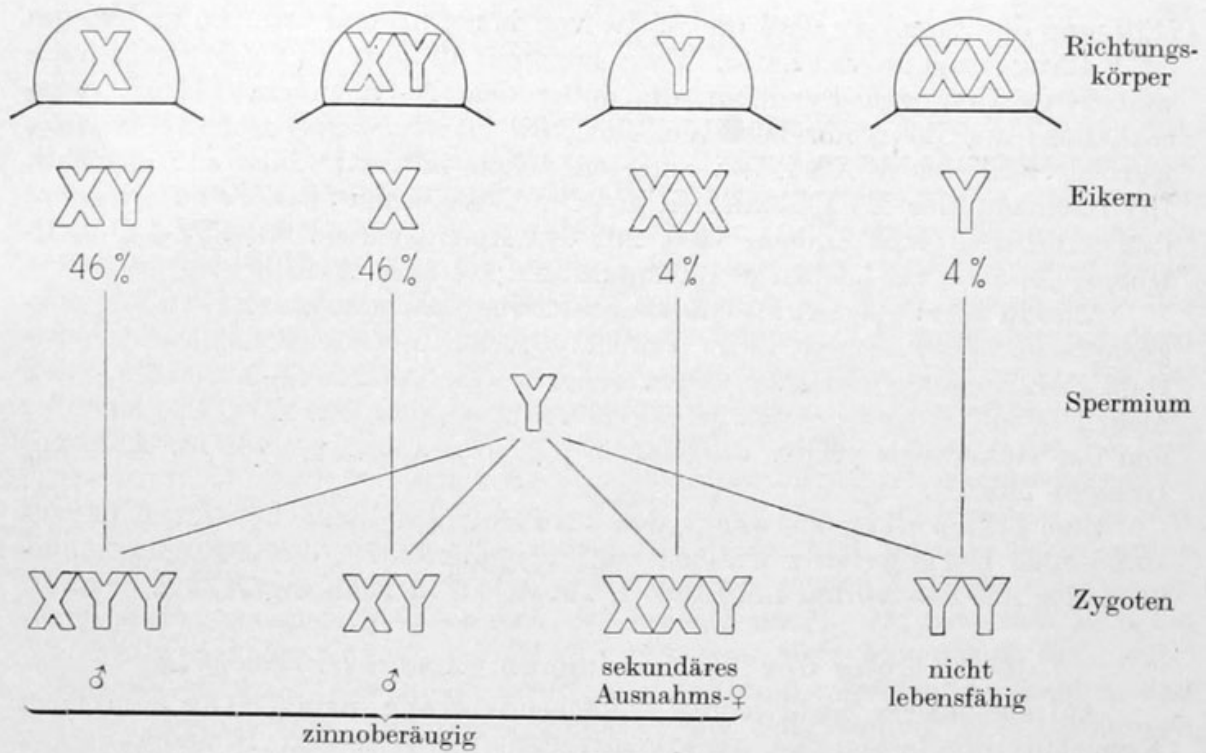


Abb. 248. *Drosophila melanogaster*. Schema des sekundären Nichttrennens der X-Chromosomen. Entstehung der vier möglichen Zygoten bei Befruchtung der Eier eines primären Ausnahmsweibchens mit männchenbestimmenden Spermien eines rotäugigen Männchens. Vgl. mit Abb. 247.

Nach MORGAN aus MORGAN-NACHTSHEIM

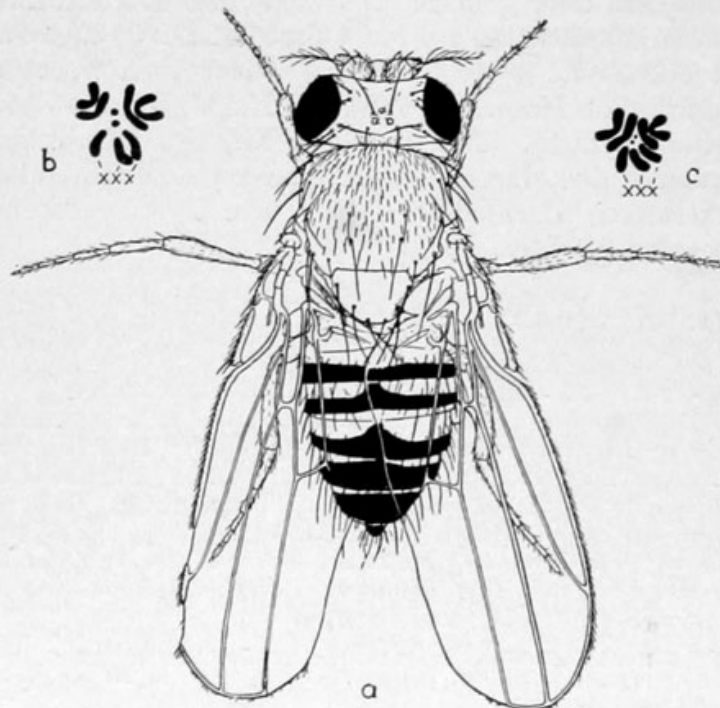


Abb. 249. *Drosophila melanogaster*. a Überweibchen, dessen Zellen zwei Autosomengarnituren und drei X-Chromosomen enthalten. b, c Äquatorialplatten von Oogonienmitosen solcher Weibchen.

Nach MORGAN 1926

stätigung der Annahme, daß die Hälfte von ihnen normal war, die andere um ein Y-Chromosom zu viel hatte. Diese letzteren Männchen (XYY) produzieren weibchenbestimmende Spermien, die außer dem X- noch ein Y-Chromosom enthalten; aus Eiern normaler Weibchen, die von diesen Spermien befruchtet wurden, also wieder XXY-Weibchen entstehen müssen. Dies war der Fall. Bei Kreuzung der XYY-Männchen mit XXY-Weibchen ist aber zu erwarten, daß unter den Nachkommen Tiere mit der Konstitution $2A + 2X + 2Y$ auftreten, die auch tatsächlich gefunden wurden; es sind Weibchen.

Alles in allem operiert also die Beweisführung BRIDGES' nur mit zwei strenggenommen unbewiesenen (aber durchaus nicht unwahrscheinlichen!) hypothetischen Annahmen (daß Zygoten von der Konstitution $2A + Y$ und $2A + 2Y$ nicht lebensfähig sind); man wird zugeben müssen, daß diese Lücken gegenüber den zur Gesamtheit positiv ausgefallenen Proben aufs Exempel gar nicht ins Gewicht fallen¹⁾.

Zum Schluß sei noch erwähnt, daß das Phänomen des Nichttrennens Gegenstand einer Reihe weiterer Untersuchungen²⁾ gewesen ist, deren Resultate ausnahmslos mit den vorhin mitgeteilten Tatsachen in Einklang stehen.

Koppelung der X-Chromosomen von *Drosophila*

Auf einem dem Nichttrennen ähnlichen Vorgang, nämlich der dauernden Koppelung der beiden X-Chromosomen beruht eine weitere Abänderung der normalen geschlechtsgebundenen Vererbung, deren (von L. V. MORGAN [1922] durchgeführte) Analyse einen weiteren Beweis der Chromosomentheorie der Vererbung darstellt.

Unter den Nachkommen einer Kreuzung zwischen einem phänotypisch³⁾ normalen Weibchen (vom Wildtypus) und einem „gelben“⁴⁾ Männchen fand sich ein Mosaikweibchen, dessen Kopf und Thorax erwartungsgemäß⁵⁾ grau, dessen Hinterleib aber gelb gefärbt war. Dieses Mosaikweibchen wurde mit einem normalen Männchen⁶⁾ gekreuzt und lieferte 50 % graue Söhne (vom Wildtypus) und ebensoviel gelbe Töchter. Die gelben Töchter lieferten bei Kreuzung mit „wildem“ Männchen dieselbe Nachkommenschaft (50 % graue Söhne, 50 % gelbe Töchter). Die grauen Söhne des Mosaikweibchens waren steril; seine grauen Enkel, Urenkel usw. waren jedoch fortpflanzungstüchtig. Die gelben Enkelinnen, Urenkelinnen usw. des Mosaikweibchens verhielten sich ebenso wie seine Töchter.

1) Übrigens hat auch LI 1927 durch Auszählen der Eier und Larven, die frühzeitig absterben, eine dieser Annahmen so gut wie bewiesen; die Anzahl der abgestorbenen Eier und Larven (die von einem XXY-Weibchen produziert wurden) stimmte mit der Zahl der zu erwartenden $2A + 3X$ - und $2A + 2Y$ -Zygoten gut überein.

2) Vgl. MORGAN, BRIDGES, STURTEVANT 1925; die Untersuchungen erstrecken sich z. T. auch auf andere *Drosophila*-Arten (R. C. LANCEFIELD & METZ 1921). Überhaupt kommt primäres Nichttrennen nicht so selten vor (im ganzen wurden unter 170422 Tieren 17 primäre Ausnahmeweibchen und 72 primäre Ausnahmännchen gefunden). Daß es außerdem noch Gene gibt, die die Häufigkeit des Nichttrennens steigern, sei nebenbei erwähnt; ebenso, daß BRIDGES (vgl. MORGAN, BRIDGES, STURTEVANT 1925) und STERN (1927a, S. 199) auch beim Männchen von *Drosophila* primäres Nichttrennen (des XY-Paars) nachgewiesen haben (allerdings nur auf genetischem Wege).

3) Es war nämlich heterozygot für mehrere im X-Chromosom lokalisierte Faktoren.

4) „Gelb“ („y“ [yellow]) ist ein rezessives Gen, welches im X-Chromosom liegt und Gelbfärbung des Körpers bedingt.

5) Vgl. Abb. 243.

6) Nebenbei sei erwähnt, daß dieses Weibchen offenbar schon vorher von einem seiner Brüder begattet worden war; denn es erzeugte außer den grauen Männchen und gelben Weibchen auch noch einige Männchen, an denen sich verschiedene der in der Mutter des Mosaikweibchens vorhandenen rezessiven geschlechtsgebundenen Gene manifestierten.

Diese Tatsachen, deren auffälligste die völlige Umkehr¹⁾ der normalen geschlechtsgebundenen „Übers Kreuz“-Vererbung war, ließen sich durch folgende Annahme erklären:

Die gelben Töchter des Mosaikweibchens enthalten zwei X-Chromosomen, deren jedes den (rezessiven!) Faktor „gelb“ enthält. Da aber normalerweise eines der beiden X-Chromosomen des Weibchens vom Vater, das andere aber von der Mutter stammt (vgl. Abb. 242—244), so mußte weiterhin angenommen werden, daß in diesem Fall die beiden X-Chromosomen aller weiblichen Nachkommen des Mosaikweibchens mütterlicher Provenienz sind, weil ja sonst das rezessive Merkmal „gelb“ nicht hätte auftreten können. Das kann aber nur dann der Fall sein, wenn die beiden X-Chromosomen des Mosaikweibchens bei der Eireifung nie getrennt werden, so daß dieses Weibchen nur Eier mit zwei X-Chromosomen oder solche ohne X-Chromosomen liefern konnte. Werden die 2 X-Eier von einem männchenbestimmenden (Y)-Spermium befruchtet, so entstehen gelbe Töchter von der Konstitution $2A + XXY$. Eier ohne X-Chromosom, die von einem weibchenbestimmenden Spermium (X) befruchtet wurden, liefern graue ($2A + X$) Männchen²⁾; von den außerdem zu erwartenden XXX- und Y-Zygoten muß man annehmen, daß sie nicht lebensfähig sind³⁾. Da weiterhin auch die Töchter, Enkelinnen usw. des Mosaikweibchens stets homozygot für „gelb“ sind und niemals gelbe Söhne produzieren, so muß angenommen werden, daß die X-Chromosomen auch dieser Weibchen bei der Eireifung stets beisammen bleiben. Die nächstliegende Erklärung dieses „hundertprozentigen Nicht-trennens“ der X-Chromosomen ist die, daß es auf einer dauernden Vereinigung der X-Chromosomen des Mosaikweibchens zu einem Sammelchromosom, welches von Weibchen zu Weibchen weitergegeben wird, beruht.

Dies die hypothetische Erklärung⁴⁾ des Falles; daß sie die richtige ist, hat die weitere cytologische und genetische Analyse gezeigt.

Laut Annahme müssen die gelben Enkelinnen des Mosaikweibchens, die der Kürze wegen im Folgenden als „doppeltgelbe“ Weibchen bezeichnet werden sollen, die Konstitution $2A + \widehat{XX} + Y$ haben und infolgedessen zweierlei Eisorten liefern: \widehat{XX} -Eier und Y-Eier. Es ist also zu erwarten, daß die Kreuzung eines doppeltgelben Weibchens mit einem Männchen vom Wildtypus

1) Eigentlich müßten ja alle Söhne eines gelben Weibchens, welches mit einem grauen Männchen gekreuzt worden ist, gelb, alle Töchter grau sein (vgl. Abb. 244).

2) Die steril sind, weil sie kein Y-Chromosomen haben (vgl. S. 319 und S. 331).

3) Daß die Richtigkeit dieser Annahme für die $2A + 3X$ -Zygoten ganz allgemein bewiesen wurde, ist schon oben erwähnt worden; sie ist aber auch in diesem Fall nachgewiesen worden (vgl. S. 328).

4) Die in diesem Zusammenhang eigentlich belanglose Frage, auf welche Weise das gelb-graue Mosaikweibchen entstanden ist, kann natürlich nur hypothetisch beantwortet werden. L. V. MORGAN nimmt an, daß das Mosaikweibchen von einem normalen Ei abstammt, welches von einem Spermium, das abnormerweise zwei gelbführende X-Chromosomen enthielt, befruchtet worden ist. Solche XXX-Zygoten entwickeln sich zwar dann und wann zu lebens-, nie aber zu fortpflanzungsfähigen Tieren. Doch kann man in diesem Falle mit gutem Grund annehmen, daß der Körperteil des Mosaikweibchens, auf den es bei der Fortpflanzung ankommt, nicht die Konstitution $2A + 3X$, sondern normale Konstitution ($2A + 2X$) gehabt hat. Die Verteilung der verschiedenen Körperfarben der Mosaikweibchen legt nämlich die Annahme nahe, daß auf einem frühen Stadium der Embryonalentwicklung aus einem Teil der Embryonalzellen das mütterliche X-Chromosom eliminiert worden ist, so daß an den Körperteilen (Abdomen), zu denen sich diese Embryonalzellen entwickelt haben, das Merkmal „gelb“ in Erscheinung treten konnte; den grauen Teilen des Mosaikweibchens wäre dann die Konstitution $2A + 3X$ zuzuschreiben (da man ja weiß, daß ein Gen für „grau“ über zwei Gene „gelb“ dominiert).

dreierlei¹⁾ Nachkommen ergibt: graue Überweibchen ($2A + \widehat{XX} + X$), doppeltgelbe Weibchen ($2A + \widehat{XX} + Y$), normale und Männchen vom Wildtypus ($2A + X + Y$). Diese Erwartung hat sich bestätigt (Abb. 250); allerdings waren die grauen Überweibchen äußerst selten, was aber nicht überraschen kann, da andere Versuche gezeigt haben, daß Zygoten von der Konstitution $2A + 3X$ sich nur selten zu erwachsenen Tieren entwickeln.

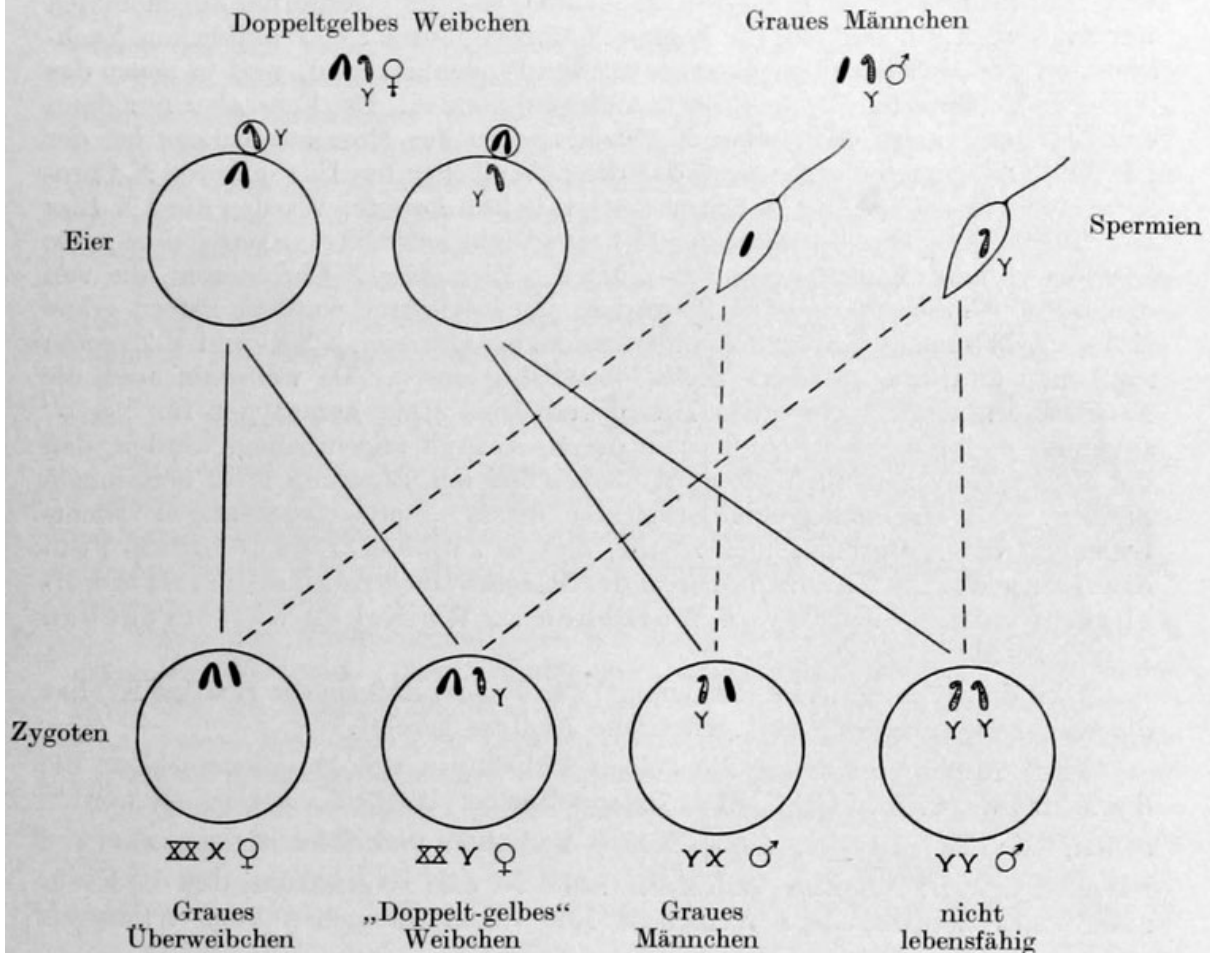


Abb. 250. *Drosophila melanogaster*. Schema des Verhaltens der Geschlechtschromosomen und der Merkmale „gelb“ („yellow“ = y) und „graue Körperfarbe“ („ Y “) in der Nachkommenschaft eines „doppeltgelben“ Weibchens, welches mit einem grauen Männchen gekreuzt wurde. X-Chromosom einfach stäbchenförmig, verklebte X-Chromosomen v-förmig, Y-Chromosom hakenförmig, schraffiert. NB. Der „Gehalt“ der X-Chromosomen ist nicht zum Ausdruck gebracht; es ist also festzuhalten, daß die verklebten X-Chromosomen (zusammen) 2 y -Gene führen, und daß das X-Chromosom des Männchens ein Gen „ Y “ führt. Oberste Reihe: Geschlechtschromosomenbestand des doppeltgelben (yy) Weibchens und des grauen (Y) Männchens. Zweite Reihe: die von diesen Tieren gebildeten Keimzellen. Dritte Reihe: die vier Sorten von Zygoten.

Nach MORGAN 1926

Die doppeltgelben Urenkelinnen des Mosaikweibchens verhielten sich ebenso wie ihre Mütter und zwar nicht nur, wenn sie mit Männchen vom Wildtypus gekreuzt wurden, sondern bei jeder Kreuzung. Stets waren die Töchter gelb, die Söhne vollkommen patroklin (natürlich nur hinsichtlich der geschlechtsgebundenen Gene).

1) Da die Zygoten von der Konstitution $2A + 2Y$ als nicht lebensfähig angesehen werden können (vgl. S. 326).

Mit diesen Kreuzungsergebnissen steht der Ausfall der cytologischen Untersuchung völlig im Einklang. In den Oogonienmitosen der doppelgelben Weibchen fand sich das erwartete Paar von X-Chromosomen, die an ihren der Spindel zugekehrten Enden miteinander verbunden waren und außerdem ein Y-Chromosom (vgl. Abb. 251). In den Kernteilungen der patroklinen Überweibchen war hingegen außer den beiden miteinander verbundenen X-Chromosomen noch ein freies X-Chromosom nachweisbar (Abb. 254g).

Von ANDERSON (1925) und STURTEVANT¹⁾ sind noch zwei weitere Fälle dieser Art entdeckt worden; auch hier standen die Ergebnisse der Kreuzungsversuche und der cytologischen Untersuchung miteinander völlig im Einklang.

Die soeben geschilderte Anomalie des Verhaltens der X-Chromosomen hat — nebenbei bemerkt — die Entstehung einer neuen konstant weiterzuchtenden Rasse zur Folge. Denn die Nachkommen eines mit einem beliebigen



Abb. 251. *Drosophila melanogaster*. Diploide Chromosomenbestände von doppelgelben ($\widehat{XX}Y$) Weibchen. (Äquatorialplatten von Oogonienmitosen; vgl. hierzu Abb. 254g und Tafel II, 9, 9a.)

Nach L. V. MORGAN 1922

Männchen gekreuzten doppelgelben Weibchens züchten bei weiterer Inzucht vollkommen rein, natürlich nur in bezug auf geschlechtsgebunden vererbte Merkmale.

Topographie des Y-Chromosomes von *Drosophila*

Schließlich muß noch ein weiterer Fall eingehend beschrieben werden, da er nicht bloß einen weiteren Beweis (eigentlich sind es deren drei) der Chromosomentheorie der Vererbung darstellt, sondern da seine (von C. STERN [1927 b] durchgeführte) Analyse zum erstenmal den Beweis erbracht hat, daß bestimmte Erbfaktoren in bestimmten Teilen eines bestimmten Chromosoms gelegen sind. Und dieser Beweis fußt nicht etwa auf einer rechnerischen Ermittlung des „locus“ des betreffenden Gens (vgl. S. 348 und Kapitel „Faktorenkoppelung und Faktorenaustausch“), sondern auf einer demonstratio ad oculos, also einer (natürlich mit Vererbungsexperimenten verbundenen) cytologischen Untersuchung.

Es sind wieder Versuche an *Drosophila*, die diese Ergebnisse gezeitigt haben. Die Erbfaktoren, um die es sich handelt, sind: 1. das normale (dominante) Allelomorph von kurzborstig („bobbed“), 2. zwei Fertilitätsfaktoren²⁾, deren Abwesenheit Sterilität des Männchens zur Folge hat. Das Chromosom, in dem diese Faktoren gelegen sind, ist das Y-Chromosom.

Für gewöhnlich tritt das rezessive Merkmal „kurzborstig“ (dessen Gen im X-Chromosom liegt) nur im Weibchen in Erscheinung³⁾; Männchen, deren

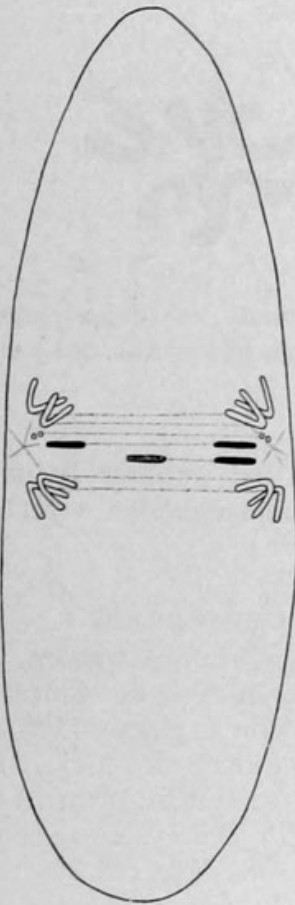
1) Vgl. MORGAN, BRIDGES, STURTEVANT 1925, S. 132ff.

2) Ob es sich wirklich um einzelne Faktoren, also (Gene), oder um Faktorenkomplexe handelt, ist nicht bekannt.

3) Daher die Bezeichnung „bobbed“ (= Bubikopffrisur).

X-Chromosom das Gen enthält, haben trotzdem normale Borsten. Diese Situation führt zur Annahme, daß das Y-Chromosom einen Faktor enthält, der das Auftreten von kurzborstig unterdrückt, also genau so wirkt wie das bei der Wildform im X-Chromosom gelegene normale Allelomorph von kurzborstig. Diese Annahme konnte auf dreierlei Weise bewiesen werden:

1. Die männlichen Teile von Gynandromorphen, deren Eltern in bezug auf „kurzborstig“ homozygot waren, hatten nicht normale, sondern kurze Borsten. Nun entstehen aber (nach einer zwar nicht strikte bewiesenen)¹⁾, aber sehr wahrscheinlichen Annahme MORGANS die gynandromorphen Individuen von *Drosophila* zumeist in der Weise, daß in einer der frühen Furchungsteilungen eines weiblich bestimmten Eies eine Spalthälfte eines X-Chromosoms im Spindeläquator liegen bleibt und eliminiert wird, so daß die eine Tochterzelle zwei X-Chromosomen, die andere aber nur deren eins erhält (Abb. 252). Von dieser letzteren stammen die männlichen²⁾ Teile des Gynandromorphen ab, von der anderen die weiblichen. Unter der Annahme einer derartigen Entstehungsweise der Gynandromorphen kann das Auftreten der Eigenschaft „kurzborstig“ in den männlichen Partien des Gynandromorphen auf das Fehlen des (den Unterdrücker [„Suppressor“] von „kurzborstig“ enthaltenden) Y-Chromosoms zurückgeführt werden.



2. Die sogenannten primären Ausnahmismännchen haben (wie oben S. 319 auseinandergesetzt worden ist) ebenfalls kein Y-Chromosom. Primäre Ausnahmsöhne eines für „kurzborstig“ homozygoten Weibchens müssen daher, wenn die Grundannahme stimmt, die Eigenschaft „kurzborstig“ aufweisen. Dies ist ebenfalls der Fall.

3. Umgekehrt traten unter den Nachkommen von Tieren, die für „kurzborstig“ homozygot waren,

Abb. 252. *Drosophila melanogaster*. Schematische Darstellung der Elimination eines X-Chromosoms in der ersten Furchungsteilung des Eies, die dazu führt, daß das aus diesem Ei sich entwickelnde Individuum ein Gynandromorph wird (rechte Körperhälfte weiblich, linke männlich [2A + X]). Autosomen nur im Umriß gezeichnet, das eliminierte X-Chromosom punktiert, die übrigbleibenden schwarz.

Nach STERN 1927 b

normalborstige Weibchen auf, die sich in jeder Hinsicht³⁾ als primäre Ausnahmeweibchen von der Konstitution 2A + XXY (vgl. S. 319) er-

1) Es mag hier erwähnt sein, daß kürzlich N. PEARSON bei einem gynandromorphen Individuum von *Amblycorypha* (Heuschrecke) feststellen konnte, daß die Zellen des weiblichen Anteils der beiden (doppeltgeschlechtlichen) Gonaden dieses Individuums zwei X-Chromosomen enthalten, die der männlichen Partien aber nur ein X-Chromosom.

2) Bekanntlich ist ja, wie BRIDGES gezeigt hat, nicht das Y-Chromosom männlich bestimmend, sondern das Verhältnis 1 X-Chromosom : 2 (n-1) Autosomen; weiblich bestimmend ist das Verhältnis 2 X-Chromosomen : 2 (n-1) Autosomen (vgl. Fußnote 1 auf S. 322).

3) D. h. sie lieferten bei Kreuzung mit normalen Männchen sekundäre Ausnahmismännchen und sekundäre Ausnahmeweibchen; die Chromosomenkonstitution (2A + 2X + Y) dieser letzten wurde auch cytologisch nachgewiesen (Abb. 255 f stellt die Äquatorialplatte einer Follikelzellmitose eines derartigen Weibchens dar).

wiesen¹⁾. Die sekundären Ausnahmstöchter dieser Weibchen hatten ebenfalls normale Borsten.

Die Annahme, daß das Y-Chromosomen ein Gen, welches über das Gen für „kurzborstig“ dominiert, enthält, kann also als bewiesen angesehen werden.

Dieses Gen (mag man es nun als Suppressor oder normales Allelomorph von „kurzborstig“ bezeichnen) konnte aber auch lokalisiert werden. Unter den Nachkommen reinrassiger²⁾ kurzborstiger Tiere traten Weibchen auf, die normale Borsten hatten, also einen Suppressor führen mußten. Dieser Suppressor erwies sich aber hier (im Gegensatz zu den XXY-Weibchen, von denen vorhin die Rede war) als gekoppelt mit Genen, die im X-Chromosom gelegen sind. Noch mehr: der Suppressor war aufs engste gekoppelt mit dem Gen „kurzborstig“ selbst, es war also (nach MORGANS bekannter Theorie der linearen Anordnung der Gene) anzunehmen, daß er in unmittelbarer Nachbarschaft dieses Gens gelegen sei. Die schon früher in herkömmlicher Weise (d. h. auf Grund von Austauschwerten) durchgeführte Lokalisationsbestimmung des Gens „kurzborstig“ hatte ergeben, daß dieses Gen in der Nähe eines Endes des X-Chromosoms gelegen ist. ANDERSON aber hat außerdem auf Grund rein genetischer Feststellungen angenommen, daß dieses Ende des X-Chromosoms dasjenige ist, an dem die Spindelfasern „inserteren“, also das in der Metaphase der Spindelmitte zugekehrte, etwas verjüngte Ende (vgl. Abb. 254).

Und nun stellte es sich bei der cytologischen Untersuchung dieser Weibchen heraus, daß eines ihrer X-Chromosomen ein Anhängsel hatte, welches STERN mit gutem Grund (wie wir sofort sehen werden) als ein Bruchstück eines Y-Chromosoms bezeichnet! Und dieses Anhängsel war stets an dem verjüngten, der Spindelmitte zugekehrten Ende des X-Chromosoms „befestigt“! (Abb. 254 h, i).

Damit ist aber zum erstenmal der Nachweis erbracht, daß ein rein rechnerisch ermittelter „Locus“³⁾ eines Gens nicht nur eine irgendwie geartete Relation desselben zu anderen Genen, sondern eine stereometrische Realität darstellt.

Über die Lage des Suppressors im Y-Chromosom gibt aber dieses Versuchsergebnis erst im Verein mit weiteren Befunden STERNS Auskunft.

Verschiedentlich ist bereits erwähnt worden, daß Männchen, die kein Y-Chromosom enthalten, steril (obwohl im übrigen völlig normal) sind (vgl. S. 319). Man kann diese Tatsache durch die Annahme, daß das Y-Chromosom einen „Fertilitätsfaktor“ enthält, „erklären“; STERN konnte diese Annahme aber beweisen, und zwar auf folgende Art:

1. Unter den Nachkommen einiger „gehemmt kurzborstiger“ (XXY) Weibchen traten XXY-Weibchen auf, die nur sterile⁴⁾ sekundäre Ausnahmsmännchen produzierten. Da das Y-Chromosom eines sekundären Ausnahmsmännchens von dessen Mutter stammt, so lag die Annahme nahe, daß die Sterilität in diesem Falle auf einer Abnormität des Y-Chromosoms dieser Weibchen, die nur sterile Ausnahmsmännchen produzierten, beruhe. Die cytologische Untersuchung der „regulären“⁵⁾ XXY-Töchter dieser Weibchen ergab, daß sie nicht ein normales (ungleichschenkliges), sondern ein etwas kürzeres gleichschenkliges Y-Chromosom

1) In diesem Fall unterdrückt der Suppressor die beiden (in den beiden X-Chromosomen gelegenen) Gene für „kurzborstig“.

2) Ein „reinrassig-kurzborstiges“ Männchen ist ja für das Gen nicht homozygot, sondern azygot.

3) = die Stelle des Chromosoms, an der das Gen liegt.

4) Sekundäre Ausnahmsmännchen sind für gewöhnlich fertil.

5) Das sind also diejenigen Weibchen, deren Y-Chromosom von ihrer Mutter stammt (Klasse I auf Abb. 247).

enthielten (Abb. 254k bis m). Daraus folgt, daß schon das Fehlen eines Teils des Y-Chromosoms Sterilität des Männchens bedingt!

Daß nicht die verringerte Quantität der Substanz des Y-Chromosoms für die Sterilität verantwortlich zu machen ist, geht daraus hervor, daß Männchen, die (neben einem X-Chromosom) zwei derartige gleichschenklige Y-Chromosomen enthielten¹⁾, ebenfalls steril waren²⁾. Dem gleichschenkligen Y-Chromosom fehlt also tatsächlich ein Stück, welches einen Fertilitätsfaktor enthält. Welcher Teil des normalen Y-Chromosoms ist nun in Wegfall gekommen? Es wäre denkbar, daß dem gleichschenkligen Y-Chromosom der distale Teil des langen Schenkels des normalen Y-Chromosoms fehlt oder daß es dem ganzen langen Schenkel (der dann sekundär in der Mitte geknickt sein müßte) entspricht.

Die Prüfung der vorhin beschriebenen anderen Abnormität des Y-Chromosoms gibt darauf Antwort.

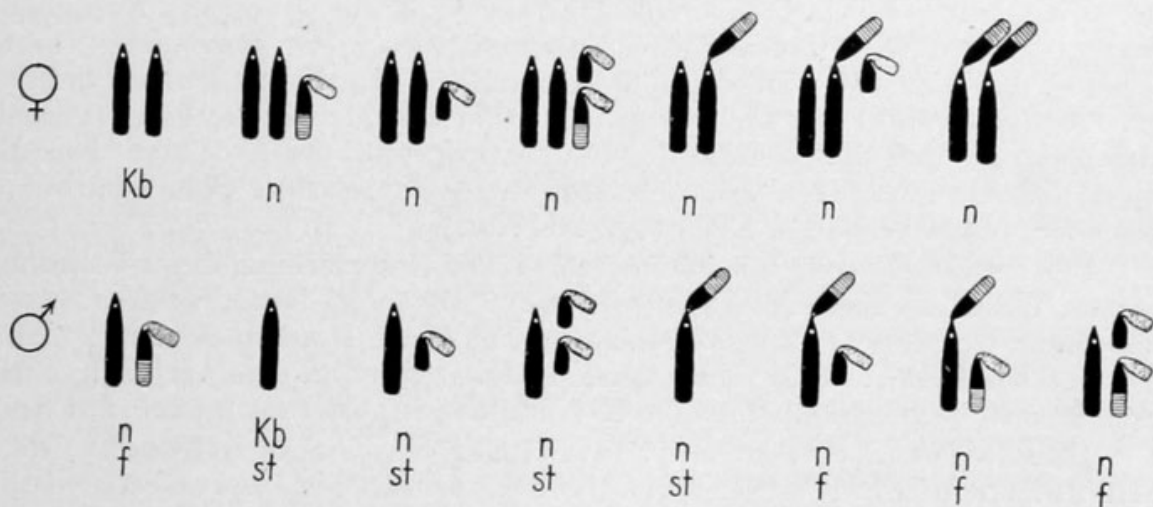


Abb. 253. Schema der verschiedenen Geschlechtschromosomenbestände der von STERN untersuchten kurzborstigen und unterdrücktkurzborstigen Individuen von *Drosophila melanogaster*. X-Chromosomen schwarz; der in der Nähe des spitzen Endes (Spindelinsertionsstelle! vgl. Abb. 254 und Tafel II, 1—4 und 7—15) gelegene weiße Punkt versinnbildlicht die Lage des Faktors „kurzborstig“. Normales Y-Chromosom hakenförmig (Insertion der Spindelfasern an der verjüngten Umbiegungsstelle) und in drei Partien geteilt; die schwarze enthält das normale Allelomorph (Suppressor) von „kurzborstig“, die punktierte den einen, die schraffierte den anderen Fertilitätsfaktor. Die Buchstaben charakterisieren den jeweiligen Phänotypus *kb* = kurzborstig, *n* = Wildtypus, *f* = fertil, *st* = steril.

Nach (zum Teil noch nicht veröffentlichten) Untersuchungen von C. STERN zusammengestellt. Original

Männchen, die nur ein X-Chromosom mit dem angehefteten geraden Bruchstück eines Y-Chromosoms besaßen³⁾, waren ebenfalls steril; Männchen, die außerdem ein normales Y-Chromosom hatten, waren fertil (vgl. Abb. 253, 254j).

Wenn nun dem gleichschenkligen Y-Chromosom ein Teil des langen Schenkels (des normalen Y-Chromosoms) fehlt, dem ans X-Chromosom angehefteten Bruchstück des Y-Chromosoms aber der kurze Schenkel, (wie die Gestalt der Bruchstücke es nahelegt), so muß ein Männchen, welches neben einem X-Chromosom mit angeheftetem Y-Chromosom-Bruchstück ein gleichschenkliges Y-Chromo-

1) Solche Männchen kann man durch entsprechende Kreuzung „herstellen“.

2) Männchen, die (neben einem X-Chromosom) ein normales und ein gleichschenkliges Y-Chromosom enthielten, waren hingegen fertil.

3) Diese Männchen wurden erzielt durch Kreuzung eines Männchens, welches ein normales Y-Chromosom und ein X-Chromosom mit angeheftetem Y-Chromosombruchstück enthielt, mit Weibchen einer Rasse, bei der ein besonderes Gen relativ häufiges Auftreten primärer Ausnahmen bedingte. Die oben erwähnten Männchen, die nur ein X-Chromosom mit angeheftetem Y-Chromosomschenkel enthielten, sind also primäre Ausnahmismännchen.

som enthält, fertil sein, weil sich dann die beiden abnormen Y-Chromosomen zu einem normalen ergänzen. Und dies ist der Fall. Damit ist aber gezeigt, daß sowohl in dem kurzen Schenkel, wie auch in dem distalen Teil des langen Schenkels des Y-Chromosoms ein Fertilitätsfaktor liegen muß, daß also das Y-Chromosom zwei Fertilitätsfaktoren enthält, von denen jeder für sich nicht „ausreicht“; vielmehr müssen beide vorhanden sein, wenn das Männchen fertil sein soll.

Da aber das alleinige Vorhandensein sowohl des dem X-Chromosom angehefteten langen Schenkels des Y-Chromosoms wie auch das des gleichschenkligen Y-Chromosoms das Auftreten von „kurzborstig“ hintanhält, so muß der Suppressor in dem Teil, der beiden Bruchstücken des Y-Chromosoms gemeinsam ist, also in dem proximalen Teil des langen Schenkels liegen. Die „Karte“ des Y-Chromosoms von *Drosophila*, die also auf ganz andere Weise konstruiert wurde, als die bekannten Chromosomenkarten MORGANS und seiner Schule, stellt sich demnach so dar, wie Abb. 253 sie zeigt.

Einwände gegen die *Drosophila*-Versuche. Morphologie der Chromosomen von *Drosophila*

So stichhaltig auch die von BRIDGES und L. V. MORGAN erbrachten Beweise der Chromosomentheorie der Vererbung bei unvoreingenommener Betrachtung erscheinen mögen, so sind doch drei von ihnen nicht nur nicht anerkannt, sondern so gut wie für null und nichtig erklärt worden, und zwar seitens STIEVES (1922), DEMBOVSKIS und der amerikanischen Autoren JEFFREY & HICKS. Alle diese Autoren zweifeln die Beweiskraft der cytologischen Angaben von BRIDGES und L. V. MORGAN an; genauer gesagt: STIEVE bezweifelt die Angaben BRIDGES über die Folgen des primären Nichttrennen der X-Chromosomen und über den Chromosomenbestand der Haplo-IV-Tiere; DEMBOWSKI kritisiert außerdem die Angabe von Frau MORGAN, und JEFFREY & HICKS bestreiten ganz allgemein, daß der Chromosomenbestand von *Drosophila melanogaster* die auf Abb. 236 dargestellte Zusammensetzung hat. Da manche dieser Einwände von anderen Autoren¹⁾ als berechtigt anerkannt werden und sie noch nirgends einer ausführlichen Widerlegung gewürdigt wurden, so erscheint es mir angezeigt, hier ausführlich auf sie einzugehen. Dabei werden wir uns in der Hauptsache mit der ausführlichen Kritik STIEVES zu beschäftigen haben; die von DEMBOWSKI vorgebrachten Einwände bedürfen keiner gesonderten Behandlung, da sie sich mit STIEVES Kritik größtenteils decken²⁾.

STIEVE behauptet zunächst, daß, wie sowohl Abbildungen von STEVENS (1907, 1908) und METZ (1914, 1916a), als auch die von BRIDGES seiner Arbeit (1916) als Belege beigegebenen Abbildungen zeigen sollen, bei *Drosophila* X- und Y-Chromosom nicht voneinander unterschieden werden können. Des weiteren soll (nach STIEVE) auch die Zahl der Chromosomen nicht immer einwandfrei feststellbar sein, da die Entscheidung, ob man es mit zwei ganzen Chromosomen oder mit zwei Spalthälften eines Chromosoms zu tun hat, oft unmöglich sein soll. Da schließlich sowohl BRIDGES selbst wie auch METZ (1916a) je eine Metaphase der Oogonienmitosen eines normalen³⁾ *Drosophila*-Weibchens abbilden, die nur ein Mikrochromosom (Nr. IV) enthalten, BRIDGES außerdem in einer Äquatorialplatte (der Spermatogonienmitose) eines normalen Männchens drei Mikrosomen gefunden hat, deren eines er als „probably of no significance“ bezeichnet, so glaubt STIEVE, daß die Zahl der Mikrosomen auch normalerweise schwankt.

„In beiden Fällen (gemeint sind die XXY- und XXYY-Weibchen und die Haplo-IV-Tiere) handelt es sich offenbar um Vorkommnisse, die sich auch normalerweise beobachten lassen. Die Spaltung der Chromosomen bei *Drosophila* vollzieht sich nicht in allen Kernschleifen einer Zelle gleichzeitig, sondern meist zuerst an den Geschlechtschromosomen und an dem Chromosom zwei und drei, weit später erst am Mikrosom. Infolgedessen lassen sich vielfach Zellen mit außergewöhnlicher Chromosomenzahl nachweisen, und je nachdem, ob die Spaltung zuerst am Geschlechtschromosom oder an einer der anderen Kernschleifen vor sich geht, wird dann die betreffende Zelle zur Deutung der Versuche verwendet“ (! B.). „Das Mikrosom spaltet sich offenbar stets zuletzt. Seine geringe Größe bedingt häufig genug, daß es unter einer anderen Kernschleife verborgen liegt oder durch das Mikrotommesser beim Schneiden vollkommen herausgerissen wird. Aus allen diesen Gründen gelingt (! B.)

1) Z. B. HERBST 1926, S. 1013.

2) Vgl. übrigens hierzu MOHR 1926.

3) BRIDGES' Figur stellt zwar die Kernteilungsfigur eines XXY-Weibchens dar; doch sollte dessen Bestand an Mikrochromosomen eigentlich normal sein.

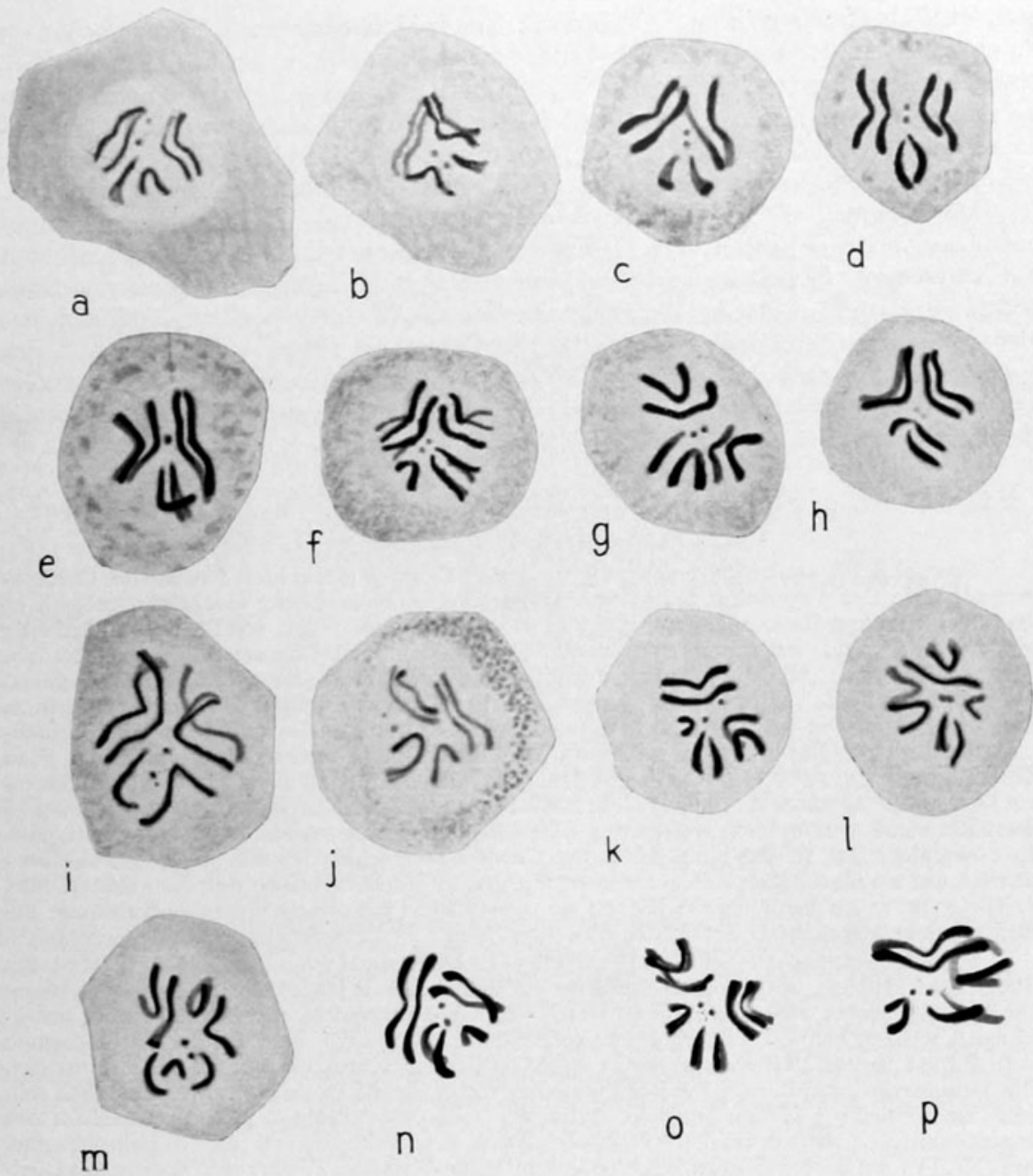


Abb. 254. *Drosophila melanogaster*. Normale und abnorme diploide Chromosomenbestände. (Polansichten von Äquatorialplatten der Spermato- [a, b, j] und Oogonienmitosen [alle übrigen Figuren].) a—m Ganze Zellen, n—p nur Chromosomen. NB. Die Figuren sind so orientiert, daß die Geschlechtschromosomen im untern Teil jeder Figur liegen.

a, b Normales Männchen; bei der auf a abgebildeten Zelle liegen die Chromosomen ganz dicht an der Schnittfläche, so daß eines der Autosomen zu stark differenziert worden ist und infolgedessen fragmentiert aussieht. c, d Normales Weibchen. e Haplo IV-Weibchen. f XXY- (sekundäres Ausnahms-)Weibchen; Follikelzelle! g $\bar{X}X X$ (graues Über-)Weibchen; die gekoppelten X-Chromosomen liegen rechts von dem überzähligen X-Chromosom. h und i Unterdrückt-kurzborstige Weibchen (Abb. 253, obere Reihe, Nr. 5); das aus einem X-Chromosom und dem langen Schenkel des Y-Chromosoms zusammengesetzte Sammelchromosom liegt bei h über dem normalen X-Chromosom, bei i rechts von ihm. j Unterdrückt-kurzborstiges Männchen (entstanden aus einem $X \frac{2Y}{3}$ -Ei eines Weibchens, welches den Chromosomenbestand von h, i hatte und von einem normalen männchenbestimmenden Spermium befruchtet wurde). Sammelchromosom links vom X-Chromosom (Abb. 253 untere Reihe, vorletzte Figur). k—m Unterdrückt-kurzborstige Weibchen (Abb. 253 obere Reihe, Nr. 3), das gleichschenklige Fragment des Y-Chromosoms liegt bei h am linken, bei l am

rechten Rande der Platte, bei m zwischen den beiden X-Chromosomen. $n-p$ XXY (primäre Ausnahms-)Weibchen.

Man vergleiche $a-m$ mit den (ebenso angeordneten und orientierten) Abbildungen 1—4 und 7—15 der photographischen Tafel II. Nach Schnittpräparaten (Chromsäure-Formol-Eisessig nach SAN FELICE [a, b] oder FLEMMINGS starkes Gemisch [$c-p$], 6μ , Eisenhämatoxylin) gezeichnet.

Vergrößerung ca. 3800fach.

Original (a, b, n, o, p nach eigenen Präparaten, alles andere nach Präparaten von Dr. C. STERN)

es bei der Taufliede leicht, Zellen mit zuviel X- oder Y-Chromosomen oder mit zu wenig Mikrosomen nachzuweisen“ (STIEVE, l. c. S. 565).

„Wer jemals selbst im Mikroskop gesehen hat, was für grundlegende (! B) Veränderungen eine einzige Kernschleife im Verlauf einer Mitose durchmacht, der weiß recht genau, daß man auf solche Unterschiede, wie sie von der MORGAN-Schule für die Geschlechtschromosomen angegeben werden, keine Schlußfolgerungen aufbauen kann. Die oben besprochenen Angaben von METZ und STEVENS und die ihnen beigegebenen Zeichnungen beweisen dies zur Genüge“ (STIEVE, l. c. S. 535).

Es ist ohne weiteres zuzugeben, daß die Art, in der BRIDGES seine cytologischen Befunde veröffentlicht hat, strengen Anforderungen insofern nicht genügt, als zu wenig Daten über die Variabilität resp. Konstanz der Chromosomenzahl und -form mitgeteilt werden; es ist auch weiterhin zuzugeben, daß die Anzahl der als positiv beweiskräftig angegebenen Beobachtungen in manchen Fällen nicht sehr groß ist und eigentlich in statistischer Form hätte mitgeteilt werden müssen, und endlich ist die Art, wie sich BRIDGES mit dem Vorhandensein des überzähligen Mikrochromosoms abfindet („probably of no significance“) sicherlich nicht als ganz korrekt zu bezeichnen.

Es ist aber — gelinde gesagt — ganz und gar unberechtigt, wegen dieser Mängel die ganze Beweisführung BRIDGES' für null und nichtig zu erklären; zumal, wenn man — wie STIEVE¹⁾ — das Objekt aus eigener Anschauung nicht kennt. Selbst wenn BRIDGES nicht mehr nachgewiesen hätte, als daß die Tiere, deren genetisches Verhalten es vermuten ließ, daß ihr Chromosomenbestand von der Norm abweicht, erwartungsgemäß zu wenig oder zu viel Chromosomen haben, selbst dann wäre diese Koinzidenz bedeutungsvoll genug.²⁾

Außerdem ist es aber, wie ich aus eigener Erfahrung versichern kann, in der Regel sehr wohl möglich, die Geschlechtschromosomen (X und Y) sowohl voneinander, wie auch von den Autosomen mit Sicherheit zu unterscheiden (Abb. 254, Tafel II). Das X-Chromosom ist in der Regel gar nicht oder nur schwach gekrümmt, und an dem einen Ende, welches in der Regel der Spindelachse zugewandt ist³⁾, etwas verjüngt. Das Y-Chromosom zeigt zwar nicht immer so deutliche Hakenform, wie auf den Abbildungen 254 a, f, j, p, zeigt aber in der Regel seine Zusammensetzung aus zwei ungleichen Schenkeln und kehrt gewöhnlich seine Umbiegungsstelle der Spindelachse zu. Die beiden großen Autosomen (Nr. II und III) endlich sind in der Regel etwas winklig gebogen, an den Enden etwas verdickt und kehren (wie das Y-Chromosom, aber im Gegensatz zum X-Chromosom) ihre Umbiegungsstelle der Spindelachse zu.⁴⁾

Natürlich darf man nicht erwarten, diese Unterschiede an jeder beliebigen Kernteilungsfigur in gleicher Weise ausgeprägt zu finden. Eine gewisse Variabilität der vorhin aufgezählten Merkmale⁵⁾ der einzelnen Chromosomen ist ohne weiteres zuzugeben⁶⁾ (und deshalb kommt in der vorangegangenen Charakterisierung der einzelnen Chromosomen der Passus „in der Regel“ so oft vor); doch wird jeder, der eine größere Zahl günstig gelegener Äquatorialplatten von Oogonienmitosen in natura aufmerksam betrachtet, in der überwiegenden Mehr-

1) Diese Parenthese gründet sich nur auf eine Vermutung meinerseits; wäre diese Vermutung jedoch unrichtig, so hätte STIEVE sicher an der einen oder anderen Stelle seines Aufsatzes hervorgehoben, daß er Kernteilungsfiguren von *Drosophila* in natura zumindest gesehen hat.

2) Außerdem läßt STIEVE die Untersuchungen SAFIRS an primären Ausnahmsmännchen (von der Konstitution $2A + X$) ganz unberücksichtigt (vgl. S. 319).

3) An dieser Orientierung kann man das X-Chromosom meistens auch dann erkennen, wenn es sehr stark gekrümmt ist (vgl. Abb. 254 c, Tafel II, 3, 3a).

4) Vgl. auch die Abbildungen der Chromosomen von *Drosophila melanogaster* bei MOHR 1923, FROLOWA, STERN 1927 a, METZ 1926 b.

5) Mit Ausnahme der Umbiegungs- (Spindelinsertions-)stellen der großen Autosomen und des Y-Chromosoms, deren Lage konstant sein dürfte (vgl. S. 332).

6) Und dürfte in der Hauptsache auf der nicht unbeträchtlichen Fixierungsstabilität der Zellen beruhen; es ist sehr schwer, die Spindel der Oo- und Spermatogonienmitosen einigermaßen deutlich im Präparat „darzustellen“.

zahl aller Fälle über die jeweilige Klassifikation der Chromosomen nicht im Zweifel sein; es sei denn, daß er durchaus zweifeln will.

Was weiterhin das Chromosom Nr. IV anbelangt, so ist zuzugeben, daß es in der einen oder anderen Äquatorialplatte (eines normalen Weibchens) nur in Einzahl vorzukommen scheint. In Anbetracht der winzigen Dimensionen dieses Chromosoms erscheint es aber gewagt, in diesen Fällen von dem Fehlen eines der Mikrochromosomen zu reden, da man nicht wissen kann, ob es nicht bloß verdeckt wird oder artifiziell mit einem der großen Chromosomen verklebt ist. Anders jedoch bei den Haplo-IV-Tieren (deren Kernteilungsfiguren ich ebenfalls aus eigener Anschauung kenne); hier zeigt jede günstig gelegene Äquatorialplatte nur ein Mikrochromosom, und man kann schon aus Gründen der Wahrscheinlichkeit nicht annehmen, daß gerade bei diesen Tieren in jeder Äquatorialplatte immer nur ein Mikrosom verdeckt wird.

Ich selbst kenne die Chromosomenverhältnisse (genauer gesagt, die Kernteilungsstadien der Oogonien, Spermatogonien, Spermatocyten und mancher meristematischen Gewebszellen der Larve und Puppe) von *Drosophila melanogaster* aus eigener Anschauung und habe eine ganze Reihe von Präparaten (es sind zum geringsten Teil eigene Präparate, zum größeren Teil Originalpräparate von BRIDGES und C. STERN) sowohl von normalen Tieren wie von diversen Tieren mit abgeändertem Chromosomenbestand durchgearbeitet und kann auf Grund meiner eigenen Erfahrungen nur sagen, daß in den Kernteilungsfiguren der normalen Tiere, die ich untersuchte, ein wirkliches (also nicht durch irgendwelche Umstände vorgetäushtes) Fehlen oder überzähliges Vorkommen von Chromosomen zu den größten Seltenheiten gehörte, daß hingegen in allen Präparaten, die von Tieren stammen, deren Chromosomenbestand — erwartungsgemäß — abgeändert war, jede analysierbare Kernteilungsfigur die abgeänderte Zahl, die meisten von ihnen aber auch die typische Form der überzähligen Chromosomen ohne Mühe erkennen ließen.

Auf Tafel II sind einige Photographien der Kernteilungsfiguren sowohl normaler Weibchen und Männchen, wie auch von XXX-, XXY-, Haplo-IV-Tieren und einigen der von STERN gezüchteten Chromosomen-, Mutanten“ wiedergegeben; weniger um das soeben Gesagte zu beweisen (denn diese zufolge der geringen Dimensionen und anderer Besonderheiten des Objekts reichlich undeutlichen Bilder werden wohl niemanden zu überzeugen vermögen), als um dem mit der Materie nicht aus eigener Anschauung vertrauten Leser eine Vorstellung von dem Aussehen dieser Kernteilungsfiguren zu geben. Jeder, der eine Mikrophotographie zu beurteilen vermag, wird jedoch vielleicht diesen Bildern das zu entnehmen vermögen, daß die Zeichnungen von Abb. 254 auf keiner willkürlichen Umdeutung des tatsächlich Gesehenen beruhen. (Gegen Zeichnungen dieser Art ist gelegentlich [z. B. von DEMBOWSKI] geltend gemacht worden, daß die enorme Vergrößerung, bei der das Objekt dargestellt wird, der Willkür des Zeichners Tür und Tor offen läßt, da die Details, um die es sich hier handelt, an der Grenze der mikroskopischen Wahrnehmbarkeit sich befinden. Demjenigen, der sich niemals mit dem Zeichnen derart minutiöser Dinge befaßt hat, mag dieser Einwand berechtigt erscheinen. Wer aber jemals den Versuch gemacht hat, zwar winzig kleine, aber deutlich sichtbare Gebilde bei relativ schwacher (etwa 1900facher) Vergrößerung naturgetreu zu zeichnen, der weiß, daß eine Wiedergabe der wirklichen Proportionen um so schwieriger ist, je kleiner der Maßstab ist, bei dem er die Zeichnung anfertigt, weil dann schon ganz geringfügige Zeichenfehler die Naturtreue der Zeichnung erheblich beeinträchtigen; denn Bruchteile von Millimetern können da schon ins Gewicht fallen. Deshalb empfiehlt es sich, solche Zeichnungen bei etwas übertriebener Vergrößerung anzufertigen; die Fehler werden dadurch nicht größer, sondern eher kleiner.)

Die ganze Beweisführung BRIDGES' und anderer Mitarbeiter MORGANS, die auf einer so frappanten Übereinstimmung zwischen dem Ausfall des Kreuzungsversuchs und dem cytologischen Befund beruht, kann man — nach Einsichtnahme in die einschlägige Literatur — nur dann für nicht stichhaltig erklären, wenn man mit STIEVE die bona fides BRIDGES' bezweifelt. (Vgl. STIEVE, l. c. S. 565: . . . „Bezeichnend für seine [nämlich BRIDGES'; B.] ganze Arbeitsweise ist aber, daß er in diesem Fall [nämlich bei den Haplo-IV-Tieren; B.] als Beweis für die Nichttrennung nur Bilder bringt, in dem nur eines der fraglichen Chromosomen vorhanden ist, im Fall der Geschlechtschromosomen [bei der Untersuchung der XXY-Weibchen und XXYY-Weibchen] nur solche, in denen ein oder zwei Chromosomen zuviel da sind.“ Vgl. auch den oben zitierten Passus.)

Eine so schwerwiegende Beschuldigung muß aber um so weniger motiviert erscheinen, als es gar nicht so schwerfällt, sich aus eigener Anschauung über das tatsächliche Ausmaß der in Betracht kommenden Fehlerquellen zu orientieren.

Noch radikaler als STIEVES Kritik ist die¹⁾, welche JEFFREY & HICKS kürzlich an den Angaben MORGANS und seiner Mitarbeiter üben. JEFFREY & HICKS kommen auf

1) Die von DEMBOWSKI — ohne jedwede Prüfung ihrer tatsächlichen Fundierung — mit Genugtuung registriert wird; was nach dem Tenor, in dem D.s Polemik gehalten ist, nicht wunder nehmen kann.

Grund einer Untersuchung der Spermatogenese von *Drosophila melanogaster* zu dem Resultat: „the highly important meiotic phenomena in *Drosophila* are entirely abnormal and aberrant. These abnormalities may be catalogued as follows: Polyploidy or unexpected numerous chromosomes, lagging of chromosomes, absence of an equatorial plate and finally the elimination of many of the chromosomes in the later anaphase into the protoplasm of the cell“ (1925a, S. 422/423). Aus diesen Beobachtungen ziehen JEFFREY & HICKS den Schluß, daß *Drosophila* ein Komplexbastard vom *Drosera*-Typus ist und knüpfen daran naheliegende Folgerungen in bezug auf die hochgradige Mutabilität dieses Tieres. Die Angabe MORGANS und seiner Mitarbeiter, daß in den Mitosen der Oo- und Spermatogonien stets acht Chromosomen vorhanden sind, bezeichnen JEFFREY & HICKS kurzerhand als „a theoretical statement“ (l. c. S. 421).

Es fällt nicht schwer, zu zeigen, daß JEFFREY & HICKS einem allzu großen Vertrauen in die Verlässlichkeit der von ihnen (scheinbar ausschließlich) angewandten cytologischen „Universalmethode“ (Fixierung mit Carnoy's Alkohol-Chloroform-Eisessiggemisch und Färbung mit Eisenhämatoxylin) zum Opfer gefallen sind. Die auf Tafel II, 4–6 reproduzierten Photographien zeigen zumindest, daß an wohlgeordneten Präparaten eines *Drosophila*-Hodens nur im Zentrum der Spindel ein Chromosomengröppchen sichtbar ist, welches allerdings nur selten gut analysierbar ist, dann aber ganz deutlich aus drei großen Geminis und einem kleinen Mikrosomenpaar zusammengesetzt erscheint. Ich kann weiterhin versichern, daß die Anaphase durchaus normal verläuft. Die färbbaren Klümpchen, die JEFFREY & HICKS für Chromosomen gehalten haben, sind zum Teil Nukleolenreste, zum Teil wahrscheinlich die durch die von ihnen angewandte Fixierungsmethode¹⁾ desorganisierten Überbleibsel der Mitochondrien, die auf guten Flemming-Präparaten in dicker Schicht die Spindel umgeben²⁾. Vielleicht handelt es sich auch noch um andersartige Granula; sicher ist jedoch nur das eine, daß es keine Chromosomen sind.

Andere Beweise der Chromosomentheorie der Vererbung

Wir kommen jetzt zu der dritten Gruppe von Beweisen der Chromosomentheorie der Vererbung; es sind das ebenfalls Beweise, die durch eine Kombination von cytologischer Untersuchung und Kreuzungsversuch erbracht wurden; die jedoch teils hinsichtlich ihrer methodischen Durchführung nicht so vorbildlich sind, wie die im Vorangegangenen aufgezählten, teils aber in dem einen oder anderen Punkt noch etwas zu wünschen übrig lassen.

An erster Stelle wären hier alle diejenigen Fälle zu nennen, in denen ein Ausbleiben der Mendelspaltung mit einem Fehlen der Chromosomenkonjugation und damit der Chromosomenreduktion Hand in Hand geht. Zwei derartige Fälle (die bivalenten heterozygoten Moosgametophyten F. v. WETTSTEINS und die diploid-parthenogenetischen Nachkommen heterozygoter *Daphnia*-Weibchen AGARS) sind schon oben (S. 301, 311) erwähnt worden³⁾.

Hier verdienen auch die *Hieracium*-Bastarde OSTENFELDS erwähnt zu werden. Die F₁-Generation mancher Kreuzungen war auffallenderweise nicht uniform, sondern aus verschiedenen Typen zusammengesetzt⁴⁾. Jeder dieser Typen produzierte aber (auf parthenogenetischem Wege) seinesgleichen; die Bastarde „züchteten“ also konstant weiter.

Die cytologische Seite eines weiteren Falles ist auch schon oben (S. 203) geschildert worden: es ist dies das Verhalten der Chromosomen des Bastards *Pygarea anachoreta* × *P. curtula* und seiner F₂- (Rückkreuzungs-) Generation. Es sind hier also nur die wichtigsten genetischen Befunde FEDERLEYS nach-

1) Deren „Leistungsfähigkeit“ ein Vergleich meiner Photographien mit der Abb. 7 von JEFFREY & HICKS ohne weiteres ersichtlich macht.

2) In derselben Weise wurden die Gebilde auch von METZ (1926 b, Fußnote auf S. 9) gedeutet.

3) Auch die Kleinarten von *Erophila* gehören wohl hierher (vgl. ROSEN, LOTSÝ).

4) Was uns hier nicht weiter zu bekümmern braucht; für uns genügt die Feststellung, daß die in Frage kommenden F₁-Individuen Bastardcharakter hatten; vgl. hierzu Kapitel „Artbastarde“ (RENNER) dieses Handbuchs.

zutragen, wobei einige cytologische Daten (der leichteren Verständlichkeit des weiter unten folgenden wegen) rekapituliert seien.

Die Kreuzung *Pygaera curtula* × *P. anachoreta* lieferte eine intermediäre F_1 -Generation, deren Weibchen steril sind. Bei der Samenreifung der F_1 -Männ-

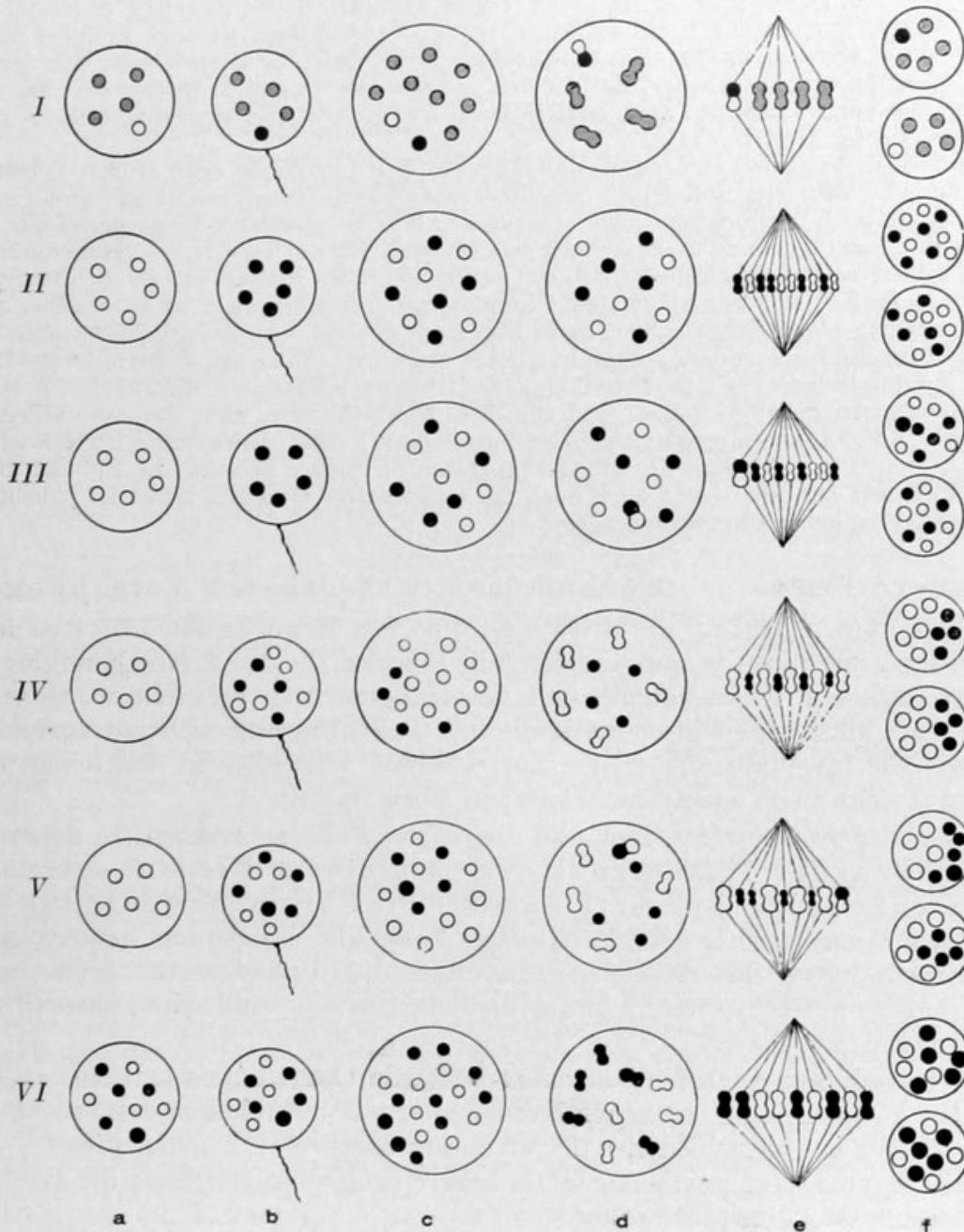


Abb. 255. Schema des Chromosomenformwechsels eines gewöhnlichen Bastards, der *Pygaera*-Bastarde und eines konstant-intermediär züchtenden Bastards.

a Ei, *b* Spermium, *c* Zygote, *d* Kern in Konjugationsphase, *e* Reduktionsteilung, *f* die beiden Sorten von Gonen, die durch die Reduktionsteilung entstehen.

I Typischer Bastard; nur ein Paar homologer Chromosomen ist unterscheidbar dargestellt. *II* *Pygaera-F*₁-Bastard; vollständiges Ausbleiben der Reduktion. *III* *Pygaera-F*₁-Bastard; partielle Reduktion (d. h. Reduktion eines Chromosomenpaares, welches auf den beiden letzten Figuren größer gezeichnet ist, als die andern Chromosomen). *IV* Rückkreuzungs- F_2 -Individuum aus einer $(n-1 + 2n_1)$ -Zygote entstanden ($n-1$ -Gamet: siehe *III* letzte Figur unten). Paarung und Reduktion der Chromosomen des einen Elters, doppelte Spaltung der Chromosomen des andern Elters. *V* Rückkreuzungs- F_2 -Individuum aus einer $n + (n_1 + [n_1-1])$ -Zygote entstanden ($[n_1-1]$ -Gamet: siehe *III* letzte Figur oben). Reduktion der Chromosomen eines Elters und eines ungleichen Geminus. *VI* Echtes F_2 -Individuum; die homologen Chromosomen jedes Elters konjugieren untereinander und werden reduziert.

chen unterbleibt, wie oben erwähnt, die Chromosomenkonjugation fast vollständig, die Spermatozoen sind also (hinsichtlich ihrer Chromosomenkonstitution) ganz oder fast heterozygot¹⁾. Es ist also verständlich, daß die Rückkreuzung eines solchen F_1 -Männchens mit einem P_1 -Weibchen (gleichgültig ob *anachoreta* oder *curtula*) eine größtenteils uniform intermediäre Nachkommenschaft²⁾ liefert. Da nun in der Spermatogenese dieser Rückkreuzungs- F_2 -Individuen nur die beiden Garnituren des Elters, mit dem das F_1 -Männchen gekreuzt wurde, miteinander konjugieren³⁾, die Garnitur des anderen Elters aber zweimal äqual geteilt wird, so bildet das F_2 -Individuum nur einerlei Gameten, und zwar wieder heterozygote.

So weit die Befunde FEDERLEYS. Man braucht sich jetzt nur vorzustellen, daß erstens auch die F_1 -Weibchen der Kreuzung *anachoreta* \times *curtula* fertil sind und (zweitens) heterozygote Eier liefern und daß drittens in den Konjugationsphasen der (durch Inzucht der F_1 -Generation entstandenen) F_2 -Generation die beiden *curtula*-Garnituren miteinander konjugieren und ebenso die beiden *anachoreta*-Garnituren, so daß viertens die F_2 -Tiere nur heterozygote Gameten produzieren, so hätte man einen Fall von konstant-intermediärem Weiterzüchten eines Bastards konstruiert (Abb. 255 VI).⁴⁾

Solche konstant-züchtende, (also „nicht-mendelnde“) Bastarde, deren Chromosomenbestand — erwartungsgemäß — gleich $2n_1 + 2n_2$ (wobei n_1 und n_2 die Haploidzahlen der P_1 -Generation bedeuten) ist, sind nun in einigen Fällen bereits erzielt worden. Allerdings ist es nur in einem dieser Fälle (*Fragaria*-Bastarde ICHIJIMAS) möglich gewesen, das Vorhandensein von je zwei Garnituren jedes der beiden Stammeltern in dem diploiden Chromosomensatz der Bastarde nachzuweisen; die cytologischen Befunde beschränken sich zumeist auf den Nachweis einer erwartungsgemäß erhöhten Chromosomenzahl. Dabei ist es in diesem Zusammenhang belanglos, ob die Heterozygotie der Gameten des F_1 -Bastards (von der alles weitere abhängt) durch doppelte äquale Spaltung der elterlichen Garnituren oder durch eine Unterdrückung einer Reifungsteilung oder durch eine Verschmelzung der beiden Deszendenten der ersten Reifungsteilung (in der eine asyndetische Reduktion stattgefunden hat) oder endlich dadurch zustande kommt, daß schon der F_1 -Bastard auf irgendeine Weise tetraploid geworden ist (z. B. durch eine unterdrückte erste Zygotenteilung oder sonstwie), somit bereits 2 P_1 - und 2 P_2 -Garnituren führt und vorwiegend oder ausschließlich heterozygote diploide Gameten produziert (*Nicotiana*-Bastarde, *Fragaria*, *Primula kewensis*). Vgl. Abb. 256.

An erster Stelle wäre hier der von CLAUSEN & GOODSPEED 1925 beschriebene Artbastard *Nicotiana tabacum* ($n = 24$) \times *Nicotiana glutinosa* ($n = 12$) zu nennen. Er läßt sich konstant weiterzüchten, und in der ersten Reifungsteilung seiner Pollenmutterzellen sind 36 Gemini nachweisbar, die normal aufgeteilt werden. Die Verdoppelung des Chromosomenbestandes ist also schon im F_1 -Bastard eingetreten.

1) Azygot sind sie höchstens für drei Chromosomen (vgl. Abb. 161g, h).

2) Nur in manchen Rückkreuzungen trat eine Spaltung (1 : 1) auf, die so gut wie sicher auf der Aufteilung eines Paares homologer Chromosomen beruht, deren eines im Spermium des F_1 -Bastards nur einmal vertreten war (also bei der Reduktion dieses Spermiums nicht zweimal äqual gespalten, sondern mit seinem Partner konjugiert war und daher reduziert wurde) (vgl. Abb. 255 V).

3) Vgl. Abb. 255 IV.

4) Man bezeichnet diesen Gedankengang neuerdings gewöhnlich als „WINGES Theorie“. Es ist demgegenüber hervorzuheben, daß FEDERLEY diese Idee lange vor WINGE (1917) geäußert hat (vgl. FEDERLEY 1913).

Auch die von TSCHERMAK & BLEIER bearbeiteten *Aegilops-Triticum*-Bastarde gehören hierher. Die Haploidzahl beider Eltern ist gleich 14,

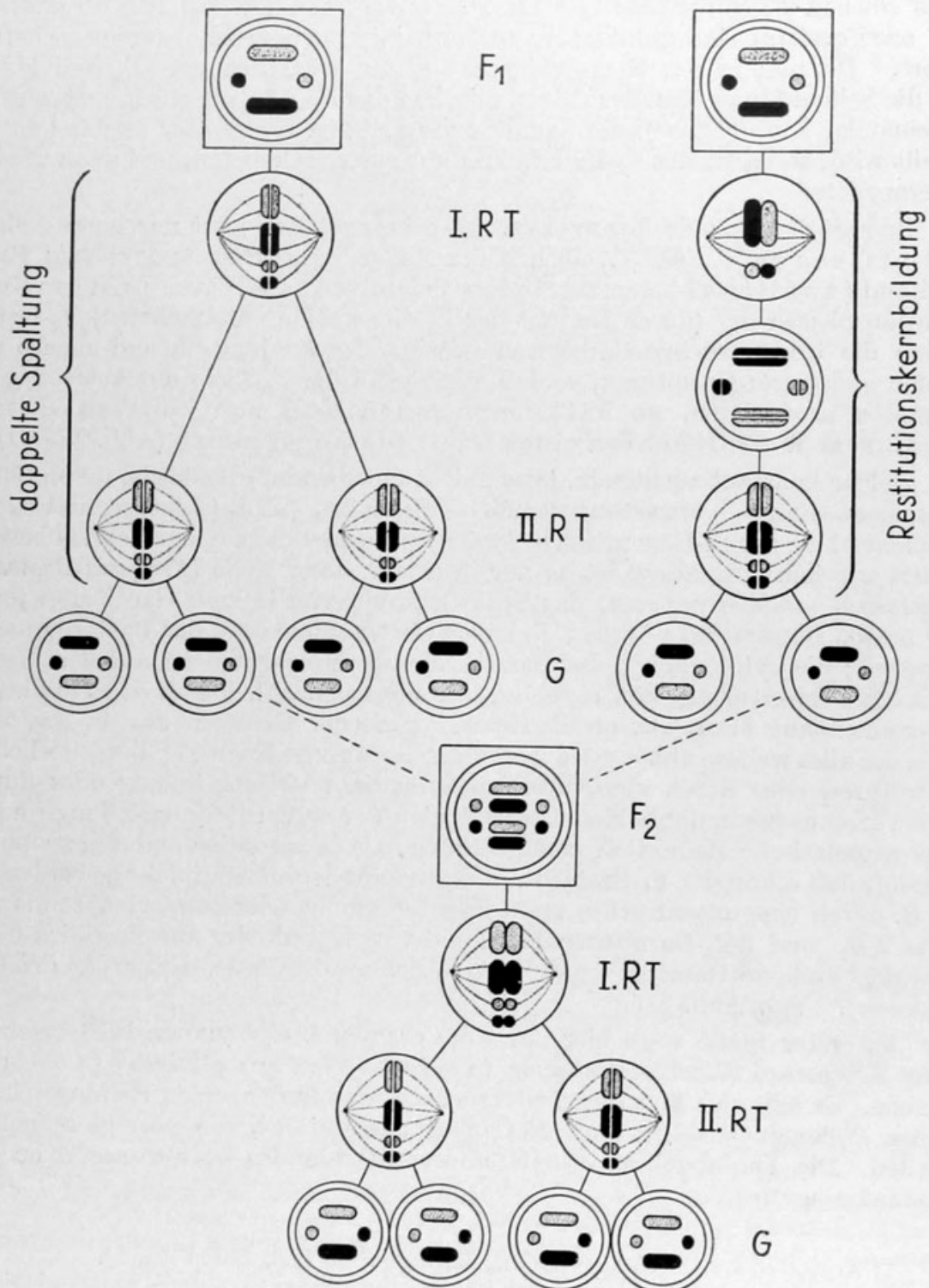


Abb. 256. Schema des Konstantbleibens eines heterozygoten Chromosomenbestandes infolge Ausfalls der Reduktion. Die Individuen sind durch Quadrate, die Gameten durch doppelt konturierte Kreise dargestellt; väterliche Chromosomen schwarz, mütterliche punktiert. Stab- und kugelförmige Chromosomen sind als Träger je eines Allelomorphenpaars zu denken. Links ist der Ausfall der Reduktion infolge doppelter Spaltung (*Pygaera*-Typus), rechts Ausfall infolge Restitutionskernbildung (*Hieracium*, *Brassica*) dargestellt. RT = Reifungsteilung.

Original

während die der (uniform intermediären) F_5 - und F_6 -Generation¹⁾ gleich 28 ist.

Das Vorhandensein von je zwei Garnituren beider Eltern hat ICHIJIMA (1926) bei einem F_1 -Bastard der Kreuzung *Fragaria bracteata* \times *F. Helleri* so gut wie nachgewiesen. Dieser (intermediäre) Bastard²⁾ war von vornherein tetraploid (n_1 und $n_2 = 7$) und in den Reifungsteilungen seiner Pollenmutterzellen traten 7 hantelförmige und 7 fast würfelförmige etwas größere Gemini auf. Offenbar handelt es sich um 7 *bracteata*- und 7 *Helleri*-Gemini; doch sei bemerkt, daß *Ichijima* über die Form der Gemini der Eltern keine genauen Angaben macht. Die Reifungsteilungen des F_1 -Bastards verlaufen zwar oft abnorm, doch scheinen aber auch diploide heterozygote Gameten gebildet zu werden; denn die untersuchten F_2 -Pflanzen waren wieder tetraploid und uniform (übrigens aber heterotisch). Die Pollenreifung der F_2 -Generation ist noch nicht untersucht.

Ferner wären hier noch die *Viola*-Bastarde CLAUSENS (1926) zu erwähnen; CLAUSEN konnte so gut wie beweisen, daß eine zweimalige Spaltung wenigstens einiger univalenter Chromosomen stattfindet; die Nachkommen dieser Bastarde enthielten dementsprechend mehr als $n_1 + n_2$ ³⁾ Chromosomen (diploid = über 40) und spalteten nur in bezug auf einige Merkmale auf, während sie hinsichtlich anderer Merkmale konstant waren; wobei noch zu bemerken ist, daß diese konstanten Merkmale zum Teil durchaus neu (d. h. auch nicht intermediär) waren.

Ein entsprechendes Verhalten der Chromosomen ist auch bei manchen Bastarden, deren Bastardnatur allerdings nur erschlossen ist, nachgewiesen worden; z. B. bei *Rosa Wilsoni* (BLACKBURN & HARRISON 1924, HARRISON & BLACKBURN 1927)⁴⁾.

Ganz komplizierte und atypische Aufspaltungsverhältnisse, sowie (wohl nur scheinbares) Fehlen der Aufspaltung konnten auch in vielen anderen Fällen auf verschiedene Atypien der Chromosomenreduktion mit größerer oder geringerer Wahrscheinlichkeit zurückgeführt werden. So vor allem bei den tri- und tetrasomen *Datura*-Mutanten BLAKESLEES, den trisomen Tabakpflanzen von CLAUSEN & GOODSPEED (1924), den trisomen Tomaten LESLEYS (1926), den trisomen Levkojen FROST & MANNS, den verschiedenen *Oenothera*-Mutanten (GATES 1913, GATES & THOMAS 1914, LUTZ, BOEDIJN 1925, DULFER 1926) und bei den polyploiden Moosbastarden v. WETTSTEINS (die an einer anderen Stelle dieses Handbuchs ausführlich behandelt werden). Auch die Kohl-Rettich-Bastarde KARPECHENKOS wären hier zu nennen; hier sind in der F_2 -Generation die tetraploiden Individuen zwar in der Majorität, außerdem aber kommen auch hexaploide Individuen vor, und schließlich werden auch tetraploide Gameten gebildet⁵⁾. Auch die *Biston*-Bastarde MEISENHEIMERS dürften hierher gehören^{6) 7)}.

Endlich wäre hier auch noch — wenn auch mit gewissem Vorbehalt (vgl. S. 234) — auf den Zusammenhang, der möglicherweise zwischen der Kettenbildung der Chromosomen vieler *Oenothera*-Arten (vgl. Abb. 183) und der „Komplexheterozygotie“⁸⁾ dieser Pflanzen besteht, hingewiesen. So konnte z. B. OEHL-

1) Die früheren Generationen sind cytologisch nicht untersucht worden.

2) Es handelte sich um eine einzige Pflanze; die übrigen F_1 -Individuen waren ebenfalls intermediär, aber diploid.

3) n_1 (*arvensis*) = 17, n_2 (*tricolor*) = 13.

4) Vgl. auch TAHARA & SHIMOTOMAI.

5) Nach KARPECHENKO waren von 179 F_2 -Individuen eines diploid ($2n = 18$), 33 triploid, 140 tetraploid, eines pentaploid und vier hexaploid.

6) Vgl. FEDERLEY 1925.

7) Vgl. ferner HUSKINS und OSAWA.

8) Vgl. Artikel „pflanzliche Artbastarde“ dieses Handbuchs.

KERS (1926) feststellen, daß die Nachkommen der *Oenothera flava* (*suaveolens* × *strigata*) in deren Konjugationsphase vorwiegend Gemini gebildet werden, relativ stark spaltet, während bei der Nachkommenschaft von *Oe. albata* nur geringe Spaltung eintritt und dementsprechend auch in den Diakinesestadien der Pollenmutterzellen dieser Form vorwiegend Ketten auftreten.

Auf ganz anderer Grundlage beruht ein sehr schöner Beweis der Chromosomentheorie der Vererbung, den kürzlich M. NAWASCHIN (1927a) erbracht hat. NAWASCHIN hat unter der F_2 -Generation eines Bastards¹⁾ zwischen *Crepis alpina* ♂ × *Cr. tectorum* ♀ eine Pflanze²⁾ gefunden, die sowohl ihrem Chromosomenbestand wie auch ihrem Habitus nach als reine *Crepis alpina* anzusprechen war (Abb. 257). Da nun nach NAWASCHIN anzunehmen³⁾ ist, daß das Cytoplasma dieser Pflanze in gerader Linie von der Mutter des Bastards (*Cr. tectorum*) abstammt, der Kern aber von dem Vater⁴⁾, so bezeichnet NAWASCHIN diesen Fall als echte Merogonie. Es handelt sich natürlich nicht um Merogonie, sondern um ein Herausmendeln einer homozygoten Stammform, dessen Chancen hier natürlich recht groß sind, da ja die Chromosomenzahlen der P_1 -Pflanzen so klein ($n_1 = 3$, $n_2 = 4$) sind.

Ein Eingehen auf die weiteren Spekulationen, die NAWASCHIN an seine Befunde knüpft, erübrigt sich, da sie angesichts des geringen Zahlenmaterials (in Summa: 1 F_1 -Individuum und 3 F_2 -Individuen) kaum gerechtfertigt erscheinen.

Die Chromosomentheorie der Vererbung kann somit als bewiesen gelten; die Beweise sind so mannigfacher Art, sowohl was die Methode, wie auch was das Material anbelangt, daß sie wohl als stichhaltig angesehen werden dürfen.

Wir wissen also, daß die Erbfaktoren, die den selbständig mendelnden Eigenschaften zugrunde liegen, an bestimmte Chromosomen gebunden sind; wir können also die Chromosomen als die Träger dieser Erbfaktoren ansehen.

Damit ist aber auch die Grenze unseres augenblicklichen Wissens bezeichnet. Wir wissen weder, welcher Art die „Bindung“ zwischen Erbfaktor und Chromosom ist⁵⁾, wir wissen auch nicht, ob in allen Fällen sämtliche Chromosomen der haploiden Garnitur sich voneinander in ihrem Gehalt an Erbfaktoren unterscheiden, wir wissen nichts über die Beziehungen zwischen (normaler) Chromosomenzahl und dem Genbestand (speziell bei nahverwandten Formen, die sich in ihrer Chromosomenzahl unterscheiden) — um nur einige der Fragen zu nennen, die am nächsten liegen mögen. Diese Fragen fallen nur zum Teil in das Ressort

1) Allerdings war dieser Bastard nicht durch künstliche Bestäubung erzielt worden, sondern „als Resultat der Kultur auf engem Raum spontan“ entstanden (vgl. NAWASCHIN, l. c. S. 119).

2) Die eine der beiden anderen F_2 -Pflanzen hatte einen reinen *tectorum*-Chromosomenbestand, die andere enthielt eine *tectorum*- und eine *alpina*-Garnitur.

3) Unter der Voraussetzung, daß das Cytoplasma einer Pflanze nur von dem der Eizelle, aus der sie entstanden ist, „abstammt“.

4) Die eine *alpina*-Garnitur stammt vom wirklichen Vater des F_1 -Bastards, die andere von der *alpina*-Pflanze, mit der der Bastard rückgekreuzt wurde.

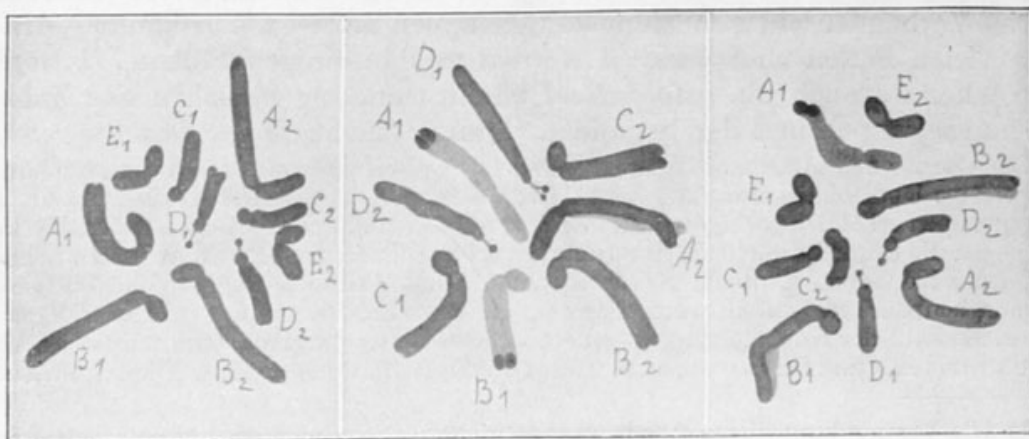
5) Es ist also durchaus unstatthaft, die beiden Termini „Gen“ und „Chromomer“ synonym zu gebrauchen (wie das manche Genetiker tun; ein Usus, der lediglich unberufenen Kritikern der Chromosomentheorie der Vererbung Gelegenheit zu abfälligen Bemerkungen gibt). Es ist ebenso unstatthaft, die Erbsubstanz mit der Nukleinsäure und den Nukleoproteiden zu identifizieren und — vor einer weiteren Vertiefung unseres Wissen vom chemischen Feinbau der Chromosomen — müßig, über den Widerspruch, in dem diese Gleichsetzung zu der notwendigen Annahme einer enormen Mannigfaltigkeit der chemischen Beschaffenheit der Erbfaktoren steht, lange nachzugröbeln.

der Cytologie; zum größeren Teil gehören sie in das der Genetik und Entwicklungsphysiologie, wengleich ein weiterer Fortschritt — wie bisher — nur von einem engen Zusammenarbeiten dieser drei Disziplinen zu erwarten ist.



a

b



c

d

e

Abb. 257. *Crepis tectorum* × *Crepis alpina* (Compositen). Herausmendeln des reinen Phänotypus und Chromosomenbestandes von *C. alpina* bei Rückkreuzung des F_1 -Bastardes mit *C. alpina*.

a Blüten von *C. alpina*. b Blüten des F_2 -Individuums vom *alpina*-Habitus. c—e Diploide Chromosomenbestände von *Crepis alpina* (c), *Crepis tectorum* (d) und des F_2 -Individuums vom *alpina*-Habitus (e); Äquatorialplatten von Kernteilungen der Wurzelmeristemzellen.

a, b natürliche Größe, c—e 2700fach vergrößert. Nach M. NAWASCHIN 1927a

In der Erforschung mancher von diesen Problemen ist die Genetik der Cytologie weit voraus; allerdings nur insofern, als die Deutung der Ergebnisse des Vererbungsexperiments in vielen Fällen zu ganz konkreten Vorstellungen über die cytologischen Grundlagen der beobachteten Erscheinungen geführt hat, die durch den direkten cytologischen Befund noch nicht verifiziert werden konnten, sich aber als Arbeitshypothesen sehr bewährt haben. Dies gilt sowohl für die Deutung der Erscheinungen, die man als deficiency und duplication (s. S. 362, Fußnote 2) bezeichnet hat, wie auch für die so aktuelle Frage nach der Natur des Faktorenaustausches (crossing-over)¹⁾.

Bekanntlich sind alle Bemühungen, eine dem Faktorenausfall (deficiency) entsprechende Verkürzung von Chromosomen nachzuweisen, bis jetzt — soweit es sich um *Drosophila* handelt — erfolglos gewesen (vgl. MORGAN-BRIDGES-STURTEVANT 1925 und MOHR 1923). PAINTER hat jedoch kürzlich (1927) einen von W. H. GATES gefundenen Fall von Faktorenausfall auf das Fehlen eines Stücks eines Chromosoms zurückgeführt.

In der F₁-Generation der Kreuzung normale Maus × Tanzmaus trat unerwarteterweise („Tanzen“ ist ein rezessives Merkmal) ein tanzendes Individuum auf. Die genetische Prüfung dieses Tieres (es war ein Weibchen) zeigte, daß ihm das normale Allelomorph (Symbol: „V“) des „Tanz-Gens“ fehlte und daß es Gameten produzierte, die weder das Tanz-Gen noch dessen normales Allelomorph führten²⁾. Es war also anzunehmen, daß diesem F₁-Weibchen wie auch seinen „vO“-Nachkommen entweder das Chromosom, in dem „V“ gelegen ist, fehlte, oder daß das „V“-führende Stück dieses Chromosoms inaktiviert oder in Wegfall gekommen war. PAINTER hat nun Spermatogonienmitosen wie auch Reifungsteilungen einiger „vO“-Männchen untersucht und festgestellt, daß tatsächlich ein Chromosom (q₁) dieser Tiere kürzer war, als sein homologer Partner, der normale Länge hatte (Abb. 258). Der Verlust des Gens „V“ dürfte also höchstwahrscheinlich darauf beruhen, daß einem der q-Chromosomen das „V“-führende Stück fehlt.

Faktorenaustausch und Chiasmotypie

Faktorenaustausch ist Durchbrechung der Koppelung zwischen zwei oder mehr Erbfaktoren.

Eine der nächstliegenden Folgerungen, die aus der Chromosomentheorie der Vererbung abgeleitet werden kann³⁾, ist die Annahme, daß die in einem Chromosom lokalisierten Erbfaktoren nicht selbständig mendeln, sondern „gekoppelt“ vererbt werden (Abb. 259). Daraus folgt weiter, daß die Zahl der Koppelungsgruppen, die laut Definition selbständig mendeln, gleich n sein muß.

Das Vorhandensein von Koppelungsgruppen ist — wie bekannt — in der Tat in vielen Fällen nachgewiesen worden und in einigen Fällen (*Drosophila*-Spezies) konnte auch die geforderte Übereinstimmung zwischen der Zahl der Koppelungsgruppen und der haploiden Chromosomenzahl festgestellt werden⁴⁾.

Die Gegner des „Chromosomenmendelismus“ weisen gern auf den Umstand hin, daß eine derartige Übereinstimmung nur sehr selten nachweisbar ist; meist ist die Zahl der Koppelungsgruppen erheblich geringer als n. Es liegt auf der Hand, daß dieser Umstand in keiner Weise gegen die Chromosomentheorie spricht, es sei denn, daß bei den Organismen, bei denen die Zahl der Koppelungsgruppen kleiner als die haploide Chromosomenzahl ist, ebenso viele Allelomorphenpaare festgestellt worden wären, wie etwa bei *Drosophila*. Etwas anderes wäre es, wenn die Zahl der Koppelungsgruppen größer wäre als n; dies ist bekanntlich bei *Lathyrus* von PUNNET (1925) und bei *Pisum* von KAPPERT (1925) festgestellt worden. Die Chromosomen-

1) Die Verwendung dieses Ausdrucks ist nicht rätlich; nicht so sehr deshalb, weil er ein überflüssiges Fremdwort ist, sondern weil er zweideutig ist: mit „crossing-over“ wird in der englisch-amerikanischen Literatur sowohl der Faktorenaustausch (also die Durchbrechung der strikten Koppelung mehrerer Gene) wie auch der gegenseitige Austausch von Stücken homologer Chromosomen bezeichnet.

2) Daher die Erbformel der tanzenden Ausnahmstiere: „vO“; die der heterozygoten Geschwister des „vO“-Weibchens: vV; die der Tanzmaus „vv“.

3) Natürlich hat diese Folgerung zur Voraussetzung, daß man entweder an die morphogenetische Kontinuität der Chromosomen glaubt oder aber annimmt, daß die „Komponenten“ jedes Chromosoms in jeder Prophase immer wieder zu diesem Chromosom zusammentreten.

4) Vgl. hierzu HERZBERG-FRÄNKEL.

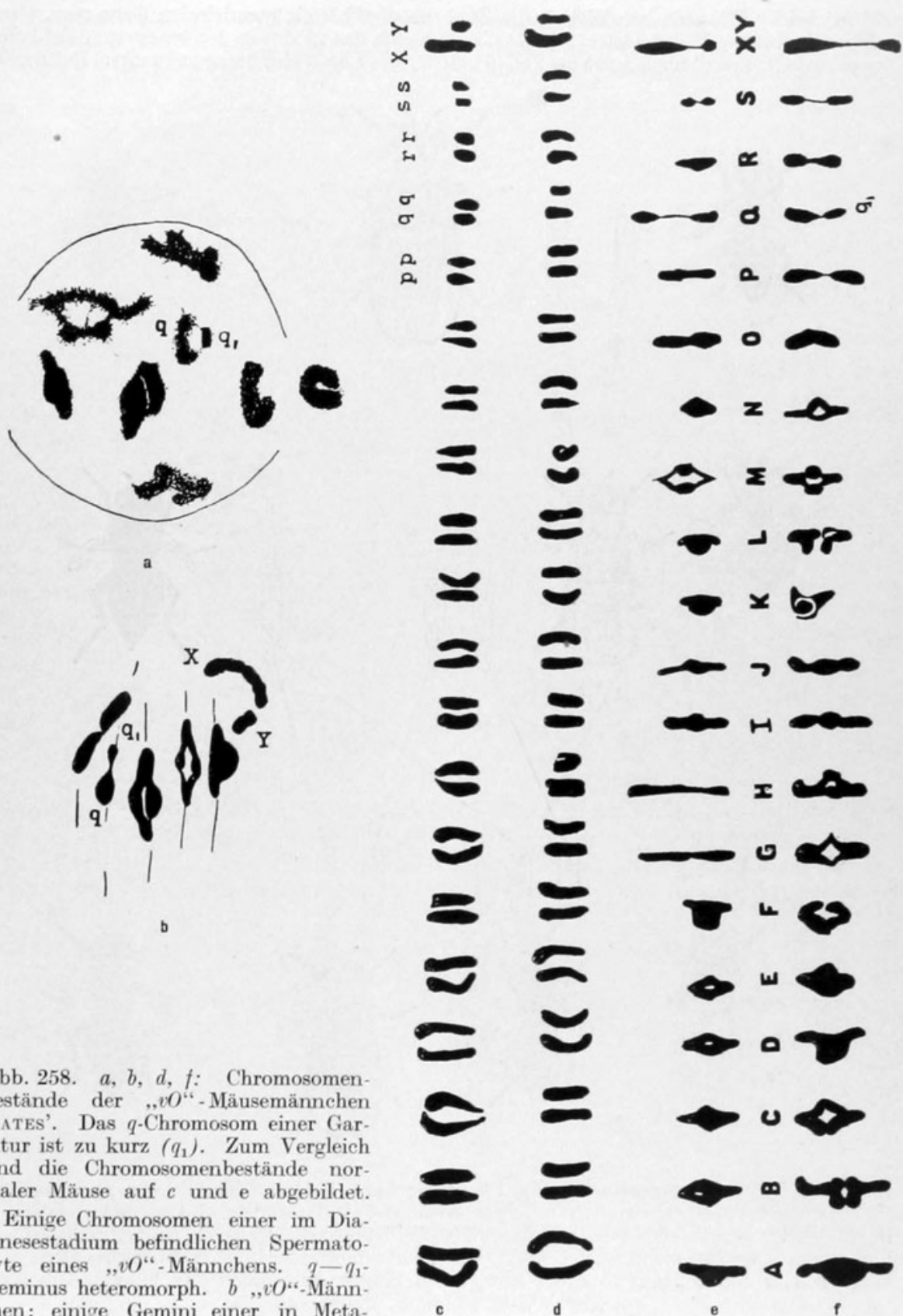


Abb. 258. *a, b, d, f*: Chromosomenbestände der „*vO*“-Mäusemännchen GATES'. Das *q*-Chromosom einer Garnitur ist zu kurz (*q*₁). Zum Vergleich sind die Chromosomenbestände normaler Mäuse auf *c* und *e* abgebildet. *a* Einige Chromosomen einer im Diakinesestadium befindlichen Spermatocyte eines „*vO*“-Männchens. *q*—*q*₁-Geminus heteromorph. *b* „*vO*“-Männchen; einige Geminus einer in Metaphase der ersten Reifungsteilung befindlichen Spermatocyte; Spindelfasern angedeutet. *c* Diploider Chromosomenbestand einer normalen Maus; aus der Äquatorialplatte einer Spermatogonienmitose herausgezeichnet. *d* Diploider Chromosomenbestand eines „*vO*“-Männchens; aus einer Spermatogonienmitose. *e* Geminus einer normalen Maus; Metaphase der ersten Reifungsteilung. *f* Geminus eines „*vO*“-Männchens; Metaphase der ersten Reifungsteilung.

zahl (n) beider Pflanzen ist gleich 7, die Zahl der unabhängig mendelnden Gene resp. Gengruppen in beiden Fällen gleich 8¹⁾. Doch ist damit das „Prinzip der begrenzten Zahl der Koppelungsgruppen“ noch nicht zu Fall gebracht, wie folgende Überlegung zeigt. Bei *Droso-*

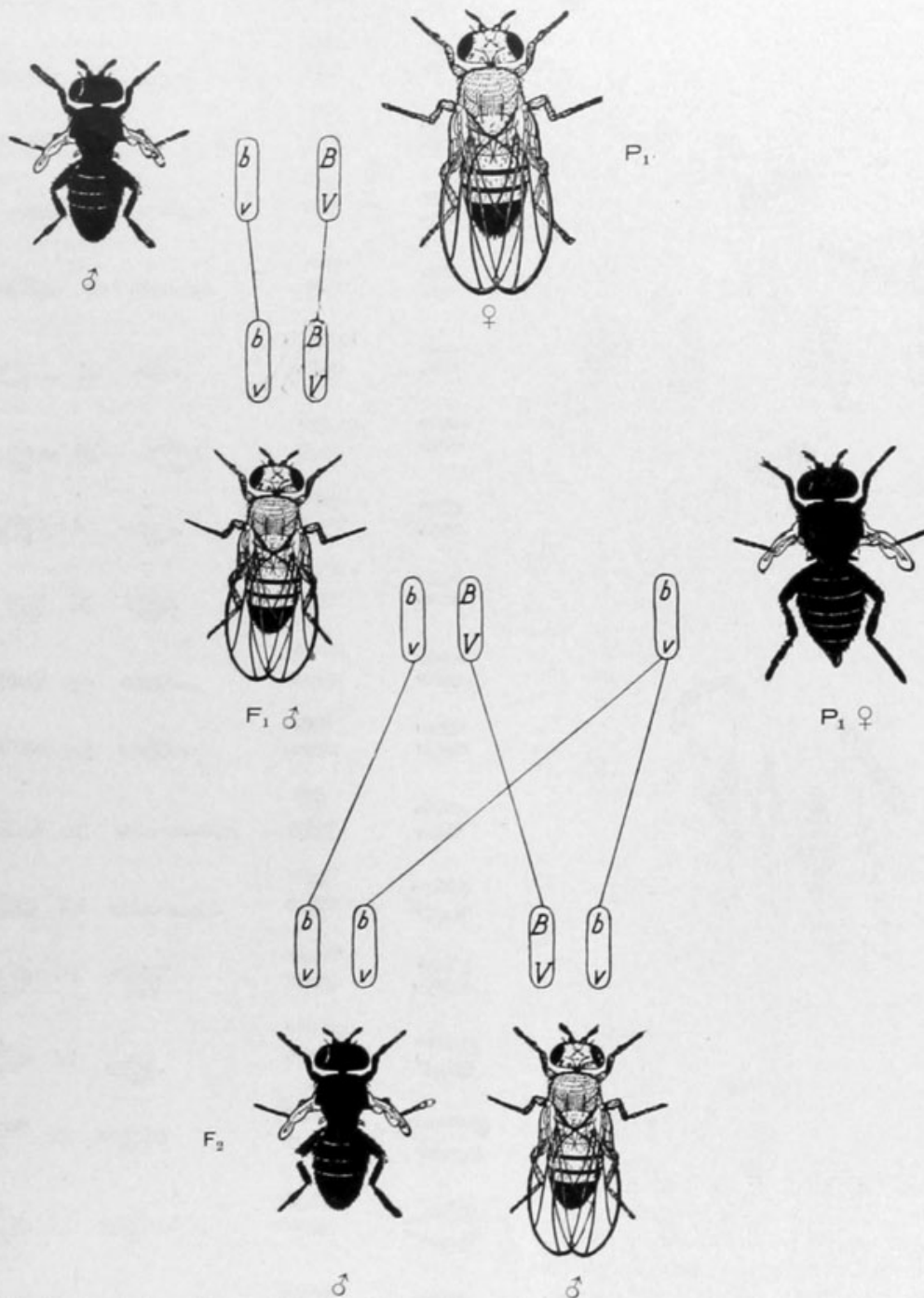


Abb. 259. *Drosophila melanogaster*. Faktorenkoppelung. Erbgang der Allelomorphenpaare Bb („ b “ schwarze Körperfarbe, „ B “ Körperfarbe der Wildform) und Vv („ v “ = stummelflügelig, „ V “ = normalflügelig, vgl. Abb. 218) bei Rückkreuzung eines $BbVv$ F₁-Männchens mit einem $bbvv$ -Weibchen. F₂ besteht zur Hälfte aus $bbvv$ und $BbVv$ -Individuen. Die Gene B , b , V und v liegen in einem der beiden langen Autosomen (Nr. II, vgl. Abb. 236).

Nach MORGAN aus MORGAN-NACHTSHEIM

phila sind bekanntlich sehr verschiedene Intensitätsgrade der Koppelung gefunden worden; das heißt mit anderen Worten, die Austauschprozentätze bewegen sich zwischen $\infty 0$ und 50.

1) Bei *Pisum* sind neuerdings noch mehr unabhängig mendelnde Merkmale gefunden worden (vgl. RASMUSSEN 1927, SVERDRUP 1927, WELLENSIEK 1927; Cytologisches bei STRASBURGER 1911 und WINGE 1919).

50% Austausch kommt aber im Effekt freier Kombination gleich und 40 bis 50% kann, wenn das Zahlenmaterial nicht sehr groß ist, freie Kombination vortäuschen. Es ist also — wie sowohl KAPPERT wie auch PUNNETT bemerken — durchaus möglich, daß sich bei weiterer

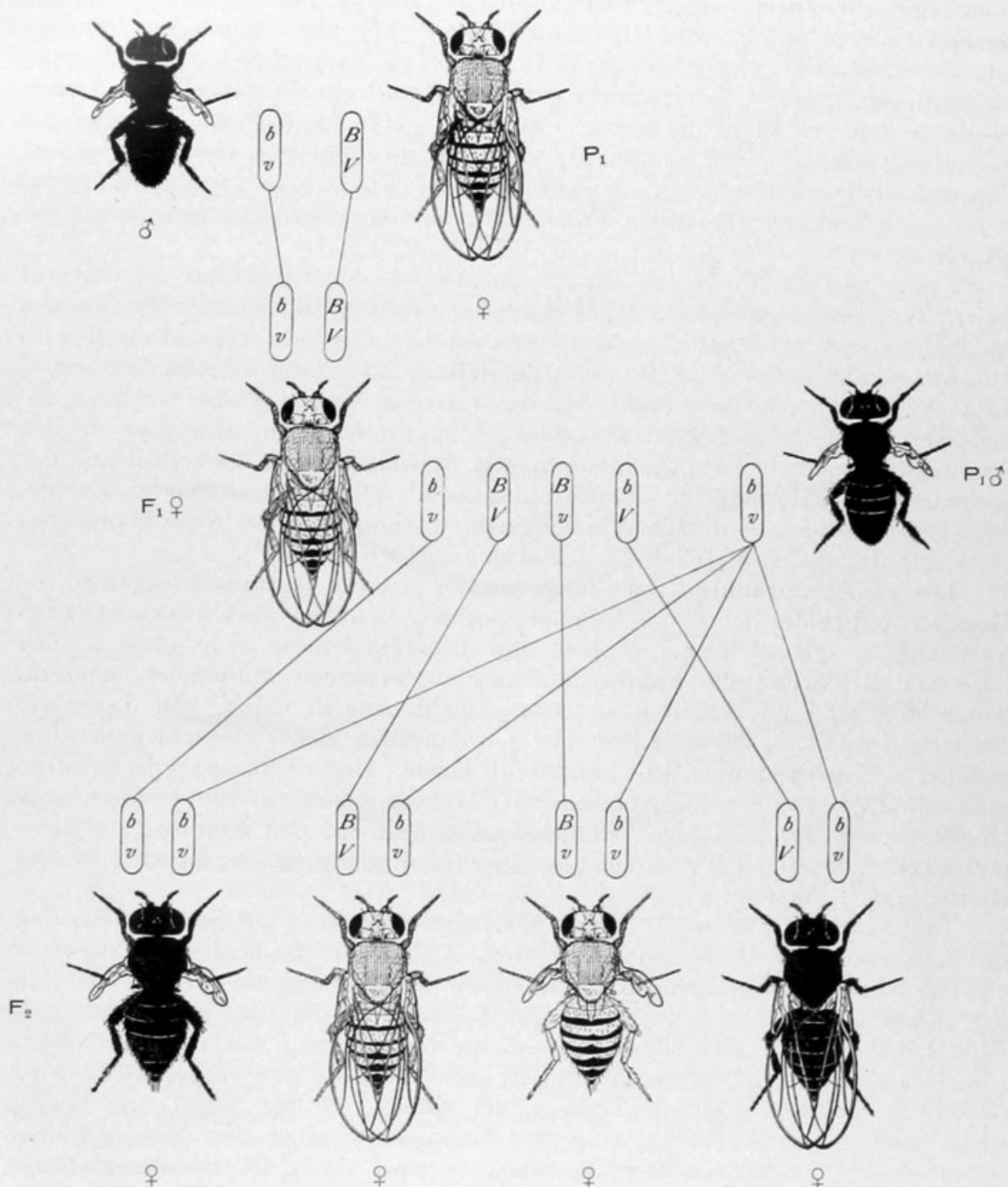


Abb. 260. *Drosophila melanogaster*. Faktorenaustausch. Erbgang der Allelomorphenpaare Bb und Vv (vgl. Abb. 259) bei Rückkreuzung des F_1 -Weibchens ($Bb Vv$) mit einem $bbvv$ -Männchen. F_2 besteht aus 41,5% $bbvv$ -Individuen, aus 41,5% $Bb Vv$, aus 8,5% $Bbvv$ und aus 8,5% $bbVv$ -Individuen: „17% Austausch“.

Nach MORGAN aus MORGAN-NACHTSHEIM

Untersuchung der Koppelungsverhältnisse der in Frage kommenden Gene von *Pisum* und *Lathyrus* herausstellen wird, daß die überzähligen „Koppelungsgruppen“ doch mit einer anderen Gruppe gekoppelt sind, wenn auch nur sehr lose, d. h. mit hohem Austauschprozent-satz. Vgl. auch BRIDGES 1914.

Die Koppelung ist aber bekanntlich nicht immer absolut; nicht immer bleibt die von den beiden Eltern stammende Koppelungsgruppe bei der Aufspaltung

in der F_2 -Generation intakt, oder anders ausgedrückt: es sind nicht immer alle Individuen der F_2 -Generation homo- resp. heterozygot in bezug auf sämtliche Gene der allelomorphen Koppelungsgruppen, sondern manche erweisen sich als homozygot für gewisse Gene einer Koppelungsgruppe, heterozygot für andere derselben Koppelungsgruppe. In diesen Fällen enthält also ein gewisser Prozentsatz der Keimzellen des F_1 -Bastards Gene, die zu zwei allelomorphen Koppelungsgruppen gehören, oder anders gesagt, es muß ein Austausch von Genen zwischen den beiden Koppelungsgruppen stattgefunden haben. Ist aber die Koppelung darauf zurückzuführen, daß die gekoppelten Gene in einem Chromosom lokalisiert sind, dann muß dem Faktorenaustausch ein Austausch von korrespondierenden Stücken zweier homologer Chromosomen¹⁾ zugrunde liegen²⁾.

Es ist nun die Frage, ob ein solcher Austausch nachweisbar ist und auf welche Weise er sich abspielt. Da MORGAN bekanntlich seine Theorie der linearen Anordnung der Gene auf der genetischen Analyse des Faktorenaustausches im Zusammenhang mit einer bestimmten Vorstellung über die Art dieses Austauschvorgangs aufbaut, so beschränkt sich das Interesse an der Frage, welche cytologischen Vorgänge dem Faktorenaustausch zugrunde liegen, nicht nur auf das Austauschphänomen an sich, sondern gilt darüber hinaus dem Problem der (genetischen) Intimstruktur der Chromosomen. Obschon — das muß schon jetzt gesagt werden — die Theorie der linearen Anordnung der Gene keineswegs etwa mit der Annahme einer Chiasmotypie steht und fällt³⁾.

Die soeben erwähnte Vorstellung von der Art des Austauschvorgangs, die MORGAN und seiner Schule als Arbeitshypothese dient, ist die Chiasmotypiehypothese. Es sei hervorgehoben, daß diese Hypothese nicht etwa ad hoc (also zur Erklärung des Faktorenaustausches) ersonnen worden ist, sondern, bevor MORGAN seine Arbeiten an *Drosophila* in Angriff nahm, von JANSSENS auf Grund rein cytologischer Befunde — wenn auch vielleicht nicht ganz ohne genetische Nebengedanken⁴⁾ — aufgestellt wurde. Unter Chiasmotypie versteht man mit JANSSENS einen Austausch von Chromosomenstücken im Gefolge einer Überkreuzung der homologen Chromosomen während der Konjugationsphase und ihrer gegenseitigen Verklebung an einer (oder mehreren) der Überkreuzungsstellen (vgl. Abb. 261).

Daß in vielen Fällen die beiden Konjugationspartner auf gewissen Stadien der Konjugationsphase umeinander gewickelt sind, wie die beiden Drähte einer elektrischen Leitungsschnur, und daß diese Erscheinung so typisch ist, daß ein Stadium (das Strepsitän) nach ihr benannt worden ist, steht fest (vgl. Abb. 184a); ebenso, daß diese gegenseitige Umwicklung bei manchen Organismen⁵⁾ sicher nicht vorkommt und in andern Fällen nur vorgetäuscht wird (S. 173). Sichtbar wird die Torsion der Gemini in der Regel erst dann, wenn nach erfolgter Konjugation der Verband zwischen den Konjugationspartnern sich zu lockern beginnt. Meistens wird dann bei weiterem Fort-

1) Dieser Austausch wird meist auch als Chiasmotypie bezeichnet; es empfiehlt sich jedoch dafür ein neutraler Terminus, der über die Art und Weise, wie sich der Austausch vollzieht, nichts aussagt; es sei dafür, „Chromosomenstückeaustausch“ vorgeschlagen.

2) Als Vermutung wurde diese Folgerung schon 1904(a) von BOVERI (l. c. S. 118) ausgesprochen.

3) Die genetische Seite des ganzen Problems ist im Kapitel „Faktorenkoppelung und Faktorenaustausch“ dieses Handbuches behandelt; daselbst sind auch die genetischen Stützen der Theorie der linearen Anordnung zu finden. Vgl. aber auch S. 331.

4) Die allerdings wohl nicht dem Faktorenaustausch sensu stricto gegolten haben mögen, sondern mehr allgemeineren Konsequenzen der Chiasmotypie.

5) Z. B. Fliegen.

schreiten dieser Lockerung des Zusammenhalts zwischen den konjugierten Chromosomen ihre gegenseitige Umwicklung vollständig rückgängig gemacht. Doch zeigt es sich gerade dann sehr oft, daß die beiden homologen Chromosomen an bestimmten Stellen (es sind das meist die Enden) relativ fest aneinander haften; so fest, daß in manchen Fällen eine typische Deformation der Gemini während der Anaphase regelmäßig eintritt (vgl. Abb. 137f, g, h und 265). Auch während des Strepsitänstadiums scheint an den Stellen, an denen die beiden Konjugationspartner einander berühren (und die hier oft weit zahlreicher sind, als auf späteren Stadien), eine Art Verklebung der beiden Chromosomen zu erfolgen; allerdings führt hier (im Gegensatz zu den oben erwähnten Anaphasestadien) nur der direkte optische Eindruck zu dieser Annahme.

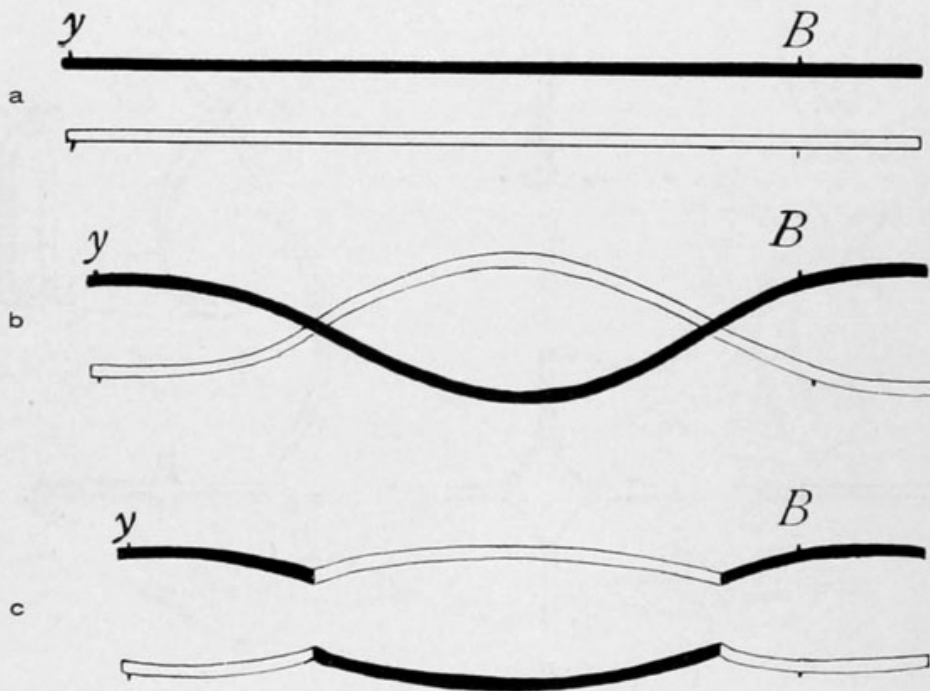


Abb. 261. Schema der totalen Chiasmotypie an zwei Stellen; gleichzeitig Darstellung des „doppelten Faktorenaustausches“ (Faktoren *B* und *y*).

Nach MORGAN aus MORGAN-NACHTSHEIM

Dies sind die einwandfrei feststellbaren Tatsachen¹⁾, an welche die Chiasmotypiehypothese anknüpft. Nach dieser Hypothese soll es nun gelegentlich

1) Gegen die Chiasmotypiehypothese ist vielfach — besonders von HAECKER (cf. EISENTRAUT, HAECKER & EISENTRAUT; P. MEYER 1925) — geltend gemacht worden, daß bei manchen Organismen auch in der Prophase der somatischen Kernteilung eine Torsion der bereits gespaltenen Chromosomen regelmäßig zu beobachten ist, so daß die Spaltheilften in derselben Weise umeinander gewickelt erscheinen, wie die konjugierenden Chromosomen des Strepsitänstadiums (vgl. Abb. 27e, 42a). Da man aber in allen diesen Fällen nicht weiß, ob die (eventuell nur scheinbare) Verklebung der Spaltheilften in den Überkreuzungsstellen ebenso intensiv ist wie die von der Chiasmotypiehypothese angenommene (und ebenfalls nicht erwiesene) Verklebung der Konjugationspartner, so ist dieses Argument nicht stichhaltig; um so weniger, als in manchen Fällen die Enden der konjugierenden Partner in der Anaphase der ersten Reifungsteilung erwiesenermaßen fester aneinander haften (vgl. Abb. 265), als die Enden der Chromosomenspaltheilften in dem entsprechenden Stadium somatischer Kernteilungen.

JANSSENS (1924) hat allerdings den Spieß umgedreht und nimmt an, daß auch in der Prophase somatischer Kernteilungen die oben erwähnte Torsion eine Chiasmotypie zur Folge haben kann; doch halten die von ihm zugunsten dieser Annahme vorgebrachten Argumente der Kritik noch viel weniger stand, als die, welche er zugunsten der „orthodoxen“ Chiasmotypiehypothese anführt.

an den subterminaten Berührungsstellen der beiden homologen Chromosomen zu einer so innigen Vereinigung derselben — bei gleichzeitiger Lockerung ihres

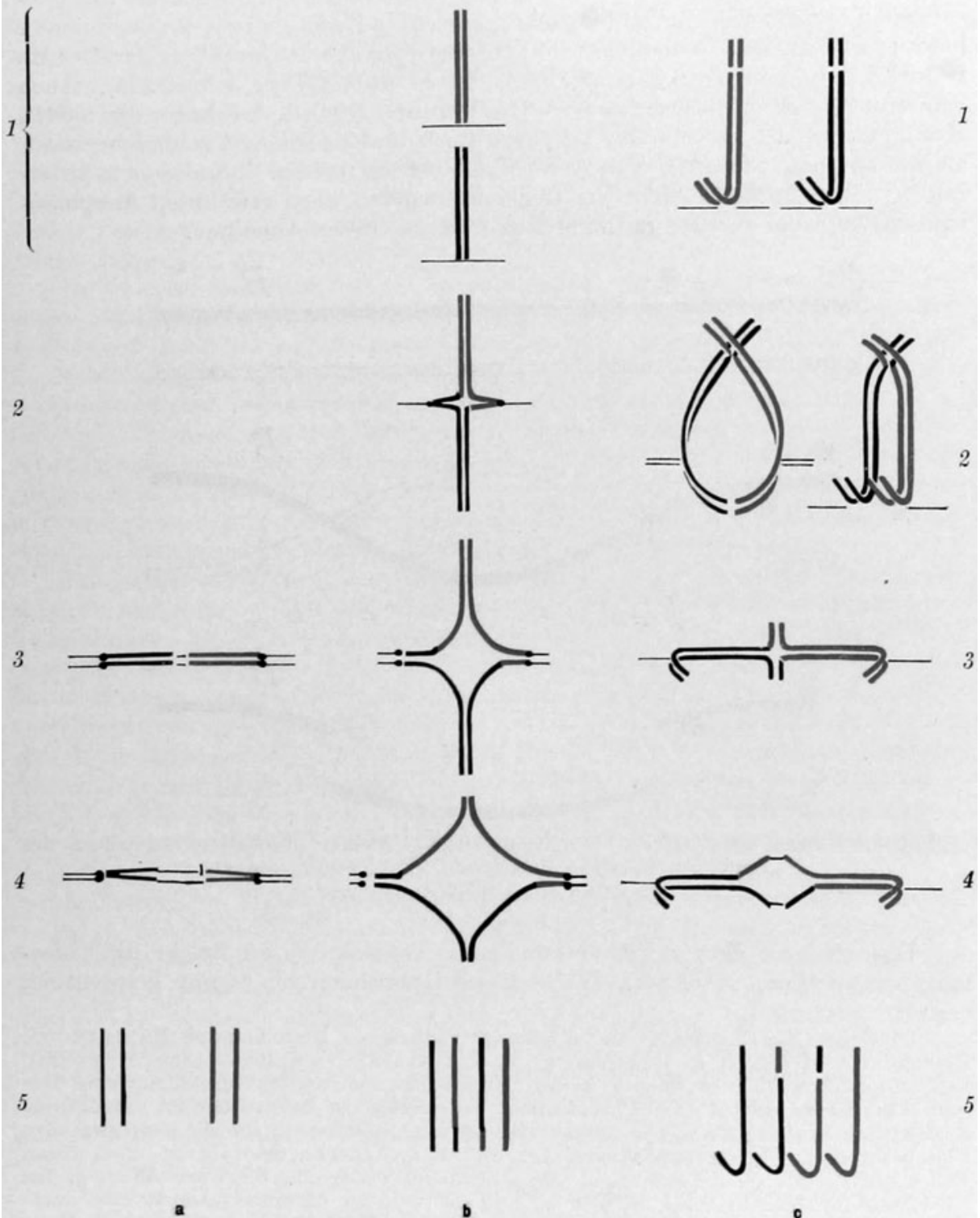


Abb. 262. Schemata verschiedener Fälle von Chiasmotypie. Jede Vertikalreihe stellt einen Fall dar; das eine der beiden homologen Chromosomen blau, das andere rot; schwarz die Spindelfasern, Verschmelzungsstellen und „granules proximaux“. Die Spindelachsen liegen horizontal!

1 Metaphase der somatischen Kernteilung. 2 Gemini in Metaphase der ersten Reifungsteilung. 3, 4 Anaphase der ersten Reifungsteilung. 5 Die vier homologen Chromosomen der vier aus einem Gonotokonten hervorgegangenen Gonen. a Reduktion ohne Chiasmotypie. b Partielle Chiasmotypie einer Kreuztetrad von *Mecostethus* (vgl. Abb. 264 e-i). c Partielle Chiasmotypie einer Schleifen-Kreuztetrad von *Stenobothrus* (vgl. Abb. 266 b).

Nach JANSSENS 1924

Gefüges — kommen, daß bei der endgültigen Trennung der beiden Konjugationspartner — einerlei ob sie erst in der Anaphase der ersten Reifungsteilung vermittelt Zugwirkung oder schon früher (durch eine irgendwie geartete Repulsion) erfolgt — ganze Chromosomenstücke oder Stücke der Spalthälften der Konjugationspartner in der auf den Abb. 261—263 veranschaulichten Weise ausgetauscht werden.

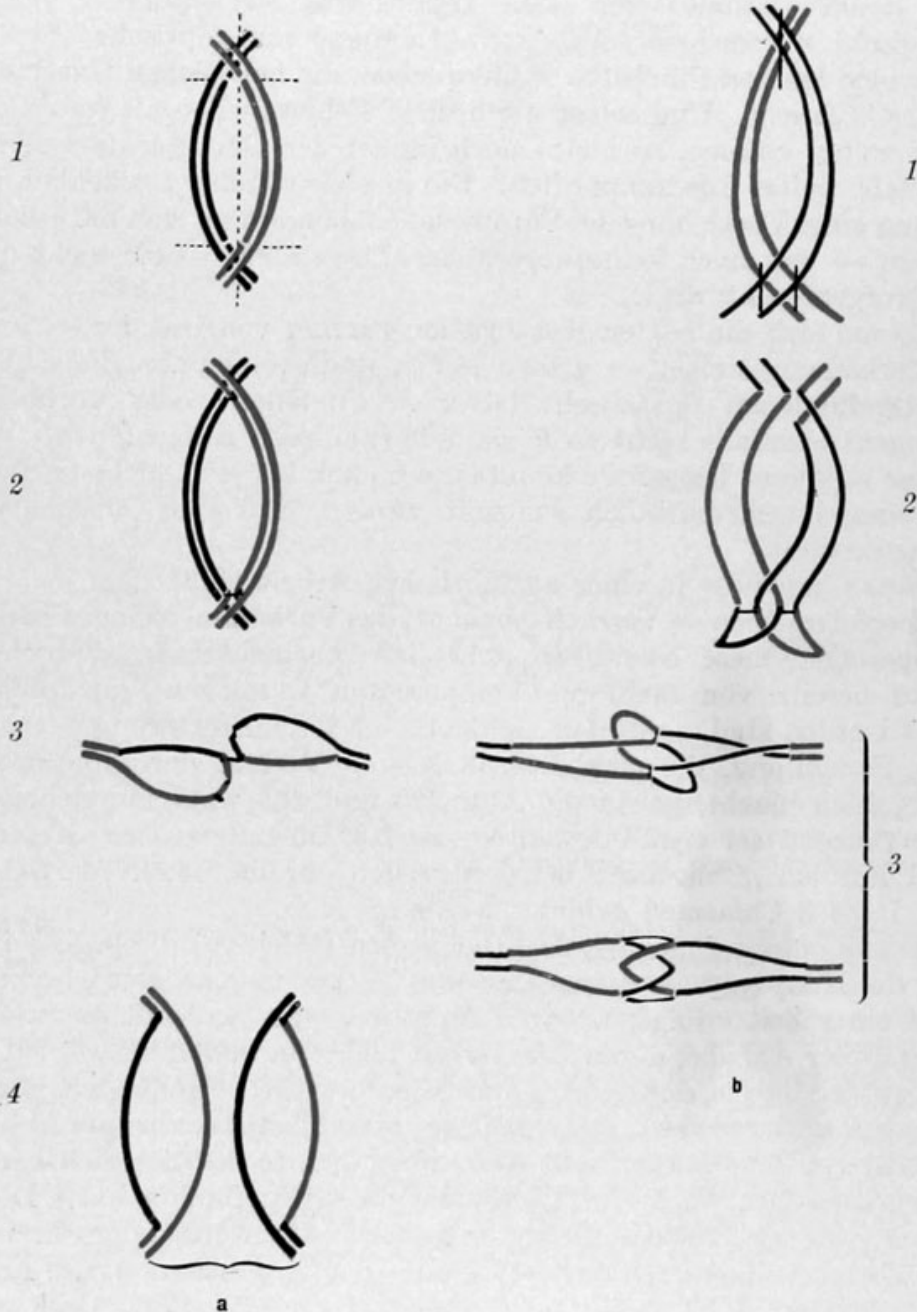


Abb. 263. Schemata verschiedener Fälle von Chiasmotypie. Jede Vertikalreihe stellt einen Fall dar; Farbgebung und Orientierung wie auf Abb. 262.

1 Gemini (Tetraden) im Strepsitänstadium während der Chiasmotypie (Verklebung der Chromosomen). 2 Gemini (Tetraden) nach vollzogenem Austausch. 3 Anaphase der ersten Reifungsteilung. 4 Die homologen Chromosomen der vier Gonen. *a* Partielle doppelte Chiasmotypie einer Ringtetrad von *Stenobothrus*. *b* Totale doppelte Chiasmotypie einer Ringtetrad von *Stenobothrus*; das Schema zeigt, auf welche Weise die (faktisch beobachtete, vgl. Abb. 265 *d, e*) Verkettung der Dyaden zustande gekommen gedacht werden kann.

Der Austausch ganzer Stücke der homologen Chromosomen sei als totale Chiasmotypie (Abb. 261, 263 b), der Austausch von Stücken je einer Spalthälfte jedes Konjugationspartners (vgl. Abb. 262 b, 263 a) als partielle Chiasmotypie bezeichnet¹⁾.

Es liegt auf der Hand, daß der Nachweis eines derartigen Vorgangs zu den schwierigsten Aufgaben gehört, die dem Cytologen gestellt werden können. (Solange wenigstens, als es nicht möglich ist, zwei Sippen miteinander zu kreuzen, deren Chromosomen sich irgendwie strukturell [nicht bloß morphologisch] unterscheiden.) Artefaktbildung und optische Täuschungen sind die beiden hauptsächlichsten Fehlerquellen, die bei solchen Untersuchungen in Betracht kommen. Und selbst wenn diese Fehlerquellen als (praktisch) ausgeschaltet gelten können, so bleibt noch immer der Deutung dessen, was man sieht, ein sehr weiter Spielraum offen. Die in vielen Fällen tatsächlich mögliche Feststellung einer Verklebung der Chromosomen beweist an sich natürlich nichts, selbst wenn — was noch keineswegs außer Frage steht — sie nicht durch ein Artefakt vorgetäuscht wird.

Und wenn sich die beiden Konjugationspartner voneinander — wenigstens an den Verklebungsstellen — gelöst haben, dann sind untrügliche Anzeichen eines stattgefundenen Austauschs (etwa „Nahtstellen“ oder vorübergehende Verbiegungen) ebenfalls nicht so leicht (einwandfrei!) festzustellen.

Infolge all dieser Umstände konnte denn auch bis jetzt nicht nachgewiesen, ja nicht einmal wahrscheinlich gemacht werden, daß eine Chiasmotypie tatsächlich vorkommt.

JANSSENS hat zwar in einer ausführlichen Arbeit (1924) den — seiner Ansicht nach erfolgreichen — Versuch gemacht, das Vorkommen einer Chiasmotypie in der Spermatogenese zweier Heuschrecken nachzuweisen. Obschon seine Argumente bereits von mehreren kompetenten Cytologen²⁾ als unzulänglich bezeichnet worden sind, so dürfen sie doch eine kurze Erörterung beanspruchen. Über die Vorstellung, die sich JANSSENS vom Verlauf der Chiasmotypie bei seinen Objekten macht, geben die Abb. 262 und 263 wohl hinreichenden Aufschluß; ergänzend sei erwähnt, daß — nach JANSSENS — bei *Mecostethus* in der Regel nur ein „Chiasma“, bei den großen Chromosomen von *Stenobothrus* hingegen 1 bis 3 Chiasmen gebildet werden.

JANSSENS betont zunächst, daß (bei seinen Objekten) die gegenseitige Umwicklung der Konjugationspartner und ihre Verklebung an den Überkreuzungsstellen zu einer Zeit erfolgt, wo vom Äquationsspalt noch nichts zu sehen ist. Wenn aus dieser Angabe, deren Richtigkeit nicht bezweifelt zu werden braucht, gefolgert werden dürfte, daß der Äquationsspalt auf den betreffenden Stadien auch wirklich nicht vorhanden ist, dann könnte tatsächlich das abrupte Abbiegen der Chromosomenhälften, das auf den Abb. 264 c, j, k so deutlich sichtbar ist, fast so gut wie beweisen, daß eine Chiasmotypie stattgefunden hat. Doch ist es nach allem, was wir über das Auftreten resp. Sichtbarwerden der Chromosomen-spaltung wissen, vollkommen unstatthaft, aus der Unsichtbarkeit des Äquatorialspalts zu schließen, daß er nicht vorhanden ist (vgl. S. 53, 173). Und wer jemals ein Lepto- oder Amphitänstadium eines Acridiers untersucht hat, der weiß, daß es fast unmöglich ist, sich in dem Chromosomengewirr so gut zurechtzufinden, daß man ein divergentes Aufspalten (wie es die Abb. 141 f und 136 v zeigen)

1) Die partielle Chiasmotypie wird von den amerikanischen Autoren als „crossing-over in the fourstrand stage“ bezeichnet; die genetischen Tatsachen, welche die Annahme dieses Vorgangs nötig machen, sind im Kapitel „Faktorenkoppelung und Faktorenaustausch“ dieses Handbuchs behandelt.

2) E. B. WILSON 1925, J. SEILER 1926 a.

eines Gemini in Abrede stellen kann. Noch mehr: bei *Stenobothrus* (*Chorthippus*), also einem der Objekte JANSSENS, kann man unschwer nachweisen, daß schon der äußerlich völlig einheitliche Pachytängeminus vierteilig ist

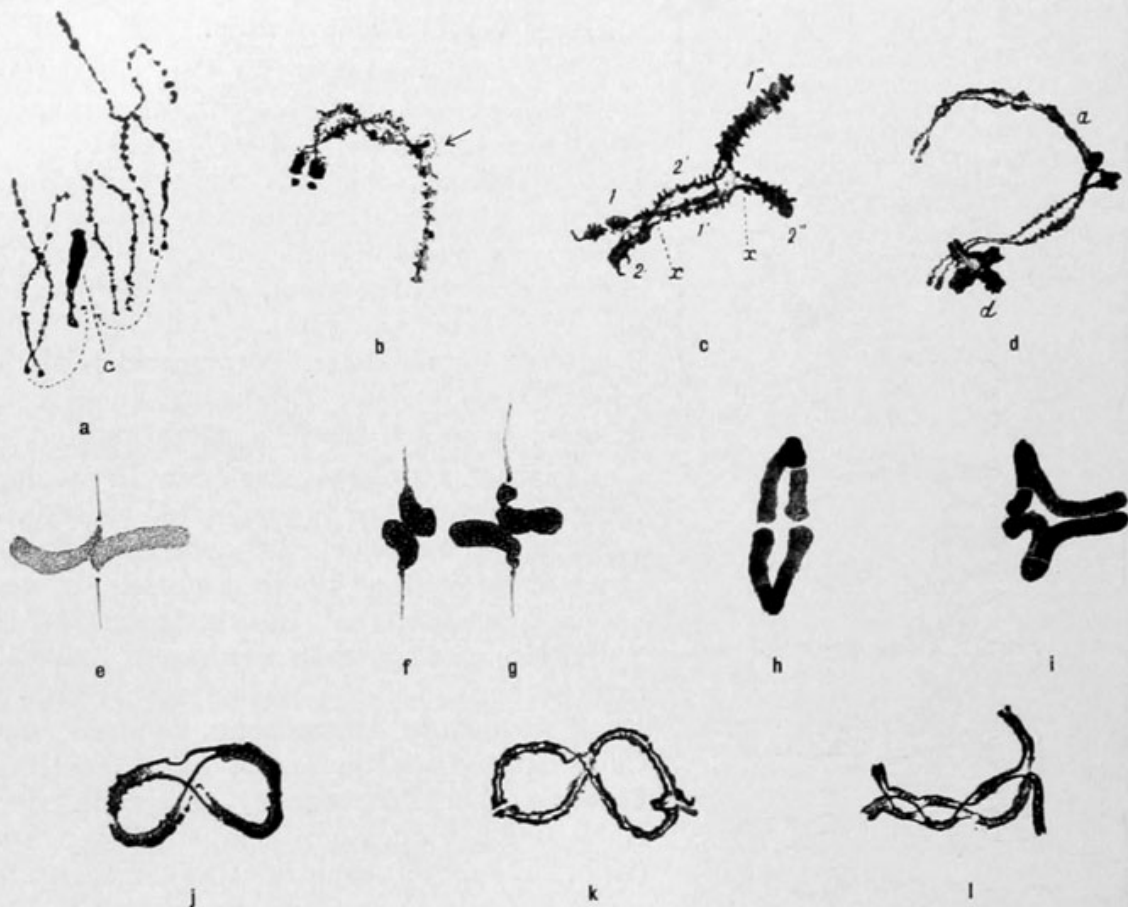


Abb. 264. *Mecostethus grossus* (a—i) und *Stenobothrus parallelus* (j—l) (Heuschrecken). Chromosomen verschiedener Stadien der Konjugationsphase und ersten Reifungsteilung von Spermatozyten, an denen nach JANSSENS eindeutige Anzeichen einer stattgefundenen Chiasmotypie kenntlich sein sollen. NB. Die Abbildungserklärung ist die von JANSSENS gegebene!

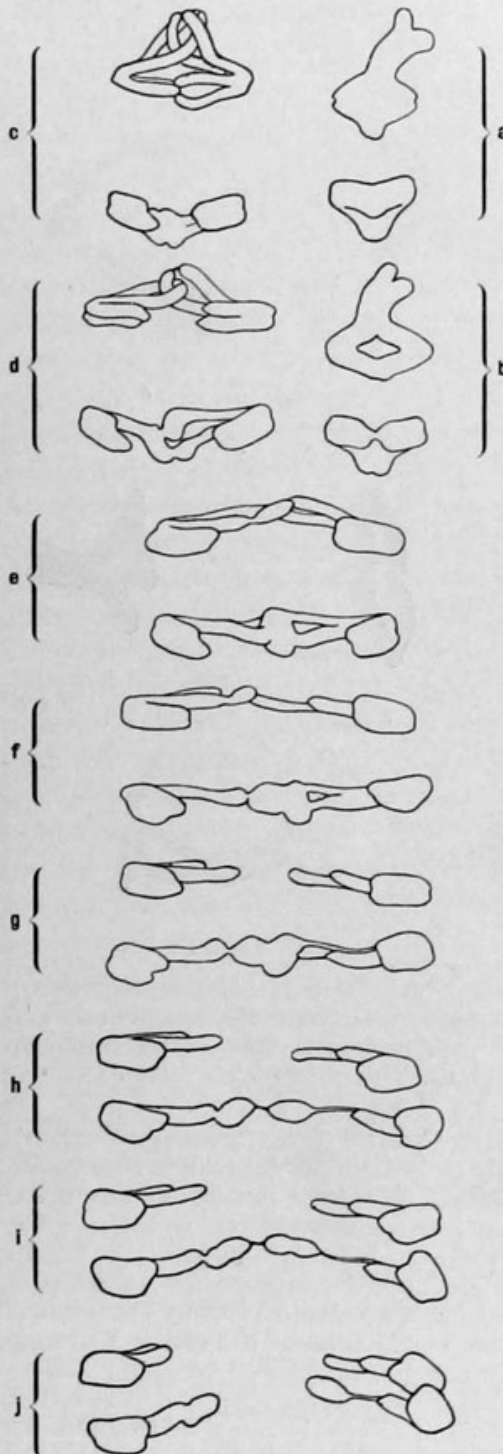
a Zygotänbukettstadium; proximale Enden von drei Geminis (Centrosomenpol unten); Überkreuzungsstellen (Chiasmata). b Proximales Ende eines Geminus im frühen Strepsitänstadium; „granules proximaux“ links; drei Chiasmata. Der Pfeil bezeichnet das dritte Chiasma; der eine Konjugationspartner ist an dieser Stelle abgeschnitten worden. c Geminus im späten Strepsitänstadium; zwei Chiasmata (x); rechts ist die Chiasmotypie bereits vollzogen. d Zwei Tetraden kurz vor der Diakinese. Die Stelle der divergenten Aufspaltung an der großen Tetrade (rechts) wird von JANSSENS als Chiasma gedeutet; granules proximaux an den linken Enden. e—g Kreuztetraden im Stadium der Metaphase der ersten Reifungsteilung; 1 Chiasma; Zugfaser (die an den Granules proximaux inserieren) vertikal. Sekundärer (Äquations-) Spalt unsichtbar. Die Bruchstellen liegen bei e rechts oben und links unten, bei f und g links oben und rechts unten (vgl. Abb. 262b). h, i Kreuztetraden im Stadium der Anaphase der ersten Reifungsteilung; sichtbare Bruchstellen (Chiasmata) auf h rechts oben und links unten, auf i links oben und rechts unten (vgl. Abb. 262b). j—l Doppelringtetrade im frühen Diakinesestadium (j = 1 Chiasma, k = 2 Chiasmata, l = 4 Chiasmata). Verdünnung der Spaltheilften an den Austauschstellen (vgl. Abb. 263 und 266).

Vergrößerung 1900fach. Nach JANSSENS 1924

(Abb. 136 t, u)¹⁾. Und diese Tatsache entzieht natürlich allen Argumenten JANSSENS, die an die oben erwähnte plötzliche Richtungsänderung der Chro-

1) Außerdem gibt Mc CLUNG 1927 an, daß bei *Mecostethus* (dem anderen Objekt JANSSENS) die Konjugationspartner schon vor dem Amphitänstadium (also vor ihrer Paarung) gespalten sind.

mosomenspalthälften anknüpfen, jeden Boden; denn dieses Abbiegen kann ebensogut, wenn nicht plausibler, durch die Annahme eines divergenten Aufspaltens erklärt werden. (Zudem kann es sehr leicht durch eine perspektivische Verkürzung vorgetäuscht werden.)



Die von JANSSENS an den Überkreuzungsstellen beobachteten Einschnürungen der Chromosomenspalthälften (vgl. Abb. 264 j, l, 177 a) können ebenfalls nicht einmal als Indizien eines stattgefundenen Austauschs gelten, da vorläufig nicht mit Sicherheit entschieden werden kann, ob es sich nicht um Artefakte handelt¹⁾. Denn die von JANSSENS abgebildeten Chromosomen sind, wie ich aus eigener Erfahrung annehmen möchte, sicherlich ziemlich geschrumpft.

JANSSENS folgert aus der Lage der „granules proximaux“ (terminale Verdickungen der Chromosomen, die schon im Leptotänstadium sichtbar sind und von JANSSENS als die „prospektiven“ Insertionspunkte der Spindelfasern angesehen werden)²⁾, daß bei den Geminis des Typus der Abb. 264 d, e keine divergente Aufspaltung, sondern eine Chiasmotypie stattgefunden hat. Da das Chiasma (bei *Mecostethus*) meist in der Nähe der granules proximaux gelegen ist (Abb. 262 b, 264 b), so meint JANSSENS „qu'il serait absurde d'admettre que les extrémités distales libres des dyades [= Gemini B.] proviendraient de clivages longitudinaux de chromosomes“ (1924, S. 186). Da man über die Kräfte, welche die Lockerung des Ver-

Abb. 265. *Stenobothrus lineatus*. Aufteilung zweier Doppelringtetraden in der ersten Reifungsteilung einer Spermatocyte, im Leben beobachtet (vgl. hierzu Abb. 137 d—g, Abb. 18 und Tafel I, 4), Spindelachse horizontal. j Etwa 12 Minuten später gezeichnet, als a. An der oberen Tetrade sieht man die Verkettung beider Dyaden (vgl. Abb. 263 b) an der unteren die auf die verklebten Schenkel ausgeübte Zugwirkung (vgl. Abb. 58).

Vergrößerung ca. 900fach. Nach BÉLAŘ 1927

1) Überdies sind ja die drei großen Chromosomen von *Chorthippus* höchstwahrscheinlich Sammelchromosomen (vgl. S. 364) und weisen (wohl aus diesem Grunde) wie ROBERTSON gezeigt hat, eine mediane Einschnürung sehr oft auf. Dasselbe kann man bei sehr vielen haarnadelförmigen Chromosomen (z. B. denen von *Salamandra*, *Allium*, *Vicia*, *Drosophila*) beobachten.

2) Im Gegensatz zu SEILER möchte ich die „granules proximaux“ nicht als reine Artefakte ansehen; bei *Stenobothrus* sind sie nicht nur in manchen Präparaten stets sichtbar, sondern können auch im Leben, allerdings nur in Form von Lücken der Chromosomen-„rinde“, beobachtet werden; sie sind, wie ich glaube, identisch mit den „chromomeres vesicles“ amerikanischer Autoren (WENRICH 1917).

bandes zwischen Konjugationspartnern sowohl wie auch Chromosomenspalthälften bewirken, nichts weiß, so erscheint (mir wenigstens) diese „absurde“ Annahme durchaus statthaft.

Einige andere der von JANSSENS beobachteten Erscheinungen dürfen hingegen eher als Indizien (aber nicht als Beweise) einer stattgefundenen Chiasmotypie angesehen werden. Das gilt sowohl von den einander gegenüberliegenden Einkerbungen, welche die Kreuztetraden von *Mecostethus* gelegentlich aufweisen (Abb. 264e—g), wie von den Querrissen, die an den auseinanderweichenden Konjugationspartnern sichtbar sind (Abb. 264h, i). Wenn es sich hier nicht um zufällige Vorkommnisse, sondern um typische — wenn auch nicht immer deutlich nachweisbare — Erscheinungen handelt, dann würden sie doch sehr für die Richtigkeit der Chiasmotypiehypothese sprechen (vgl. Abb. 262b). Es mag auch erwähnt sein, daß ich bei *Stenobothrus* gelegentlich an den in der Anaphase der ersten Kernteilung auseinanderweichenden Chromosomen subterminale Verjüngungen der Spalthälften beobachtet habe — und zwar nicht nur im Präparat, sondern auch im Leben — die ebenso „übers Kreuz“ angeordnet waren, wie die von JANSSENS beobachteten Querrisse. Ohne Zweifel sind bei *Stenobothrus* diese verdünnten Stellen auf eine Zugwirkung zurückzuführen¹⁾, und ein Vergleich des Schemas 262c mit der Abb. 266 zeigt, wie sehr diese Bilder für die Annahme, daß diese „loci minoris resistantiae“ die Nachwirkung einer Chiasmotypie sind, sprechen.

Als letztes Indizium dieser Art sei schließlich die von JANSSENS beschriebene eigenartige „Verkettung“ der auseinanderweichenden Dyaden, die nach meinen Beobachtungen in der Regel nur bei den drei großen Geminis von *Stenobothrus* vorkommt, genannt²⁾ (vgl. Schema 264b mit Abb. 266c, d). Wenngleich diese Erscheinung bei weitem nicht so suggestiv (für die Chiasmotypiehypothese) wirkt, wie die vorhin erwähnten Kerben und Querrisse, so erscheint doch die von JANSSENS dafür vorgeschlagene Erklärung durchaus plausibel; wenn auch trotz allem weit hergeholt. Solange diese Verkettung nicht anders und besser erklärt werden kann, kann sie ebenfalls zu den Indizien einer stattgefundenen Chiasmotypie gezählt werden.

Außer JANSSENS haben auch einige andere Forscher mehr oder weniger stichhaltige Belege für das Stattfinden einer Chiasmotypie beizubringen versucht. So glaubt CHODAT (1925) bei *Allium ursinum* Chiasmotypie nachgewiesen zu haben. Doch können gegen seine Beobachtungen dieselben Einwände erhoben werden, wie gegen die Angaben JANSSENS. Nach CHODAT soll bei *Allium ursinum* die Chiasmotypie ganz ähnlich verlaufen, wie bei den Kreuztetraden von *Mecostethus*. Auch in der Beweisführung CHODATS spielt, ganz wie bei JANSSENS,

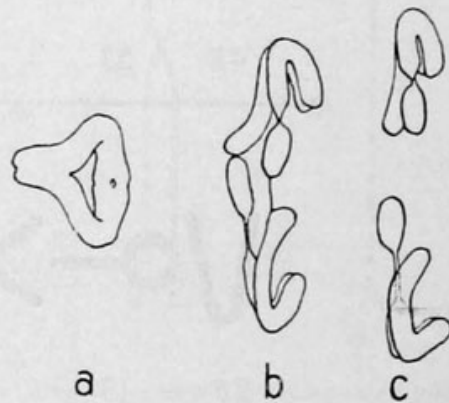


Abb. 266. *Stenobothrus lineatus*. Veränderungen eines der drei großen Gemini (vgl. photographische Tafel I, Abb. 8, 9), während der Anaphase der ersten Reifungsteilung; im Leben verfolgt. Alternative Lage der Schnürstellen zweier Chromosomenhälften (vgl. Abb. 262c).

Vergrößerung ca. 1900fach. Original

1) Vgl. Abb. 265 (unterer Geminus).

2) Wie denn überhaupt gerade diese Chromosomen sehr oft eine „Neigung“ zum Nichttrennen manifestieren und dadurch den Verlauf der Anaphase erheblich (u. zw. einseitig) hemmen können. Ähnliches ist ja auch an anderen Objekten oft beobachtet worden.

die Unsichtbarkeit des Äquationsspalts während des Strepsitänstadiums die Hauptrolle. Was von diesem Argument zu halten ist, wurde schon oben gesagt, und damit erübrigt sich ein weiteres Eingehen auf CHODATS Angaben. Entsprechendes gilt endlich auch für den Versuch BELLINGS (1927 a, d), eine Chiasmotypie bei *Hyazinthus*, wenn auch nicht zu beweisen, so doch wahrscheinlich zu machen.

BELLING & BLAKESLEE (1924 b) betrachten einige der von ihnen bei trisomen *Datura*-Mutanten (vgl. S. 206) beobachteten Konjugationstypen der Chromosomen als Indizien für einen stattgefundenen Austausch von Chromosomenstücken. Nach ihnen ist das Auftreten von dreigliedrigen und eingliedrigen Ringen (vgl. Abb. 267) nur unter der Annahme verständlich, daß ein Austausch von Chromosomenstücken stattgefunden hat. Sie argumentieren

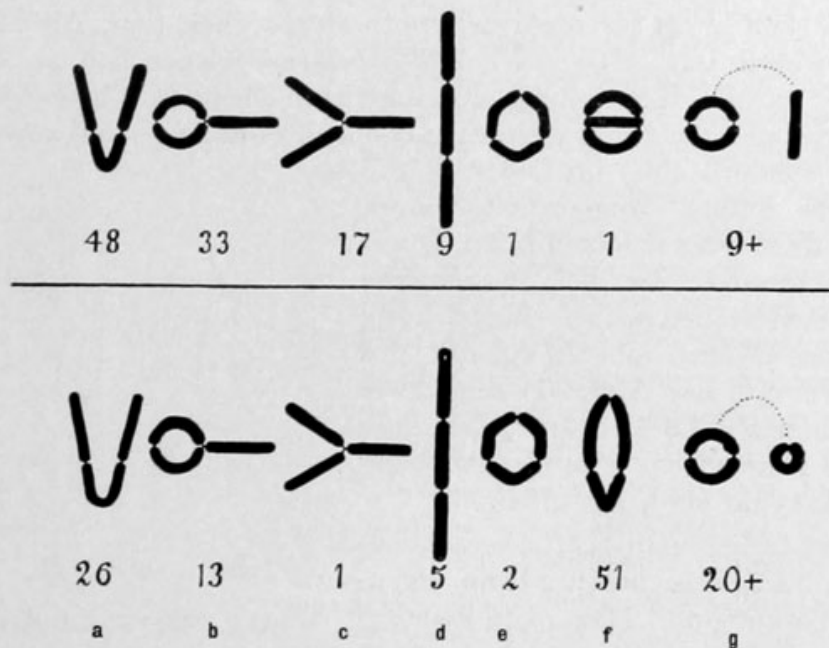


Abb. 267. *Datura stramonium*. Verschiedene Drillingstypen einfach*) trisomer Pflanzen ($2n + 1$). Schematisch. Erste Reihe: Aus sog. primären trisomen Mutanten; die Zahlen geben an, wie oft der betreffende Typus bei der Untersuchung der Pollenmutterzellen von zehn Pflanzen gefunden wurde. Zweite Reihe: aus sog. sekundären trisomen Mutanten (die sich von den primären Formen phänotypisch und genetisch unterscheiden; die Unterschiede werden von BELLING & BLAKESLEE z. T. auf atypische Chiasmotypie zurückgeführt). Die Zahlen geben die Häufigkeit des Auftretens an. Die beiden letzten Drillingstypen (mit den Frequenzzahlen 51 und 20) wurden nur bei Sekundärformen gefunden und ihre Entstehung wird von BELLING & BLAKESLEE mit Hilfe der auf Abb. 268 erläuterten Annahme einer atypischen Chiasmotypie erklärt.

Nach BELLING & BLAKESLEE 1924 b

*) Die Figuren stellen also stets dieselben drei Chromosomen dar.

folgendermaßen: es muß angenommen werden, daß bei der Konjugation (und zwar einerlei ob Parallelkonjugation oder Metasyndese stattfindet) nur gleichartige Enden homologer Chromosomen sich vereinigen; ist dem aber so, dann können drei homologe Chromosomen nur Dreiergruppen vom Typus a b c d (Abb. 267) bilden. Findet aber bei der Keimzellreifung einer Pflanze, bei deren Nachkommen die oben erwähnten drei- und eingliedrigen Ringe auftreten, ein Austausch von Chromosomenstücken der Art, wie ihn Abb. 268 e—f veranschaulicht, statt, dann können auch, wie Abb. 268 c, d zeigt, drei- und eingliedrige Ringe gebildet werden. Es ist ohne weiteres zuzugeben, daß diese Argumentation etwas sehr Bestechendes hat; doch ist sie nur dann als stichhaltig anzusehen, wenn eine artifizielle Verklebung nicht homologer Chromosomenenden nicht in Frage kommt. Die etwas knappe Art und Weise, in der BELLING & BLAKESLEE ihre Befunde bis jetzt mitgeteilt haben¹⁾, läßt eine weitere Beurteilung dieser Fälle nicht zu.

1) Vgl. hierzu BELLING 1927.

Angesichts dieser Sachlage muß man wohl vorläufig die Chiasmotypiehypothese als eine bestenfalls plausible und nicht unbegründete, aber bis jetzt völlig unbewiesene Annahme bezeichnen¹⁾.

Es ist aber bis jetzt nicht möglich gewesen, die Chiasmotypiehypothese durch eine bessere Erklärung zu ersetzen; obschon dies verschiedentlich versucht worden ist²⁾. Einer dieser Versuche erscheint jedoch ernstlich diskutabel. SEILER hat — im Anschluß an Untersuchungen über Sammelchromosomenbildung bei Schmetterlingen — den Chromosomenstückeaustausch durch eine

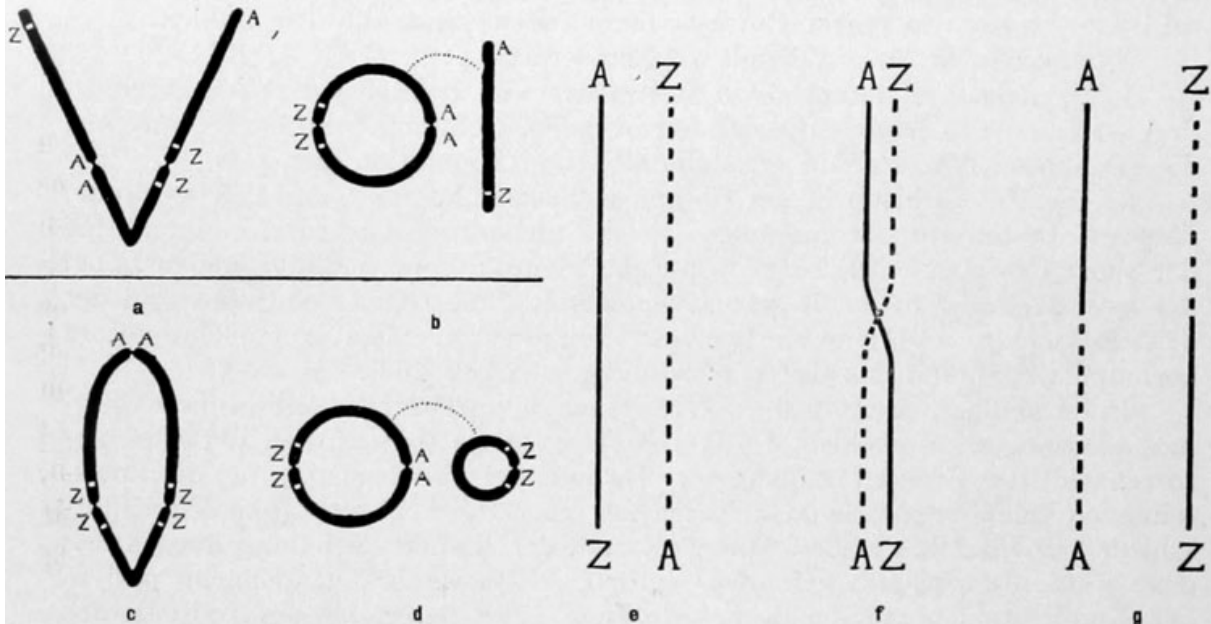


Abb. 268. *Datura stramonium*. Schema der (mutmaßlichen) gegenseitigen Lage der homologen Enden (A resp. Z) der drei Konjugationspartner von vier Drillingstypen, die sich bei den primären (a, b) und sekundären (c, d) einfach trisomen Mutanten finden (vgl. Abb. 267 obere Reihe ganz links und ganz rechts, und untere Reihe letzte und vorletzte Figur rechts). Konstellation b kann aus a entstehen, wenn sich die A- und Z-Enden der beiden geraden Chromosomen von a vereinigen. In entsprechender Weise ist d aus c abzuleiten. Das Z—Z-Chromosom von c und d kann auf folgende Weise entstanden gedacht werden: wenn sich die beiden geraden Chromosomen von a parallel legen und dann eine Chiasmotypie eintritt (e—g), so besteht der Drilling aus einem A—Z-, einem A—A- und einem Z—Z-Chromosom. Wird dieser Drilling in der Reduktionsteilung in ein AA-Chromosom und die Gruppe AZ + ZZ zerlegt und der Gamet, der diese letztere Gruppe enthält, von einem normalen Gameten (n) (darunter ein AZ-Chromosom) befruchtet, so vereinigen sich in den Gonocyten des aus dieser Zygote entstandenen Individuums zwei A—Z-Chromosomen mit dem Z—Z-Chromosom zu einem Drilling c oder zu der Gruppe d.

a—d nach BELLING & BLAKESLEE 1924b, e—g nach MORGAN 1926

Annahme zu erklären versucht, die man — wenn man will — mit PRELL (1923) als Rhegmatypiehypothese bezeichnen kann.

SEILER³⁾ hat bei der Psychide *Solenobia pineti* eine eigentümliche (keineswegs ungeordnete) Variabilität der Chromosomenzahl festgestellt, die er — mit gutem Grunde — auf Sammelchromosomenbildung zurückführt. Er findet in den Reifungsteilungen dieses Schmetterlings (sowohl der Spermio- wie

1) Es mag noch erwähnt werden, daß WILSON (1925, S. 949) mit der Möglichkeit rechnet, daß sich ein mit der Chiasmotypie im Prinzip übereinstimmender Austauschvorgang im Pachytänstadium abspielt. Vgl. ferner WILSON & MORGAN, WINIWARTER 1921.

2) In allerletzter Zeit wieder von BELLING 1927 d; doch bezeichnet BELLING selbst seinen Erklärungsversuch als vorläufig völlig hypothetisch.

3) 1922.

Oogenese) entweder 30 oder 31 oder 32 Gemini, und zwar ist die jeweilige Chromosomenzahl in der Regel in allen Eiern¹⁾ resp. Spermatozyten eines Individuums ein und dieselbe. In den somatischen Kernteilungen (Blastodermmitosen) konnten 61, 62 und 63 Chromosomen gezählt werden, was nicht ganz der Erwartung (der zufolge auch die Zahlen 60 und 64 vorkommen müßten) entspricht. Sehr oft unterscheiden sich die Embryonen eines Geleges (die also von einem Elternpaare abstammen) in ihrer Chromosomenzahl; innerhalb eines Embryos ist die Chromosomenzahl in der Regel konstant, doch kommen gelegentlich Embryonen vor, deren Blastodermmitosen zwei verschiedene Chromosomenzahlen aufweisen; in einem Embryo fanden sich sogar alle drei Zahlen.

SEILER deutet diese Befunde²⁾ folgendermaßen:

1. Die von ihm untersuchten Individuen von *Solenobia pineti* gehören zu drei verschiedenen Rassen, die sich nur in ihrer Chromosomenzahl unterscheiden; die Gesamtheit der Individuen stellt also eine Population dar.

2. Die Unterschiede in der Chromosomenzahl kommen dadurch zustande, daß drei bestimmte Chromosomen (welche nicht eruiert werden konnten) bei der einen Rasse ($n = 30$) zu einem Sammelchromosom vereinigt sind und bei der zweiten Rasse ($n = 32$) getrennt in die Reifungsteilung eintreten; bei der dritten Rasse ($n = 31$) sind hingegen zwei von ihnen zu einem Sammelchromosom verbunden, während das dritte selbständig ist (Abb. 269).

In den Fällen, in denen die Nachkommen eines Pärchens sich in ihrer Chromosomenzahl unterscheiden, ist eine Heterozygotie (hinsichtlich der Chromosomenzahl) der Eltern anzunehmen. Da nun bei Untersuchung der Reifungsteilungen keine entsprechenden Anzeichen einer Heterozygotie (nämlich Unterschiede zwischen den beiden Tochterplatten der Reduktionsteilung hinsichtlich ihrer Chromosomenzahl) gefunden wurden, so ist weiter anzunehmen, daß in der Konjugationsphase der Keimzellreifung eines heterozygoten Individuums die obenerwähnten drei Chromosomen sich in ihrem Koppelungsverhältnis an ihre homologen Partner anpassen. Wenn also z. B. drei zu einem Sammelchromosom vereinigten Chromosomen der mütterlichen Garnitur drei freie Chromosomen der väterlichen Garnitur gegenüberstehen, dann können sich entweder diese letzteren eine Zeitlang ebenfalls zu einem Sammelchromosom vereinigen, oder aber sie veranlassen umgekehrt das Sammelchromosom zu einem vorübergehenden „Aufsplittern“. SEILER glaubt annehmen zu dürfen, daß meistens³⁾ die erste Möglichkeit realisiert ist, daß also (wie er sich zwar formal richtig, aber vielleicht etwas irreführend ausdrückt) Koppelung über Nichtkoppelung dominiert.

1) Hinsichtlich der Eier müßte es eigentlich heißen: die Zahl der Gemini ist in allen Reifungsteilungen der Eier eines Geleges ein und dieselbe. Denn die Eireifung beginnt erst nach der Ablage der Eier.

2) Ganz analoge Verhältnisse hat KUWADA (1919) bei Maisrassen gefunden und hier die Annahme, daß es sich um Sammelchromosomenbildung handelt, auch durch Messungen wahrscheinlich gemacht.

3) Gelegentlich konnte SEILER Ausnahmen von der oben erwähnten Regel, daß die Zahl der Tetraden in allen Reifungsteilungen der Eier eines Geleges ein- und dieselbe ist, konstatieren, die er als Dominanzwechsel deutet. In einem Falle enthielten z. B. sieben von acht untersuchten Äquatorialplatten (resp. Tochterplatten) von Eiern eines Geleges 30 Chromosomen, die achte aber 31; unter der Voraussetzung, daß das Weibchen, von dem dieses Gelege stammte, heterozygot war, kann man annehmen, daß bei den sieben Äquatorialplatten (zu 30 Chromosomen) zwei Chromosomen (A—B und C) sich dem trivalenten Sammelchromosom angeglichen haben, daß also in diesen Fällen Koppelung über freie Kombination „dominiert“, während umgekehrt in der achten Äquatorialplatte das trivalente Sammelchromosom (unter dem Einfluß der A—B- und C-Chromosomen) in ein bivalentes A—B- und ein univalentes C-Chromosom zerfallen ist, also Aufsplittern über Koppelung dominiert.

Falls man diese Deutung als berechtigt ansieht (und das kann man wohl), dann können die von SEILER beobachteten Chromosomenmanöver tatsächlich als eventuelle Grundlagen eines Faktorenaustausches angesehen werden. Man braucht bloß anzunehmen, daß jedes der drei in Frage stehenden Chromosomen Träger eines genetisch faßbaren Allelomorphs ist (Abb. 270—272).

Von einem richtigen Faktorenaustausch dürfte man aber in allen diesen Fällen nicht sprechen, solange man sich die genetische Analyse jeweils auf die Nachkommen eines einzigen homozygoten Pärchens beschränkt denkt. Anders wenn die Untersuchung an einer Population durchgeführt würde, deren einzelne

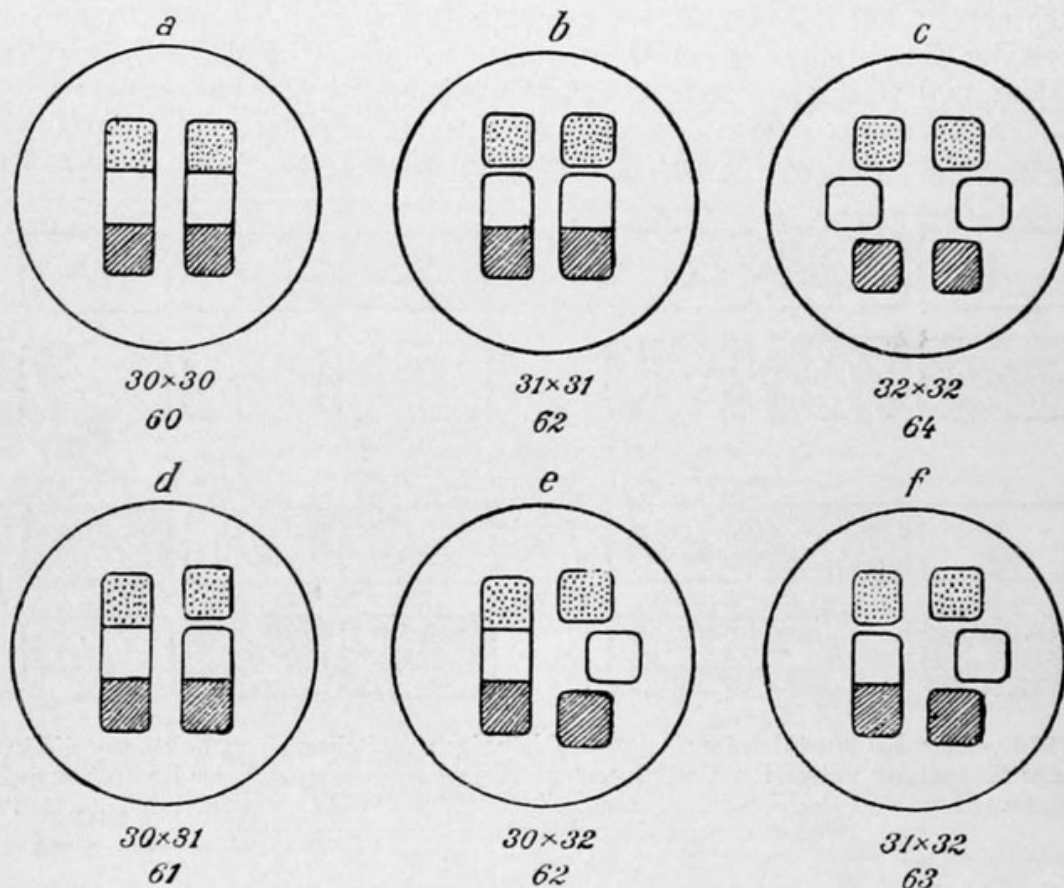


Abb. 269. *Solenobia pineti* (Schmetterling). Interpretation der von SEILER gefundenen verschiedenen Chromosomenzahlen: in jedem Kreis sind die drei Paare von Chromosomen, auf deren Koppelungsverhältnissen die Zahlenvariation beruht, gezeichnet; darunter die Chromosomenzahlen der Gameten, die das betreffende Individuum gebildet haben und die Chromosomenzahl der Zygote. a—c die reinen Rassen, d—f heterozygote Mischformen.

Nach SEILER 1922

Konstituenten (Rassen oder reine Linien) wohl sämtlich in dem Besitz der angenommenen drei Allelomorphenpaare, nicht aber in der Art, wie die drei in Frage stehenden Chromosomen miteinander verbunden sind, übereinstimmen. In diesem Fall würden die beiden Gruppen von je drei Allelomorphen sowohl in verschiedenen Koppelungsverhältnissen auftreten, wie auch völlig frei spalten. Die Parallele zwischen den cytologischen Befunden SEILERS, dem soeben skizzierten hypothetischen Beispiel und der tatsächlich festgestellten Austauschphänomene wird sofort offenbar, wenn man bedenkt, daß nun auch bei *Drosophila* die Austauschwerte oft auf Grund der Analyse zahlreicher F_2 -Generationen berechnet worden sind, andererseits aber durch Selektion Rassen mit sehr verschiedenen Austauschwerten (für ein und dasselbe Gen) aus einer scheinbar

erblich einheitlichen Population isoliert werden konnten. Doch ist hervorzuheben, daß diese Selektionsversuche oft nicht gelingen und daß die P_1 -Tiere der oben erwähnten F_2 -Generationen in der Regel ein und denselben Genotypus haben (hinsichtlich des auf Austausch untersuchten Chromosoms)¹⁾.

Die Annahme, daß eine Sammelchromosomenbildung der Art, wie sie bei *Solenobia pineti* erfolgt, der Faktorenkoppelung wie auch dem Faktorenaustausch zugrunde liegt, ist also zunächst nur in solchen Fällen berechtigt, in denen die Mehrwertigkeit eines oder mehrerer Chromosomen zumindest mit Grund vermutet werden darf, wo nicht nachgewiesen ist.

Soll aber diese Erklärung des Faktorenaustauschs allgemeine Gültigkeit beanspruchen, so muß man eine versteckte Mehrwertigkeit oder Fragmentierbarkeit der Chromosomen auch da annehmen, wo die cytologische Untersuchung auf allen analysierbaren Stadien nur einheitliche Chromosomen zeigt:

„Die bindenden Kräfte zwischen den einzelnen Teilchen eines Chromosoms können, namentlich bei kurzen Chromosomen, ausreichen, um jederzeit den

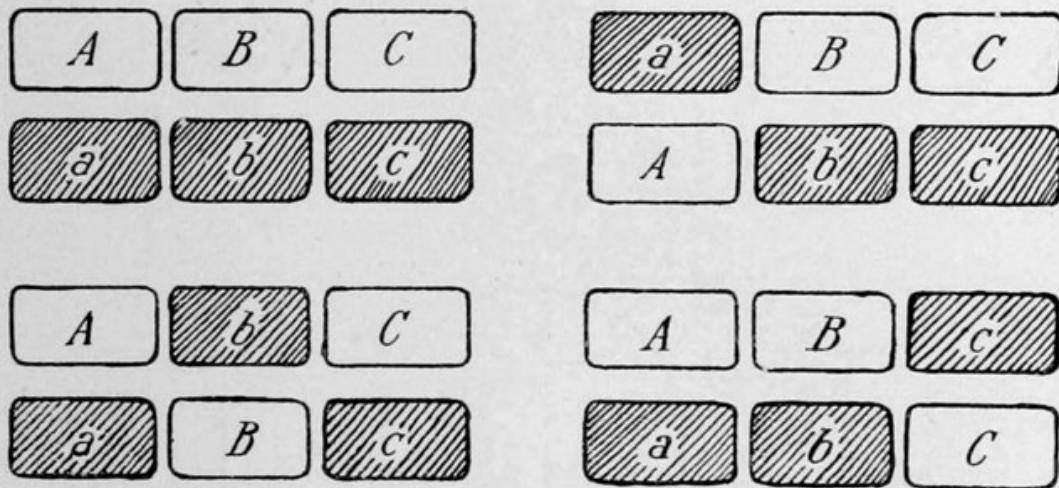


Abb. 270. *Solenobia pineti*. Schema der unabhängigen Aufteilung von Faktoren, die in den drei zur Koppelung neigenden Chromosomenpaaren gelegen sind, in der Reduktionsteilung der Rasse mit $n = 32$ Chromosomen. Die Teilungsebene verläuft zwischen den horizontalen Chromosomenreihen jeder Chromosomengruppe.

Nach SEILER 1922

Zusammenhalt zu garantieren; sie können aber auch so bemessen sein, daß sie in gewissen Stadien, welche die Chromosomen durchlaufen, nur knapp ausreichen und Zug oder Druck oder chemische Kräfte oder was es auch sein mag, leicht ein Auseinanderreißen des ganzen Gefüges an der einen oder anderen Stelle vor allem bei langen Chromosomen bewirken können. Da die Umweltsbedingungen der Chromosomen in der Ovogenese andere sind als in der Spermatogenese, so ist leicht vorstellbar (und auch durch direkte Beobachtung an *Lymantria monacha* z. B. nachgewiesen), daß in bezug auf das Aufsplintern beide Geschlechter sich verschieden verhalten können. Da weiter an entsprechenden Stellen homologer Chromosomen dieselben Kräfteordnungen den Zusammenhang bewirken, ist es leicht denkbar, daß dieselbe Ursache, die ein Aufsplintern eines Chromosoms meinethalb zwischen den Faktoren F und G zur Folge hat, auch im homologen Chromosom an derselben Stelle einen Bruch bewirkt. Damit ist dann, wenn die alten Kräfte des Zusammenhaltens wieder in Wirkung treten, die aufgesplitterten Segmente sich wieder vereinigen, die Möglichkeit zum Austausch gegeben,

1) Vgl. Kapitel „Faktorenkoppelung und Faktorenaustausch“.

wobei nach diesen Vorstellungen deshalb nur genau entsprechende Teilstücke ausgetauscht werden können, weil die bindenden Kräfte für jede Stelle im Chromosom typisch sind nach Art und Ausmaß und weil sie an entsprechenden Stellen

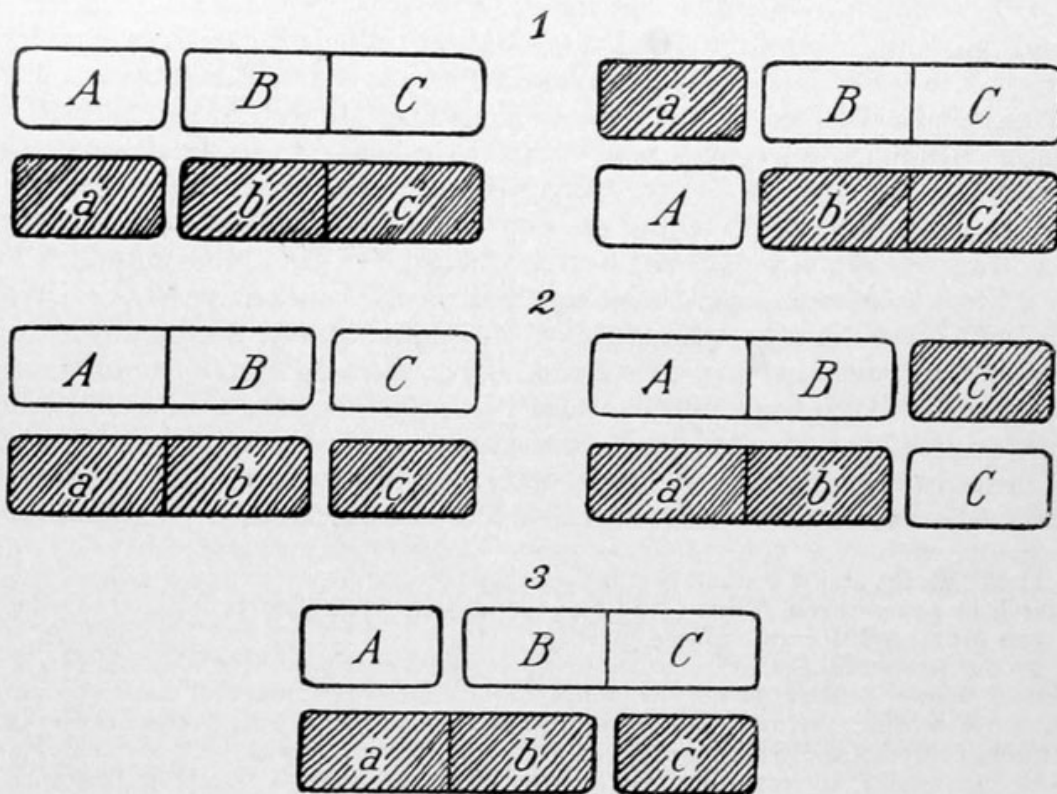


Abb. 271. *Solenobia pineti*. Schema der Aufteilung der Faktoren in der Reduktionsteilung der Tiere mit $n = 31$ Chromosomen. Das Schema zeigt, daß diese Tiere verschiedene Konstitution haben können, sie können sowohl zu den reinen Rassen $A \cdot \overline{BC}$ (1) und $\overline{AB} \cdot C$ (2) gehören, wie auch Bastarde zwischen beiden Rassen (3) sein. Partielle Faktorenkoppelung in 1, 2; totale Koppelung im Fall 3.

Nach SEILER 1922

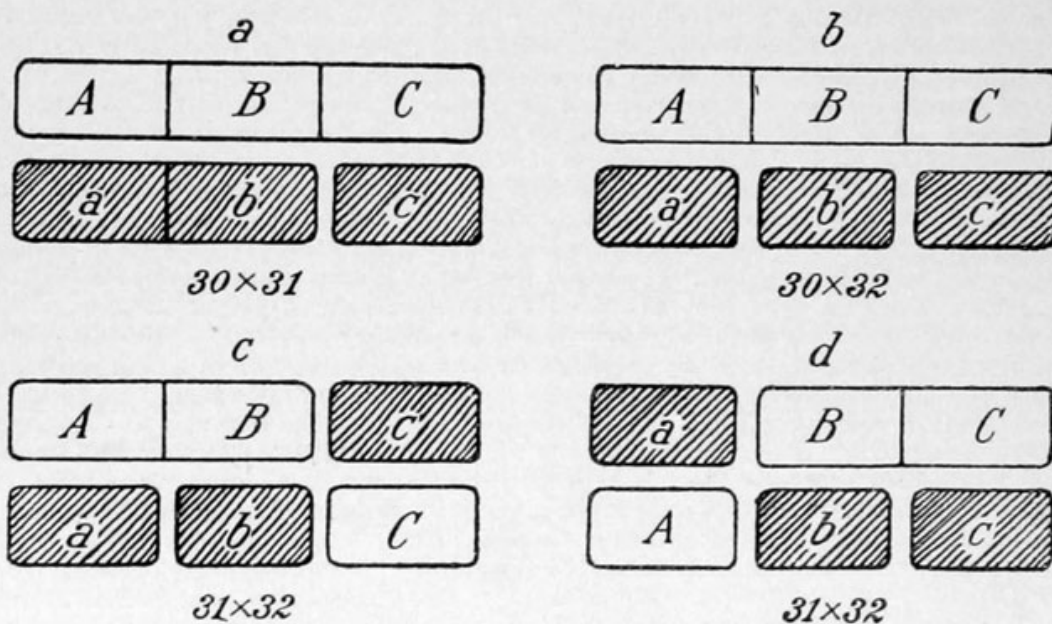


Abb. 272. *Solenobia pineti*. Schema der Faktorenkoppelung bei den Rassen mit 61, 62 und 63 Chromosomen.

Nach SEILER 1922

homologer Chromosomen genau gleich sind. Sind es vorwiegend mechanische Ursachen zufälliger Natur, die ein Aufsplittern hervorrufen, so wären auch die Interferenzphänomene verständlich, denn es ist in diesem Fall ohne weiteres klar, daß die Gefahr eines Bruches um so größer ist, je länger das Chromosom ist, und daß ein vollzogener Bruch die Chancen für einen weiteren Bruch verringert hat in wohl gesetzmäßiger Weise“ (SEILER 1924, S. 684).

Wenngleich die Basis¹⁾ dieser Gedankengänge, also die Annahme, daß auch scheinbar einheitliche Chromosomen in Wirklichkeit Sammelchromosomen sind, obschon vollkommen hypothetisch, so doch nicht unbegründet ist, so muß doch ihre allzu radikale Verallgemeinerung²⁾ im Hinblick auf die oben als Indizien einer morphogenetischen Kontinuität der Chromosomen angeführten Fälle bedenklich erscheinen. Um so mehr, als es den Anschein hat, als würde selbst der Zusammenhang zwischen den einzelnen Komponenten eines Sammelchromosoms in manchen Fällen lange Zeit hindurch durch morphogenetische Kontinuität gewährleistet werden. Wenn man z. B. sieht, daß die Verbindung zwischen den beiden X-Chromosomen der doppeltgelben *Drosophila*-Weibchen durch so und so viele Generationen hindurch erhalten bleibt, und nur ausnahmsweise (aber eben doch!) gelöst werden kann³⁾, oder daß das X-

1) Mit Recht meint SEILER (1922, S. 212), daß diese Vorstellung auch den Faktorenaustausch in somatischen Zellen (der nur in ganz wenigen Fällen beobachtet worden ist, z. B. von MULLER 1916) zu erklären vermag.

2) Die letzten Endes auf eine modifizierte Manövriehypothese hinauslaufen würde. Zugunsten seines Erklärungsversuchs führt SEILER außerdem an, daß die Chiasmatischehypothese Erscheinungen wie duplication und deficiency, zumal aber deren Beziehung zum Austausch, nicht befriedigend zu erklären vermag. Unter „duplication“ versteht man die Vereinigung zweier allelomorpher Gene (oder Gengruppen), die ursprünglich mit zwei homologen Chromosomen in die Kreuzung hineingekommen sind, in einem Chromosom; deficiency ist das Gegenstück dazu, also das Fehlen eines Gens oder einer Gengruppe in einem bestimmten Chromosom. Nach der Theorie der linearen Anordnung der Gene beruht die duplication darauf, daß einem Chromosom ein Stück seines homologen Partners eingeflickt oder angeheftet worden ist, die deficiency auf der Einbuße eines Chromosomenstücks.

3) Wie L. V. MORGAN (1925), MULLER & DIPPEL (1926) neuerdings gezeigt hat; unter den Nachkommen doppeltgelber Weibchen treten gelegentlich Weibchen auf, die (für den Faktor gelb und das im X-Chromosom lokalisierte Allelomorph des jeweiligen Vaters) heterozygot sind. Daraus ist zu schließen, daß bei der Reduktionsteilung des Eis, aus dem diese heterozygoten Ausnahmeweibchen entstanden sind, die beiden vereinigten X-Chromosomen des doppeltgelben Weibchens voneinander getrennt worden sind.

Im Anschluß daran mag noch eine interessante Beobachtung L. V. MORGANS (1926) erwähnt sein, die in deutlicher Beziehung zu dem Problem des Faktorenaustauschs steht, allerdings vorläufig nicht weiter verwertbar ist. Ein Ausnahmeweibchen der oben erwähnten Art (es war also heterozygot für „gelb“) lieferte eine Anzahl patrokliner Männchen von der Konstitution $2A + X$; unter den Nachkommen der für gelb heterozygoten Schwestern dieser Ausnahmismännchen befanden sich wiederum ziemlich viele patrokline XO-Männchen und außerdem viele Gynandromorphe; ferner war der Prozentsatz des Austausches (zwischen dem „gelben“ X- und dem vom P_1 -Männchen stammenden X-Chromosom) sehr gering. Bei der cytologischen Untersuchung stellte es sich heraus, daß das eine der beiden X-Chromosomen der heterozygoten Weibchen geschlossen hufeisenförmig war und daß die für gelb homozygoten Töchter dieser Weibchen zwei derartige X-Chromosomen besaßen. L. V. MORGAN schließt daraus mit Recht, daß diese Form des gelbführenden X-Chromosoms sowohl zu dem geringen Austauschprozentsatz wie auch zu dem Auftreten der XO-Männchen und der Gynandromorphen in Beziehung steht. Die gemutmaßte Beziehung zum Faktorenaustausch ist vorläufig nicht diskussionsreif; hingegen darf das Auftreten der XO-Männchen und Gynandromorphen wohl mit Recht auf eine relativ große Neigung des hufeisenförmigen X-Chromosoms zum Nichttrennen zurückgeführt werden. Daß diese angenommene Neigung zur Bildung von geschlechtschromosomlosen Eiern führen muß, die nach Befruchtung mit einem X-Spermium XO-Männchen liefern, liegt auf der Hand, und die Gynandromorphentstehung wurde schon seit langem auf ein Nichttrennen eines der beiden X-Chromosomen, während einer der ersten Furchungsteilungen zurückgeführt. Da nun die männlichen Teile der gynandromorphen Nachkommen der heterozygoten Weibchen nicht gelb waren, so muß ihnen das gelbführende Hufeisen-X-Chromosom abhanden gekommen sein.

Chromosom von *Hesperotettix* in allen Zellen eines Individuums mit dem Chromosom Nr. 9, in allen Zellen eines anderen Individuums mit dem Chromosom Nr. 12 verbunden ist, so erscheint die Annahme einer morphogenetischen Kontinuität der Chromosomen ungezwungener als die Annahme, daß auf gewissen Stadien ein Zerfall in Einzelchromosomen erfolgt und Affinitäten, die von Individuum zu Individuum wechseln, die Konstanz der jeweiligen Kombination gewährleisten. Andererseits muß jedoch hervorgehoben werden, daß die auf S. 72 erwähnten Nachweise einer Beeinflussung der Chromosomenkoppelung durch äußere (d. h. außerhalb des Chromosoms gelegene) Faktoren sehr zugunsten von SEILERS Annahme sprechen.

Natürlich lassen sich alle diese Erscheinungen unter Hinzuziehung verschiedener Zusatzhypothesen mit der Rhegmatypiehypothese in Einklang bringen, zumal diese die Annahme eines regelmäßig eintretenden Zerfalls jedes Chromosoms nicht unbedingt involviert. Wir wissen noch zu wenig über die Verbreitung des Faktorenaustausches; sollte es sich herausstellen, daß er doch mehr den Charakter einer Ausnahmserscheinung trägt und auf Fälle beschränkt ist, in denen die betreffenden Koppelungsgruppen in Chromosomen lokalisiert sind, die wir mit gutem Grunde als Sammelchromosomen¹⁾ ansehen dürfen, dann wäre der Erklärungsversuch SEILERS nicht nur mit der Theorie der morphogenetischen Kontinuität, sondern vielleicht sogar mit einer modifizierten Fassung der Chiasmotypiehypothese vereinbar.

Auf die ebenfalls von SEILER (1923, S. 33) geäußerte Vermutung, daß auch die Chromatinelimination (vgl. S. 102) mit dem Faktorenaustausch etwas zu tun haben könnte, braucht hier um so weniger eingegangen zu werden, als SEILER selbst diese Idee, — die bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse von der Intimstruktur der Chromosomen nicht anders als vage sein kann — nicht wieder aufgegriffen hat.

Chromosomen und Systematik

Die Aufklärung des Mechanismus des Faktorenaustausches, durch die die Theorie der linearen Anordnung der Gene eine feste morphologische Basis gewinnen würde, ist nur eine der Aufgaben der genetisch orientierten Cytologie, die ihr bereits vorgezeichnet sind. Eine andere dieser Aufgaben ist der Nachweis von theoretisch verwertbaren Beziehungen zwischen Änderungen des Chromosomensatzes und der genetischen Konstitution einerseits, der Artumwandlung andererseits. Die Feststellung und Analyse der ersten Art von Beziehungen ist nicht so sehr Sache des Cytologen, als Sache des Genetikers und Entwicklungsphysiologen; sie sollen daher hier nicht weiter erörtert werden. Die Frage nach den Zusammenhängen zwischen Artumwandlung und Änderung des Chromosomenbestandes ist jedoch (obwohl sie in inniger Beziehung zu der entwicklungsphysiologischen Seite des Vererbungsproblems steht) vorläufig fast ausschließliche Domäne des Cytologen, der jedoch zu ihrer erfolgreichen Beantwortung der steten Zusammenarbeit mit der Systematik nicht entraten kann. Der einzige Weg, auf dem man sich der Lösung dieser letzten Probleme vorläufig nähern kann, ist der Vergleich zwischen den Chromosomenbeständen nahestehender Arten, die womöglich zu ganzen Formenreihen gehören.

Untersuchungen dieser Art sind schon mehrfach²⁾ durchgeführt worden, haben aber noch zu keinem weiter verwertbaren Resultate geführt; d. h. die

1) Es spricht jedoch manches dafür, daß der Zusammensetzung scheinbar einheitlicher Chromosomen aus mehreren Stücken eine weitere Verbreitung zukommt, als man früher geglaubt hat (vgl. S. 71, 98 ff., 191, 226, 257 ff., 278).

2) STRASBURGER (1910), BRAUN (1907), MATSCHEK (1910) (Copepoden), KORNHAUSER (Copepoden) (1915), TÄCKHOLM (ROSEN) (1922), DELAUNAY (*Muscaris* u. Verw.) (1922), M. NAWASCHIN (*Crepis*) (1925), TAYLOR (*Aloe* u. Verw.) (1924/25), HEILBORN (*Carex*), METZ

festgestellten Unterschiede zwischen den Chromosomenbeständen nahverwandter Arten und Gattungen konnten nur selten¹⁾ in sinnvolle Beziehung zu der systematischen Stellung der untersuchten Formen anderer Arten, geschweige denn zu bestimmten vergleichend morphologisch ermittelten Unterschieden zwischen den untersuchten Formen in Parallele gesetzt werden. Die wichtigsten Ergebnisse dieser Untersuchungen lassen sich etwa wie folgt zusammenfassen: Zumeist sind die Chromosomenzahlen nahverwandter Formen wenn nicht identisch, so doch nicht sehr verschieden; in den Fällen, in denen einige oder gar alle Chromosomen der haploiden Garnituren voneinander morphologisch unterscheidbar sind, konnte festgestellt werden, daß auch die Zusammensetzung der Chromosomenbestände bei nahverwandten Formen sehr oft eine ähnliche ist. In manchen dieser Fälle²⁾ konnte eine deutliche Parallele zwischen der abgestuften Mannigfaltigkeit der Chromosomenbestände und der der systematischen Einteilung der betreffenden Organisationen zugrunde liegenden anatomisch abgestuften Mannigfaltigkeit konstatiert werden. Unterschiede zwischen Chromosomenzahl und der Form entsprechender (also im vergleichend-morphologischen Sinn homologer) Chromosomen konnten in vielen Fällen auf Fragmentation, Sammelchromosomenbildung, Hypoploidie und partielle oder totale Polyploidie³⁾ zurückgeführt werden (z. B. naturgemäß nur hypothetisch, nicht nachgewiesenermaßen). Ein Beispiel einer solchen Ableitung haben wir auf S. 73 kennen gelernt: die typische Chromosomenzahl (des Männchens) der meisten Acridier ist 23; nur bei einigen Formen (z. B. *Stenobothrus*) findet sich die Zahl 17. Dieser Unterschied kann auf ganz plausible Weise mit der Annahme erklärt werden, daß die sechs größten Chromosomen der typischen Haploidgarnitur (= 11 Autosomen) sich zu drei Sammelchromosomen vereinigt haben (ROBERTSON 1915).

Ein analoges Resultat ergibt ein Vergleich der verschiedenen Chromosomenbestände verschiedener *Drosophila*- und naheverwandter Fliegenarten (Abb. 274); jedes der winklig gebogenen Autosomen der Typen A und B ist offenbar je zweien der stabförmigen Autosomen der Typen F und G gleichzusetzen. Vielleicht sind auch die winklig gebogenen X-Chromosomen mancher Formen als Sammelchromosomen⁴⁾ aufzufassen.

Indes ist bei solchen Vergleichen Vorsicht geboten; der cytologische Augenschein kann selbst in diesen so klar erscheinenden Fällen trügen, wie folgendes Beispiel zeigen mag. *Drosophila willistoni* (Abb. 274e) hat in beiden Geschlechtern ein und denselben Chromosomenbestand; d. h. also: das Y-Chromosom (dessen Vorhandensein im Männchen man per analogiam zu anderen *Drosophila*-

(1914, 1916 b) (*Drosophiliden*). Vgl. ferner: AFZELIUS, BLACKBURN 1925, BLACKBURN & HARRISON 1921, BREMER, CLAUSEN 1927, DAHLGREN 1916, FARMER & DIGBY 1914, GATES 1924, 1925, GOLDSMITH 1919, HEITZ 1927 b, HERIBERT-NILSSON, HUBER, JÖRGENSEN 1927, KIHARA & ONO, LEWITZKY & KUSMINA, LONGLEY 1923, OSAWA 1920, PODDUBNAJA, ROBERTSON 1916, ROSENBERG 1925, SAKAMURA 1918, SAX 1921, SCHWEMMLE 1924, SOROKIN, STOLZE, TAHARA, WINGE 1917, 1925.

1) Z. B. bei *Rosa* (TÄCKHOLM), *Muscari* (DELAUNAY) u. Copepoden.

2) *Rosa* (TÄCKHOLM), *Drosophila* (METZ, STURTEVANT 1916, 1918, 1921), *Cyclops* (MATSCHEK).

3) Die ihrerseits wieder entweder auf Reduplikation oder Bastardierung oder vegetativer Kernverschmelzung beruhen kann.

4) Vgl. S. 326 (verklebte X-Chromosomen bei *Drosophila*). Die auf S. 331 referierten Untersuchungen STERNS zeigen, daß durch eine Kombination von Fragmentation und Sammelchromosomenbildung eine dauernde Veränderung des Chromosomenbestandes erfolgen kann. Vielleicht beruhen auch die von NAWASCHIN (1926) bei *Crepis*-Arten beschriebenen „Novationen“ (Auftreten neuer Chromosomenformen; Abb. 276) auf ähnlichen Vorgängen. Allerdings sind diese Novationen in den bisher beobachteten Fällen mit pathologischen Veränderungen der betreffenden Pflanzen verbunden. Die Ursache dieser Neubildung ist vorläufig unbekannt.

und Fliegenarten getrost annehmen darf) ist vom X-Chromosom morphologisch nicht zu unterscheiden. Ein Vergleich mit dem Chromosomenbestand von *Drosophila melanogaster* legt weiter die Annahme nahe, daß die beiden stäbchenförmigen Chromosomen von *Drosophila willistoni* als Geschlechtschromosomen anzusprechen sind. Und doch ist diese Annahme falsch; LANCEFIELD & METZ

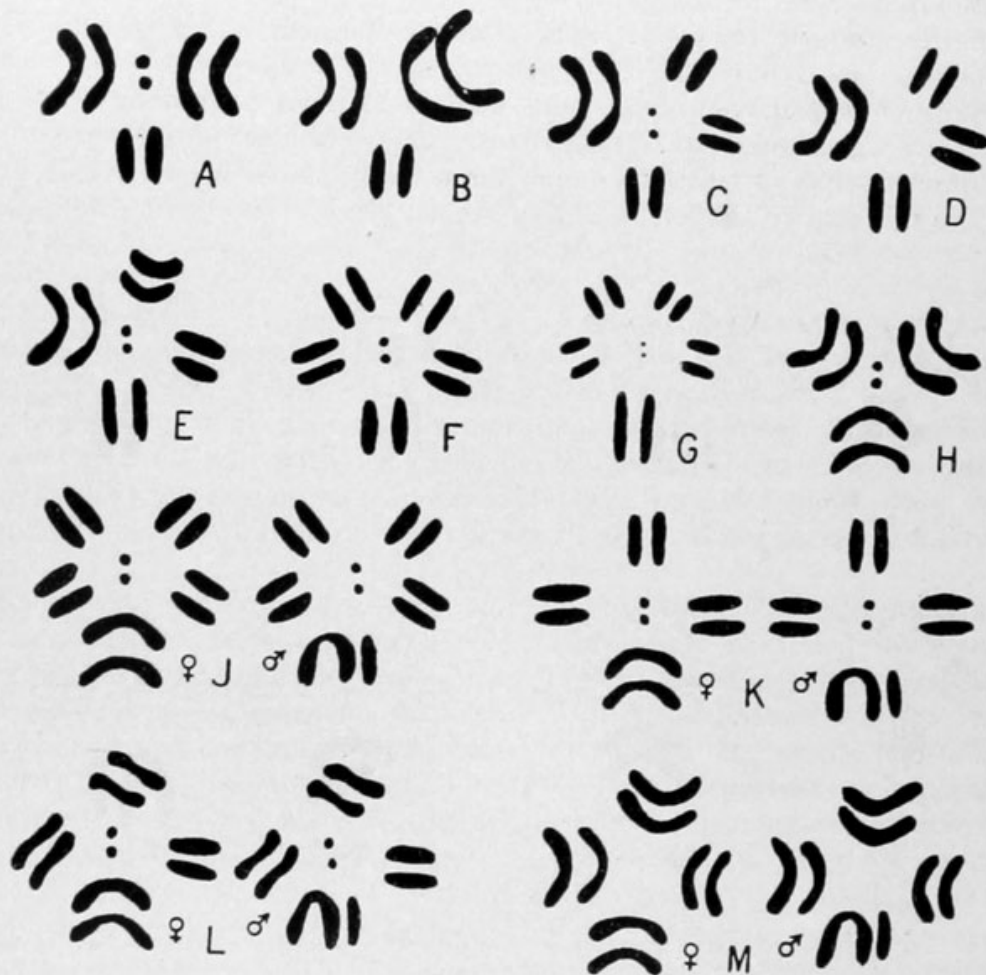


Abb. 273. Diploide Chromosomenbestände (Äquatorialplatten von Oo- und Spermatogonienmitosen) verschiedener *Drosophila*-Arten und anderer Fliegenarten. A—H Weibliche Bestände. I—M Weibliche und männliche Bestände. Halbschematisch, repräsentativ.

A *Drosophila melanogaster*, *bromeliae* STURT., *busekii* COQU., *florae* STURT., *nebulosa* STURT., *quinaria* LOEW., *robusta* STURT., *saltans* STURT., *simulans* STURT.; *Chymomyza amoena* LOEW., *Ch. procnemis* WILLIST., *Mycodrosophila dimidiata* LOEW., *Scaptomyza graminum*, FALLÉN. B *Drosophila earlei* STURT. C *Drosophila calloptera* SCHINER, *Scaptomyza adusta* Loew. D *Drosophila immigrans* STURT. E *Drosophila melanica* STURT. F *Drosophila cardini* STURT., *mulleri* STURT., *ramsdeni* STURT., *similis* WILLISTON, *tripunctata* LOEW., *virilis* STURT., verschiedene nicht bestimmte europäische *Drosophila*-Arten. G *Drosophila funebris* FABR. H *Cladochaeta nebulosa* COQU. I *Drosophila hydei* STURT., *repleta* WOLLASTON. K *Drosophila obscura* FALLÉN. L *Drosophila affinis* STURT. M *Drosophila caribbea* STURT.

Nach METZ 1916 a aus MORGAN-NACHTSHEIM

Die Liste der repräsentierten Fliegenarten aus MORGAN, BRIDGES, STURTEVANT 1925

(1921) haben den Erbgang geschlechtsgebundener Gene nach Nichttrennen der X-Chromosomen (im Weibchen) verfolgt und in den Oogonienmitosen mancher der „regulären“ Töchter¹⁾ primärer Ausnahmeweibchen auch tatsächlich ein überzähliges Chromosom gefunden. Dieses Chromosom war aber stets wesentlich

1) Die je zur Hälfte aus normalen Weibchen, zur Hälfte aus Weibchen von der Konstitution $2A + 2X + Y$ bestehen müssen (vgl. S. 324).

größer als die stäbchenförmigen Chromosomen und winklig gebogen. Da es sich nur um ein Y-Chromosom handeln kann, die Y-Chromosomen aber ebenso gestaltet sind wie die X-Chromosomen, so ist damit bewiesen, daß die Geschlechtschromosomen von *Drosophila willistoni* in einem der Paare winklig gebogener Chromosomen, die man auf Grund des cytologischen Befundes als Autosomen bezeichnet hätte, zu suchen sind.

Eine Betrachtung der Abb. 273 zeigt aber außerdem, daß die beiden kleinen sphärischen Chromosomen (Nr. IV bei *Drosophila melanogaster*) bei verschiedenen Formen verschieden groß sind, einigen Formen aber ganz fehlen. Da in anderen Formenkreisen (z. B. bei den Coreïden) ähnliche Mikrochromosomen verwandter Arten und Gattungen sich ihrer Größe nach in eine Reihe bringen lassen, die mit relativ großen M-Chromosomen beginnt und mit winzig kleinen

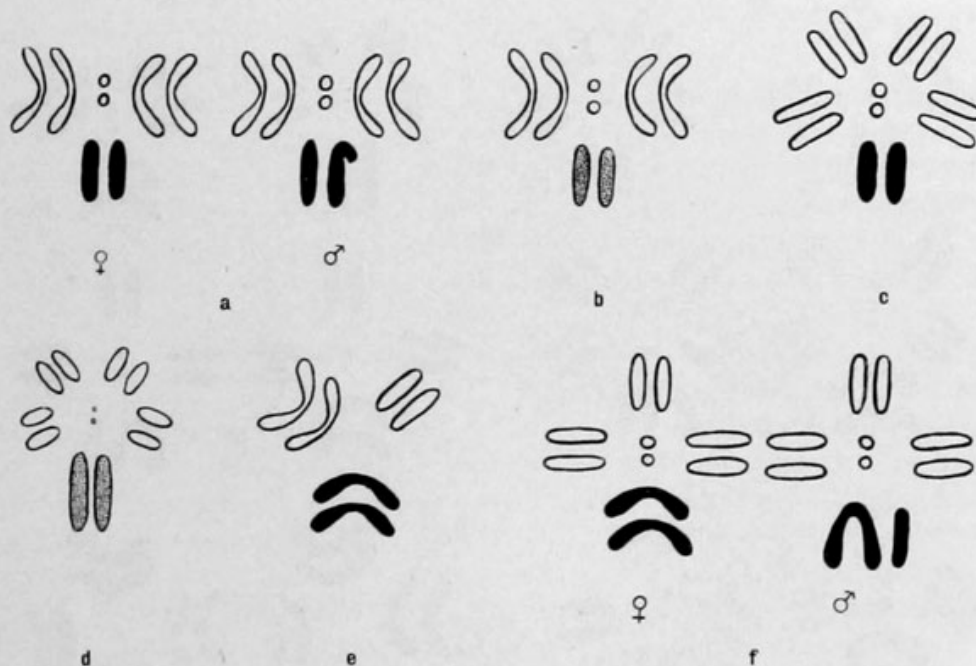


Abb. 274. Diploide Chromosomenbestände von *Drosophila*-Arten, die genetisch untersucht sind; Autosomen konturiert; Geschlechtschromosomen, die mit Sicherheit als solche identifiziert werden konnten, schwarz, mutmaßliche Geschlechtschromosomen punktiert.

a *Drosophila melanogaster*. b *D. simulans*. c *D. virilis* (kann sowohl den Chromosomenbestand eines Männchens, wie auch den eines Weibchens darstellen, da X- und Y-Chromosom nicht verschieden sind). d *D. funebris*. e *D. willistoni* (männlicher und weiblicher Chromosomenbestand gleich). f *D. obscura*.

Halbschematisch. Nach METZ, MOSES, MASON 1923

Chromosomen endet¹⁾, so liegt es nahe, auch das Fehlen der M-Chromosomen bei manchen Fliegen als das Endresultat eines allmählichen Abbaus anzusehen. Ähnliche „Abbauserien“ lassen sich auch durch Vergleich der Y-Chromosomen naheverwandter Formen konstruieren (z. B. Wanzen, Säugetiere, vgl. WILSON 1905, PAINTER 1925). Wie man sich diesen Abbau vorzustellen hat, kann vorläufig nicht gesagt werden; vielleicht geht er auch mit einer allmählichen Anfügung der abgebauten Stücke an ein anderes Chromosom Hand in Hand.

Ähnlichen Deutungen sind auch die von NAWASCHIN beschriebenen Unterschiede zwischen den Chromosomenbeständen verschiedener *Crepis*-Arten zugänglich (vgl. Abb. 275); doch wird man z. B. das vollständige Fehlen des zweiten Chromosoms bei *Crepis virens* eher einem irgend einmal stattgefundenen Nicht-

1) Vgl. WILSON 1905 b und 1925, S. 840 und 884.

trennen zuschreiben¹⁾, als einem allmählichen Abbau. Die Ähnlichkeit des fünften Chromosoms und dritten Chromosoms von *Crepis rhoeadifolia* legt es hingegen nahe, an eine Reduplikation zu denken, wobei man allerdings annehmen muß, daß bei anderen Arten (*Crepis alpina*) allmählich eine Veränderung eines dieser beiden Chromosomen eingetreten ist.

Solche Veränderungen²⁾ sind kürzlich (1927) von M. NAWASCHIN auch tatsächlich beobachtet worden; allerdings traten sie nicht allmählich, sondern mit einem Schlage auf, und zwar im Gefolge von Artkreuzungen. Die einzelnen Chromosomen verschiedener *Crepis*-Arten lassen sich, wie schon des öfteren erwähnt worden ist, an der Lage der subterminalen Einschnürungen und der relativen Länge ihrer Glieder sowohl innerhalb der Garnitur einer Art, wie auch von den entsprechenden Chromosomen anderer Arten, mit völliger Sicherheit unterscheiden. Besonders leicht kenntlich sind die sog. D-Chromosomen (dank ihrer Trabanten [vgl. Abb. 276]). Bei der cytologischen Untersuchung von Bastarden zwischen verschiedenen *Crepis*-Arten stellte nun NAWASCHIN fest, daß die D-Chromosomen des einen Elters in allen F_1 -Bastarden bestimmter Kreuzungen ihren Trabanten eingebüßt haben (vgl. Abb. 277 a bis c); auch in der F_2 -Generation blieben diese Chromosomen trabantenlos. Offenbar ist diese Veränderung auf eine Beeinflussung des betreffenden D-Chromosoms durch das entsprechende Chromosom der anderen P_1 -Garnitur (oder durch diese letztere als Ganzes) zurückzuführen, da sie auch im F_1 -Bastard der reziproken Kreuzung auftrat.

Eine ganz entsprechende, wenn auch nicht so auffällige Veränderung erfährt das A-Chromosom mancher Arten; sein kurzer Schenkel wird verkürzt (Abb. 277 d bis f). Auch diese Veränderung bleibt in der F_2 -Generation bestehen; noch mehr, sie tritt in manchen Fällen (z. B. bei der Kreuzung *C. capillaris* × *aspera*) überhaupt erst in den F_2 -Pflanzen auf. Noch eine zweite Eigentümlichkeit wurde bei der Untersuchung dieser Abänderung festgestellt: in triploiden F_2 -Pflanzen, die zwei Garnituren des Elters, dessen A-Chromosom verändert wird, und eine Garnitur des anderen Elters enthalten³⁾, hat nur eines der „veränderlichen“ A-Chromosomen einen verkürzten proximalen Schenkel; das andere A-Chromosom desselben Elters ist unverändert geblieben.

Worin diese „Amphiplastien“ (wie NAWASCHIN diese Veränderungen nennt) letzten Endes bestehen, wissen wir nicht; wir wissen auch nicht, ob sie in dem Sinne dauernd sind, daß das betreffende Chromosom auch dann seine abgeänderte Form beibehält, wenn es dem Einfluß der „aktiven“ Garnitur entzogen wird (also durch Rückkreuzung mit einer artgleichen Garnitur in artgleichem Cytoplasma kombiniert wird). Sollte dies der Fall sein, und sollte sich die Veränderung nicht auf die Form und Größe der Chromosomen beschränken, sondern auch den Genbestand in Mitleidenschaft ziehen, so wird man die Amphiplastie als einen der artbildenden Faktoren, die den Chromosomenbestand direkt beeinflussen, ansprechen dürfen.

Eine andersartige (?) Beeinflussung einer P_1 -Garnitur durch die andere ist kürzlich von LESLEY & FROST (1927) entdeckt worden. LESLEY & FROST haben zwei Rassen von *Matthiola incana*, die sich in der Form ihrer Chromo-

1) Wogegen allerdings das eine spricht, daß in allen bisher bekannten Fällen der vollständige Verlust eines Chromosoms den Tod des betreffenden Individuums oder zumindest eine erhebliche Beeinträchtigung wichtiger Funktionen herbeiführt. (Beispiele: $2A + Y$ -, $2A + X$ -, Null-IV-Individuen von *Drosophila*; s. S. 315, 318.)

2) Vgl. auch Abb. 276 und Fußnote 4 auf S. 364.

3) Diese Pflanzen entstehen offenbar durch Befruchtung eines heterozygoten Gameten des F_1 -Bastards mit einem Gameten, der eine normale herausgemendelte Garnitur des Elters, dessen A-Chromosom verändert wird, enthält.



Abb. 275. Diploide Chromosomenbestände verschiedener *Crepis*-Arten (Äquatorialplatten aus Kernteilungsfiguren von Wurzelmeristemzellen); neben jeder Platte ist die haploide Garnitur schematisch dargestellt. Homologe Chromosomenpaare mit großen Buchstaben bezeichnet.

Nach M. NAWASCHIN 1925

somen (in den Reifungsteilungen der Pollenmutterzellen)¹⁾ unterschieden, miteinander gekreuzt; die Chromosomen der einen Rasse waren plump gedrungen, die der anderen Rasse relativ schlank. Überraschenderweise waren alle Chromo-

1) Die Chromosomen der somatischen Mitosen beider Rassen waren nicht verschieden.

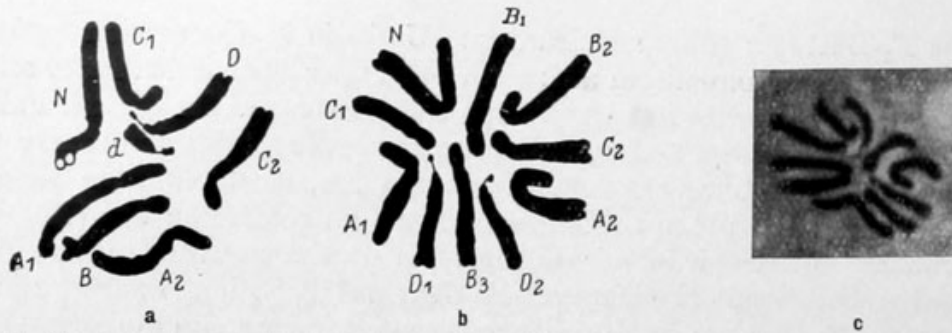


Abb. 276. *Crepis tectorum*. Auftreten neuartiger Chromosomen („Novation“, vgl. Abb. 275/4 und 44 e). Äquatorialplatten aus Wurzelmeristemzellen zweier Pflanzen.

a Chromosomenbestand der einen Pflanze: A- und C-Chromosomen normal, in zweifacher Auflage vorhanden, B- und D-Chromosomen nur je einmal vertreten, vom zweiten D-Chromosom ist nur das Endstück (d) vorhanden, N das neue Chromosom. b, c Chromosomenbestände der zweiten Pflanze (c Mikrophotographie). A-, B-, C- und D-Chromosomen normal, ein überzähliges B-Chromosom, N das neue Chromosom (auf c ganz oben).

a, b 2500fach, c 2000fach vergrößert. Nach M. NAWASCHIN 1926

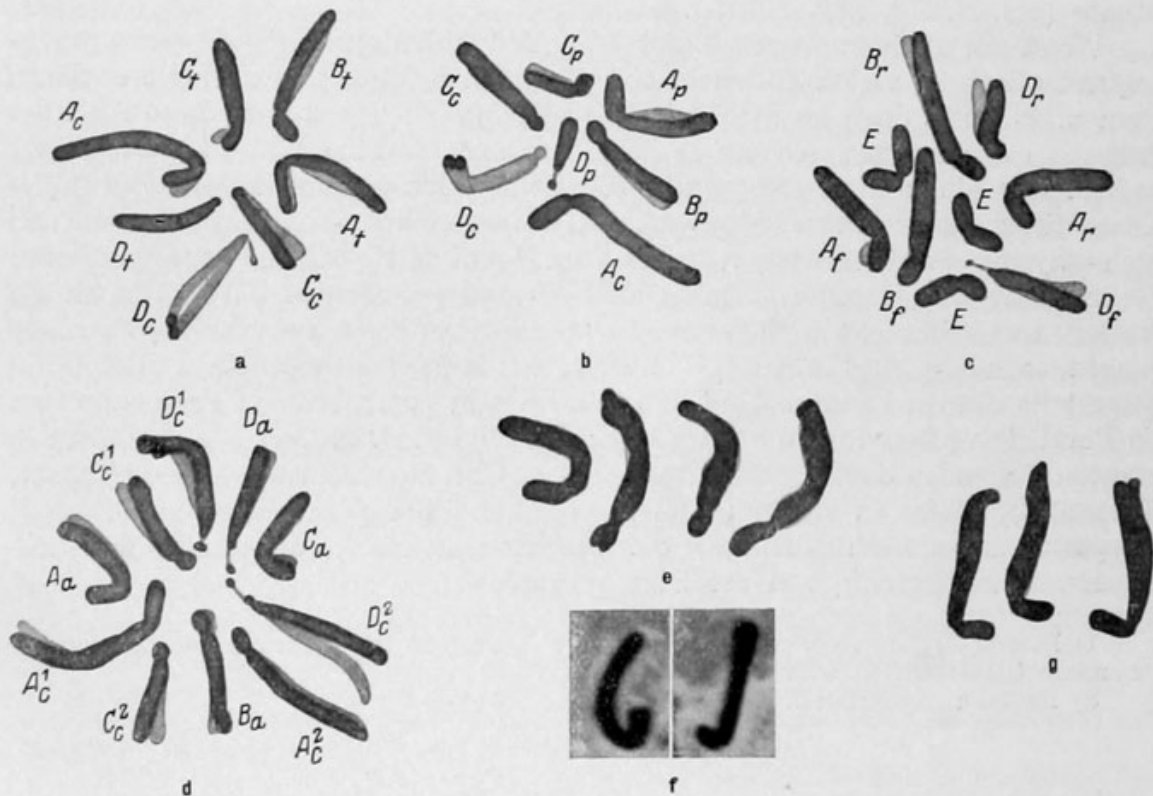


Abb. 277. Veränderung der Chromosomen infolge von Bastardierung („Amphiplastie“). Äquatorialplatten aus Wurzelmeristemzellen von F_1 -Bastarden aus verschiedenen *Crepis*-Art-Kreuzungen (vgl. hierzu Abb. 275). a—c Verschwinden des Trabanten des D-Chromosoms einer Garnitur. d—f Verkürzung des kurzen Schenkels des A-Chromosoms eines Elters.

a *Crepis capillaris* × *tectorum*. b *capillaris* × *parviflora*. c *foetida* × *rubra*. Die Chromosomen jedes Elters sind durch Indices (kleine Anfangsbuchstaben der Speziesnamen) bezeichnet. Zu Fig. c wäre noch zu bemerken: die drei E-Chromosomen stammen entweder von *foetida* oder von *rubra*, das C-Chromosom von *rubra* fehlt. Die Trabanten fehlen den D-Chromosomen von *capillaris* (in a und b) und von *rubra* (in c). d Chromosomenbestand eines (heterozygoten) F_2 -Bastards aus der Kreuzung *capillaris* × *aspera*; besteht aus zwei *capillaris*- und einer *aspera*-Garnitur. Das eine der beiden A-Chromosomen (A_0^2) von *capillaris* ist unter dem Einfluß der *aspera*-Garnitur abgeändert worden. e, f Drei A-Chromosomenpaare (von *C. capillaris*) aus drei verschiedenen Äquatorialplatten des Bastards, dessen Chromosomenbestand auf d dargestellt ist; der kürzere Schenkel eines Chromosoms ist verkürzt. g Kontrolle zu e, h; die drei A-Chromosomen einer triploiden *C. capillaris*-Pflanze; alle kurzen Schenkel gleichlang.

Vergrößerung der Zeichnungen 2500fach, der Mikrophotographie f 2000fach. Nach M. NAWASCHIN 1927b

somen des F_1 -Bastards plump gedrungen. Und die F_2 -Generation spaltete in bezug auf die Chromosomenform auf: ein Viertel aller Individuen hatte schlanke Chromosomen, drei Viertel hatten plumpe Chromosomen. In diesem Fall wird also die Chromosomengestalt durch ein Genpaar bedingt; das dominante Gen A formt alle schlanken Chromosomen in plumpe um, zwei rezessive Gene (aa) formen aber auch alle plumpen Chromosomen¹⁾ zu schlanken um (!).

Erhebliche Unterschiede der Chromosomenzahl nahverwandter Formen sind in vielen Fällen mit ziemlicher Sicherheit auf Polyploidie zurückzuführen, besonders wenn es sich um Kulturpflanzen handelt, oder wenn die Form, welche die höhere Chromosomenzahl besitzt, parthenogenetisch oder apogam ist²⁾. Aber auch in anderen Fällen (nämlich dann, wenn die verschiedenen Haploidzahlen einer Organismengruppe Vielfache einer Grundzahl darstellen, die tatsächlich bei mindestens einer Form als Haploidzahl vorkommt) ist die Annahme, daß die mehrbasischen Formen durch Vervielfachung der einfachen Chromosomen garnitur entstanden sind, zulässig; zumal, da man schon solche mehrbasischen Rassen experimentell erzeugen oder zumindest ihre Entstehung konstatieren konnte (vgl. S. 218, 252, 339ff.).

Wenn wir auch somit die Entstehung der Abänderung des Chromosomenbestandes in sehr vielen Fällen in einigermaßen befriedigender Weise erklären können, so ist es doch vorderhand noch nicht möglich gewesen, diese Abänderungen zu der Artumwandlung in der oben angedeuteten Weise in Beziehung zu bringen. Keine der Arbeiten, die sich solches zum Ziel setzten, ist über die Konstatierung einer Parallele zwischen der vergleichend-anatomisch (eventuell auch -physiologisch) ermittelten abgestuften Mannigfaltigkeit und der abgestuften Veränderung des Chromosomenbestandes hinausgekommen. Wobei noch zu bemerken ist, daß nicht in allen untersuchten Formenkreisen eine solche Parallele besteht, sondern fast ebensooft überhaupt keine entsprechende Beziehung festgestellt werden konnte. Und daß weiterhin in verschiedenen Formenkreisen die Parallele verschieden sein kann; während z. B. die der Stammform am fernsten stehenden *Cyclops*arten die niedrigste Chromosomenzahl haben (BRAUN, MATSCEK), steigt in anderen Fällen, besonders bei domestizierten Pflanzen (*Chrysanthemum* nach TAHARA) die Chromosomenzahl, umgekehrt bei zunehmender Entfernung von der Stammform.

1) In den Zygoten, die zwar für das „a“-führende (schlanke) Chromosom homozygot, für andere Chromosomen aber heterozygot sind.

2) *Artemia*, Psychiden u. a. m., Nematoden.

X. Gibt es geformte cytoplasmatische Erbträger?

Vererbung durch Chromatophoren resp. Leukoplasten — MEVES' Plastosomentheorie der Vererbung — Das Verhalten der Mitochondrien des tierischen Spermiums bei der Befruchtung

Die Analyse gewisser Vererbungserscheinungen hat die Annahme nötig gemacht, daß in diesen Fällen „nicht-mendelnder Vererbung“ Erbanlagen, die nicht in den Chromosomen, sondern im Cytoplasma lokalisiert sind, übertragen werden. Es gilt das nicht für alle Fälle, in denen man von nicht-mendelnder Vererbung sprechen darf; in manchen von ihnen konnte (wie oben auseinandergesetzt wurde) das völlige Ausbleiben der Spaltung¹⁾ (soweit es nicht auf Apogamie beruht oder durch Polymerie vorgetäuscht wird) auf ein abnormes Verhalten der Chromosomen zurückgeführt werden. Es gibt jedoch auch Fälle nicht-mendelnder Vererbung, die auf diese Weise nicht erklärt werden können, sondern, wie oben gesagt, die Annahme nahelegen, daß die Erbanlagen irgendwo anders als in den Chromosomen lokalisiert sein müssen²⁾. Soweit diese Annahme nur irgendwelche morphologisch nicht isolierbaren Bestandteile des Cytoplasmas als Erbträger ins Auge faßt, hat sie uns — wie nicht näher begründet zu werden braucht — hier nicht weiter zu beschäftigen. Alles das, was wir über die Rolle, welche die Chromosomen bei der Vererbung spielen, in Erfahrung gebracht haben, legt jedoch die Frage nahe, ob nicht etwa auch bei der nicht-mendelnden Vererbung individualisierte und sichtbare „Erbträger“, die im Cytoplasma liegen, im Spiele sein könnten. Nach Gebilden, denen man eine derartige Rolle zuschreiben kann, brauchen wir nicht lange zu suchen; im zweiten Abschnitt dieses Aufsatzes ist eine Reihe cytoplasmatischer Gebilde aufgezählt worden, die höchstwahrscheinlich nur aus ihresgleichen entstehen und somit in ähnlicher Weise wie die Chromosomen eine gewisse Kontinuität zwischen Mutter- und Tochterzelle und damit zwischen den (vielzelligen) Individuen (Generationen) vermitteln.

1) Eines der wichtigsten Kriterien der bis jetzt bekannten Fälle nichtmendelnder Vererbung (das andere ist die rein „mütterliche“ Vererbung).

2) Auf ganz anderer Grundlage, nämlich auf der von verschiedenen Autoren ausgesprochenen Hypothese, daß die grundlegenden Organisationsmerkmale (also solche, die z. B. allen Angehörigen einer höheren systematischen Einheit [Klasse, Stamm] gemeinsam sind), in anderer Weise vererbt werden, als die mendelnden mehr „oberflächlichen“ Merkmale, in denen sich Rassen unterscheiden, fußt PLATES „Erbstockhypothese“ (PLATE 1925), nach welcher neben den in den Chromosomen lokalisierten mendelnden Erbfaktoren auch noch andere Erbanlagen im Kern vorhanden sein sollen, welche die Übertragung eben der grundlegenden Organisationsmerkmale besorgen. Als Träger dieser nicht-mendelnden Erbanlagen sieht PLATE das Linin an. Es ist aber, abgesehen davon, daß die Existenz solcher Erbanlagen vorläufig zumindest als recht problematisch bezeichnet werden muß, nicht sehr wahrscheinlich, daß gerade das Linin diese Erbanlagen beherbergt. Nicht nur deshalb, weil (wie auf S. 10 ff. auseinandergesetzt) die Existenz eines achromatischen Kerngerüsts mehr als fraglich ist — man könnte diesem Einwand Rechnung tragen, indem man statt „Linin“ „Kerngrundsubstanz“ sagt — sondern vor allem deshalb, weil nichts dafür spricht, daß nennenswerte Mengen der Kerngrundsubstanz bei der Kernteilung auf die Tochterkerne übertragen werden (außer bei vollständig intranukleär verlaufenden Mitosen), und weil es außerdem nachgewiesen ist, daß in der Mehrzahl aller Fälle der größte Teil der Kerngrundsubstanz bei der Kernteilung vom Cytoplasma resorbiert wird.

Anders steht es jedoch mit der Frage, ob und inwieweit es berechtigt und notwendig ist, einige, wo nicht alle dieser Gebilde als Erbträger anzusprechen. Es liegt auf der Hand, daß für die Entscheidung dieser Frage das Vererbungsexperiment die oberste Instanz darstellt.

Nun handelt es sich aber in fast¹⁾ allen Fällen, in denen eine Übertragung von nicht-mendelnden Erbanlagen durch das Cytoplasma berechtigterweise angenommen werden darf, um die Vererbung von Chlorophyllmerkmalen; genauer gesagt, um die Vererbung defekter Chromatophorenausbildung (Weißbuntheit). Danach mag es zunächst den Anschein haben, als wenn kein triftiger Grund vorläge, in diesen Fällen neben den Chromatophoren (resp. ihrer Jugendstadien, den Leukoplasten) nach anderen Vererbungsträgern²⁾ zu suchen. Dem ist jedoch nicht so; es ist nicht nur in keinem Falle einwandfrei nachgewiesen, daß diese Art von Weißbuntheit durch die Leukoplasten übertragen wird, sondern es sprechen nach CORRENS (1922)³⁾ manche Indizien dafür, daß eine Übertragung „erkrankten“ undifferenzierten Cytoplasmas im Spiele ist. Unter „undifferenziertem“ Cytoplasma ist aber hier nicht das zu verstehen, was oben (S. 6) mit diesem Namen belegt worden ist, sondern alles, was an lebendem Protoplasma neben dem Kern und den Plastiden in der Zelle vorhanden ist. Dieses Protoplasma enthält aber außerdem, wie oben erwähnt, fast in allen Fällen Mitochondrien. Es ist nicht so sehr diese Tatsache⁴⁾, welche eine weitere Erörterung der Frage nach dem Vorhandensein individualisierter Erbträger im Cytoplasma angezeigt erscheinen läßt, als vielmehr ein anderer Umstand.

In manchen Abhandlungen, in denen die Frage nach den cytologischen Grundlagen der Vererbung — meist bei skeptischer Einstellung zur Chromosomentheorie⁵⁾ — erörtert wird, werden zugunsten der Annahme, daß auch durch das Cytoplasma Erbanlagen übertragen werden, neben mehr oder weniger vagen Vermutungen und Behauptungen⁶⁾ (welche bei der Argumentation die Hauptrolle spielen) auch Beobachtungen über die Beteiligung der Mitochon-

1) Eine Ausnahme bilden die kürzlich von F. v. WETTSTEIN untersuchten Fälle „plasmatischer Vererbung“ bei Moosen, für die aber die weiter unten dargelegten Erwägungen ebenfalls gelten. Vgl. ferner das Kapitel „nicht-mendelnde Vererbung“ dieses Handbuchs und MAINX.

2) In Parenthese: auch die Chromatophoren verdienen — wenigstens nach dem, was wir heute von ihnen wissen — nicht die Bezeichnung „Erbträger“, sofern man diesem Wort den Sinn von „Genbehälter“ gibt. Denn ein Gen ist ja ein Etwas, welches letzten Endes Differenzierungsvorgänge hervorruft oder beeinflusst, während in all den Fällen, in denen man den Chromatophoren eine Beteiligung an der Übertragung erblicher Eigenschaften zuschreiben darf, diese Übertragung offenbar durch Teilung des veränderten Chromatophors selbst erfolgt, also eine Übertragung der Eigenschaften selbst ist.

3) Vgl. Gesammelte Abhandlungen, S. 1199.

4) Nebenbei bemerkt sei, daß über das Verhalten der Mitochondrien bei der Befruchtung der Blütenpflanzen meines Wissens nichts Genaueres bekannt ist.

5) FICK (1925), HARMS 1926, HELD 1923, RABL 1915, STIEVE 1922 u. a. m. Man kann sich des Eindrucks kaum erwehren, daß manche dieser Autoren (z. B. STIEVE, FICK) auch in diesem Fall mit zweierlei Maß messen. Während es nach STIEVE „noch niemals gelungen ist, die väterlichen und mütterlichen Chromosomen in den reifenden Keimzellen zu unterscheiden“ (S. 524; geschrieben 1922), haben „die Beobachtungen von HELD gelehrt, daß den Gebilden des Plasmas, besonders den Mitochondrien, bei der Befruchtung und Vererbung eine weit höhere Bedeutung zukommt, als ihnen von Seiten der MORGAN-Schule zugesprochen wird“ (S. 576). Man vergleiche hierzu MEVES Kritik der HELDSchen Befunde (1918, S. 66). Auch FICK nimmt eine ähnlich unkritische Stellung zu den Befunden von HELD und MEVES ein, und MEVES selbst war ja auch ein sehr entschiedener Gegner der Chromosomentheorie der Vererbung; insofern, als er zwar nicht die „Erbträgnatur“ des Kerns, wohl aber das Vorkommen einer Chromosomenpaarung und (disjunktiven) -reduktion in Abrede stellte.

6) Außerdem werden gewöhnlich einige keineswegs eindeutige Versuche angeführt, wie z. B. die von GODLEWSKI (vgl. S. 288) und ROUX (1895).

drien an der Befruchtung angeführt. Damit wird den Mitochondrien Erbträgernatur zugeschrieben; zumindest implizite. Ausdrücklich ausgesprochen wurde diese Annahme von verschiedenen Forschern¹⁾, vor allem jedoch von MEVES, der als der konsequenteste Vertreter der „Plastosomentheorie der Vererbung“ gelten kann. Was man unter dieser Theorie zu verstehen hat, geht wohl am besten aus den folgenden Sätzen, in denen MEVES die hauptsächlichsten Stützen seiner Theorie aufführt, hervor.

„Mit am schwersten wiegt für mich die Erkenntnis, welche mich 1908 zur Aufstellung meiner Theorie veranlaßt hat, daß die Plastosomen²⁾ genuine und Grundelemente des Protoplasmas darstellen, welche im Lauf der Ontogenese die verschiedensten Neformationen bilden. Sie sind ferner im Ei und Spermium konstant vorhanden und machen einen integrierenden Bestandteil beider aus. Wir kennen apyrene, d. h. kernlose Spermien (vgl. MEVES 1902), aber solche, welche keine Plastosomen besitzen, sind noch nicht nachgewiesen worden³⁾. Die protoplasmatische Grundsubstanz der Samenbildungszelle wird bei Säugtieren im Lauf der Spermiogenese bis auf einen ganz minimalen Rest abgeworfen; dagegen werden sämtliche Plastosomen zum Aufbau des Spermiums herangezogen. Die Plastosomen bilden an den Spermien verschiedener Tiere die mannigfachsten Strukturen, welche in außerordentlich wechselnder Weise (bald an der Seite des Kopfes bald hinter demselben um die Ursprungsstelle des Schwanzfadens herum, bald als Hülle um einen mehr oder minder langen Anfangsteil des letzteren) lokalisiert sind. Daraus schließe ich, daß ihnen keine motorische (BENDA) oder mechanische (KOLTZOFF) Funktion zukommen kann und daß sie überhaupt weniger für das Eigenleben der Spermien von Bedeutung sind, als vielmehr ein Material darstellen, welches erst im Ei zur Wirksamkeit gelangt.

Wie das Verhalten⁴⁾ des Mittelstücks des Echinidenspermiums im besamten Ei beweist, kann die Wirksamkeit⁵⁾ nun aber nicht etwa darin bestehen, daß in Gestalt der männlichen plastosomatischen Substanz ein spezifischer chemischer Stoff ins Ei eingeführt wird, welcher die Entwicklung anregen soll. Somit scheint mir für das Vorhandensein der Plastosomen am Spermium keine andere plausible Erklärung übrig zu bleiben, als daß diese Elemente Vererbungsträger darstellen.

Eine Beteiligung der Plastosomen bei der Befruchtung ist ferner besonders bei *Ascaris* und *Filaria*, aber auch bei *Phallusia* und *Mytilus*, direkt nachgewiesen worden“ (MEVES 1918, S. 97/98).

Wie man sieht, sind diese Argumente noch viel weniger zwingend als die, welche vor der Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze zugunsten des „Vererbungsmonopols“ des Kerns geltend gemacht worden sind. Aber noch mehr; diese Argumente sind nicht nur methodisch nicht einwandfrei, sondern auch ihre tatsächliche Grundlage ist alles andere als tragfähig. Eine ver-

1) BENDA, C. RABL (der sogar vermutet, daß die Mitochondrien ähnlich reduziert werden, wie die Chromosomen) vgl. RABL 1915, S. 132), HELD.

2) MEVES bezeichnet die Mitochondrien als „Plastosomen“; granuläre Mitochondrien nennt er „Plastochondrien“, fadenförmige „Plastokonten“.

3) (Fußnote v. MEVES!) VEJDOVSKY (1911 bis 1912) will allerdings bei einer Heuschrecke *Diestramena* und MONTGOMERY (1912) bei *Peripatus* gefunden haben, daß die Spermatozoen sich gegen Ende der Reifung aller Mitochondrien entledigen. Jedoch sind diese Angaben sicher unzutreffend (vgl. MEVES 1913, S. 244 bis 246).

4) Vgl. S. 378.

5) Über die Art dieser Mitwirkung hat sich MEVES niemals genau geäußert (bis auf die wiederholte Behauptung, daß die Plastosomen allen Anforderungen genügen, die man an cytoplasmatische Gebilde, die mit dem Idioplasma NAEGELIS identifiziert werden können, stellen muß); er scheint aber (vgl. 1915, S. 60) zu der Annahme zu neigen, daß die Plastosomentheorie auch für die mendelnde Vererbung gelten könnte (die Reduktionsteilung der Chromosomen hingegen bezeichnet MEVES als ein Phantasieprodukt, vgl. 1915 b, S. 60).

gleichende Betrachtung dessen, was die Untersuchungen MEVES' über das Verhalten der Mitochondrien bei der Befruchtung ergeben haben, zeigt dies ohne weiteres.

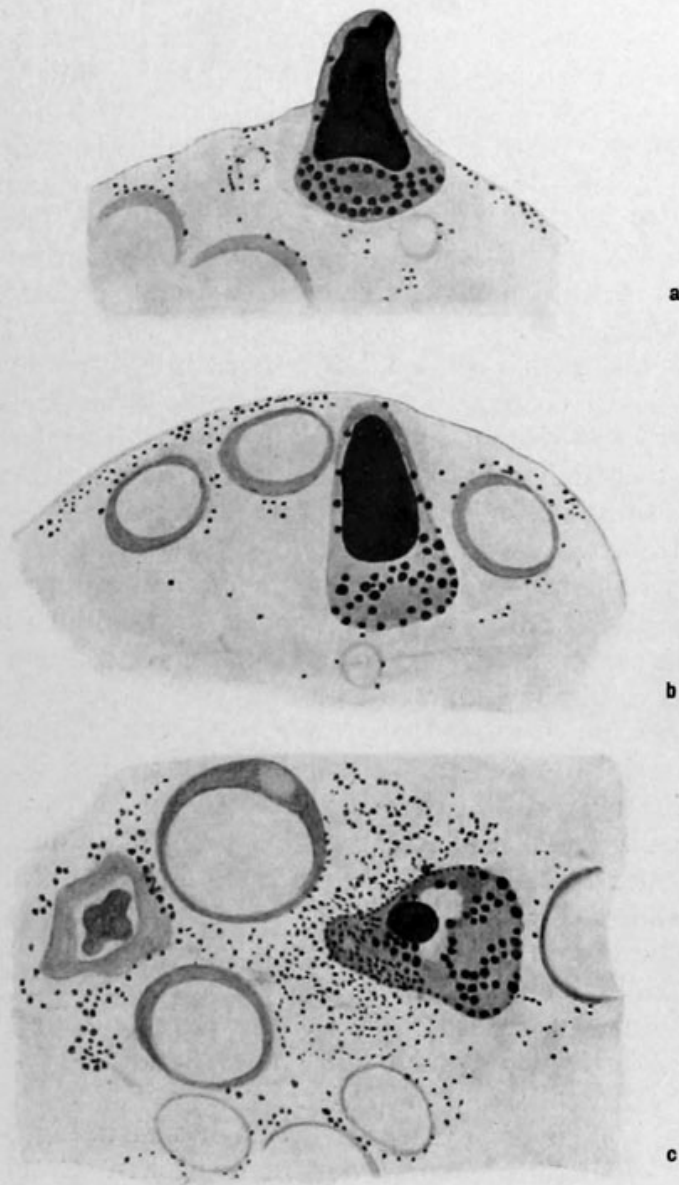


Abb. 278. *Ascaris megalcephala*. Verhalten der Mitochondrien in den ersten Stadien der Befruchtung. Ausschnitte aus Eidurchschnitten. Mitochondrien (und Glanzkörper des Spermiums) rot gefärbt, Kerne, Chromosomen, Cytoplasma und dessen Einschlüsse gelb. *a* Das Spermium ist soeben eingedrungen. Mitochondrien des Eies klein, die des Spermiums (in der Kegelbasis um das Chromosomenklümpchen gelegen)* größer. *b* Etwas späteres Stadium; aus dem Spermium treten (nach MEVES Deutung!) vereinzelt Mitochondrien im Eioplasma über. *c* Das Spermium ist in der Eimitte angelangt (ganz links liegt der Eikern), sein Glanzkörper ist kleiner geworden, seine Mitochondrien zum Teil schon ausgewandert und „zerlegt“ (nach MEVES!, vgl. jedoch die Anzahl der unzerlegten Mitochondrien in Fig. *a* mit der von Fig. *c*!).

Vergrößerung ca. 1900fach. Nach MEVES 1911a aus BUCHNER 1915

*) Vgl. Abb. 95.

Wir beginnen mit *Ascaris megalcephala*, also dem Objekt, an dem nach MEVES (1911a, 1914a) und HELD (1916) die „Aussaat“ der vom Spermium mitgebrachten Mitochondrien einwandfrei erwiesen ist und halten uns zunächst an die Angaben MEVES (Abb. 278, 279). Das breite Vorderende des Spermiums

enthält hier außer dem Chromosomenklümpchen zahlreiche kugelige Mitochondrien (Abb. 278a); die Mitochondrien des Eies sind viel kleiner und zeigen eine unverkennbare Neigung, sich um den Eikern sowie andere Eischlüsse des Cytoplasma (z. B. die sogenannten hyalinen Kugeln) anzusammeln (Abb. 278, 279a). Nachdem das Spermium ins Ei eingedrungen ist, treten seine Mitochondrien allmählich aus dem Innern der Protoplasmamasse, in der sie gelegen waren,

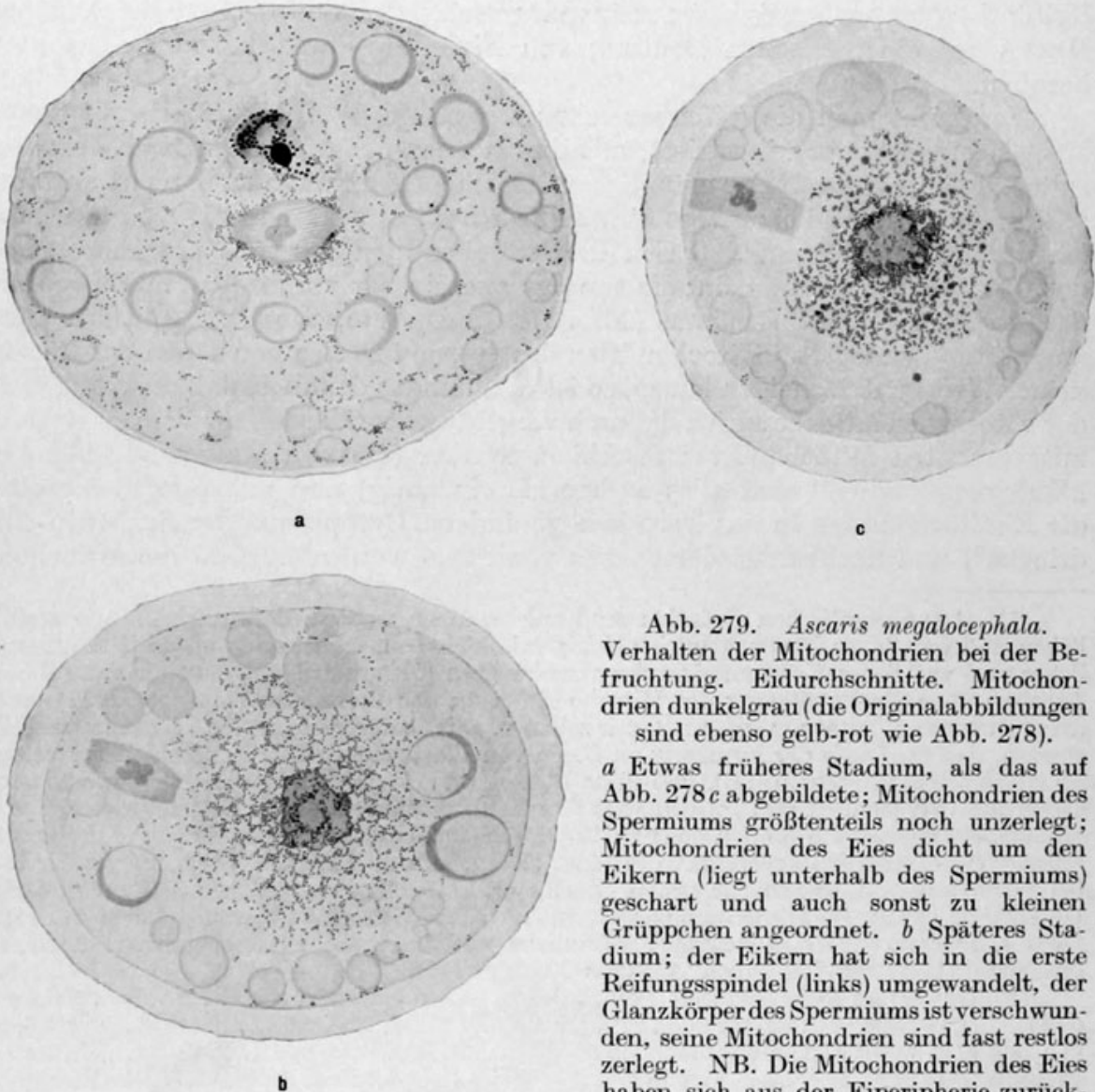


Abb. 279. *Ascaris megalocephala*. Verhalten der Mitochondrien bei der Befruchtung. Eidurchschnitte. Mitochondrien dunkelgrau (die Originalabbildungen sind ebenso gelb-rot wie Abb. 278).

a Etwas früheres Stadium, als das auf Abb. 278c abgebildete; Mitochondrien des Spermiums größtenteils noch unzerlegt; Mitochondrien des Eies dicht um den Eikern (liegt unterhalb des Spermiums) geschart und auch sonst zu kleinen Grüppchen angeordnet. *b* Späteres Stadium; der Eikern hat sich in die erste Reifungsspindel (links) umgewandelt, der Glanzkörper des Spermiums ist verschwunden, seine Mitochondrien sind fast restlos zerlegt. NB. Die Mitochondrien des Eies haben sich aus der Eiperipherie zurück-

gezogen! *c* Etwas späteres Stadium; die Mitochondrien haben sich noch mehr konzentriert. Die zwischen den Mitochondrien liegenden größeren Kugelchen sind vielleicht Überreste des Glanzkörpers.

Vergrößerung ca. 950fach. Nach MEVES 1911a

an deren Oberfläche, wobei sie nach und nach in kleine Körnchen zerlegt werden, die sich von den Mitochondrien des Eies nicht unterscheiden lassen (Abb. 278b, c, 279a, b). Gleichzeitig sammelt sich ein Teil der Eimitochondrien um das in Auflösung begriffene Spermium an (Abb. 278c). Nunmehr beginnen (nach MEVES Schilderung) die zerlegten Mitochondrien des Spermiums ins Eiprotoplasma auszuwandern, bis schließlich das Protoplasma des Spermiums ganz frei von ihnen ist: die „väterlichen“ Mitochondrien haben sich unter die „mütterlichen“ gemengt. Auf späteren Stadien (etwa vom Ende der ersten Reifungsteilung ab) erscheinen

die Mitochondrien etwas größer als vorher; MEVES ist geneigt, dies auf eine Kopulation zwischen väterlichen und mütterlichen Mitochondrien zurückzuführen¹).

Soweit die Angaben MEVES; HELD (1916), der sie im großen und ganzen bestätigt²), glaubt jedoch außerdem mit Hilfe einer besonderen Färbungsmethode die vom Spermium „ausgesäten“ Mitochondrien von denen des Eies auf allen Stadien unterscheiden zu können³). Doch hat MEVES (1918) in einer ausführlichen Kritik der HELDschen Arbeit auseinandergesetzt, daß und weshalb die Angaben HELDS auf einer falschen Deutung von Fixierungs- und Färbungsartefakten beruhen.

Vergleicht man die (offenbar sehr naturgetreuen) Abbildungen, mit denen MEVES seine Angaben illustriert, mit diesen selbst, so kommt man zu dem Resultat, daß die Aussaat der männlichen Mitochondrien, wenn auch nicht unwahrscheinlich, so doch keineswegs einwandfrei bewiesen erscheint⁴). Vorhin habe ich darauf hingewiesen, daß sich die Mitochondrien des Eies um Einschlüsse des Cytoplasmas ansammeln; sie tun das auch in der unmittelbaren Umgebung des eingedrungenen Spermiums (Abb. 278c). Da nun, wie MEVES ausdrücklich angibt, die „zerlegten“ Mitochondrien des Spermiums sich von denen des Eies in keiner Weise unterscheiden lassen, so ist es durchaus denkbar, daß die „Aussaat“ der väterlichen Mitochondrien dadurch vorgetäuscht wird, daß die vom Spermium mitgebrachten Mitochondrien resorbiert werden (die von MEVES abgebildeten „Zerlegungsstadien“ sind alles andere als eindeutig) und ungefähr gleichzeitig die Eimitochondrien in das irgendwie veränderte Cytoplasma der Spermien eindringen⁵) und nachher wieder daraus verdrängt werden⁶). Daß die Mitochon-

1) „Aus theoretischen Gründen muß angenommen werden, daß, nachdem die männlichen und weiblichen Plastochondrien sich gemischt haben, früher oder später je ein männliches und weibliches Korn miteinander verschmelzen (MEVES 1911, S. 698; die erste seiner Arbeiten über die Beteiligung der Mitochondrien an der Befruchtung erschien 1911) und: „von DUESBERG, RUBASCHKIN, LEVI, mir selbst u. a. ist bei verschiedenen Tieren festgestellt worden, daß im Laufe der Furchung an Stelle von Plastochondrien Plastokonten auftreten. Es ist aber ausgeschlossen (!B), daß diese Plastokonten durch Auswachsen je eines Plastochondriums entstanden sein sollten, weil ihre Zahl unter diesen Umständen eine sehr viel größere sein müßte. Sie können sich nur (!B) durch Aneinanderreihung der in den Furchungszellen vorhandenen Plastochondrien gebildet haben, also durch einen Vorgang, wie wir ihn bei Wirbellosen im Beginn der ersten Spermatozytenteilung vielfach beobachten. Da ein Untergehen der im Eiprotoplasma ausgestreuten männlichen Plastochondrien nicht in Frage kommt, müssen (!B) sich demnach männliche und weibliche Plastochondrien zu einem Mischprodukt verbunden haben“ (MEVES 1920, S. 170).

2) Von diesen Befunden sagt FICK, „daß es HELD gelungen sei . . . nachzuweisen, daß sie die väterlichen Plasmosomen in rascher Folge teilen und vermehren und sich schließlich mit dem mütterlichen Protoplasma so dicht mischen, daß, wie HELD sagt, „ein neues Protoplasma zustande kommt, in dem ungefähr gleichviel väterliche und mütterliche Elemente in gleichmäßiger Mischung enthalten sind“ (1925, S. 11). Vgl. hierzu auch ROMEIS 1913.

3) Er meint überdies, daß der Plasmakörper des Spermiums (der nach seinen Beobachtungen ebenfalls mit dem Cytoplasma sich vermengt) „vielleicht den wichtigsten Anteil des Protoplasmas bei der Befruchtung zu vermitteln hat“ (1916, S. 76). Was von dieser Vermutung und ihrer tatsächlichen Grundlage zu halten ist, zeigt MEVES Kritik (1918, S. 83).

4) A. MEYER (1920, S. 166) hat MEVES Angaben in ganz ähnlicher Weise, wie es hier geschieht, kritisiert.

5) Wenn man Heuschreckenspermatocyten auf den Stadien der Metaphase der ersten Reifeteilung in ein hypotonisches Medium bringt, dann quillt die Spindel, und die Mitochondrien, die in normalen Zellen stets außerhalb der Spindel liegen, dringen allmählich in die gequollene Spindel ein (eigene unveröffentlichte Beobachtung).

6) Diese Vermutung, die in ähnlicher Form auch von HELD geäußert worden ist, weist MEVES u. a. mit dem Argument zurück, daß „ein Eindringen weiblicher Plastochondrien in den Spermiumkörper ein Vorgang sein würde, dessen Bedeutung nicht einzusehen wäre“ (1918, S. 78).

drien innerhalb des Cytoplasmas relativ schnell ihre Lage verändern, sich ansammeln und zerstreuen, haben sehr viele Untersuchungen (nicht zuletzt die von MEVES selbst [vgl. Abb. 279b, c]) gezeigt.

Daß die oben geäußerte Vermutung nicht unberechtigt ist, zeigen weiterhin die Beobachtungen MEVES' über die Befruchtung von *Filaria papillosa*. Hier ist allerdings das „Auswandern“ der männlichen Mitochondrien nachweisbar und zwar deshalb, weil die Mitochondrien in „unzerlegtem“ Zustand auswandern (Abb. 280b, c). Das ist aber auch das einzige positive Resultat dieser Unter-

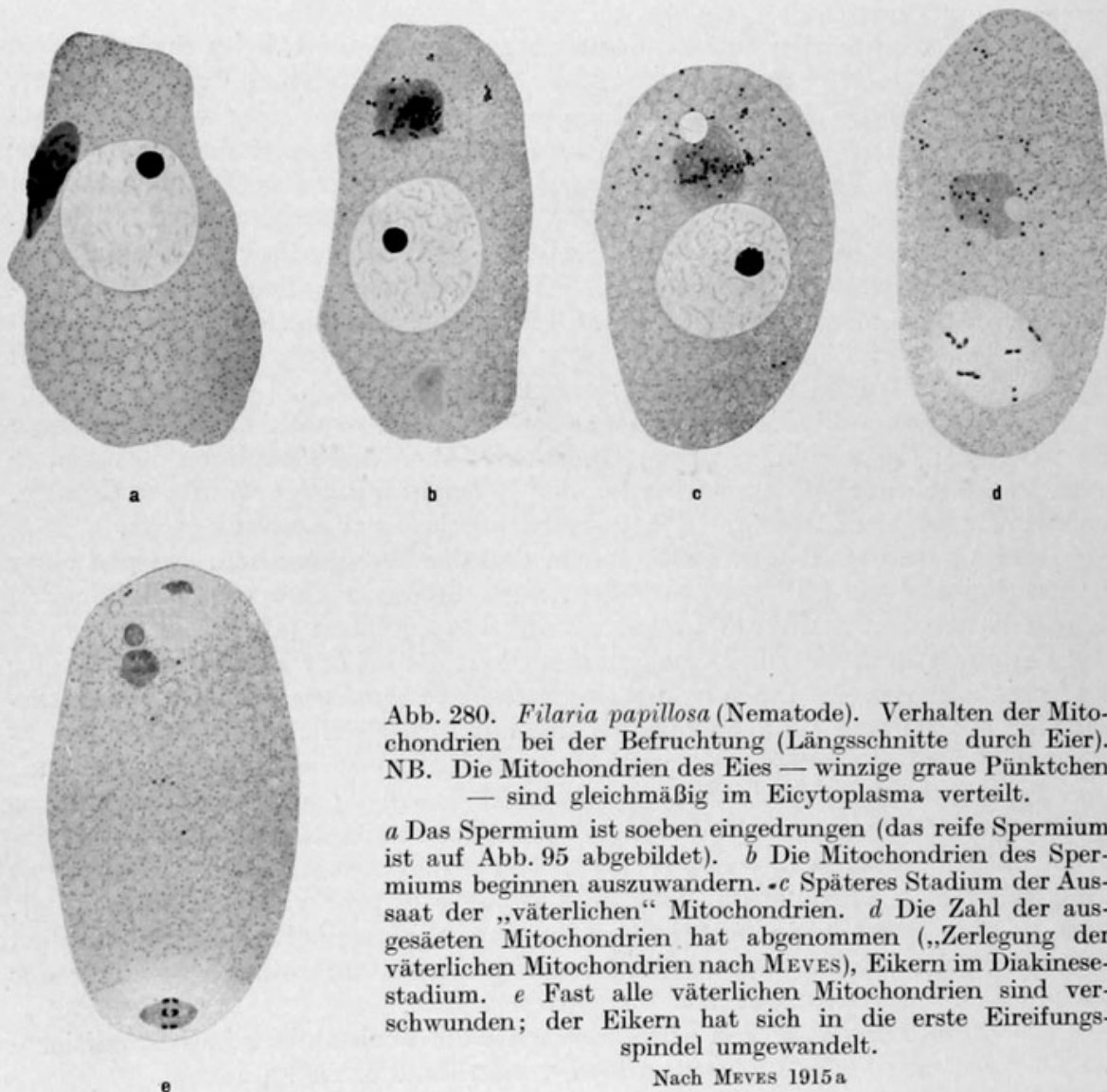


Abb. 280. *Filaria papillosa* (Nematode). Verhalten der Mitochondrien bei der Befruchtung (Längsschnitte durch Eier). NB. Die Mitochondrien des Eies — winzige graue Pünktchen — sind gleichmäßig im Eicytoplasma verteilt.

a Das Spermium ist soeben eingedrungen (das reife Spermium ist auf Abb. 95 abgebildet). b Die Mitochondrien des Spermiums beginnen auszuwandern. c Späteres Stadium der Ausaat der „väterlichen“ Mitochondrien. d Die Zahl der ausgesäeten Mitochondrien hat abgenommen („Zerlegung der väterlichen Mitochondrien nach MEVES), Eikern im Diakinestadium. e Fast alle väterlichen Mitochondrien sind verschwunden; der Eikern hat sich in die erste Eireifungsspindel umgewandelt.

Nach MEVES 1915a

suchungen; die ausgewanderten „väterlichen“ Mitochondrien entziehen sich sehr bald der Beobachtung und sind spätestens auf dem Stadium der ersten Reifungsteilung (des Eies) spurlos verschwunden (Abb. 280e). Was mit ihnen geschehen ist, vermag auch MEVES nicht mit Bestimmtheit anzugeben, doch hält er es für ausgeschlossen, daß sie resorbiert werden¹⁾. Bei *Oxyuris ambigua*, dem letzten

1) „Ein Blick auf die Plastosomen der Eizelle, besonders der heranwachsenden, genügt, um zu erkennen (! B) daß diese Strukturen offenbar eine hervorragende Wichtigkeit besitzen; schon deshalb ist es wenig wahrscheinlich, daß die entsprechenden Strukturen des Spermiums dem Untergang bestimmt sein sollen. Wir wissen ferner, daß die Plastosomen mit den Fäden FLEMMINGS von 1882 und den Granulis von ALTMANN (1890) identisch sind, daß

Nematoden, den MEVES (1920) untersucht hat, liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei *Ascaris*; auch hier kann von einem einwandfreien Nachweis des Auswanderns der männlichen Mitochondrien, die sich sehr bald der Beobachtung entziehen, keine Rede sein.

Dasselbe ist bei *Mytilus edulis*¹⁾ und *Phallusia mamillata*²⁾ der Fall; bei *Phallusia* glaubt zwar MEVES stäbchenförmige Mitochondrien, die kurze Zeit nach dem Verschwinden des von Spermium mitgebrachten „Mitochondrienreifens“ in geringer Zahl in der Umgebung des Spermazentrums auftreten, als väterliche Mitochondrien ansprechen zu dürfen, ohne diese Annahme jedoch beweisen zu können.

Und bei dem letzten Objekt, das noch zu erwähnen ist, beim Seeigelei, hat MEVES (1912, 1914b) selbst nachgewiesen, daß das Mittelstück des Spermiums, welches aus Mitochondrien besteht, zum größten Teil mehr oder weniger unverändert im Eicytoplasma liegen bleibt und bei den Furchungsteilungen offenbar zufallsgemäß von Zelle zu Zelle weitergegeben wird; über das 32-Zellenstadium hinaus hat MEVES das Schicksal dieses Mitochondrienkörpers nicht verfolgt.

Um die Plastosomentheorie auch mit dieser Beobachtung in Einklang zu bringen, hat MEVES auf alle mögliche Weise wahrscheinlich zu machen versucht³⁾, daß „die Zellen, welche keine Mittelstücksubstanz erhalten . . . diejenigen Teile des Pluteus bilden, welche bei der Entstehung des definitiven Tieres abgeworfen oder resorbiert werden“ (1918, S. 92).

Auf das Für und Wider dieser Hypothese braucht hier wohl nicht eingegangen zu werden⁴⁾; die vorhin gegebene Übersicht über unsere heutigen Kenntnisse vom Verhalten der Mitochondrien bei der Befruchtung zeigt wohl zur Genüge, auf wie schwachen Füßen die Plastosomentheorie der Vererbung steht.

Es ist gewiß nicht unwahrscheinlich, daß die Mitochondrien, die von einer Generation auf die nächste übergehen, auch in dieser ihre organellbildenden Eigenschaften beibehalten und auch manifestieren können (allerdings nur unter der Voraussetzung, daß die Mitochondrien die Rolle bei der Bildung ergastischer Differenzierungen, die ihnen von mancher Seite zugeschrieben wird, auch tatsächlich spielen und sie auch wirklich nur aus ihresgleichen durch Teilung entstehen⁵⁾). Es hat allerdings — wenigstens vorläufig — nicht den Anschein, als ob eine Übertragung dieser Art eine große Rolle spielt; wäre dies der Fall, so müßte sie sich wenigstens bei Tieren, wo das Ei ziemliche Mengen von Mitochondrien mitbekommt, in irgendeiner Weise bemerkbar machen. Statt dessen hat die genetisch-entwicklungsphysiologische Analyse in sehr vielen Fällen gezeigt, daß die vom Spermium eingeführten Gene ihre Wirksamkeit schon auf Stadien geltend machen, auf denen man ein derartiges Sichdurchsetzen gegenüber der spezifischen Eistruktur gar nicht erwarten würde.

Die Frage, ob außer den Chromosomen auch noch andere individualisierte „Erbträger“ vorkommen, ist demnach vorderhand offen zu lassen.

sie also ganz ursprüngliche Cytoplasmabestandteile darstellen. Wenn solche durch das Spermium in das Ei hineintransportiert werden, so erscheint es mir ausgeschlossen, daß sie dort spurlos verschwinden sollten“ (MEVES 1925a, S. 29/30).

1) MEVES 1915 b.

2) MEVES 1913.

3) Im Anschluß an eine ähnliche Hypothese, die von VAN DER STRICHT (1909), LAMS (1910 a) und HENNEGUY über die prospektive Bedeutung der beiden ersten Blastomeren des Eies der Nagetiere aufgestellt worden ist; auch hier soll nur aus der Blastomere, die den Schwanz des Spermiums enthält (der ganze Schwanz des Spermiums dringt hier ins Ei ein), der definitive Embryo entstehen, aus den anderen dagegen der sog. Trophoblast.

4) Es sei nur auf die allbekannte Tatsache hingewiesen, daß man aus den isolierten Blastomeren gefurchter Seeigeleier ganz normale Plutei züchten kann.

5) Vgl. auch WILSON 1925 a und LUNDEGARDH 1910.

Zu Tafel I

Stenobothrus lineatus (Heuschrecke). 1—5, 8—13: Spermatocyten, 6, 7: Spermatogonien.

1—3: Ein und dieselbe Stelle einer Gewebeskultur zuerst in lebendem Zustand (1), dann nach Fixierung (Vorfizierung mit Osmiumtetroxyddampf, Nachbehandlung mit FLEMMING-Gemisch) (2) und schließlich (3) nach Färbung (GIEMSA-ROMANOWSKY-Lösung, Vorbeize in Ammoniummolybdat) und Einschluß in Canadabalsam photographiert. Man beachte die gegenseitige Lage der Gemini in den drei Spermatocyten und die auf 1 sichtbaren Chromomeren (vgl. Abb. 136 *x* und 137 *a*). 4, 5: Ausschnitt aus einer Gewebeskultur; 4 lebend, 5 fixiert und gefärbt (wie 3, aber vor dem Einschluß in Canadabalsam in Wasser photographiert). Die auf 4 sichtbaren Stränge, die die Tochterplatten der oben gelegenen Kernteilungsfigur verbinden, sind nicht die Spindelfasern, sondern Mitochondrien (vgl. Abb. 137 *k*, *l*). Die (gegenüber 4) veränderte Lage des außerhalb der Äquatorialplatte gelegenen X-Chromosoms der linken Metaphasefigur auf Fig. 5 beruht nicht auf einem Fixierungsartefakt, sondern darauf, daß das X-Chromosom (nachweislich!) auf der Spindeloberfläche herumgleitet (vgl. Abb. 137 *d*); es hat also seine Lage in der Zeit, die zwischen Herstellung der Aufnahme 4 und der Fixierung des Präparats verstrichen ist, verändert, solange die Zelle noch am Leben war. 6, 7: Äquatorialplatte einer Spermatogonienmitose, bei zwei verschiedenen Einstellungen photographiert (eine Zeichnung derselben Zelle gibt Abb. 136 *b* wieder). FLEMMING-MEVES, 6 μ Pauffinschnitt, Eisenhämatoxylin. 8: Isolierter Kern einer im Diakinesestadium befindlichen Spermatocyte (vgl. Abb. 136 *x*). Alle acht Tetraden und das X-Chromosom (in der Mitte, oberhalb der viertgrößten Tetrade) sichtbar. Ausstrich, Flemming, GIEMSA-Ammoniummolybdat. 9: Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung in Polansicht; das X-Chromosom ausnahmsweise innerhalb der Spindel gelegen; wohl infolge seiner Anheftung an einen Autosomengeminus (Zeichnung derselben Zelle = Abb. 137 *e*). Technik wie bei 6, 7. 10, 11: Äquatorialplatte der zweiten Reifungsteilung bei zwei verschiedenen Einstellungen photographiert. Die Platte enthält acht Autosomen und ein (von diesen nicht unterscheidbares) X-Chromosom. Technik wie bei 9. 12: Äquatorialplatte der zweiten Reifungsteilung, die nur acht Autosomen enthält. Technik wie bei 9. 13: Spermatocyte, der während der Ausbildung der Spindel Quellungswasser entzogen wurde. Infolge der Spannung, in der sich die (am stärksten entquollene) Oberflächenschicht des Cytoplasmas befindet, konnte sich die Spindel nicht gerade ausdehnen (vgl. Abb. 57) und die (hell auf dunklem Grund erscheinenden) Spindelfasern sind deshalb an den (ebenfalls hell auf dunklem Grund erscheinenden) Chromosomen rechts und links vorbeigewachsen. Die Inversion der Färbung (in einer normalen Zelle würden die Spindelfasern wie auch die Chromosomen etwas dunkler sein als das Cytoplasma) beruht darauf, daß die Spindelfasern und Chromosomen hier weniger stark entquollen sind, als das Cytoplasma und den Farbstoff daher leichter abgeben als dieses (das Präparat wurde zuerst überfärbt und dann durch Extraktion der Farbe differenziert). Ausstrich, Osmiumtetroxyddampf, Osmiumtetroxyd-Kaliumbichromat, Fuchsin-Pikrinsäure nach ALTMANN.

Vergrößerung von 1—5 ca. 680fach, von 6—13 ca. 1000fach. Originale

Zu Tafel II

1—15: *Drosophila melanogaster*. 16—23: *Stenobothrus lineatus*.

1: Normales Männchen. Spermatogonienmitose in Polansicht. Äquatorialplatte. Eine Zeichnung derselben Zelle ist auf Abb. 254a abgebildet. 2, 2a: Normales Männchen. Spermatogonienmitose, Äquatorialplatte in Polansicht. Zwei Aufnahmen bei verschiedener Einstellung (= Abb. 254b). 3, 3a Normales Weibchen. Oogonienmitose, Äquatorialplatte in Polansicht. Zwei verschiedene Einstellungen (= Abb. 254c). 4: Desgl. (= Abb. 254d). 5a—c: XYY-Männchen; Metaphase der ersten Reifungsteilung in Seitenansicht, bei drei verschiedenen Einstellungen photographiert; auf 5a ist ein großer Autosomen- und der Mikrosomen = (Nr. IV) Geminus scharf eingestellt, auf 5b der zweite große Autosomengeminus auf 5c der XYY-Komplex. Die Spindel ist von einem dicken Mitochondrienmantel umgeben. 6: XYY-Männchen. Metaphase der zweiten Reifungsteilung in Seitenansicht. Dieses Bild soll nur zeigen, daß die Chromosomen zu einer typischen Äquatorialplatte angeordnet sind (vgl. S. 337). 7: Haplo IV-Weibchen. Oogonienmitose, Äquatorialplatte in Polansicht (= Abb. 254e). 8: XXY-(sekundäres Ausnahms-) Weibchen. Kernteilungsfigur einer Eifollikelzelle in Polansicht (= Abb. 254f). 9, 9a: $\bar{X}\bar{X}$ (graues Über-)Weibchen. Oogonienmitose, Äquatorialplatte in Polansicht, bei zwei verschiedenen Einstellungen photographiert (= Abb. 254g). 10 und 11: Unterdrückt-kurzborstige Weibchen; Oogonienmitosen, Äquatorialplatten in Polansicht (= Abb. 254h und i). 12: Unterdrückt-kurzborstiges Männchen; Spermatogonienmitose, Äquatorialplatte in Polansicht (= Abb. 254j) unten normales Y-Chromosom, links davon X-Chromosom mit angeheftetem Y-Chromosombruchstücke. 13—15: Unterdrückt-kurzborstige Weibchen, deren y-Chromosom gleichschenkelig ist. Oogonienmitosen, Äquatorialplatten in Polansicht (= Abb. 254k—m). Nach Schnittpräparaten (1—3 SAN FELICE, 4—15 FLEMMING, 6 μ , Eisenhämatoxylin). 16: Zwei Spermatoocyten im Pachytän-Bukettstadium (vgl. Abb. 136p). 17: Spermatoocyte im späten Pachytänstadium (nach Aufgabe der polaren Orientierung der Chromosomen) (vgl. Abb. 136u). 18: Spermatoocyte im Übergang zum Diplotänstadium (vgl. Abb. 136v). Man beachte den weiten Spalt der beiden kleinen Tetraden (die später die Form der Abb. 141a oder Kreuzform annehmen). 19 und 19a: Spermatoocyte im frühen Diakinesestadium. Verkettung des größten und drittgrößten Geminus (= Abb. 177a). 20: Spermatoocyte im späten Pachytänstadium. Oben der in seiner Differenzierung voraus-eilende heteromorphe Geminus (vgl. Abb. 136t). 21: Strepsitänstadium. Oben der voraus-eilende heteromorphe Geminus (vgl. Abb. 136w). 22 und 23: Metaphase der ersten Reifungsteilung; der heteromorphe Geminus bereits in Anaphase (auf 22 rechts, auf 23 links). NB. Auf Fig. 23 nehmen die beiden ungleichen Partner eine Stellung ein, die nur dann möglich ist, wenn sie außen an der Spindel liegen, befinden sie sich hingegen innerhalb der Spindel, so liegen sie stets (wohl aus mechanischen Gründen, weil sie zwischen die Spindelfasern eingeklemmt sind) so, wie auf Fig. 22 (vgl. Abb. 137d). 16—19a Nach Ausstrich-Präparaten (OsO₄-Dampf, FLEMMING, GIEMSA-Ammoniummolybdat). 20—23 Nach Schnittpräparaten (FLEMMING-MEVES, 6 μ , Eisenhämatoxylin).

Vergrößerung von 1—15 2000fach, von 16—23 1000fach. Originale (3—15 nach Präparaten von Dr. C. STERN)

Literaturverzeichnis

A. Zusammenfassende Darstellungen

- BAEHR, V. B. DE, 1925: Sur les bases cytologiques de l'hérédité. (15 Fig.) *La Cellule* **36**, p. 371—444.
- BĚLAŘ, K., 1925: Chromosomen und Vererbung. *Naturwissenschaften* **13**, S. 717—723.
- , 1926: Der Formwechsel der Protistenkerne. Eine vergleichend-morphologische Studie. (263 Fig.) *Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie* **6**, S. 235—654.
- BOVERI, TH., 1904a: Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. (75 Fig.) Fischer, Jena.
- BRÜEL, L., 1914: Zelle und Zellteilung (Zoologisch). (173 Fig.) *Handwörterb. d. Naturwiss.* **10**, S. 807—910. Fischer, Jena.
- BUCHNER, P., 1915: *Praktikum der Zellenlehre, I.* (336 S., 160 Fig.) Gebr. Borntraeger, Berlin.
- COWDRY, E. V., 1924: *General cytology. A Textbook of cellular structure and function for students of biology and medicine.* University Press, Chicago, Ill.
- DAHLGREN, K. V., 1927: Die Befruchtungserscheinungen der Angiospermen. Eine monographische Übersicht. *Hereditas* **10**, p. 169—229.
- DEPDOLLA, PH., 1927: Die Keimzellenbildung und die Befruchtung bei den Insekten. (248 Fig.) *Handbuch der Entomologie*, herausgeg. v. C. Schroeder **1**, S. 825—1116. Fischer, Jena.
- DONCASTER, L., 1914: Chromosomes, heredity and sex. A review of the present state of the evidence with regard to the material basis of hereditary transmission and sex-determination. (4 Fig.) *Quarterly Journ. Microsc. Sc.* **59**, p. 487—522.
- FICK, R., 1905: Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. *Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abtlg. Suppl.*, S. 179—228.
- , 1907: Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastard-Regeln. *Ergeb. Anat. Entwicklungsgesch.* **16**, S. 1—140.
- GODLEWSKI, E., 1914: *Physiologie der Zeugung.* Wintersteins Handb. d. vergl. Phys. **3**, Hälfte 2. Fischer, Jena.
- , 1926: Problem der Entwicklungserregung. Reifung und physiologische Eigenschaften der Geschlechtselemente, Physiologie der Befruchtung, Bastardierung und Polyspermie. *Handb. d. norm. u. path. Physiol.* **14**, S. 108—155. Springer, Berlin.
- GURWITSCH, A., 1904, *Morphologie und Biologie der Zelle.* (437 S., 239 Fig.) Fischer, Jena.
- , 1913: *Vorlesungen über allgemeine Histologie.* (345 S., 204 Fig.) Fischer, Jena.
- HAECKER, V., 1904: Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Ein kritisches Referat. (1 Taf., 13 Fig.) *Zool. Jahrb. Suppl.* VII, S. 161—260.
- , 1907: Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. (43 Fig.) *Ergeb. u. Fortschr. d. Zool.* **1**, S. 1—136.
- HEIDER, K., 1906: *Vererbung und Chromosomen.* Sitzber. 77. Vers. Naturf. u. Ärzte, Meran. Fischer, Jena.
- HELD, H., 1923: *Befruchtung und Vererbung.* Rektoratsrede. Leipzig.
- HERBST, C., 1926: Die Physiologie des Kernes als Vererbungssubstanz. (22 Fig.) *Handb. d. norm. u. path. Physiol.* **17**, S. 991—1039.
- KORSCHULT, E. u. K. HEIDER, 1902: *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere.* Allgemeiner Teil. Erste Lieferung. (750 S., 318 Fig.) Fischer, Jena.

- MC CLUNG, CL., E., 1924: The chromosome theory of heredity. (41 Fig.) In: Cowdry, General Cytology, p. 609—690.
- MEYER, A., 1920: Morphologische und physiologische Analyse der Zelle. Fischer, Jena.
- MORGAN, TH. H., 1919: The physical basis of heredity. (305 S., 117 Fig.) Monographs of experimental biology. Philadelphia & London.
- , 1921: Die stofflichen Grundlagen der Vererbung. (Dtsch. Übers. v. H. Nachtsheim.) (118 Fig., 291 S.) Borntraeger, Berlin.
- , 1922: Croonian Lecture on the mechanism of Heredity. (35 Fig., 2 Taf.) Proc. roy. soc. London (B.) **94**, p. 162—197.
- , 1924: Mendelian heredity in relation to cytology. (12 Fig.) In: Cowdry, General Cytology, p. 691—736.
- , 1926: The Theory of the Gene. (343 S., 156 Fig.) New Haven, Yale University Press.
- SHARP, L. W., 1926: An Introduction to Cytology. (581 S., 210 Fig.) 2nd Ed. New York, Mc Graw-Hill Book Co.
- STOMPS, TH., 1923: Erbllichkeit und Chromosomen. (158 S., 24 Fig.) Fischer, Jena.
- STRASBURGER, ED., 1905: Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. (14 Fig., 68 S.) Fischer, Jena.
- SUTTON, W. S., 1909: The chromosomes in heredity. Biol. Bull. **4**, p. 231—251.
- TISCHLER, G., 1921—1922: Allgemeine Pflanzenkaryologie. (899 S., 406 Fig.) Handb. d. Pflanzenanatomie, herausgeg. v. K. Linsbauer, **2**. Gebr. Borntraeger, Berlin.
- WALDEYER, W., 1903: Die Geschlechtszellen. (155 Fig.) Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, herausgeg. v. O. Hertwig, **1**, S. 86—476. Fischer, Jena.
- WILSON, E. B., 1925: The Cell in development and heredity. 3d Ed. (1232 S., 529 Fig.) Macmillan Co., New York.

B. Spezialarbeiten

- AFZELIUS, K., 1922: Embryosackentwicklung und Chromosomenzahl bei einigen *Platanthera*-Arten. (5 Fig.) Svsenk. Bot. Tidskrift. **16**, p. 371—382.
- AGAR, W. E., 1912a: The spermatogenesis of *Lepidosiren paradoxa*. (1 T., 5 Fig.) Quart. Journ. Micros. Sc. **57**, p. 1—44.
- , 1912b: Transverse segmentation and internal differentiation of Chromosomes. (2 Taf.) Quart. Journ. Micros. Sc. **58**, p. 285—298.
- , 1920: The genetics of a *Daphnia* hybrid during parthenogenesis. (3 Fig.) Journ. of Genetics **10**, p. 303—330.
- , 1923: The male meiotic phase in two genera of marsupials (*Macropus* and *Petauroides*). (3 Taf.) Quart. Journ. Mic. Sci. **67**, p. 183—202.
- ALBERTI, W. & G. POLITZER, 1924: Über den Einfluß der Röntgenstrahlen auf die Zellteilung. (23 Fig., 4 Tab.) Arch. f. Entwicklunsmech. **100**, S. 83—109.
- ALLEN, CH. E., 1905a: Das Verhalten der Kernsubstanzen während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von *Lilium canadense*. (1 Taf.) Pringsheims Jahrb. wiss. Bot. **42**, S. 72—82.
- , 1905b: Die Keimung der Zygote bei *Coleochaete*. (1 Taf.) Ber. dtsch. bot. Ges. **23**, S. 285—292.
- , 1924a: Inheritance by tetrad sibs in *Sphaerocarpus*. Proc. Amer. Philos. Soc. **63**, p. 222—235.
- , 1924b: Gametophytic inheritance in *Sphaerocarpus*. I. Intraclonal variation, and the inheritance of the tufted character. (60 Fig.) Genetics **9**, p. 530—587.
- , 1925a: Gametophytic inheritance in *Sphaerocarpus*. II. The polycladous character. (11 Fig.) Genetics **10**, p. 1—16.
- , 1925b: The inheritance of a pair of sporophytic characters in *Sphaerocarpus*. Genetics **10**, p. 72—79.
- , 1926a: Gametophytic inheritance in *Sphaerocarpus*. III. The genetic uniformity of typical clones. Genetics **11**, p. 83—87.
- , 1926b: The direct results of mendelian segregation. Proc. Nat. Ac. Sc. **12**, p. 2—7.
- , 1926c: The transmission of the vegetative character in *Sphaerocarpus*. Proc. Am. Philos. Soc. **65**, p. 83—89.
- ALVERDES, F., 1913: Die Kerne in den Speicheldrüsen der *Chironomus*-Larve. (2 Taf.) Arch. f. Zellfg. **9**, S. 168—204.
- , 1921: Das Verhalten des Kernes der mit Radium behandelten Spermatozoen von *Cyclops* nach der Befruchtung. (8 Fig.) Arch. Entwicklunsmech. **47**, S. 375—398.

- ANDERSON, E. G., 1925: Crossing over in a case of attached X-Chromosomes in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **10**, p. 403—417.
- ANDERSSON, J., 1927: Note on some characters in Ferns subject to Mendelian Inheritance. (4 Fig.) *Hereditas* **9**, p. 157—168.
- ANDREWS, F. M., 1915: Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. (5 Fig., 1 Taf.) *Jahrb. f. wiss. Bot.* **56**, S. 221—253.
- ANKEL, W. E., 1924: Der Spermatozoendimorphismus bei *Bythinia tentaculata* L. und *Viviparus viviparus* L. (10 Fig., 3 Taf.) *Zeitschr. wiss. Biol. Abtlg. B* **1**, S. 85—166.
- ARMBRUSTER, L., NACHTSHEIM, H. & RÖMER, TH., 1917: Die Hymenopteren als Studienobjekt azygoter Vererbungserscheinungen. *Experimentum crucis theoriae mendeliana*. *Zeitschr. f. indukt. Abstammungsl.* **17**, S. 273—355.
- ARTOM, C., 1924: Il tetraploidismo dei maschi dell' *Artemia salina* di Odessa in relazione con alcuni problemi generali di genetica. *R. Accad. naz. dei Lincei, Roma* **32**.
- ATKINSON, G. F., 1899: Studies on reduction in plants. (6 Taf.) *Bot. Gaz.* **28**, p. 1—26.
- AVEL, M., 1925a: Sur les propriétés physiques de l'appareil de Golgi des éléments génitaux des Pulmonés. (3 Fig.) *Compt. rend. soc. biol.* **93**, p. 26—27.
- , 1925b: Appareil de Golgi et vacuome. *Bull. d'histol. appliquée* **2**.
- BAEHR, W. B. VON, 1907: Über die Zahl der Richtungskörper in parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von *Bacillus rossii*. (1 Taf.) *Zool. Jahrb. Abt. Anat.* **24**, S. 175—192.
- , 1909: Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von *Aphis saliceti*, mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. (4 Taf.) *Arch. f. Zellforsch.* **3**, S. 269—333.
- , 1912: Contribution à l'étude de la caryocinèse somatique, de la pseudoréduction et de la réduction (*Aphis saliceti*). (2 Taf.) *La Cellule* **27**, p. 385—450.
- , 1913: Über die Bildung der Sexualzellen bei *Saccocirrus major*. (36 Fig.) *Zool. Anz.* **43**, S. 10—26.
- , 1920: La spermatogenèse et l'ovogenèse chez le *Saccocirrus major* suivies d'une discussion générale sur le mécanisme de la réduction chromatique. (2 Taf.) *La Cellule* **30**, p. 381—457.
- BALBIANI, E. G., 1893: Centrosome et „Dotterkern“. (2 Taf.) *Journ. Anat. et phys.* **29**, p. 145—179.
- BALTZER, F., 1908: Über mehrpolige Mitosen bei Seeigeleiern. *Verh. phys. med. Ges. Würzburg N. F.* **39**, S. 291—328.
- , 1909a: Die Chromosomen von *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus*. (25 Fig., 2 Taf.) *Arch. f. Zellforsch.* **2**, S. 549—632.
- , 1909b: Über die Entwicklung der Echiniden-Bastarde mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. (3 Fig.) *Zool. Anz.* **35**, S. 5—15.
- , 1910: Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. (19 Fig., 5 Taf.) *Arch. f. Zellforsch.* **5**, S. 497—621.
- , 1913: Über die Herkunft der Idiochromosomen bei Seeigeln. *Sitzber. phys. med. Ges. Würzburg*, S. 1—5.
- , 1920: Über die experimentelle Erzeugung und die Entwicklung von *Triton*-Bastarden ohne mütterliches Kernmaterial. *Verh. Schweiz naturf. Ges.*, S. 1—4.
- VAN BAMBEKE, CH, 1898: Contributions à l'histoire de la constitution de l'œuf. III. Recherches sur l'œocyte de *Pholeus phalangioides* (Fuessl.) (6 Taf.) *Arch. de Biol.* **15**, p. 511 bis 598.
- BARANOV, P., 1926: Cytologische und embryologische Untersuchungen an *Drimiopsis maculata* Lindl. (28 Fig.) *Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. B.*, **3**, S. 131—148.
- BĚLAŘ, K., 1922: Untersuchungen an *Actinophrys sol* Ehrenberg. I. Die Morphologie des Formwechsels. (36 Fig., 8 Taf.) *Arch. f. Protistenkunde* **46**, S. 1—96.
- , 1923: Über den Chromosomenzyklus von parthenogenetischen Erdnematoden. (3 Fig.) *Biol. Zentralbl.* **43**, S. 513—518.
- , 1924: Die Cytologie der Merospermie bei freilebenden *Rhabditis*-Arten. (13 Fig.) *Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. B.*, **1**, S. 1—21.
- , 1926a: Zur Cytologie von *Aggregata eberthi*. (5 Fig.) *Arch. Protistenk.* **53**, S. 312—325.
- , 1927: Beiträge zur Kenntnis des Mechanismus der indirekten Kernteilung. (10 Fig.) *Naturwissenschaften* **15**, S. 726—734.
- BELLING, J., 1914: The mode of inheritance of semi-sterility in the offspring of certain hybrid plants. (17 Fig.) *Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungslehre* **12**, S. 303—342.
- , 1921: The behavior of homologous chromosomes in triploid *Canna*. (2 Fig.) *Proc. Nat. Ac.* **7**, p. 197—201.
- , 1924a: Detachment (elimination) of chromosomes in *Cypripedium acaule*. (2 Fig.) *Bot. Gazette* **78**, p. 458—460.

- BELLING, J., 1924b: The distribution of chromosomes in the pollen-grains of a triploid hyacinth. (2 Fig.) *Amer. Nat.* **58**, p. 440—446.
- , 1925a: Fracture of chromosomes in rye. 3 Fig. *Journ. Heredity* **16**, p. 360.
- , 1925b: The origin of chromosomal mutations in *Uvularia*. (11 Fig.) *Journ. of Genetics* **15**, p. 245—266.
- , 1925c: Homologous and similiar chromosomes in diploid and triploid hyacinths. (8 Fig.) *Genetics* **10**, p. 59—71.
- , 1926a: Single and double rings at the reduction division in *Uvularia*. (6 Fig.) *Biol. Bull.* **50**, p. 355—363.
- , 1926b: The structure of chromosomes. (4 Fig.) *Brit. Journ. exp. Biol.* **3**, p. 145—147.
- , 1927a: Configurations of bivalents of *Hyacinthus* with regard to segmental interchange. (5 Fig.) *Biol. Bull.* **52**, p. 480—487.
- , 1927b: The attachments of chromosomes at the reduction division in flowering plants. (16 Fig.) *Journ. of Genetics* **18**, p. 177—206.
- , 1927c: Forms of plant chromosomes. (6 Fig.) *Journ. of Heredity* **18**, p. 371—374.
- , 1927d: A working hypothesis for segmental interchange between homologous chromosomes. *Proc. Nat. Ac. Sc. U. S. A.* **13**, p. 717—718.
- BELLING, J. & BLAKESLEE, A. F., 1922: The assortment of chromosomes in triploid *Daturas*. (8 Fig., 3 Tab.) *The Am. Naturalist* **56**, p. 339—346.
- , 1923: The reduction division in haploid, diploid, triploid and tetraploid *Daturas*. (3 Fig.) *Proc. Nat. Ac. U. S. A.* **9**, p. 106—111.
- , 1924a: The distribution of chromosomes in tetraploid *Daturas*. (4 Fig.) *Amer. Nat.* **58**, p. 60—70.
- , 1924b: The configurations and sizes of the chromosomes in the trivalents of 25 chromosome *Daturas*. (2 Fig.) *Proc. Nat. Ac. U. S. A.* **10**, p. 116—120.
- , 1926: The assortment of chromosomes in haploid *daturas*. (7 Fig.) *La Cellule* **37**, p. 352—366.
- BERG, 1926: Über die Wirkung der Nuklealfärbung, besonders der partiellen Hydrolyse mit Normalsalzsäure auf histologische Objekte. (32 Fig.) *Zeitschr. f. mikr. anat. Forschung* **7**, S. 421—460.
- BERGHS, J., 1904a: La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. I. Depuis le spirème jusqu'aux chromosomes mûrs dans la microsporogénèse d'*Allium fistulosum* et de *Lilium lancifolium (speciosum)*. (1 Taf.) *Cellule* **21**, p. 171—189.
- , 1904b: Dasselbe. II. Depuis la sporogonie jusqu'au spirème définitiv, dans la microsporogénèse de *Allium fistulosum*. (1 Taf.) *Cellule* **21**, p. 383—397.
- , 1905a: Dasselbe. III. La microsporogénèse de *Convallaria mayalis*. (1 Taf.) *Cellule* **22**, p. 43—53.
- , 1905b: Dasselbe. IV. La microsporogénèse de *Drosera rotundifolia*, *Nartheicum ossifragum* et *Helleborus foetidus*. (2 Taf.) *Cellule* **22**, p. 141—160.
- , 1905c: Le fuseau hétérotypique de *Paris quadrifolia*. (2 Taf.) *Cellule* **22**, p. 203—214.
- BIERENS DE HAAN, J. A., 1913: Über bivalente Eier von *Sphaerechinus granularis* und die Größenverhältnisse bei den aus diesen sich entwickelnden Larven. (7 Fig.) *Zool. Anz.* **42**, S. 500—511.
- BLACKBURN, K. B., 1925: Chromosomes and classification in the genus *Rosa*. *Am. Nat.* **59**, p. 200—205.
- BLACKBURN, K. B. & HARRISON, J. W. H., 1921: The status of the british rose forms as determined by their cytological behaviour. (2 Taf., 5. Fig.) *Annal. Bot.* **35**, p. 159—189.
- , 1924: Genetical and cytological studies in hybrid roses. I. The origin of a fertile hexaploid form in the *Pimpinellifoliae-Villosae* crosses. (2 Taf., 4 Fig.) *Brit. Journ. Exper. Biol.* **1**, p. 557—570.
- BLACKMAN, V. H. & E. J. WELSFORD, 1913: Fertilization in *Lilium*. (1 Taf.) *Ann. of Bot.* **27**, p. 111—114.
- BLAKESLEE, A. F., 1922: Variations in *Datura* due to changes in chromosome number. (7 Fig.) *Amer. Nat.* **56**, p. 16—31.
- , 1924: Distinction between primary and secondary chromosomal mutants in *Datura*. *Proc. Nat. Ac. Sc. U. S. A.* **10**, p. 109—116.
- , 1927: The chromosomal constitution of Nubbin, a compound (2n + 1) type in *Datura*. (4 Fig.) *Proc. Nat. Ac. Sc. U. S. A.* **13**, p. 79—85.
- BLAKESLEE, A. F., BELLING, J. & FARNHAM, M. E., 1920: Chromosomal duplication and mendelian phenomena in *Datura mutants*. *Science* **52**, p. 388—390.
- BLAKESLEE, A. F., BELLING, J., FARNHAM, M. E. & BERGNER, A. D., 1922: A haploid mutant in the jimson weed, *Datura stramonium*. *Science* **55**, p. 646—647.
- BLAKESLEE, A. F. & FARNHAM, M. E., 1923: Trisomic inheritance in the poinsettia mutant of *Datura*. (5 Tab., 1 Fig.) *Am. Natur.* **57**, p. 481—495.

- BOEDIJN, K., 1924: Die typische und heterotypische Kernteilung der Oenotheren. (17 Fig.) Zeitschr. wissensch. Biol. Abtlg. B. 1, S. 265—277.
- , 1925: Der Zusammenhang zwischen den Chromosomen und Mutationen bei *Oenothera Lamarkiana*. (32 Fig.) Rec. trav. bot. néerland. 22, p. 173—261.
- BONNEVIE, K., 1901: Über Chromatindiminution bei Nematoden. (2 Taf.) Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaften 36, S. 275—288.
- , 1906: Untersuchungen über Keimzellen. I. Beobachtungen an den Keimzellen von *Enteroxenos östergreni*. (8 Taf., 10 Fig.) Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 41, S. 229 bis 428.
- , 1907: Untersuchungen über Keimzellen. II. Physiologische Polyspermie bei Bryozoen. (4 Taf.) Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 42, S. 567—598.
- , 1908a: Chromosomenstudien. I. Chromosomen von *Ascaris*, *Allium* und *Amphiuma*. Ein Beitrag zur Lehre von der Chromosomenindividualität. (5 Taf., 2 Fig.) Arch. f. Zellfg. 1, S. 450—514.
- , 1908b: Chromosomenstudien. II. Heterotypische Mitose als Reifungscharakter. (7 Taf., 23 Fig.) Arch. f. Zellf. 2, S. 201—278.
- , 1911: Chromosomenstudien. III. Chromatinreifung in *Allium cepa*. (4 Taf.) Arch. f. Zellfg. 6, S. 190—253.
- , 1913: Über die Struktur und Genese der *Ascaris*-Chromosomen. (7 Fig.) Arch. f. Zellfg. 9, S. 433—457.
- BOUIN, P., 1925: Les cinèses de maturation et la double spermatogenèse chez *Scolopendra cingulata* L. (3 Taf.) Cellule 35, p. 373—421.
- BOVERI, M., 1903: Über Mitosen bei einseitiger Chromosomenverbindung. (25 Fig., 3 Taf.) Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 37, S. 401—446.
- BOVERI, TH., 1887a: Zellenstudien. I. Die Bildung der Richtungskörper bei *Ascaris megalocephala* und *A. lambricoides*. (4 Taf.) Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 21, S. 423—515.
- , 1887b: Über Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von *Ascaris megalocephala*. Anat. Anzeiger 2, S. 688—693.
- , 1888: Zellenstudien. II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von *Ascaris megalocephala*. (5 Taf.) S. 1—198. G. Fischer, Jena.
- , 1889: Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzber. Ges. Morph. u. Phys., München 5.
- , 1895: Über das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. (1 Fig.) Verhandl. phys. med. Ges. 29, S. 1—75.
- , 1899: Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. (6 Taf.) Festschr. f. C. v. Kupffer, S. 383—430. G. Fischer, Jena.
- , 1900: Zellenstudien. IV. Über die Natur der Centrosomen. (8 Taf., 3 Fig.) Fischer, Jena, S. 1—220.
- , 1901: Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve von *Strongylocentrotus lividus*. (3 Taf.) Zoologische Jahrbücher. Abt. f. Anat. 14, S. 630—653.
- , 1904b: Protoplasmadifferenzierung als auslösender Faktor für Kernverschiedenheit. Sitzber. phys. med. Ges. Würzburg S. 1—5.
- , 1905: Zellenstudien. V. Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigel-larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. (2 Taf., 7 Fig.) G. Fischer, Jena, S. 1—80.
- , 1907: Zellenstudien. VI. Die Entwicklung dispermer Seeigeleier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kernes. (10 T., 73 Fig., 292 Seiten.) G. Fischer, Jena.
- , 1909a: Die Blastomerenkerne von *Ascaris megalocephala* und die Theorie der Chromosomenindividualität. (7 Fig., 5 Taf.) Arch. f. Zellf. 3, S. 181—268.
- , 1909b: Über „Geschlechtschromosomen“ bei Nematoden. (2 Fig.) Arch. f. Zellf. 4, S. 132 bis 141.
- , 1910: Die Potenzen der *Ascaris*blastomeren nach abgeänderter Furchung. Zugleich ein Beitrag zur Frage qualitativ ungleicher Chromosomenteilung. (6 Taf., 24 Fig.) Festschr. 60. Geburtstag R. Hertwigs 3, S. 131—214. G. Fischer, Jena.
- , 1911: Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Beobachtungen an *Rhabditis nigrovenosa*. Verhandlg. phys. med. Ges. Würzburg, N. F. 41, S. 83—97.
- , 1914: Über die Charaktere von Echiniden-Bastardlarven bei verschiedenem Mengenverhältnis mütterlicher und väterlicher Substanzen. Verh. phys. med. Ges. Würzburg, N. F. 43, S. 117—135.
- , 1918: Zwei Fehlerquellen bei Merogonieversuchen und die Entwicklungsfähigkeit merogonischer und partiell-merogonischer Seeigelbasterde. (3 Taf.) Arch. f. Entw. Mech. 44, S. 417—471.

- BOWEN, R. H., 1920: Studies on insect spermatogenesis. (1 Fig., 2 Taf.) Biol. Bull. **39**, p. 316—362.
- , 1922: Notes on the occurrence of abnormal mitoses in spermatogenesis. (2 Taf.) Biol. Bull. **43**, p. 184—202.
- , 1924: Studies on insect spermatogenesis. VI. Notes on the formation of the sperm in *Coleoptera* and *Aptera*, with a general discussion of flagellate sperms. (2 Fig., 4 Taf.) Journal of Morph. **39**, p. 351—413.
- BRACHET, A., 1922: Recherches sur la fécondation prématurée de l'œuf d'oursin. (3 Taf.) Arch. d. Biol. **32**, p. 205—248.
- BRAUER, A., 1894: Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von *Artemia salina*. (4 Taf.) Arch. mikr. Anat. **43**, S. 162—222.
- BRAUN, H., 1909: Die spezifischen Chromosomenzahlen der einheimischen Arten der Gattung *Cyclops*. (2 Fig., 2 Taf.) Arch. f. Zellfg. **3**, S. 449—482.
- BREMER, G., 1923: A cytological investigation of some species and species-hybrids within the genus *Saccharum*. (92 Fig.) Genetica **5**, p. 97—148 und 273—325.
- , 1924: The cytology of the sugarcane. (20 Fig.) Genetica **6**, p. 497—525.
- , 1925: The cytology of the sugarcane. (20 Fig.) Genetica **7**, p. 293—322.
- BRESSLAU, E., 1909: Über die Sichtbarkeit der Centrosomen in lebenden Zellen. (2 Fig.) Zool. Anz. **35**, S. 141—145.
- BRESSLAU, E. & HARNISCH, 1927: Zahl der Chromosomen bei den Tieren. Tabulae biologicae **4**, p. 83—113.
- BRESSLAU, E. & SCREMIN, L., 1924: Die Kerne der Trypanosomen und ihr Verhalten zur Nuclealreaktion. (1 Taf.) Arch. f. Prot. **48**, S. 509—515.
- BRIDGES, C. B., 1913: Non-disjunction of the sex-chromosomes of *Drosophila*. Journ. exp. Zool. **15**, p. 587—606.
- , 1914: The chromosome hypothesis of linkage applied to cases in sweet peas and *Primula*. Amer. Natur. **48**, p. 524—534.
- , 1916: Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. (1 Taf.) Genetics **1**, p. 107—164.
- , 1921: Genetical and cytological proof of non-disjunction of the fourth chromosome of *Drosophila melanogaster*. (1 Fig.) Proc. Nat. Ac. Sc. U. S. A. **7**, p. 186—192.
- , 1923: Aberrations in chromosomal materials. Eugenics, genetics and the fam. Sc. Pap. sec. int. cong. eug. **1**, p. 76—81.
- BRIDGES, C. B. & ANDERSON, E. G., 1925: Crossing-over in the X-Chromosomes of triploid females of *Drosophila melanogaster*. Genetics **10**, p. 418—441.
- BRIEGER, F., 1928: Über die Vermehrung der Chromosomenzahl bei dem Bastard *Nicotiana tabacum* L. × *N. Rusbyi* Br. (14 Fig., 1 Taf.) Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererbgsst. **47**, S. 1—53.
- BRINK, R. A., 1925: Mendelian ratios and the gametophyte generation in Angiosperms. Genetics **10**, p. 359—394.
- , 1927: The occurrence of semi-sterility in maize. (2 Fig.) Journ. of. Heredity **18**, p. 266 bis 270.
- BRINK, R. A. & Mc. GILLIVRAY, 1924: Segregation for the waxy character in maize pollen and differential development of the male gametophyte. Amer. J. Bot. **11**, p. 465 bis 469.
- BROWNE, N. E., 1916: A comparative study of the chromosomes of six species of *Notonecta*. (7 Taf.) Journ. Morphol. **27**, p. 119—161.
- BRUNELLI, G., 1907: Contributo alla conoscenza della spermatogenesi. (12 Fig.) Rend. Acc. Lincei, Cl. sc. fis. mat. e nat. Serie 5, **16**, p. 799—806.
- , 1911: La spermatogenesi della *Trixalis*. Divisioni maturative. Mem. Acc. d. Lincei Ser. 5, **8**, p. 633—652.
- BRUNSWIK, H., 1924a: Untersuchungen über die Geschlechts- und Kernverhältnisse bei der Hymenomycetengattung *Coprinus*. (3 Fig., 16 Schemata, 35 Tab.) Bot. Abhandlg. **5**, S. 1—152.
- , 1924b: Neuere Untersuchungen über die Sexualitätsverhältnisse bei den Pilzen. Zeitschr. ind. Abstl. **34**, S. 214—223.
- , 1926: Die Reduktionsteilung bei den Basidiomyceten. Zeitschr. f. Bot. **18**, S. 481—498.
- BUCHNER, P., 1909: Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion. (5 Fig., 6 Taf.) Arch. f. Zellfg. **3**, S. 335—430.
- , 1910: Von den Beziehungen zwischen Centriol und Bukettstadium. (23 Fig.) Arch. f. Zellfg. **5**, S. 215—228.
- , 1911: Die Reifung des Seesterneies bei künstlicher Parthenogenese. (7 Fig., 4 Taf.) Arch. f. Zellfg. **6**, S. 577—612.

- BUCHNER, P., 1914: Die Besamung der jugendlichen Ovocyte und die Befruchtung bei *Saccocirrus*. (2 Fig., 2 Taf.) Arch. f. Zellfg. **12**, S. 395—414.
- , 1918: Vergleichende Eistudien. I. Die accessorischen Kerne des Hymenoptereies. (10 Taf., 31 Fig.) Arch. mikrosk. Anatomie **91**, II. S. 1—202.
- BURGEFF, H., 1915: Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erbllichkeit an *Phycomyces nitens* Kunze. I. (2 Taf., 20 Fig.) Flora, **107**, S. 259—316.
- CAROTHERS, E. E., 1913: The mendelian ratio in relation to certain orthopteran chromosomes. (4 Taf.) Journ. Morph. **24**, p. 487—512.
- , 1917: The segregation and recombination of homologous chromosomes as found in two genera of Acrididae (Orthoptera). (5 Fig., 14 Taf.) Journ. Morphol. **28**, p. 445—521.
- , 1921: Genetical behavior of heteromorphic homologous chromosomes of *Circotettix* (Orthoptera). (2 Fig., 5 Taf.) Journ. Morph. **35**, p. 457—473.
- , 1926: The maturation divisions in relation to the segregation of homologous Chromosomes. (2 Fig.) Quarterly Review of Biology **1**, p. 419—435.
- CARROLL, M., 1920: An extra dyad and an extra tetrad in the spermatogenesis of *Camnula pellucida* (Orthoptera); numerical variations in the chromosome complex within the individual. (14 Taf.) Journ. Morph. **34**, p. 375—426.
- CARY, L. R., 1909: The life history of *Diplodiscus temporatus* Stafford. With especial reference to the development of the parthenogenetic eggs. (4 Taf.) Zool. Jahrb. Abtlg. Anat. **28**, S. 595—659.
- CASTETTER, E. F., 1925: Studies on the comparative cytology of the annual and biennial varieties of *Melilotus alba*. (3 Taf.) Amer. Journ. of Bot. **12**, p. 270—286.
- CHAMBERLAIN, CH. J., 1916: *Stangeria paradoxa*. (1 Fig., 3 Taf.) Bot. Gaz. **61**, p. 353—372.
- CHAMBERS, R., 1915: Microdissection studies on the germ cell. Science **41**, p. 290—293.
- , 1924: The physical structure of protoplasm as determined by microdissection and injection. (45 Fig.) In: Cowdry, General Cytology, p. 235—310.
- , 1925: Études de microdissection IV. (2 Taf.) Cellule **35**, p. 106—124.
- CHAMBERS, R. & SANDS, H. C., 1923: A dissection of the chromosomes in the pollen mother cells of *Tradescantia virginica* L. (1 Taf.) Journ. gen. Physiol. **5**, p. 815—819.
- CHAMPY, C., 1913: Recherches sur la spermatogénèse des batraciens et les éléments accessoires du testicule. (114 Fig., 12 Taf.) Arch. exper. gen. **52**, p. 13—304.
- CHILD, C. M., 1904: Amitosis in *Moniezia*. Anatom. Anz. **25**, S. 545—558.
- , 1907 a: Amitosis as a factor in normal and regulatory growth. Anat. Anz. **30**, S. 271 bis 297.
- , 1907 b: The studies on the relation between amitosis and mitosis. I, II, III, IV, V. Biol. Bull. **12** u. **13**.
- , 1910: The occurrence of amitosis in *Moniezia*. Biol. Bull. **18**, p. 109—119.
- , 1911: The method of cell division in *Moniezia*. Biol. Bull. **21**, p. 280—296.
- CHIPMAN, R. H. & GOODSPEED, T. H., 1927: Inheritance in *Nicotiana tabacum*. VIII. Cytological features of *purpurea* Haploid. (3 Taf.) Univ. of Calif. Public. Bot. **11**, p. 141—158.
- CHODAT, R., 1924: La caryocinèse et la réduction chromatique observées sur le vivant. C. r. Soc. Phys. et Hist. nat. Genève **41**, p. 96—99.
- , 1925 a: Sur la réalité de la chiasmotypie dans la cinèse de maturation de l'*Allium ursinum*. (Note prel.). (1 Fig.) C. R. Soc. Phys. et Hist. Nat. **42**, p. 4—8.
- , 1925 b: La chiasmotypie et la cinèse de maturation dans l'*Allium ursinum*. (17 Fig.) Bull. Soc. Botan. Genève **8**, p. 1—30.
- CLAUSEN, J., 1921: Studies on the collective species *Viola tricolor* L. Preliminary notes. Dansk. bot. Tidskr. **37**, p. 205.
- , 1924: Increase of chromosome numbers in *Viola* experimentally induced by crossing. (1 Fig.) Hereditas **5**, p. 29—32.
- , 1926: Genetical and cytological investigations on *Viola tricolor* L. and *V. arvensis* Murr. (2 Taf., 135 Fig.) Hereditas **8**, p. 1—156.
- , 1927: Chromosome number and the relationship of Species in the genus *Viola*. (82 Fig.) Ann. of Bot. **41**, p. 677—714.
- CLAUSEN, R. E. & GOODSPEED, T. H., 1924: Inheritance in *Nicotiana tabacum*. IV. The trisomic character „Enlarged“. Genetics **9**, p. 181—197.
- , 1925: Interspecific Hybridization in *Nicotiana*. II. A tetraploid *glutinosa tabacum* hybrid. An experimental verification of Wings Hypothesis. Genetics **10**, p. 278 bis 284.
- CLAUSEN, R. E. and MANN, M. C., 1924: Inheritance in *Nicotiana tabacum*. V. The occurrence of haploid plants in interspecific progenies. Proc. Nat. Ac. Sc. U. S. A. **10**, p. 121—124.
- CLAUSSEN, P., 1912: Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. *Pyronema confluens* I. (6 Taf., 13 Fig.) Zeitschr. f. Bot. **4**, S. 1—64.

- CLELAND, R. E., 1922: The reduction divisions in the pollen mothercells of *Oenothera*. (3 Taf.) Amer. Journ. Bot. **9**, p. 391—413.
- , 1923: Chromosome arrangements during meiosis in certain *Oenotheras*. (14 Diagr.) Am. Natural. **57**, p. 562—566.
- , 1924: Meiosis in pollen mother cells of *Oenothera franciscana sulfurea*. (2 Taf.) Bot. Gaz. **77**, p. 149—170.
- , 1925: Chromosome behavior during meiosis in the pollen mother cells of certain *Oenotheras*. (8 Diagr.) Am. Natural. **59**, p. 475—479.
- , 1926a: Cytological study of meiosis in anthers of *Oenothera muricata*. (2 Taf.) Bot. Gaz. **82**, p. 55—70.
- , 1926b: Meiosis in the pollen mother cells of *Oenothera biennis* and *Oenothera biennis sulfurea*. (2 Taf., 7 Fig.) Genetics **11**, p. 127—162.
- COE, W. R., 1899: The maturation and fertilization of the egg of *Cerebratulus*. (3 Taf.) Zool. Jahrb. Abtl. Anat. **12**, S. 425—476.
- COKER, W. C., 1903: On the Gametophytes and embryo of *Taxodium*. (11 Taf.) Bot. Gaz. **36**, p. 1—27, 114—140.
- COLLINS, J. L. & MANN, M. C., 1923: Interspecific hybrids in *Crepis*. II. A preliminary report on the result of hybridizing *Crepis setosa* Hall with *C. capillaris* (L.) and with *C. biennis* L. (9 Fig.) Genetics **8**, p. 212—232.
- CONKLIN, E. G., 1901a: Centrosomes and spheres in the maturation fertilization and cleavage of *Crepidula*. (8 Fig.) Anat. Anz. **19**, S. 280—287.
- , 1901b: The individuality of the germ nuclei during the cleavage of the egg of *Crepidula*. (16 Fig.) Biol. Bull. **2**, p. 258—265.
- , 1902: Karyokinesis and cytokinesis in the maturation fertilization and cleavage of *Crepidula* and other gastropoda (6 Taf., 33 Fig.) Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. Ser. **12**, p. 1—121.
- CONKLIN, E. E., 1917: Mitosis and Amitosis. Biol. Bull. **33**, p. 396—436.
- CONKLIN, E. C., 1924: Cellular differentiation. (16 Fig.) In: Cowdry, General Cytology, p. 537—609.
- CORRENS, C., 1924: Gesammelte Abhandlungen. 1899—1924. (128 Fig., 4 Taf.) Verlag J. Springer, Berlin.
- COULTER, J. M. & J. G. LAND, 1905: Gametophyte and embryo of *Torreya taxifolia*. (4 Taf.) Bot. Gaz. **39**, p. 161—178.
- COWDRY, E. V., 1924: Mitochondria, Golgi Apparatus and chromidial substance. (38 Fig.) In: Cowdry, General Cytology, p. 311—382.
- CZURDA, V., 1922: Zur Frage der Nucleoluslöslichkeit bei Spirogyra. (2 Taf., 7 Fig.) Arch. Protistenk. **44**, S. 346—374.
- DAHLGREN, K. V. O., 1916: Zytologische und embryologische Studien über die Reihen *Primulales* und *Plumbaginales*. (3 Taf., 137 Fig.) Kungl. Sv. Vet. ak. handl. **56**, 80 pp.
- DAVIS, H. S., 1908: Spermatogenesis in *Acrididae* and *Locustidae*. (9 Taf.) Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. **53**, p. 59—158.
- DAVIS, B. M., 1909: Cytological studies on *Oenothera*. I. Pollen development of *Oenothera grandiflora*. (2 Taf.) Ann. Bot. **23**, p. 551—571.
- , 1910: Dasselbe, II. The reduction divisions of *Oenothera biennis*. (2 Taf.) Ann. Bot. **24**, p. 631—651.
- , 1911: Dasselbe, A Comparison of the reduction division of *Oenothera Lamarckiana* and *O. gigas*. (3 Tf.) Ann. of. Bot. **25**, p. 941—974.
- DEBAISIEUX, P., 1909: Les débuts de l'ovogénèse dans le *Dytiscus marginalis*. (1 Fig., 2 Taf.) Cellule **25**, p. 207—236.
- DU DEHORNE, A., 1911: Recherches sur la division de la cellule. I. Le duplicisme constant chromosome somatique chez *Salamandra maculosa* Lour. et chez *Allium cepa* L. (2 Taf., 2 Fig.) Arch. f. Zellf. **6**, S. 613—639.
- DELAUNAY, L., 1915: Etude comparée caryologique de quelques espèces du genre *Muscari* Mill. Mem. Soc. nat. Kiev. **25**.
- , 1922: Vergleichende Karyologische Untersuchung der *Muscari*- und *Bellevalia*-Arten. Monst. Jardin Bot. Tiflis.
- , 1926a: Phylogenetische Chromosomenverkürzung. (16 Fig.) Zeitschr. wiss. Biol. Abtlg. B. **4**, S. 338—364.
- , 1926b: Chromosomentheorie der Vererbung und die Chromosomen bei einigen *Liliaceen*. Mon. Ind. Bot. Tiflis. Ser. II. Livr. 2. (Russ. m. Deutsch. Res.)
- DEMBOWSKI, J., 1926: Zur Kritik der Faktoren- und Chromosomenlehre. Zeitschr. f. ind. Abstl. **41**, S. 216—247.

- DEMEREK, M., 1924: A case of pollen dimorphism in maize. (1 Fig.) Amer. J. Bot. **11**, p. 461—464.
- DEVISÉ, R., 1922: La figure achromatique et la plaque cellulaire dans les microsporocytes du „*Larix europaea*“. (4 Taf.) Cellule. **32**, p. 249—307.
- DIGBY, L., 1910: The somatic, premeiotic and meiotic nuclear divisions of *Galltonia candicans*. (5 Taf.) Ann. of Bot. **24**, p. 727—757.
- , 1912: The cytology of *Primula kewensis* and other related *Primula* hybrids. (4 Taf., 2 Fig.) Ann. Bot. **26**, p. 357—388.
- , 1914: A critical study of the cytology of *Crepis virens*. (3 Taf.) Arch. f. Zellf. **12**, S. 97 bis 146.
- , 1919: On the archesporial and meiotic mitoses of *Osmunda*. (5 Taf., 1 Fig.) Ann. of Bot. **33**, p. 135—172.
- DOBELL, C. C., 1911: The principles of protistology. Arch. Prot. **23**, p. 269—310.
- , 1925a: The chromosome cycle of the sporozoa considered in relation to the chromosome theory of heredity. (2 Fig.) Cellule **35**, p. 169—192.
- , 1925b: The life history and chromosome cycle of *Aggregata eberthi*. (3 Fig., 6 Taf.) Parasitology **17**, 1.
- DOFLEIN, F., 1922: Untersuchungen über Chryomonanen. (5 Taf., 3 Fig.) Arch. f. Prot. **44**, S. 149—213.
- DONCASTER, L., 1906: On the maturation of the unfertilized egg and the fate of the polar bodies in the *Tenthredinidae*. (2 Taf.) Quart. Journ. micr. Sc. **49**, p. 561—590.
- , 1907a: Inheritance and sex in *Abraax grossulariata*. Nature **76**.
- , 1907b: Gametogenesis and fertilization in *Nematus ribesii*. (1 Taf.) Quart. J. micr. Sc. **51**, p. 101—113.
- , 1910: Gametogenesis of the gall-fly, *Neuroterus lenticularis* I. (3 Taf.) Proc. Roy. Soc. Ser. B. **82**, p. 88—113.
- , 1911a: Some stages in the spermatogenesis of *Abraax grossulariata* and its variety *lacticolor*. (1 Taf.) Journ. Genetics **1**, p. 179—184.
- , 1911b: Gametogenesis of the gall-fly, *Neuroterus lenticularis* II. (1 Taf.) Proc. Roy. Soc. Ser. B. **83**, p. 476—489.
- , 1912: The chromosomes in the oogenesis and spermatogenesis of *Pieris brassicae* and in the oogenesis of *Abraax grossulariata*. (15 Fig.) Journ. Genetics **2**, p. 189—200.
- , 1916: Gametogenesis of the gall-fly *Neuroterus lenticularis*. (2 Taf.) Proc. Roy. Soc. Ser. B. **89**, p. 183—200.
- , 1922: Further observations on chromosomes and sex-determination in *Abraax grossulariata*. Qu. Journ. micr. Sc. **66**, p. 397—408.
- DULFER, H., 1925: Die Erbliehkeitserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana semigigas*. Rec. trav. bot. néerland **23**, p. 1—71.
- EISEN, G., 1900: The spermatogenesis of *Batrachoseps*. Polymorphous spermatogonia, auxocytes and spermatocytes. Journ. Morphol. **17**, p. 1—117.
- EISENTRAUT, M., 1926: Die spermatogonialen Teilungen bei Acridiern mit besonderer Berücksichtigung der Überkreuzungsfiguren. (24 Fig., 2 Taf.) Zeitschr. f. wiss. Zool. **127**, S. 141—183.
- EKMAN, G., 1927: Über den Unterschied zwischen Reduktions- und Aequationsteilung. Einige theoretische Betrachtungen über den Begriff Chromosom. (3 Fig.) Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. Van. **6**, p. 1—36.
- EMERSON, R. A., 1924: A genetic view of sex expression in the flowering plants. Science **59**, p. 176—182.
- FARMER, J. B. & DIGBY, L., 1914: On dimensions of chromosomes considered in relation to phylogeny. (2 Taf.) Phil. Trans. Roy. Soc. London, B. **205**, p. 1—26.
- FARMER, J. B. & MOORE, J. E. S., 1896: On the essential similarities existing between the heterotype nuclear divisions in animals and plants. (29 Fig.) Anat. Anz. **11**, S. 71—80.
- , 1904: New investigations into the reduction phenomena of animals and plants. (6 Fig.) Proc. Roy. Soc. Ser. B. **72**, p. 104—108.
- , 1905: On the meiotic phase (reduction divisions) in animals and plants. (8 Taf.) Quart. J. micros. Sc. **48**, p. 489—557.
- FARMER, J. B. & SHOVE, D., 1905: On the structure and development of the somatic and heterotype chromosomes of *Tradescantia virginica*. (2 Taf.) Quart. J. micr. Sc. **48**, p. 559—569.
- FARMER, J. B. & WILLIAMS, J. L., 1898: Contributions to our knowledge of the *Fucaceae*: their life-history and cytology. (5 Taf.) Philos. Transactions, **190B**, p. 623—645.
- FAUST, E. A., 1913: Size dimorphism in adult spermatozoa of *Anasa tristis*. Biol. Bull. **25**.

- FEDERLEY, H., 1913: Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra*, sowie einige ihrer Bastarde. (4 Taf.) Zeitschr. ind. Abstl. **9**, S. 1—110.
- , 1915a: Chromosomenstudien an Mischlingen. (5 Fig.) Finska Vetensk. Soc. Förhandl. **57**, p. 1—36.
- , 1915b: Dasselbe. II. Die Spermatogenese des Bastards *Dicranura erminea* ♀ × *Dicranura vinula* ♂. (10 Fig.) Finska Vetensk. Soc. Förhandl. **57**, p. 1—26.
- , 1916: Dasselbe. III. Die Spermatogenese des Bastards *Chaerocampa porcellus* ♀ × *elpenor* ♂. (4 Fig.) Finska Vetensk. Soc. Förhandl. **58**, p. 1—17.
- , 1923: Bilden Chromosomenkonjugation, Mendelspaltung und Fertilität bei Speziesbastarden einen Dreibund? (1 Fig.) Hereditas **4**, S. 161—170.
- , 1925: Gibt es eine konstant-intermediäre Vererbung? Einige Erwägungen, veranlaßt durch den Vortrag von Professor J. Meisenheimer bei der 100-Jahrfeier der Ges. d. Naturf. u. Ärzte in Leipzig 1922, sowie seine unten angeführten Abhandlungen. Zeitschr. f. ind. Abstl. **37**, S. 361—385.
- FERGUSON, M. C., 1901: The development of the egg and fertilization in *Pinus strobus*. (3Taf.) Ann. of Bot. **15**, p. 435—479.
- FERGUSON, M. C., 1904: Contributions to the knowledge of the life-history of *Pinus* with special reference to sporogenesis, the development of the gametophytes and fertilization. (24 Taf.) Proc. Wash. Acad. Sci. p. 1—202.
- FEULGEN, R. & BRAUNS, F., 1924: Untersuchungen über die Nuclealfärbung. Arch. ges. Physiol. **203**, S. 415—435.
- FEULGEN, R. & IMHÄUSER, K., 1925: Über die für die Nuclealreaktion und Nuclealfärbung verantwortlich zu machenden Gruppen. II. Mitt. Zeitschr. f. physiol. Chemie **148**, S. 1—16.
- FEULGEN, R. & ROSSENBECK, H., 1924: Mikroskopisch-chemischer Nachweis einer Nucleinsäure vom Typus der Thymonucleinsäure und die darauf beruhende elektive Färbung von Zellkernen in mikroskopischen Präparaten. Zeitschr. f. physiol. Chemie **135**, S. 203—248.
- FEULGEN, R. & VOIT, K., 1924a: Über den Mechanismus der Nuclealfärbung. I. Mitt. Über den Nachweis der reduzierenden Gruppen in den Kernen partiell hydrolysierter mikroskopischer Präparate. Zeitschr. f. physiol. Chemie **135**, S. 249—252.
- , 1924b: Über den Mechanismus der Nuclealfärbung. II. Mitteilung. Über das Verhalten der Kerne partiell-hydrolysierter mikroskopischer Präparate zur fuchsinschwefligen Säure nach vorausgegangener Behandlung mit Phenylhydrazin. Zeitschr. f. physiol. Chemie **136**, S. 57—61.
- , 1924c: Über die für die Nuclealfärbung und Nuclealreaktion verantwortlich zu machenden Gruppen. Zeitschr. f. physiol. Chemie **137**, S. 272—286.
- FICK, R., 1909: Bemerkungen zu Boveris Aufsatz über die Blastomerenkerne von *Ascaris* und die Theorie der Chromosomenindividualität. Arch. f. Zellf. **3**, S. 521—523.
- , 1924: Einiges über Vererbungsfragen. Abhdlg. preuß. Akad. Wiss. Phys.-Math. Kl. Jahrg. 1924, Nr. **3**, 34 S.
- FINN, W. W., 1925: Male cells in angiosperms. I. Spermatogenesis and fertilization in *Asclepias Cornuti* (3 Taf., 2 Fig.) Bot. Gaz. **80**, p. 1—25.
- FLEMMING, W., 1882: Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. F. W. C. Vogel, Leipzig.
- , 1887: Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. (4 Taf.) Arch. f. mikrosk. Anat. **29**, S. 389 bis 463.
- FOOT, K. & STROBELL, E. CH., 1900: Photographs of the egg of *Allolobophora foetida*. (3 Taf.) Journ. Morphol. **16**, p. 601—618.
- , 1901: Photographs of the egg of *Allolobophora foetida*. II. (2 Taf.) Journ. Morphol. **17**, p. 517—554.
- , 1905: Prophase and metaphase of the first maturation spindle of *Allolobophora foetida*. (9 Taf.) Am. Journ. Anat. **4**, p. 199—243.
- , 1914: Results of crossing *Euschistus variolarius* and *Euschistus servus* with reference to the inheritance of an exclusively male character. Proc. Linn. Soc. Journ. **32**.
- FRANCOTTE, P., 1897: Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les polyclades. (6 Taf.) Arch. zool. expér. gén. **6**, p. 189—298.
- FRASER, H. C. J., 1914: The behaviour of the chromatin in the meiotic divisions of *Vicia faba*. (2 Taf.) Ann. of Bot. **28**, p. 633—642.
- FRIES, W., 1909: Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von *Branchipus* Grub. und der parthenogenetischen Generation von *Artemia salina*. (3 Taf.) Arch. f. Zellforsch. **4**, S. 44—80.
- FRISENDAHL, A., 1912: Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an *Myricaria ermanica* Desv. (3 Taf., 21 Fig.) K. sv. vetensk. Ak. Handlg. **48**, 62 pp.

- FROLOWA, S., 1926: Normale und polyploide Chromosomengarnituren bei einigen *Drosophila*-Arten. (14 Fig.) Zeitschr. wiss. Biol., Abt. B. **3**, S. 682—694.
- FROST, H. B. & MANN, M. C., 1924: Mutant forms of *Matthiola* resulting from non-disjunction. Amer. Nat. **58**, p. 569—572.
- FRY, H. J., 1927: The cross fertilization of enucleated *Echinarachnius* eggs by *Arbacia* sperm. Biol. Bull. **53**, p. 173—178.
- FRYER, J. C. F., 1913: Preliminary Note on some Experiments with a polymorphic *Phasmoda*. (1 Taf.) Journ. of Genetics **3**, p. 107—112.
- FUNKE, G. L., 1924: Über die Isolierung von Basidiosporen mit dem Mikromanipulator nach Janse und Péterfi. Zeitschr. f. Bot. **16**, S. 619—623.
- GAINES, E. F. & AASE, H. C., 1926: A haploid wheat plant. (10 Fig.) Am. Journ. Bot. **13**, p. 373—385.
- GAISER, L. O., 1926: A list of chromosome numbers in Angiosperms. Genetica **8**, p. 401—484.
- GARRET, F. C. & HARRISON, I. W. H., 1923: Melanism in *Lepidoptera* and its possible induction. Nature **112**, p. 240—241.
- GATES, R. R., 1908: A study of reduction in *Oenothera rubrinervis* (3 Taf.) Bot. Gaz. **46**, p. 1—34.
- GATES, R. R., 1913: Tetraploid mutants and chromosome mechanisms. (7 Fig.) Biol. Zentralbl. **33**, S. 92—99, 113—150.
- , 1920: A preliminary account of the meiotic phenomena in the pollen mother cells and tapetum of lettuce (*Lactuca sativa*). (2 Fig.) Proc. R. Soc. London **91**, p. 216—223.
- , 1924: Polyploidy. Brit. J. exp. Biol. **1**, p. 153—182.
- , 1925: Species and chromosomes. Am. Natur. **59**, p. 193—200.
- GATES, R. R. & REES, E. M., 1921: A cytologica study of pollen development in *Lactuca*. (4 Taf.) Annals of Bot. **35**, p. 365—398.
- GATES, R. R. & THOMAS, N., 1914: A cytological study of *Oenothera* mut. *lata* and *Oenothera* mut. *semilata* in relation to mutation. (3 Taf.) Quart. Journ. micr. Sci. **59**, p. 523—571.
- GATES, W. H., 1927: A case of non-disjunction in the mouse. Genetics **12**, p. 295—306.
- GÄUMANN, E., 1926: Vergleichende Morphologie der Pilze. (626 S., 398 Abb.) Fischer, Jena.
- GEERTS, J. M., 1911: Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *Oenothera gigas*. (1 Taf.) Ber. d. dtsh. Bot. Ges. **29**, S. 160—166.
- GEINITZ, B., 1915: Über Abweichungen bei der Eireifung von *Ascaris*. (1 Fig., 3 Taf.) Arch. f. Zellforsch. **13**, S. 588—633.
- GEITLER, L., 1927: Die Reduktionsteilung und Copulation von *Cymbella lanceolata*. (14 Fig., 2 Taf.) Arch. f. Protistenk. **58**, S. 465—507.
- GELEI, J., 1921: Weitere Studien über die Oogenese des *Dendrocoelum lactum*. II. Die Längskonjugation der Chromosomen. (7 Fig., 6 Taf.) Arch. f. Zellforsch. **16**, S. 88—169.
- , 1922: Dasselbe. III. Die Konjugationsfrage der Chromosomen in der Literatur und meine Befunde. (1 Fig.) Arch. f. Zellforsch. **16**, S. 299—370.
- GIARDINA, A., 1901: Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel *Dytiscus*. (7 Taf.) Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. **18**, p. 1—68.
- GICKLHORN, J., 1927: Über vitale Kern- und Plasmafärbung bei Pflanzenzellen. (1 Taf.) Protoplasma **2**, S. 1—16.
- GIGLIO-TOS, E., 1908: I mitocondri nelle cellule seminali maschili di *Pamphagus marmoratus* (Burm). (1 Taf., 28 Fig.) C. Clausen, Torino, p. 1—115.
- , 1908: L'eredità e le leggi razionali dell' ibridismo. C. Clausen, Torino, p. 1—36.
- GODLEWSKI, E., 1906: Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoiden-Familie. (2 Taf., 7 Fig.) Arch. f. Entw.-Mech. **20**, S. 579—643.
- GOLDSCHMIDT, R., 1905: Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus* Lss. (3 Taf., 1 Fig.) Zool. Jahrb. Abtlg. Anat. **21**, S. 607—654.
- , 1908: Die Chromatinreifung der Geschlechtszellen des *Zoogonus mirus* Lss. und der Primärtypus der Reduktion. (2 Taf., 6 Fig.) Arch. f. Zellforsch. **2**, S. 348—370.
- , 1916: The function of the apyrene spermatozoa. Science **44**, p. 1—7.
- , 1917a: Versuche zur Spermatogenese in vitro. (26 Fig., 2 Taf.) Arch. f. Zellforsch. **14**, S. 421—450.
- , 1917b: Crossing over ohne Chiasmotypie? Genetics **2**, p. 82—95.
- , 1920a: Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. (251 S., 113 Fig.) Gebr. Borntraeger, Berlin.
- , 1920b: Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre. II. Die Spermatogenese eines parthenogenetischen Frosches nebst Bemerkungen zur Frage welches Geschlecht bei den Amphibien das heterozygotische ist. (3 Fig.) Arch. f. Zellforsch. **15**, S. 283 bis 290.
- , 1921: Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre III. Die Bedeutung der atypischen Spermatozoen. (2 Fig.) Arch. f. Zellforsch. **15**, S. 291—300.

- GOLDSCHMIDT, R., 1923: Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre IV. Die Sammelchromosomen der Schmetterlinge. (33 Fig.) Arch. f. Zellforsch. **17**, S. 167—184.
- GOLDSMITH, W. M., 1919: A comparative study of chromosomes of the tiger beetles (*Cicindelidae*). (10 Taf.) Journ. Morph. **32**, p. 437—488.
- GOODRICH, H. B., 1916: The germ-cells in *Ascaris incurva*. (11 Fig., 3 Taf.) Journ. exper. Zool. **21**, p. 61—100.
- GOODSPEED, TH., H., 1923: A preliminary note on the cytology of *Nicotiana* species and hybrids. (2 Fig.) Sv. Bot. Tidskr. **17**, p. 472—478.
- GOODSPEED, TH. H. & CLAUSEN, R. E., 1917: The nature of the F₁ species hybrids between *Nicotiana sylvestris* and varieties of *Nicotiana tabacum*. Univ. Calif. Pub. Bot. **5**, p. 301—346.
- , 1922: Interspecific hybridization in *Nicotiana*. I. On the results of backcrossing the F₁ *sylvestris-tabacum* hybrids to *sylvestris*. Univ. Cal. Pub. Bot. **11**, p. 1—30.
- , 1927a: Interspecific hybridization in *Nicotiana*. V. Cytological features of two F₁ Hybrids made with *Nicotiana Bigelovii* as a parent. (8 Fig.) Univ. of Calif. Public. Bot. **11**, p. 117—125.
- , 1927b: Interspecific hybridization in *Nicotiana*. VI. Cytological features of *sylvestris-tabacum*-Hybrids. (9 Fig.) Univ. of Calif. Public. Bot. **11**, p. 127—140.
- GOODSPEED, TH. H., R. E. CLAUSEN & R. H. CHIPMAN, 1926: Interspecific Hybridization in *Nicotiana*. IV. Some cytological features of the *paniculata-rustica* hybrid and its derivatives. (6 Fig.) Univ. of Calif. Publ. Bot. **11**, p. 103—115.
- GRANATA, L., 1909: Le divisioni degli spermatoziti di *Xylocopa violacea* L. Biologica **2**, Torino.
- , 1910: Le cinesi spermatogenetiche di *Pamphagus marmoratus* (Burm.). (1 Fig., 3 Taf.) Arch. f. Zellforsch. **5**, S. 182—214.
- , 1913: Ancora sulle divisioni degli spermatoziti di *Xylocopa violacea* L. Monit. Zool. Ital. **24**.
- GRÉGOIRE, V., 1899: Les cinèses polliniques chez les liliacées. (2 Taf.) Cellule **16**, p. 235—296.
- , 1904: La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. Cellule **21**, p. 297—314.
- , 1905: Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. (Premier mémoire). — Revue critique de la littérature. (147 Fig.) Cellule **22**, p. 221—376.
- , 1907: La formation des gémini hétérotypiques dans les végétaux. (2 Taf.) Cellule **24**, p. 369—420.
- , 1909: La réduction dans le *Zoogonus mirus* Lss. et le „Primärtypus“. (2 Taf.) Cellule **25**, p. 245—285.
- , 1910: Les cinèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus méiotique (Second mémoire). (145 Fig.) Cellule **26**, p. 223—422.
- GREGORY, R. P., 1912: The chromosomes of a giant form of *Primula sinensis*. Cambridge, Phil. Soc. Proc. **16**, p. 560.
- , 1914: On the genetics of tetraploid plants in *Primula sinensis*. Proc. Roy. Soc. **87**, p. 484—492.
- GRIGGS, R. F., 1906: A reducing division in *Ascaris*. (1 Taf.) Ohio Natur. **6**, p. 519—528.
- GUIGNARD, L., 1899: Sur les antherozoides et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. (1 Taf.) Rev. génér. Bot. **11**, p. 129—135.
- GUILLIERMOND, A. & MANGENOT, G., 1922a: Sur la signification de l'appareil réticulaire de Golgi. (1 Fig.) Comp. Rend. Acad. Sci. **174**, p. 692—694.
- , 1922b: Sur la signification des canalicules de Holmgren. (11 Fig.) Compt. Rend. Acad. Sc. **174**, p. 485—488.
- GÜNTHERT, TH., 1910: Die Eibildung der *Dytisciden*. (2 Fig., 7 Taf.) Zool. Jahrb. Abt. Anat. **30**, p. 301—372.
- GURWITSCH, A., 1926: Das Problem der Zellteilung physiologisch betrachtet. (74 Fig.) Monogr. a. d. Gesamtgeb. d. Phys. d. Pflanz. u. Tiere **11**. (220 S.) J. Springer, Berlin.
- GUYÉNOT, E., 1925a: Chromosomes et morphogénèse. (Réponse à M. Hovasse.) Bull. Biol. **59**, p. 293—309.
- , 1925b: Quelques observations au sujet du dernier article de M. Hovasse. Bull. Biol. **59**, p. 315.
- HAASE-BESSELL, G., 1916: Digitalisstudien I. (6 Fig., 4 Taf.) Zeitschr. f. indukt. Abstammungsl. **16**, S. 293—314.
- , 1922: Digitalisstudien II. (1 Taf.) Zeitschr. f. indukt. Abstammungsl. **27**, S. 1—26.
- HABERLANDT, G., 1887: Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns (135 S., 2 Taf.) G. Fischer, Jena.
- HAECKER, V., 1892: Die Eibildung bei *Cyclops* und *Canthocamptus*. (1 Taf.) Zool. Jahrb. Abtl. Anat. u. Ontog. **5**, S. 211—248.

- HAEKER, V., 1895: Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von *Cyclops*. (3 Taf.) Arch. f. mikrosk. Anat. **36**, S. 579—618.
- , 1900: Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. (16 Fig.) Anat. Anz. **17**, S. 9—20.
- , 1902: Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre. (4 Taf., 16 Fig.) Jenaische Ztschr. f. Naturw. **37**, N. F. **30**, S. 297—398.
- HAECKER, V. & EISENTRAUT, M., 1925: Über das Vorkommen von Überkreuzungsfiguren außerhalb der Diakinese. (3 Fig.) Zeitschr. induct. Abstammungsl. **38**, S. 321—323.
- HÅKANSSON, A., 1926: Über das Verhalten der Chromosomen bei der heterotypischen Teilung schwedischer *Oenothera lamarckiana* und einigen ihrer Mutanten und Bastarde. (5 Fig., 1 Taf.) Hereditas **8**, p. 255—304.
- HANCE, R. T., 1917: The diploid chromosome complexes of the pig (*Sus scrofa*) and their variations. (10 Taf., 5 Fig.) Journ. Morph. **30**, p. 155—201.
- , 1918: Variations in the number of somatic chromosomes in *Oenothera scintillans* de Vries. (7 Taf., 5 Fig.) Genetics **3**, p. 225—275.
- HANNA, W. F., 1925: The problem of sex in *Coprinus lagopus*. Ann. of Bot. **39**, p. 431—457.
- HARDER, R., 1926: Über Merogonieveruche an Pilzen. Ber. d. dtsh. Bot. Ges. **44**, S. 20/21 (1. Generalversammlungsheft).
- , 1927: Zur Frage nach der Rolle von Kern und Protoplasma im Zellgeschehen und bei der Übertragung von Eigenschaften. (Nach mikrochirurgischen Untersuchungen an Hymenomyceten). (9 Fig., 2 Taf.) Zeitschr. f. Bot. **19**, S. 337—407.
- HARMAN, M. T., 1913: Method of cell division in the sex cells of *Taenia teniaeformis*. (8 Taf.) Journ. Morph. **24**, p. 205—244.
- , 1920: Chromosome studies in *Tettigidae*, II. Chromosomes of *Paratettix* BB and CC and their hybrid BC. (3 Taf.) Biol. Bull. **38**, p. 213—230.
- HARMS, J. W., 1926: Körper und Keimzellen. 2 Bde. (Monograph. Gesamtgeb. Phys. Pflanzen u. Tiere **9**.) J. Springer, Berlin.
- HARRISON, J. W. H., 1920: The inheritance of melanism in the genus *Tephrosia* (*Ectropis*) with some consideration of the inconstancy of unit characters under crossing. (3 Fig.) Journ. of Genetics **10**, p. 61—85.
- HARRISON, J. W. H. & BLACKBURN, K. B., 1927: The course of pollenformation in certain roses, with some deductions therefrom. Mem. hort. Soc. New York, p. 23—32.
- HARRISON, J. W. H. & DONCASTER, L., 1914: On hybrids between moths of the geometrid subfamily *Bistoninae*, with an account of the behaviour of the chromosomes in gametogenesis in *Lycia*, (*Biston*) *hirtaria*, *Ithysia* (*Nyssia*) *zonaria* and in their hybrids. Journ. Genetics **3**, p. 229—248.
- HARRISON, J. W. H. & PEACOCK, A. D., 1925: On parthenogenesis originating in *Lepidopterous* crosses. Transact. Nat. Hist. Soc. of Northumberland (Durham and Newcastle upon Tyne). N. S. **6**, p. 201—217.
- HARTMANN, M., 1912: Vererbungsstudien. I. Über einen experimentellen Beweis für die Beziehung der Chromosomenreduktion zur Mendelvererbung. Zool. Jahrb., Suppl. XV, **3**, S. 493—500.
- , 1918: Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen (*Chlamydomonas*, *Phycomyces*, Honigbiene). (5 Fig.) Zeitschr. f. induct. Abstammungsl. **20**, S. 1—26.
- , 1924: Der Ersatz der Fortpflanzung von Amöben durch fortgesetzte Regenerationen. Weitere Versuche zum Todproblem. Arch. Protistenk. **49**, S. 447—464.
- , 1925—1927: Allgemeine Biologie. (756 S., 356 Fig.) G. Fischer, Jena.
- HARTMANN, M. & C. SCHILLING, 1917: Die pathogenen Protozoen und die durch sie verursachten Krankheiten. (462 S., 337 Fig.) J. Springer, Berlin.
- HARVEY, E. B., 1916: A review of the chromosome numbers in the *metazoa*, I. Journ. Morph. **28**, p. 1—64.
- , 1920: Dasselbe, II. Journ. Morph. **34**, p. 1—67.
- HEBERER, G., 1925: Die Furchungsmitosen von *Cyclops viridis* J. und das Chromosomen-individualitätsproblem. (12 Fig.) Zool. Anz. **63**, S. 147—156.
- , 1927: Die Idiomerie in den Furchungsmitosen von *Cyclops viridis* J. Ein Beitrag zur Frage nach der Persistenz der Chromosomen. (21 Fig., 2 Taf.) Zeitschr. f. mikrosk. anat. Forschung **10**, S. 169—206.
- HEIDENHAIN, M., 1907 u. 1911: Plasma und Zelle. (1110 S., 671 Fig.) (Handb. d. Anat. d. Menschen, herausgeg. v. K. v. Bardeleben, **8**) G. Fischer, Jena.
- HEILBORN, O., 1924: Chromosome numbers and dimensions, species formation and phylogeny in the genus *Carex*. (22 Fig., 1 Taf.) Hereditas **5**, p. 129—216.
- , 1927: Chromosome numbers in *Draba*. (2 Fig.) Hereditas **9**, p. 59—68.

- HEITZ, E., 1926: Der Nachweis der Chromosomen. Vergleichende Studien über ihre Zahl, Größe und Form im Pflanzenreich, I. (18 Fig., 1 Taf.) Zeitschr. f. Bot. **18**, S. 625 bis 681.
- , 1927a: Über multiple und aberrante Chromosomenzahlen. (1 Taf.) Naturw. Verein, Hamburg **21**, S. 48—58.
- , 1927b: Chromosomen und Gestalt bei *Antirrhinum* und verwandten Gattungen. (4 Fig.) Zeitschr. wiss. Biol. E. **4**, S. 392—410.
- HELD, H., 1916: Untersuchungen über den Vorgang der Befruchtung, I. Der Anteil des Protoplasmas an der Befruchtung von *Ascaris megalocephala*. (6 Taf.) Arch. f. mikr. Anat. **89**, Abt. II, S. 59—224.
- HERBST, C., 1906a: Vererbungsstudien I. Ein Plan zu rationellen Studien über Vererbungserscheinungen. II. Über den Einfluß der Temperatur auf die Ausbildung der Seeigelbaste. III. Ist die „Schädigung“ eines der beiden Sexualprodukte von Einfluß auf das Hervortreten der väterlichen oder mütterlichen Charaktere? (24 Fig.) Arch. f. Entw.-Mech. **21**, S. 173—305.
- , 1906b: Vererbungsstudien IV. Das Beherrschen des Hervortretens der mütterlichen Charaktere (Kombination von Parthenogenese und Befruchtung). (1 Taf.) Arch. f. Entw.-Mech. **22**, S. 473—497.
- HERBST, C., 1907: Vererbungsstudien V. Auf der Suche nach der Ursache der größeren oder geringeren Ähnlichkeit der Nachkommen mit einem der beiden Eltern. (3 Taf.) Arch. f. Entw.-Mech. **24**, S. 185—238.
- , 1909: Vererbungsstudien VI. Die cytologischen Grundlagen der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite. 1. Mitteilung. (4 Taf.) Arch. f. Entw.-Mech. **27**, S. 266—308.
- , 1912: Vererbungsstudien VII. Die cytologischen Grundlagen der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite. 2. Mitteilung. (6 Taf.) Arch. f. Entw.-Mech. **34**, S. 1—89.
- , 1913: Vererbungsstudien VIII. Die Bastardierung von Eiern mit ruhenden Riesenkernen. IX. Der Einfluß der Behandlung der Geschlechtsprodukte mit Ammoniak auf ihre Fähigkeit, die elterlichen Eigenschaften zu übertragen. Sitzber. Heidelb. Akad. Wiss., Math.-naturw. Klasse, Abt. B. **8**.
- , 1914: Vererbungsstudien X. Die größere Mutterähnlichkeit der Nachkommen aus Rieseneiern. (13 Fig., 1 Taf.) Arch. f. Entw.-Mech. **39**, S. 617—650.
- HERIBERT-NILSSON, N., 1918: Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*. (65 Fig.) Lunds Univ. Arsskr. N. F. Afd. 2, **14**, 145 S.
- HERTWIG, G., 1913: Parthenogenese bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden radiumbestrahlten Samen. (6 Fig., 2 Taf.) Arch. f. mikr. Anat. **81**, S. 87—128.
- , 1918: Kreuzungsversuche an Amphibien. I. Wahre und falsche Bastarde. (3 Taf., 2 Fig.) Arch. f. mikr. Anat. **91**, S. 203—271.
- HERTWIG, P., 1920a: Abweichende Form der Parthenogenese bei einer Mutation von *Rhabditis pellio*. Eine experimentell-zytologische Untersuchung. (1 Taf.) Arch. f. mikr. Anat. **94**, S. 303—337.
- , 1920b: Haploide und diploide Parthenogenese. Biol. Zentralbl. **40**, S. 145—174.
- , 1923: Bastardierungsversuche mit entkernten Amphibieneiern. (1 Taf., 1 Fig.) Arch. f. mikr. Anat. **100**, S. 41—60.
- HERZBERG-FRÄNKEL, O., 1925: Faktorenkoppelung bei Pflanzen. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs. **38**, S. 324—348.
- HINDERER, TH., 1914: Über die Verschiebung der Vererbungsrichtung unter dem Einfluß von Kohlensäure. (8 Tab., 3 Taf.) Arch. f. Entw.-Mech. **38**, S. 187—209.
- HOFSTEN, N. v., 1909: Über die frühzeitige Besamung der Eizellen bei *Otomesostoma auditivum* (Forel und du Plessis). Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Turbellarienspermien. (13 Fig.) Zool. Anzeiger **34**, S. 431—443.
- , 1911: Noch ein Wort über die frühzeitige Besamung der Eizellen bei *Otomesostoma auditivum*. (1 Fig.) Zool. Anzeiger **37**, S. 490—494.
- HOGGEN, L. T., 1920a: Studies on synapsis. I. Oogenesis in the *Hymenoptera*. (6 Taf.) Proc. R. Soc. London, **91**, p. 268—293.
- , 1920b: Studies on synapsis. II. Parallel conjugation and the prophase complex in *Periplaneta* with special reference to the premeiotic telophase. (3 Taf.) Proc. R. Soc. London **91**, p. 305—329.
- HOLT, C. M., 1917: Multiple complexes in the alimentary tract of *Culex pipiens*. (4 Taf.) Journ. Morph. **29**, p. 607—618.
- HOVASSE, R., 1922: Contributions à l'étude des chromosomes. Variation du nombre et régulation en parthénogénèse. (20 Fig., 2 Taf.) Bull. Biol. d. l. Fr. et d. l. Belg. **56**, p. 141—229.

- HOVASSE, R., 1924: Théorie chromosomienne et hérédité. (A propos et un livre récent.) Bull. Biol. 58, p. 473—481.
- , 1925: Le chromosome du généticien peut-il être celui du cytologiste? Bull. Biol. 59, p. 310—334.
- HUBER, A., 1927: Beiträge zur Klärung verwandtschaftlicher Beziehungen in der Gattung *Veronica*. I. Die Kernuntersuchungen in der Gattung *Veronica*. (12 Fig.) Jahrb. f. wiss. Bot. 66, S. 359—380.
- HUGHES-SCHRADER, S., 1925: Cytology of hermaphroditism in *Icerya purchasi* (Coccidae). (4 Taf.) Zeitschr. f. Zellforsch. 2, S. 263—292.
- HUSKINS, C. L., 1927: On the genetics and cytology of fatuoid or false wild oats. (3 Taf., 50 Fig.) Genetics 18, p. 315—364.
- HUETTNER, A. F., 1924: Maturation and fertilization in *Drosophila melanogaster*. (1 Fig., 3 Taf.) Journ. Morph. Phys. 39, p. 249—265.
- HYMAN, O. W., 1922: Spermic dimorphism in *Fasciolaria tulipa*. (2 Fig., 11 Taf.) Journ. Morph. 37, p. 307—384.
- , 1925: Natural partial fertilization in *Fasciolaria tulipa*. (3 Taf.) Journ. Morph. 41, p. 267—282.
- ICHIJIMA, K., 1926: Cytological and genetic studies on *Fragaria*. (3 Taf.) Genetics 11, p. 590—604.
- IKENO, S., 1898a: Zur Kenntnis des sog. centrosomenähnlichen Körpers im Pollenschlauch der Cycadeen. Flora, 85, S. 15—18.
- , 1898b: Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei *Cycas revoluta*. (2 Fig., 3 Taf.) Pringheims Jahrb. f. wiss. Bot. 32, S. 557—602.
- , 1903: Beiträge zur Kenntnis der pflanzlichen Spermatogenese: Die Spermatogenese von *Marchantia polymorpha*. (1 Fig., 1 Taf.) Beiheft z. bot. Centralbl. 15, S. 65—88.
- JACOBS, W., 1925: Die Beteiligung der Mitochondrien und des Golgi-Apparates an der Sekretion. Verhandl. dtsch. zool. Ges. S. 182—187.
- , 1927: Der Golgische Binnenapparat, Ergebnisse und Probleme. (6 Fig.) Erg. Biol. 2, S. 357—415.
- JANSSENS, F. A., 1905: Spermatogénèse dans les batraciens. III. Evolution des Auxocytes mâles du *Batrachoseps attenuatus*. (7 Taf.) Cellule 22, p. 379—425.
- , 1909: La théorie de la chiasmotypie. Nouvelle interprétation des cinèses de maturation. (2 Taf., 27 Schemata.) Cellule 25, p. 387—412.
- , 1924: La chiasmotypie dans les insectes. (19 Fig., 21 Taf.) Cellule 34, p. 135—359.
- JEFFREY, E. C. & HICKS, G. C., 1925a: The reduction division in relation to mutation in plants and animals. (8 Fig.) Amer. Natur. 59, p. 410—426.
- , 1925b: Evidence as to the cause of so-called mutations in *Drosophila*. (7 Fig.) Genetica 7, p. 273—286.
- JÖRGENSEN, C. A., 1927: Cytological and experimental studies in the Genus *Lamium*. (4 Fig.) Hereditas 9, p. 126—136.
- , 1910: Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockeies von *Proteus anguineus*. (13 Taf.) Festschr. f. R. Hertwig, 1, S. 439—634. G. Fischer, Jena.
- JÖRGENSEN, M., 1913a: Zellenstudien I. Morphologische Beiträge zum Problem des Ei-wachstums. (15 Fig., 12 Taf.) Arch. f. Zellforsch. 10, S. 1—126.
- , 1913b: Zellenstudien II. Die Ei- und Nährzellen von *Piscicola*. (5 Fig., 6 Taf.) Arch. f. Zellforsch. 10, S. 127—160.
- , 1913c: Zellenstudien III. Beitrag zur Lehre vom Chromidialapparat nach Untersuchungen an Drüsenzellen von *Piscicola*. (11 Fig., 2 Taf.) Arch. f. Zellforsch. 10, S. 161—202.
- JUEL H. O., 1897: Die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* und die bei denselben auftretenden Unregelmäßigkeiten. (3 Taf.) Pringheims Jahrb. f. wiss. Bot. 30, S. 205—226.
- JUNKER, H., 1923: Cytologische Untersuchungen an den Geschlechtsorganen der halb-zwittrigen Steinfliege. (11 Fig., 4 Taf.) Arch. f. Zellforsch. 17, S. 185—259.
- KAHLE, W., 1908: Die Paedogenesis der *Cecidomyiden*. (38 Fig., 6 Taf.) Zoologica (Stuttgart, Schweizerbarthsche Verlagsbuchhandlung (E. Nägele), 21, Heft 55, 79 Seiten.
- KAPPERT, H., 1925: Über die Zahl der unabhängigen Merkmalsgruppen bei der Erbse. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. 36, S. 1—32.
- KARPETSCHENKO, G. D., 1927a: Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. (49 Fig., 2 Taf.) Bull. Appl. Bot. Gen. Plant Breeding 17, p. 305—394.

- KARPEDESCHENKO, G. D., 1927b: The production of polyploid gametes in hybrids. (41 Fig.) *Hereditas* **9**, p. 349—368.
- KARPOVA, L., 1925: Beobachtungen über den Apparat Golgi (Nebenkern) in den Samenzellen von *Helix pomatia*. (1 Taf.) *Zeitschr. f. wiss. Biol. Abt. B.*, **2**, S. 493—514.
- KAUFMANN, B. P., 1925: The existence of double spiral chromatinbands and a „Bouquet“ stage in *Tradescantia pilosa* Lehm. *Amer. Nat.* **59**, p. 190.
- KEEBLE, F., 1912: Gigantism in *Primula sinensis*. (1 Taf., 5 Fig.) *Journ. Genetics* **2**, p. 163—188.
- KEMNITZ, G. v., 1912: Die Morphologie des Stoffwechsels bei *Ascaris lumbricoides*. Ein Beitrag zur physiologisch-chemischen Morphologie der Zelle. (9 Fig., 5 Taf.) *Arch. f. Zellforsch.* **7**, S. 463—603.
- , 1914: Beiträge zur Kenntnis des Spermatozoendimorphismus. (2 Taf.) *Arch. f. Zellforsch.* **12**, S. 567—588.
- KEUNEKE, W., 1924: Über die Spermatogenese einiger Dipteren. (9 Fig., 3 Taf.) *Zeitschr. f. wiss. Biol. Abt. B.* **1**, S. 357—412.
- KIESSELBACH, T. A. & PETERSEN, N. F., 1925: The occurrence of starch and erythroextrin in maize and their segregation in the pollen of hybrids. (5 Fig.) *Genetics* **10**, p. 86 bis 89.
- , 1926: The segregation of carbohydrates in crosses between waxy and starchy types of maize. (1 Fig.) *Genetics* **11**, p. 407—422.
- KIHARA, H., 1919: Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitteilung I. Speziesbastarde des Weizens und Weizen-Roggenbastard. *Bot. Mag. Tokyo* **33**, p. 17—38.
- KIHARA, H., 1921: Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitteilung III. Über die Schwankungen der Chromosomenzahlen bei den Speziesbastarden der *Triticum*-Arten. (1 Fig.) *Bot. Mag. Tokyo* **35**, p. 19—44.
- , 1924: Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. *Mem. Coll. Sc. Kyoto. Imp. Univ. B* No. 1.
- , 1925: Weitere Untersuchungen über die pentaploiden *Triticum*-Bastarde I. (1 Taf.) *Jap. Journ. Bot.* **2**, p. 299—304.
- , 1927: Über das Verhalten der „end to end“ gebundenen Chromosomen von *Rumex acetosella* und *Oenothera biennis* während der heterotypischen Kernteilung. Beiträge zur Frage der Para- und Metasynthese. (89 Fig.) *Jahrb. wiss. Bot.* **66**, S. 429—460.
- KIHARA, H. & ONO, T., 1926: Chromosomenzahlen und systematische Gruppierung der *Rumex*-Arten. (16 Fig.) *Zeitschr. wiss. Biol. Abtlg. B.* **4**, S. 475—481.
- KNIEP, H., 1922: Über Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung. (6 Tab.) *Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, N. F.* **47**, S. 1—29.
- KOCH, A., 1925: Morphologie des Eiwachstums der Chilopoden. (16 Fig., 3 Taf.) *Zeitschr. f. wiss. Biol. Abt. B.* **2**, S. 293—346.
- KOLTZOFF, N. K., 1906: Studien über die Gestalt der Zelle. I. Untersuchungen über die Spermien der Decapoden als Einleitung in das Problem der Zellgestalt. (5 Taf., 37 Fig.) *f. Arch. mikrosk. Anat.* **67**, S. 364—572.
- , 1908: Studien über die Gestalt der Zelle. II. Untersuchungen über das Kopfskelett des tierischen Spermiums. (18 Fig., 5 Taf.) *Arch. f. Zellforsch.* **2**, S. 1—65.
- KOMAL, T., 1920: Spermatogenesis of *Squilla oratoria* de Haan. (3 Taf., 51 Fig.) *Journ. Morph.* **34**, p. 307—333.
- KORNHAUSER, S. J., 1914: A comparative study of the chromosomes in the spermatogenesis of *Enchenopa binotata* (Say) and *Enchenopa (Campylenchia) Stål curvata* (Fabr.) (8 Fig., 5 Taf.) *Arch. f. Zellforsch.* **12**, S. 241—298.
- , 1915: A cytological study of the semi-parasitic copepod *Hersilia apodiformis* (Phil.) with some general considerations of copepod chromosomes. (9 Fig., 3 Taf.) *Arch. f. Zellforsch.* **13**, S. 399—445.
- KORSCHULT, E., 1889: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. (6 Taf.) *Zoolog. Jahrb. Abtlg. Anat.* **4**, S. 1—154.
- KOSTANECKI, K., 1906: Über die Herkunft der Teilungszentren der ersten Furchungsspindel im befruchteten Ei. (2 Taf.) *Arch. f. mikrosk. Anat.* **68**, S. 1—73.
- KOSTANECKI, K. und WIERZEJSKI, 1896: Über das Verhalten der sogenannten achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. (3 Taf.) *Arch. f. mikrosk. Anat.* **42**, S. 309—386.
- KRALLINGER, H. F., 1927: Gibt es einen Spermatozoendimorphismus beim Hausrind? Zugleich eine Chromosomenstudie und ein Beitrag zur Kritik der Chromosomenlehre. (2 Fig.) *Züchtungskunde* **2**, S. 131—139.
- KRÜGER, E., 1913: Fortpflanzung und Keimzellenbildung von *Rhabditis aberrans*, nov. spec. (4 Taf.) *Zeitschr. f. wiss. Zool.* **105**, S. 87—124.

- KÜHN, A., 1908: Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren *Daphnia pulex* de Geer und *Polyphemus pediculus* de Geer. (6 Fig., 4 Taf.) Arch. f. Zellfg. **1**, S. 538—586.
- , 1921: Untersuchungen zur kausalen Analyse der Zellteilung. I. Zur Morphologie und Physiologie der Kernteilung von *Vahlkampfia bistadialis*. (2 Taf., 21 Fig.) Arch. f. Entwicklungsmech. **46**, S. 259—327.
- KUSCHAKEWITSCH, S., 1910: Zur Kenntnis der sogenannten wurmförmigen Spermien der *Prosobranchia*. (4 Fig.) Anat. Anz. **37**, S. 318—324.
- , 1913: Studien über den Dimorphismus der männlichen Geschlechtselemente bei den *Prosobranchia* I. (26 Fig., 4 Taf.) Arch. f. Zellforsch. **10**, S. 237—323.
- KÜSTER, E., 1926: Über vitale Protoplasmafärbung. (Über Vitalfärbung der Pflanzenzellen V.) Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. **43**, S. 378—381.
- KUWADA, Y., 1911: Meiosis in the pollen mothercells of *Zea mays* L. (1 Taf.) Bot. Mag. Tokyo **25**, p. 163—181.
- , 1915: Über die Chromosomenzahl von *Zea mays* L. (1 Taf.) Bot. Mag. Tokyo **29**, p. 83 bis 89.
- , 1919: Die Chromosomenzahl von *Zea mays* L. (2 Taf., 4 Fig.) Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo **39**, 148 S..
- , 1921: On the so-called longitudinal split of chromosomes in the telophase. P. N. (1 Taf.) Bot. Magaz. Tokyo **35**, p. 99—105.
- , 1925: On the number of chromosomes in maize. (4 Fig.) Bot. Magaz. Tokyo **39**, p. 227 bis 234.
- , 1926: On the structure of the anaphasic chromosomes in the somatic mitosis in *Vicia faba*, with special reference to the so-called longitudinal split of chromosomes in the telophase. (1 Taf.) Mem. Coll. Sci. Kyoti Imp. Univ. B., **2**, p. 1—13.
- KUWADA, Y. & SUGIMOTO, T., 1926: On the structure of the chromosomes in *Tradescantia virginica*. P. N. (2 Fig.) Bot. Mag. Tokyo **40**, p. 19—20.
- KYLIN, H., 1920: Bemerkungen über den Bau der Spermatozoiden der Fucaceen. (2 Fig.) Ber. d. d. bot. Ges. **38**, S. 74—78.
- LAGERBERG, T., 1906: Über die präsynaptische und synaptische Entwicklung der Kerne in den Embryosackmutterzellen von *Adoxa moschatellina*. Bot. stud. tillägn. F. R. Kjellman, S. 80—88.
- , 1909: Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Adoxa moschatellina* L. (3 Taf.) K. Svensk. Vet. Akad. Handl. **44**, No. 4, 86 Seiten.
- LAMS, H., 1908: Les divisions des Spermatocytes chez la fourmi (*Camponotus herculeanus* L.) (1 Taf.) Arch. f. Zellf. **1**, S. 528—537.
- , 1909: Les globules polaires de l'œuf d'*Arion empiricorum*. (6 Fig.) Annal. Soc. Méd. Gand. **89**, p. 1—12.
- , 1910a: Recherches sur l'œuf de Cobaye (*Cavia Cobay*) Maturation, Fécondation, Segmentation. C. r. Assoc. Anat. **12**, Réunion Bruxelles.
- , 1910b: Recherches sur l'œuf d'*Arion empiricorum*. (Fér.) (Accroissement Maturation, Fécondation, Segmentation.) (144 S, 9 Taf.) Mem. publ. in 4° par la cl. d. sc. d. l'Ac. r. d. Belg. Série 2, **2**.
- LANCEFIELD, R. C. & METZ, C. W., 1921: Non-disjunction and the Chromosome relationships of *Drosophila Willistoni*. (10 Fig.) Proc. Nat. Ac. Sc. **7**, p. 225—229.
- , 1922: The sex-linked group of mutant characters in *Drosophila Willistoni*. (17 Fig.) Amer. Natur. **56**, p. 211—241.
- LANDAUER, W., 1922: Über die Verschiebung der Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastardlarven unter dem Einfluß von Ammoniak. (15 Fig.) Arch. f. Entw.-Mech. **52**, S. 1—94.
- LANG, W. H., 1923: On the genetic analysis of a heterozygotic plant of *Scolopendrium vulgare* (2 Taf.) Journ. of Genetics **13**, p. 167—176.
- LÉGER, L. & DUBOSCQ, O., 1908: L'évolution schizogonique de l'*Aggregata (Eucoccidium) eberthi* (Labbé). (9 Fig., 3 Taf.) Arch. f. Protistenkde. **12**, S. 44—108.
- LENOIR, M., 1926: Evolution des chromatines. Leurs rapports entre elles et avec la cinèse 1—2. (18 Fig., 6 Taf.) Arch. Morphol. génér. et expériment. **26**, p. 1—207.
- LERAT, P., 1905: Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du *Cyclops strenuus*. (4 Taf.) Cellule **22**, p. 163—198.
- LESSLY, M. M. and FROST, H. B., 1927: Mendelian inheritance of chromosome shape in *Matthiola*. (4 Fig.) Genetics **12**, p. 449—460.
- LEVITSKY, G. A. & KUSMINA, N. E., 1927: Karyological investigations on the systematics and phylogenetics of the genus *Festuca*. (6 Taf.) Bull. appl. Bot. Genet. Plant. Breed. **17**, p. 3—36.

- LEWIS, M. R., 1923: Reversible gelation in living cells. *John Hopkins Hospit. Bull.* November 1923, p. 373—379.
- LEWIS, M. R. & LEWIS, W. H., 1915: Mitochondria and other cytoplasmic structures in Tissue cultures. *Amer. Journ. Anat.* **17**, p. 339—401.
- LEWIS, M. R. & ROBERTSON, W. R. B., 1916: The mitochondria and other structures observed by the Tissue culture method in the male germ cells of *Chorthippus curtipennis* Scudd. (5 Taf.) *Biol. Bull.* **30**, p. 99—124.
- LI, J. CH., 1927: The effect of chromosome aberrations in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **12**, p. 1—58.
- LILLIE, F. R., 1909: Karyokinetic figures of centrifuged eggs; an experimental test of the center of force hypothesis. (9 Fig.) *Biol. Bull.* **17**, p. 101—119.
- LILLIE, F. R. & JUST, E. E., 1924: Fertilization. (17 Fig., 1 Tab.) In: Cowdry, *General Cytology*, p. 449—536.
- DE LITARDIÈRE, R., 1912: Les phénomènes de la cinèse somatique dans le méristème radicaire de quelques polypodiacées. *C. R. Ac. Sc. Paris* **154**, p. 1097—1100.
- , 1912: Formation des chromosomes hétérotypiques chez le *Polypodium vulgare* L. *Compt. Ac. Sc. Paris* **155**, p. 1023—1026.
- LITTLE, C. C., 1921: Non-disjunction of the fourth chromosome of *Drosophila*. *Science*, N. S. **53**.
- LJUNGDAHL, H., 1922: Zur Zytologie der Gattung *Papaver*. (6 Fig.) *Svensk bot. Tidskr.* **16**, p. 103—114.
- , 1924: Über die Herkunft der in der Meiosis konjugierenden Chromosomen bei *Papaver*-Hybriden. (4 Fig.) *Svensk bot. Tidskr.* **18**, p. 279—291.
- LONGLEY, A. E., 1923: Cytological studies in the genera *Rubus* and *Crataegus*. *Am. Natur.* **57**, p. 568—569.
- , 1924: Cytological studies of diploid and polyploid forms of raspberries. *Journ. Agric. Res.* **27**.
- , 1925: Segregation of carbohydrates in maize pollen. *Science* **61**, p. 542—543.
- LORBEER, G., 1927: Untersuchungen über Reduktionsteilung und Geschlechtsbestimmung bei Lebermoosen. (191 Fig., 4 Taf.) *Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbgl.* **44**, S. 1 bis 109.
- LOTSY, J. P., 1926: Has WINGE proved that *Erophila* is not apogamous? (5 Fig.) *Genetics* **8**, p. 335—344.
- LUNDEGARDH, H., 1909: Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger dicotyler Pflanzen. (2 Taf.) *Svensk Bot. Tidskr.* **3**, p. 78—124.
- , 1910: Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. (3 Taf., 5 Fig.) *Jahrb. wiss. Bot.* **48**, S. 285—378.
- , 1912a: Die Morphologie des Kerns und der Teilungsvorgänge bei höheren Organismen. (2 Taf., 2 Fig.) *Ark. Bot.* **12**, p. 1—41.
- , 1912b: Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. (9 Fig., 3 Taf.) *Arch. f. Zellfg.* **9**, S. 205—330.
- , 1912c: Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen an lebendem Material. (2 Taf., 8 Fig.) *Jahrb. f. wiss. Bot.* **51**, S. 236—282.
- , 1913: Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. (3 Taf.) *Arch. f. Zellfg.* **9**, S. 205—330.
- , 1914: Zur Kenntnis der heterotypischen Kernteilung. (1 Taf.) *Arch. f. Zellfg.* **13**, S. 145 bis 157.
- LUTZ, A. M., 1912: Triploid mutants in *Oenothera*. (7 Fig.) *Biol. Zentralbl.* **32**, S. 385—435.
- , 1916: *Oenothera* mutants with diminutive chromosomes. (1 Taf., 7 Fig.) *Amer. Journ. Bot.* **3**, p. 502—526.
- , 1917: Fifteen and sixteen chromosome *Oenothera* mutants. (9 Fig.) *Am. Journ. Bot.* **4**, p. 53—111.
- MC. AVOY, B., 1912: The reduction division in *Fuchsia*. (2 Taf.) *Ohio Nat.* **13**, p. 1—18.
- MC. CLUNG, C. E., 1914: A comparative study of the chromosomes in orthopteran spermatogenesis. (10 Taf.) *Journ. Morph.* **25**, p. 652—729.
- , 1917: The multiple chromosomes of *Hesperotettix* and *Mermiria* (Orthoptera). (8 Taf.) *Journ. Morph.* **29**, p. 519—606.
- , 1927: Synapsis and related phenomena in *Mecostethus* and *Leptysmia*. (4 Taf.) *Journ. Morph.* **43**, p. 181—266.
- MC. DOUGALL, M. L., 1925: Cytological observations on gymnostomatous ciliates, with a description of the maturation phenomena in diploid and tetraploid forms of *Chilodon uncinatus*. (11 Taf.) *Qu. J. micr. Sc.* **69**, p. 361—384.
- MC. GREGOR, J. H., 1899: The spermatogenesis of *Amphiuma*. (2 Taf.) *Journ. Morphol.* **15**, Suppl., p. 57—104.

- LEWIS, M. R., 1923: Reversible gelation in living cells. *John Hopkins Hospit. Bull.* November 1923, p. 373—379.
- LEWIS, M. R. & LEWIS, W. H., 1915: Mitochondria and other cytoplasmic structures in Tissue cultures. *Amer. Journ. Anat.* **17**, p. 339—401.
- LEWIS, M. R. & ROBERTSON, W. R. B., 1916: The mitochondria and other structures observed by the Tissue culture method in the male germ cells of *Chorthippus curtipennis* Scudd. (5 Taf.) *Biol. Bull.* **30**, p. 99—124.
- LI, J. CH., 1927: The effect of chromosome aberrations in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **12**, p. 1—58.
- LILLIE, F. R., 1909: Karyokinetic figures of centrifuged eggs; an experimental test of the center of force hypothesis. (9 Fig.) *Biol. Bull.* **17**, p. 101—119.
- LILLIE, F. R. & JUST, E. E., 1924: Fertilization. (17 Fig., 1 Tab.) In: Cowdry, *General Cytology*, p. 449—536.
- DE LITARDIÈRE, R., 1912: Les phénomènes de la cinèse somatique dans le méristème radicaire de quelques polypodiées. *C. R. Ac. Sc. Paris* **154**, p. 1097—1100.
- , 1912: Formation des chromosomes hétérotypiques chez le *Polypodium vulgare* L. *Compt. Ac. Sc. Paris* **155**, p. 1023—1026.
- LITTLE, C. C., 1921: Non-disjunction of the fourth chromosome of *Drosophila*. *Science*, N. S. **53**.
- LJUNGDAHL, H., 1922: Zur Zytologie der Gattung *Papaver*. (6 Fig.) *Svensk bot. Tidskr.* **16**, p. 103—114.
- , 1924: Über die Herkunft der in der Meiosis konjugierenden Chromosomen bei *Papaver*-Hybriden. (4 Fig.) *Svensk bot. Tidskr.* **18**, p. 279—291.
- LONGLEY, A. E., 1923: Cytological studies in the genera *Rubus* and *Crataegus*. *Am. Natur.* **57**, p. 568—569.
- , 1924: Cytological studies of diploid and polyploid forms of raspberries. *Journ. Agric. Res.* **27**.
- , 1925: Segregation of carbohydrates in maize pollen. *Science* **61**, p. 542—543.
- LORBEER, G., 1927: Untersuchungen über Reduktionsteilung und Geschlechtsbestimmung bei Lebermoosen. (191 Fig., 4 Taf.) *Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbgs. l.* **44**, S. 1 bis 109.
- LOTSY, J. P., 1926: Has WINGE proved that *Erophila* is not apogamous? (5 Fig.) *Genetics* **8**, p. 335—344.
- LUNDEGARDH, H., 1909: Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger dicotyler Pflanzen. (2 Taf.) *Svensk Bot. Tidskr.* **3**, p. 78—124.
- , 1910: Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. (3 Taf., 5 Fig.) *Jahrb. wiss. Bot.* **48**, S. 285—378.
- , 1912a: Die Morphologie des Kerns und der Teilungsvorgänge bei höheren Organismen. (2 Taf., 2 Fig.) *Ark. Bot.* **12**, p. 1—41.
- , 1912b: Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. (9 Fig., 3 Taf.) *Arch. f. Zellfg.* **9**, S. 205—330.
- , 1912c: Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen an lebendem Material. (2 Taf., 8 Fig.) *Jahrb. f. wiss. Bot.* **51**, S. 236—282.
- , 1913: Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. (3 Taf.) *Arch. f. Zellfg.* **9**, S. 205—330.
- , 1914: Zur Kenntnis der heterotypischen Kernteilung. (1 Taf.) *Arch. f. Zellfg.* **13**, S. 145 bis 157.
- LUTZ, A. M., 1912: Triploid mutants in *Oenothera*. (7 Fig.) *Biol. Zentralbl.* **32**, S. 385—435.
- , 1916: *Oenothera* mutants with diminutive chromosomes. (1 Taf., 7 Fig.) *Amer. Journ. Bot.* **3**, p. 502—526.
- , 1917: Fifteen and sixteen chromosome *Oenothera* mutants. (9 Fig.) *Am. Journ. Bot.* **4**, p. 53—111.
- MC. AVOY, B., 1912: The reduction division in *Fuchsia*. (2 Taf.) *Ohio Nat.* **13**, p. 1—18.
- MC. CLUNG, C. E., 1914: A comparative study of the chromosomes in orthopteran spermatogenesis. (10 Taf.) *Journ. Morph.* **25**, p. 652—729.
- , 1917: The multiple chromosomes of *Hesperotettix* and *Mermiria* (Orthoptera). (8 Taf.) *Journ. Morph.* **29**, p. 519—606.
- , 1927: Synapsis and related phenomena in *Mecostethus* and *Leptysma*. (4 Taf.) *Journ. Morph.* **43**, p. 181—266.
- MC. DOUGALL, M. L., 1925: Cytological observations on gymnostomatous ciliates, with a description of the maturation phenomena in diploid and tetraploid forms of *Chilodon uncinatus*. (11 Taf.) *Qu. J. micr. Sc.* **69**, p. 361—384.
- MC. GREGOR, J. H., 1899: The spermatogenesis of *Amphiuma*. (2 Taf.) *Journ. Morphol.* **15**, Suppl., p. 57—104.

- MAINX, F., 1925: Die Rolle des Protoplasmas bei der Vererbung. *Lotos* **73**, S. 201—217.
- MANN, M. C., 1925: Chromosomenumber and individuality in the germcells of *Crepis*. Univ. Calif. Publ. Agric. **2**, No. 10.
- MARCHAL, ÉM., 1912: Recherches cytologiques sur le genre *Amblystegium*. (1 Taf.) Bull. soc. roy. bot. Belg. **51** (vol. jubil.), p. 189—203.
- MARÉCHAL, J., 1907: Sur l'ovogénèse des séliaciens et de quelques autres Chordates. I. Morphologie de l'élément chromosomique dans l'ovocyte I chez les séliaciens, les téléostéens, les tuniciens et l'*Amphioxus*. (11 Taf.) *Cellule* **24**, p. 1—239.
- MARK, E. L. & COPELAND, M., 1906: Some stages in the spermatogenesis of the honey bee. (1 Taf.) *Proceed. Americ. Ac. Arts a. Sc.* **42**, p. 103—111.
- , 1907: Maturation stages in the spermatogenesis of *Vespa maculata* LINN. (8 Fig.) *Proc. Americ. Ac. Arts Sc.* **43**, p. 71—74.
- MARTENS, P., 1927: Recherches experimentales sur la cinèse dans la cellule vivante. (1 Taf.) *Cellule* **38**, p. 69—174.
- MARTINS, M. TH., 1909: La microsporogénèse dans le *Funkia ovata*. (1 Taf.) *Broteria, S. Bot.* **8**, p. 66—75.
- MATSCHECK, H., 1910: Über Eireifung und Eiablage bei Copepoden. (30 Fig., 5 Taf.) *Arch. f. Zellf.* **5**, S. 36—119.
- MAZIARSKI, ST., 1911: Recherches cytologiques sur les phénomènes sécrétoires dans les glandes filières des larves des Lépidoptères. (2 Taf.) *Arch. f. Zellf.* **6**, S. 397—442.
- MEISENHEIMER, JOH., 1924: Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. 3. Die Vererbung von Art- und Geschlechtsmerkmalen bei *Biston*-Artkreuzungen. (50 Fig., 5 Taf.) *Zoolog. Jahrb.* **41**, Abtlg. allg. Zool., S. 1—90.
- METZ, CH. W., 1914: Chromosome studies in the *Diptera*. I. A preliminary survey of five different types of chromosome groups in the genus *Drosophila*. (26 Fig.) *Journ. Exp. Zool.* **17**, p. 45—59.
- , 1916a: Chromosome studies on the *Diptera*. II. The parred association of Chromosomes in the *Diptera* and its significance. (8 Taf.) *Journ. Exp. Zool.* **21**, p. 213—262.
- , 1916b: Chromosome studies on the *Diptera*. III. Additional types of Chromosome groups in the *Drosophilidae*. (21 Fig.) *Amer. Natur.* **50**, p. 587—599.
- METZ, CH. W., 1922a: Chromosome studies on the *Diptera*. IV. Incomplete synapsis of chromosomes in *Dassylis grossa* Fabr. (2 Taf.) *Biol. Bull.* **43**, p. 253—262.
- , 1922b: Association of homologous chromosomes in tetraploid cells of *Diptera*. (6 Fig.) *Biol. Bull.* **43**, p. 369—373.
- , 1925: Prophase chromosome behavior in triploid individuals of *Drosophila melanogaster*. (1 Taf.) *Genetics* **10**, p. 345—350.
- , 1926a: Genetic evidence of a selective segregation of Chromosomes in *Sciara* (*Diptera*). *Proc. Nat. Ac. Sci.* **12**, p. 690—692.
- , 1926b: Observations on spermatogenesis in *Drosophila*. (7 Fig., 5 Taf.) *Zeitschr. f. wiss. Biol. Abt. B.* **4**, S. 1—28.
- , 1926c: Chromosome studies on *Sciara* (*Diptera*). I. Differences between the chromosomes of the two sexes. *Am. Natur.* **60**, p. 42—56.
- , 1926d: An apparent case of monocentric mitosis in *Sciara* (*Diptera*). *Science* **63**, p. 190—191.
- , 1927: Chromosome behavior and genetic behavior in *Sciara* (*Diptera*). II. Genetic evidence of selective segregation in *S. coprophila*. III. Absence of parthenogenesis in *S. coprophila*. (3 Fig.) *Zeitschr. f. indukt. Abstl.* **45**, S. 184—201.
- METZ, C. W. & MOSES, M. S., 1923: Chromosomes of *Drosophila*. *Journ. Hered.* **14**, p. 195 bis 204.
- METZ, C. W., MOSES, M. S. & MASON, E. D., 1923: Genetic studies on *Drosophila virilis* with considerations on the genetics of other species of *Drosophila*. (94 Seiten, 17 Fig., 5 Taf.) *Public. Carnegie Instit. Washington* No. 328.
- METZ, CH. W., MOSES, M. S. and HOPPE, E. N., 1926: Chromosome behavior and genetic behavior in *Sciara* (*Diptera*). I. Chromosome behavior in the spermatocyte divisions. (15 Fig., 2 Taf.) *Zeitschr. f. ind. Abstl.* **42**, S. 237—270.
- MEURMANN, O., 1925: The chromosome behaviour of some dioecious plants and their relatives with special reference to the sex chromosomes. (89 Fig.) *Soc. Scient. Fennica Commentationes Biol.*, **2**, p. 1—104.
- MEVES, F., 1897: Über Struktur und Histiogenese der Samenfäden von *Salamandra maculosa*. *Mittlg. Ver. Schlesw.-Holst. Ärzte* **5**.
- , 1897a: Zur Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. (1 Taf.) *Arch. f. mikrosk. Anat.* **48**, S. 573—579.
- , 1897b: Über Struktur und Histiogenese der Samenfäden von *Salamandra maculosa*. (2 Taf.) *Arch. f. mikrosk. Anat.* **50**, S. 100—141.

- MEVES, F., 1899: Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. (16 Fig., 3 Taf.) Arch. f. mikr. Anat. **54**, S. 329—402.
- , 1902: Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. (8 Taf., 30 Fig.) Arch. f. mikrosk. Anat. **61**, S. 1—84.
- , 1907: Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. (5 Fig., 5 Taf.) Arch. f. mikr. Anat. **70**, S. 413—492.
- , 1908a: Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen! (1 Fig.) Arch. f. Zellf. **1**, S. 612—619.
- , 1908b: Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. (4 Taf.) Arch. f. mikr. Anat. **72**, S. 816—867.
- , 1911a: Über die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von *Ascaris megalcephala*. (3 Taf.) Arch. f. mikr. Anat. **76**, S. 683—713.
- , 1911b: Chromosomenlängen bei *Salamandra* nebst Bemerkungen zur Individualitätstheorie der Chromosomen. (2 Taf.) Arch. f. mikr. Anat. **77**, Abtlg. II, S. 273—300.
- , 1912: Verfolgung des sog. Mittelstücks des Echiniden Spermiums im befruchteten Ei bis zum Ende der ersten Furchungsteilung. (2 Fig., 4 Taf.) Arch. f. mikr. Anat. **80**, Abtlg. II, S. 81—123.
- , 1913: Über das Verhalten des plastosomatischen Bestandteiles des Spermiums bei der Befruchtung des Eies von *Phallusia mamillata*. (4 Taf., 7 Fig.) Arch. f. mikr. Anat. **82**, Abtlg. II, S. 215—260.
- , 1914a: Die Plastochondrien in dem sich teilenden Ei von *Ascaris megalcephala*. (2 Taf.) Arch. f. mikr. Anat. **84**, Abt. II, S. 89—110.
- , 1914b: Verfolgung des Mittelstücks des Echinidenspermiums durch die ersten Zellgenerationen des befruchteten Eies. Arch. f. mikr. Anat. **85**, Abtlg. II, S. 1—8.
- , 1914c: Was sind die Plastosomen? Antwort auf die Schrift gleichen Titels von G. RETZIUS. (17 Fig.) Arch. f. mikr. Anat. **85**, Abtlg. I, S. 279—302.
- , 1915a: Über die Mitwirkung der Plastosomen bei der Befruchtung des Eies von *Filaria papillosa*. (4 Taf.) Arch. f. mikr. Anat. **87**, Abtlg. II, S. 12—46.
- , 1915b: Über den Befruchtungsvorgang bei der Miesmuschel (*Mytilus edulis* L.) (1 Taf.) Arch. f. mikr. Anat. **87**, Abtlg. II, S. 47—62.
- , 1915c: Was sind die Plastosomen? II. Bemerkungen zu dem Vortrag von C. BENDA: die Bedeutung der Zelleibstruktur für die Pathologie. Arch. f. mikr. Anat. **87**, Abtlg. I, S. 287—308.
- , 1917: Historisch-kritische Untersuchungen über die Plastosomen der Pflanzenzellen. Arch. mikr. Anat. **89**, S. 249.
- , 1918: Die Plastosomentheorie der Vererbung. Eine Antwort auf verschiedene Einwände. (18 Fig.) Arch. f. mikr. Anat. **92**, Abtlg. II, S. 41—136.
- , 1920: Über Samenbildung und Befruchtung bei *Oxyuris ambigua*. (5 Taf.) Arch. f. mikr. Anat. **94**, S. 135—184.
- MEVES, F. & DUESBERG, J., 1908: Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse (*Vespa crabro* L.) (2 Taf.) Arch. f. mikr. Anat. **71**, S. 571—587.
- MEYER, O., 1895: Celluläre Untersuchungen an Nematodeneiern. (2 Taf.) Jenaische Zeitschr. f. Naturw. **29**, 20 Seiten.
- MEYER, P., 1923: Crossing-over und Chromosomen. (6 Fig.) Zeitschr. f. ind. Abstl. **32**, S. 299—304.
- MIYAKE, K., 1905: Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monocotylen. (3 Taf.) Pringsheims Jahrb. wiss. Bot. **42**, S. 83—120.
- MOHR, O. L., 1915: Studien über die Chromatinreifung der männlichen Geschlechtszellen bei *Locusta viridissima*. (5 Taf., 9 Fig.) Arch. d. Biol. **29**, S. 579—752.
- , 1923: A genetic and cytological analysis of a section deficiency involving four units of the X-Chromosome in *Drosophila melanogaster*. (1 Taf.) Zeitschr. f. ind. Abstl. **32**, S. 108—232.
- , 1926: Bemerkungen zu J. DEMBOWSKIS Kritik der Faktoren- und Chromosomenlehre. (3 Fig.) Zeitschr. f. ind. Abstl. **41**, S. 248—251.
- MOL, W. E. DE, 1924: De reductie deeling bij eenige *Triticum*-soorten. (57 Fig.) Genetica **6**, p. 289—336.
- , 1927a: Somatic segregation together with alteration of the chromosomal complement and of the nucleolar composition. (17 Fig.) Zeitschr. f. ind. Abstl. **45**, S. 160—183.
- , 1927b: Duplication and quadruplication of the generative nuclei of tulips. (P. N). Genetica **9**, p. 116—117.
- MOENKHAUS, W. J., 1904: The development of the hybrids between *Fundulus heteroclitus* and *Menidia notata* with special reference to the behavior of the maternal and paternal chromatin. (4 Taf.) Am. J. Anat. **3**, p. 29—65.

- MONTGOMERY, TH. H., 1898: Comparative cytological studies with special regard to the morphology of the nucleolus. (10 Taf.) J. Morph. **15**, p. 265—582.
- , 1906: The oviposition, cocooning and hatching of an aranead, *Theridium tepidariorum* C. KOCH. Biol. Bull. **12**, p. 1—10.
- , 1907a: Probable dimorphism of the eggs of an aranead. Biol. Bull. **12**, p. 115—118.
- , 1907b: On the maturation mitoses and fertilization of the egg of *Theridium*. (2 Taf.) Zool. Jahrb. Abtlg. Anat. **25**, S. 238—250.
- , 1911: The spermatogenesis of a hemipteron *Euschistus*. (5 Taf.) Journ. Morph. **22**, p. 731—799.
- , 1912: Complete discharge of mitochondria from the spermatozoon of *Peripatus*. (2 Taf.) Biol. Bull. **22**, p. 309—318.
- MOORE, A. C., 1903: The mitoses in the spore mother-cell of *Pallavicinia*. (6 Fig.) Bot. Gaz. **36**, p. 384—388.
- , 1905: Sporogenesis in *Pallavicinia*. (2 Taf.) Bot. Gaz. **40**, p. 81—96.
- MORGAN, L. V., 1922: Non-Criss-Cross inheritance in *Drosophila melanogaster*. (3 Fig.) Biol. Bull. **42**, p. 267—274.
- , 1925: Polyploidy in *Drosophila melanogaster* with two attached X-Chromosomes. (1 Fig.) Genetics **10**, p. 148—178.
- , 1926: Correlation between shape and behaviour of a chromosome. Proc. Nat. Ac. U. S. A. **12**, p. 180—181.
- MORGAN, T. H., 1896: The production of artificial astrosphaeres. (1 Taf.) Arch. f. Entwicklungsmech. **3**, S. 339—362.
- , 1909: A biological and cytological study of sex determination in phylloxerans and aphids. (23 Fig., 1 Taf.) Journ. exper. Zool. **7**, p. 239—352.
- , 1925: The bearing of genetics on the cytological evidence for crossing-over. (12 Fig.) Cellule **36**, p. 111—124.
- , 1926: Recent results relating to chromosomes and genetics. Quarterly Rev. Biol. **1**, p. 186—211.
- MORGAN, T. H., BRIDGES, C. B. & STURTEVANT, A. H., 1925: The genetics of *Drosophila*. (262 Seiten, 62 Fig., 6 Taf.) Bibliographia Genetica **2**.
- MORRIS, M., 1914: The behavior of the chromatin in hybrids between *Fundulus* and *Tenolabrus*. (5 Taf.) Journ. exp. Zool. **16**, p. 501—522.
- MOTTIER, D. M., 1899: The effect of centrifugal force upon the cell. (1 Taf.) Ann. of Bot. **13**, p. 325—361.
- , 1903: The behavior of the chromosomes in the spore mother-cells of higher plants and the homology of the pollen and embryo-sac mother-cells. (4 Taf.) Bot. Gaz. **35**, p. 250—292.
- , 1907: The development of the heterotypic chromosomes in pollen mother-cells. (2 Taf.) Ann. Bot. **21**, p. 309—347.
- , 1909: On the prophase of the heterotypic mitosis in the embryo-sac mother-cell of *Lilium*. (1 Taf.) Ann. Bot. **23**, p. 343—352.
- , 1914: Mitosis in the pollen mother-cells of *Acer negundo* L. and *Staphylea trifolia* L. (2 Taf.) Ann. Bot. **28**, p. 115—133.
- MOUNCE, J., 1921: I. Homothallism and the production of fruit-bodies by monosporous mycelia in the genus *Coprinus*. Transact. Brit. Myc. Soc. **7**, p. 198—217.
- , 1922: II. Homothallism and heterothallism in the genus *Coprinus*. Transact. Brit. Myc. Soc. **7**, p. 256—269.
- MULLER, H. J., 1916: The mechanism of crossing-over. Am. Natur. **5**, p. 193—221.
- MULLER, H. J. & DIPPEL, A. L., 1926: Chromosome breakage by X-Rays and the production of eggs from genetically male tissue in *Drosophila*. (1 Fig.) Brit. Journ. exper. Biol. **3**, p. 85—122.
- MÜLLER-CALÉ, C., 1913: Über die Entwicklung von *Cypris incongruens*. (25 Fig., 6 Taf.) Zool. Jahrb. Abt. Anat. **36**, S. 113—170.
- MULSOW, K., 1912: Der Chromosomenzyklus von *Ancyracanthus cystidicola*. (5 Fig., 2 Taf.) Arch. f. Zellf. **9**, S. 63—72.
- NABOURS, R. K., 1919: Parthenogenesis and crossing-over in the grouse locust *Apotelettix* Amer. Nat. **53**, p. 131—142.
- , 1925: Studies of inheritance and evolution in Orthoptera V. Agric. Exp. Station. Techn. Bull. **17**, p. 1—231.
- NACHTSHEIM, H., 1913: Zytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) (6 Fig., 4 Taf., 1 Tab.) Arch. f. Zellf. **11**, S. 169—241.
- , 1921: Sind haploide Organismen lebensfähig? (1 Fig.) Biol. Zentralbl. **41**, S. 459—479.

- NAKAHARA, W., 1919: A study on the chromosomes in the spermatogenesis of the stonefly, *Perla immarginata* SAY with special reference to the question of synapsis. (3 Taf.) Journ. Morph. **32**, p. 509—530.
- , 1920: Side-to-side versus end-to-end conjugation of chromosomes in relation to crossing-over. Science **52**, p. 82—84.
- NASSONOV, D., 1926: Die physiologische Bedeutung des Golgiapparats im Lichte der Vitalfärbungsmethode. (13 Fig.) Zeitschr. f. wiss. Biol. Abt. B., **3**, S. 472—502.
- NATH, V., 1926: On the present position of the mitochondria and the Golgi apparatus. Biol. Reviews **2**, p. 51—79.
- NAWASCHIN, M., 1925: Morphologische Kernstudien der *Crepis*-Arten in bezug auf die Artbildung. (10 Fig.) Zeitschr. f. wiss. Biol. Abt. B. **2**, S. 98—112.
- , 1926: Variabilität des Zellkerns bei *Crepis*-Arten in bezug auf die Artbildung. (15 Fig.) Zeitschr. f. wiss. Biol. Abt. B. **4**, S. 171—215.
- , 1927a: Ein Fall von Merogonie infolge Artkreuzung bei Compositen. (Vorl. Mitt.) (3 Fig.) Ber. d. dtsh. bot. Ges. **45**, S. 115—126.
- , 1927b: Über die Veränderung von Zahl und Form der Chromosomen infolge der Hybridisation. (15 Fig.) Zeitschr. f. wiss. Biol. B. **6**, S. 195—233.
- NAWASCHIN, S., 1927: Zellkerndimorphismus bei ?*Galtonia candicans* Des. und einigen verwandten Monokotylen. (1 Taf.) Ber. d. bot. Ges. **45**, S. 415—428.
- O'NEAL, C. E., 1920: Microsporogenesis in *Datura stramonium*. (2 Taf.) Bull. Torrey Bot. Club. **47**, p. 231—241.
- NĚMEC, B., 1904: Über die Einwirkung des Chloralhydrat auf die Kern- und Zellteilung. (157 Fig.) Pringheims Jahrb. wiss. Bot. **39**, S. 645—730.
- , 1910: Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere cytologische Fragen. (532 S., 119 Fig., 5 Taf.) Gebr. Borntraeger, Berlin.
- NEWELL, W., 1915: Inheritance in the honey-bee. Science **41** N. S.
- NEWTON, D. E., 1926: The distribution of spores of diverse sex on the hymenium of *Coprinus lagopus*. Ann. of Bot. **40**, p. 891—917.
- NEWTON, W. C. F., 1927: Chromosome studies in *Tulipa* and some related genera. (4 Taf., 1 Fig.) Journ. Linn Soc. **47**, p. 339—354.
- NEWTON, W. C. F. & DARLINGTON, C. D., 1927: Meiosis in a triploid tulip. (1 Fig.) Nature **120**, Nr. 3009, p. 13.
- NOACK, K. L., 1921: Untersuchungen über die Individualität der Plastiden bei Phanerogamen. (3 Fig., 2 Taf.) Zeitschr. f. Bot. **13**, S. 1—35.
- NONIDIZ, J. F., 1920: The meiotic phenomena in the spermatogenesis of *Blaps* with special reference to the X-complex. (6 Taf.) Journ. Morph. **34**, p. 69—118.
- NOTHNAGEL, W., 1916: Reduction divisions in the pollen mother-cells of *Allium tricoccum*. (1 Fig., 3 Taf.) Bot. Gaz. **61**, p. 453—476.
- OEHLKERS, F., 1926: Vererbungsversuche an *Oenothera* IV: Erblichkeit und Zytologie einiger Kreuzungen mit *Oenothera strigosa*. (7 Fig., 1 Taf.) Jahrb. f. wiss. Bot. **65**, S. 401 bis 446.
- OLTMANN, F., 1922: Morphologie und Biologie der Algen. 2. Auflage. G. Fischer, Jena.
- OSAWA, J., 1913: On the development of the pollengrain and embryo-sac of *Daphne* with special reference to the sterility of *Daphne odora*. (3 Fig., 3 Taf.) Journ. Coll. Agric. Imp. Univ. Tokyo **4**, p. 237—264.
- , 1916: Triploid mutants in garden races of *Morus*. Japan. Bull. Imp. Seric. Exp. Stat. Japan **1**, Nr. 4.
- , 1920: Cytological and experimental studies in *Morus*, with special reference to triploid mutants. (3 Taf.) Bull. Imp. seric. exp. stat. Tokyo **1**, p. 317—369.
- OETTINGER, R., 1909: Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Myriopoden. Samenreifung und Samenbildung bei *Pachyiulus varius* FABRE. (8 Fig., 4 Taf.) Arch. f. Zellf. **3**, S. 563—626.
- OSTENFELD, C. H., 1910: Further studies on the apogamy and hybridization of the *Hieracia*. (1 Taf.) Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbgs. **3**, S. 241—285.
- , 1912: Experiments on the origin of species in the genus *Hieracium* (Apogamy and Hybridism). New. Phytologist **11**, p. 347—354.
- OVERTON, J. B., 1905: Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. (2 Taf.) Jahrb. f. wiss. Bot. **42**, S. 121—153.
- , 1909: On the organisation of the nuclei in the pollen mother-cells of certain plants, with especial reference to the permanence of the chromosomes. (3 Taf.) Ann. Bot. **23**, p. 19—61.

- PACKARD, C., 1918: The effect of Radium radiations on the development of *Chaetopterus*. Biol. Bull. **36**.
- PAINTER, TH. S., 1925: A comparative study of the chromosomes of mammals. (9 Fig.) Amer. Natural. **59**, p. 385—409.
- , 1926: Studies in mammalian spermatogenesis VI. The chromosomes of the rabbit. (8 Taf.) Journ. Morph. Phys. **43**, p. 1—22.
- , 1927: The chromosome constitution of GATES „non-disjunction“ (v-o) mice. (3 Taf.) Genetics **12**, p. 379—392.
- PARMENTER, CH. L., 1919: Chromosome number and pairs in the somatic mitoses of *Amblystoma tigrinum*. (9 Taf.) Journ. Morph. **33**, p. 169—226.
- PARNELL, F. R., (1921): Note on the detection of segregation by examination of the pollen of rice. (1 Taf.) Journ. Genetics **11**, p. 209—212.
- PASCHER, A., 1916: Über die Kreuzung einzelliger haploider Organismen, *Chlamydomonas*. (5 Fig.) Ber. d. deutsch. bot. Ges. **34**, S. 228—242.
- , 1918: Über die Beziehungen von Reduktionsteilung zur Mendelspaltung. Ber. d. bot. Ges. **36**, S. 163—168.
- PATTERSON, J. T., 1917: Studies on the biology of *Paracopidosomopsis*. III. Maturation and Fertilization. (2 Taf.) Biol. Bull. **33**, p. 57—66.
- PATTERSON, J. T. & PORTER, L. T., 1917: Studies on the biology of *Paracopidosomopsis*. II. Spermatogenesis of males reared from unfertilized eggs. (2 Taf.) Biol. Bull. **33**, p. 38—50.
- PEACOCK, A. D., 1925: Animal parthenogenesis in relation to chromosomes and species. Amer. Nat. **59**, p. 218—224.
- PEARSON, N. E., 1926: A cytological and morphological study of gynandromorphic Katydid (*Amblycorypha*). Anat. Record **34**, p. 147 and 1927: Amer. Nat. **61**, p. 283—285.
- PENSA, A., 1912: Osservazioni di morfologia e biologia cellulare nei vegetali (mitochondri, cloroplasti). (4 Taf.) Arch. f. Zellf. **8**, S. 612—662.
- , 1913: Condriosomi e pigmento antocianico nelle cellule vegetali. (2 Fig.) Anat. Anz. **45**, S. 81—90.
- , 1914: Ancora a proposito di condriosomi e pigmento antocianico nelle cellule vegetali. (2 Fig.) Anat. Anz. **46**, S. 13—22.
- PETERSEN, H., 1922, 1924: Histologie und mikroskopische Anatomie. 1.—3. Abschnitt. (285 Seiten, 343 Fig.) J. F. Bergmann, München u. Wiesbaden.
- PETRUNKEWITSCH, A., 1901: Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. (1 Fig., 4 Taf.) Zool. Jahrb. Anat. **14**, S. 573—608.
- , 1903: Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Ein Beitrag zur Kenntnis der natürlichen Parthenogenese. (3 Taf.) Zool. Jahrb. Anat. **17**, S. 481—516.
- PFITZNER, W., 1880: Über den feineren Bau der bei der Zellteilung auftretenden fadenförmigen Differenzierungen des Zellkerns. (2 Fig.) Morphol. Jahrb. **7**, S. 289—311.
- PINNEY, E., 1918: A study of the relation of the behavior of the Chromatin to development and heredity in *Teleost hybrids*. (88 Fig.) Journ. morph. **31**, p. 225—292.
- PLATE, L., 1925: Die Abstammungslehre. Tatsachen, Theorien, Einwände und Folgerungen in kurzer Darstellung. 2. Aufl. G. Fischer, Jena.
- PODDUBNAJA, W., 1927: Spermatogenesis bei einigen Compositen. (17 Fig.) Zeitschr. f. wiss. Biol. Abtlg. E. **4**, S. 284—298.
- POTTHOFF, H., 1927: Beiträge zur Kenntnis der Konjugaten. I. Untersuchungen über die Desmidiacee *Hyalotheca dissiliens* BRÉB. forma *minor*. (14 Fig., 1 Taf.) Zeitschr. f. wiss. Biol. Abtlg. E. **4**, S. 261—283.
- PRATJE, A., 1920: Die Chemie des Zellkerns. Biol. Zentralbl. **40**, S. 88—112.
- PRELL, H., 1923: Die Theorie der Rhematypie. Ein Weg zur chromosomalen Ableitung der Krossvererbung. (4 Fig.) Genetica **5**, p. 177—190.
- PUNNETT, R. C., 1925: *Lathyrus odoratus*. (2 Fig.) Bibliogr. Genetica **1**, p. 69—82.
- RABL, C., 1885: Über Zellteilung. (7 Taf., 5 Fig.) Morphol. Jahrb. **10**, S. 214—330.
- , 1889: Über Zellteilung. (2 Fig.) Anat. Anz. **4**, S. 21—30.
- , 1915: Edouard von Beneden und der gegenwärtige Stand der wichtigsten von ihm behandelten Probleme. (15 Fig., 7 Taf.) Arch. f. mikr. Anat. **88**, S. 1—470.
- RANDOLPH, L. F. & Mc CLINTOCK, B., 1926: Polyploidy in *Zea Mays* L. (8 Fig.) Amer. Natural. **60**, p. 99—102.
- RASMUSSEN, J., 1927: Genetically changed linkage values in *Pisum*. (15 Fig.) Hereditas **10**, p. 1—152.
- REGAUD, CL., 1910: Etudes sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les Mammifères. (4 Taf., 36 Fig.) Arch. d'anatom. microsc. **11**, p. 291—431.

- REICHENOW, E., 1921a: Die Haemococcidien der Eidechsen. Vorbemerkungen und 1. Teil: Die Entwicklungsgeschichte von *Caryolysus*. (8 Taf., 17 Fig.) Arch. f. Prot. **42**, S. 179—291.
- , 1927: Ergebnisse der Nuklealfärbung bei Protozoen. (18 Fig., 1 Taf.) Arch. f. Prot. **61**, S. 144—166.
- RENNER, O., 1916: Zur Terminologie des pflanzlichen Generationswechsels. Biol. Zentralbl. **36**, S. 337—374.
- , 1919a: Über das Sichtbarwerden der MENDELSchen Spaltung im Pollen von *Oenothera*-bastarden. (2 Fig.) Ber. d. d. bot. Ges. **37**, S. 129—135.
- , 1919b: Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenotheren. (39 Fig., 1 Taf.) Zeitschr. f. Bot. **11**, S. 305—380.
- RETZIUS, G., 1906: Die Spermien der Gastropoden. (12 Taf.) Biol. Unters. N. F. **13**, S. 1 bis 36.
- REUTER, E., 1907: Über die Eibildung bei der Milbe *Pediculopsis graminum* (E. REUT.) Zugleich ein Beitrag zur Geschlechtsbestimmung. Festschr. f. Palmen, Helsingfors, **7**, S. 1—39.
- , 1909: Merokinesis, ein neuer Kernteilungsmodus. (40 Fig.) Ac. Soc. Sci. Fennicae, **37**, Helsingfors, S. 1—56.
- RICHARDS, A., 1909: On the method of cell division in *Taenia*. Biol. Bull. **17**, p. 309—326.
- , 1911: The method of cell division in the development of the female sex organs of *Moniezia*. Princeton University 1921. January.
- , 1917: The history of the chromosomal vesicles in *Fundulus* and the theory of genetic continuity of chromosomes. (4 Taf.) Biol. Bull. **32**, p. 249—290.
- ROBERTSON, W. R. B., 1915: Chromosome studies III. Inequalities and deficiencies in homologous chromosomes: their bearing upon synapsis and the loss of unit characters. (3 Taf.) Journ. Morph. **26**, p. 109—135.
- , 1916: Chromosome studies I. Taxonomic relationships shown in chromosomes of *Tettigidae* and other subfamilies of the *Acrididae*: V-shaped chromosomes and their significance in *Acrididae*, *Locustidae* and *Gryllidae*: chromosomes and variation. (26 Taf.) Journ. Morph. **27**, p. 179—332.
- , 1917: Chromosome studies. IV. A deficient supernumerary accessory chromosome in a male of *Tettigidea parvipennis*. (3 Taf.) Kansas Univ. Sci. Bull. **10**, p. 275—283.
- , 1921: Anat. Record **17**, p. 329.
- , 1921: Anat. Record **20**, p. 199.
- , 1925: The chromosomes of Doctor NABOURS parthenogenetically produced *Tettigidae*. (Autoreferat). Anat. Rec. **31**, p. 307—308.
- ROMEIS, B., 1913: Beobachtungen über die Plastosomen von *Ascaris megalocephala* während der Embryonalentwicklung unter besonderer Berücksichtigung ihres Verhaltens in den Stamm- und Urgeschlechtszellen. (2 Fig., 2 Taf.) Arch. f. mikr. Anat. **81**, Abtlg. II, S. 129—172.
- ROSEN, F., 1925: Das Problem der *Erophila verna*. Bibliogr. Genetica **1**, p. 83—92.
- ROSENBERG, O., 1904a: Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. (7 Fig.) Flora **93**, S. 251—259.
- , 1904b: Über die Reduktionsteilung in *Drosera*. (20 Fig.) Medd. Stockholms Högskolas Bot. Inst.
- , 1905: Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen. (14 Fig.) Botaniska Notiser. p. 1—24.
- , 1906: Erbliehkeitsgesetze und Chromosomen. (5 Fig.) Botaniska Studier. p. 237—244.
- , 1907: Zur Kenntnis der präsynaptischen Entwicklungsphasen der Reduktionsteilung. (1 Taf.) Svensk. botan. Tidskr. **1**, p. 398—410.
- , 1909a: Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia*. (4 Taf., 33 Fig.) Kungl. svenska vetensk. handl. **43**, p. 1—64.
- , 1909b: Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen. (1 Taf.) Svensk. bot. Tidskr. **3**, p. 64—77.
- , 1909c: Über die Chromosomenzahlen bei *Taraxacum* und *Rosa*. (7 Fig.) Svensk. Bot. Tidskr. **3**, p. 150—162.
- , 1909d: Über den Bau des Ruhekerne. (1 Taf.) Svensk Bot. Tidskrift **3**, p. 163—173.
- , 1912: Über die Apogamie bei *Chondrilla juncea*. (11 Fig.) Svensk Bot. Tidskrift **6**, p. 915—919.
- , 1918: Chromosomenzahlen und Chromosomendimensionen in der Gattung *Crepis*. (6 Fig.) Arch. f. Bot. **15**, S. 1—16.
- , 1920: Weitere Untersuchungen über die Chromosomenverhältnisse in *Crepis*. (5 Fig.) Svensk Bot. Tidskrift **14**, p. 319—326.
- , 1925: Chromosomes and species. Am. Natur. **59**, p. 205—208.

- ROSENBERG, O., 1926a: Zum Mechanismus der diploiden Kernteilung in Pollenmutterzellen. (2 Fig.) Ark. f. Botan. **20**, p. 1—5.
- , 1926b: Die semiheterotypische Teilung und ihre Bedeutung für die Entstehung verdoppelter Chromosomenzahlen. (16 Fig.) Hereditas **8**, p. 305—338.
- , 1926c: Über die Verdoppelung der Chromosomenzahl nach Bastardierung. (1 Fig.) Ber. d. bot. Ges. **44**, S. 455—460.
- , 1927: Homoeotypic division in uninucleate pollen mother-cells. (2 Fig.) Hereditas **9**, p. 285—288.
- ROUX, W., 1883: Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Eine hypothetische Erörterung. (19 Seiten). W. Engelmann, Leipzig.
- , 1903: Über die Ursachen der Bestimmung der Haupteinrichtungen des Embryos im Frosch. (6 Fig.) Anat. Anz. **23**, S. 65—183.
- RÜCKERT, J., 1890: Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. (6 Fig.) Anat. Anz. **7**, S. 107—158.
- , 1894: Zur Eireifung bei Copepoden. (39 Fig.) Anat. Hefte **4**, S. 263—351.
- , 1895: Über das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclospores. (2 Taf.) Arch. f. mikr. Anat. **45**, S. 339—369.
- , 1910: Über Polyspermie. Anat. Anz. **37**, S. 161—181.
- RUHLAND, W. & WETZEL, K., 1924: Der Nachweis von Chloroplasten in den generativen Zellen von Pollenschläuchen. (9 Fig.) Ber. d. d. bot. Ges. **42**, S. 1—14.
- RUTTLE, M., 1927: Chromosome number and Morphology in *Nicotiana*. I. The somatic chromosomes and non-disjunction in *N. alata* var. *grandiflora*. (8 Fig.) Univ. Calif. Public. Bot. **11**, p. 159—176.
- SAFIR, S. R., 1920: Genetic and cytological examination of the phenomenon of primary non-disjunction in *Drosophila melanogaster*. (1 Taf.) Genetics **5**, p. 459—487.
- SAKAMURA, T., 1914: Studien über Kernteilung bei *Vicia cracca* L. (1 Taf.) Bot. Mag. Tokyo **28**, p. 131—147.
- , 1918: Kurze Mitteilung über die Chromosomenverhältnisse und die Verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum*-Arten. Bot. Mag. Tokyo **32**, S. 151—154.
- , 1920: Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Größe und Zahl der Chromosomen. (24 Fig., 7 Taf.) Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo **39**, p. 1—221.
- , 1927a: Chromosomenforschung an frischem Material. (1 Fig., 2 Taf.) Protoplasma **1**, p. 537—565.
- , 1927b: Fixierung von Chromosomen mit siedendem Wasser. (1 Taf.) Bot. Gaz. **41**, p. 59—64.
- SANTOS, J. K., 1923: Differentiation among chromosomes in *Elodea*. (3 Taf.) Bot. Gaz. **75**, p. 42—59.
- , 1924: Determination of sex in *Elodea*. (5 Taf., 8 Fig.) Bot. Gaz. **77**, p. 353—376.
- SAPEHIN, A., 1911: Über das Verhalten der Plastiden im sporogenen Gewebe. (Vorl. Mitt.) (5 Fig.) Ber. d. bot. Ges. **29**, S. 491—496.
- , 1915: Untersuchungen über die Individualität der Plastide. (17 Taf.) Arch. f. Zellf. **13**, S. 319—398.
- SARGANT, E., 1896: The formation of the sexual nuclei in *Lilium martagon*. I. Oogenesis. (2 Taf.) Ann. of Bot. **10**, p. 445—477.
- , 1897: The formation of sexual nuclei in *Lilium martagon*. II. Spermatogenesis. (11 Taf.) Ann. of Bot. **11**, p. 187—224.
- SAX, K., 1921: Sterility in wheat hybrids. I. Sterility relationships and endosperm development. Genetics **6**, p. 399—416.
- , 1921: Chromosome relationships in wheat. Science **54**, p. 413—415.
- , 1922: Sterility in wheat hybrids. II. Chromosome behavior in partially sterile hybrids. (3 Taf.) Genetics **7**, p. 513—552.
- , 1923: The relation between chromosome number, morphological characters and rust resistance in segregates of partially sterile wheat hybrids. (1 Fig.) Genetics **8**, p. 301 bis 321.
- SAX, K. and H. J. SAX, 1924: Chromosome behavior in a Genus Cross. (2 Taf.) Genetics **9**, p. 454—464.
- SCHAEDE, R., 1925: Untersuchungen über Zelle, Kern und ihre Teilung am lebenden Objekt. (3 Taf.) Beitr. z. Biol. d. Pfl. **14**, S. 231—260.
- , 1926a: Über den Bau der Spindelfigur. (2 Taf.) Beitr. z. Biol. d. Pfl. **14**, S. 367—384.
- , 1926b: Über die Struktur des Ruhekerns. Ber. d. dtsh. bot. Ges. **44**, S. 298—300.

- SCHAFFNER, J. H., 1909: The reduction division in the microsporocytes of *Agave virginica*. (3 Taf.) Bot. Gaz. **47**, p. 198—214.
- , 1906: Chromosome reduction in the microsporocytes of *Lilium tigrinum*. (2 Taf.) Bot. Gaz. **41**, p. 183—191.
- SCHAXEL, J., 1910: Das Zusammenwirken der Zellbestandteile bei der Eireifung, Furchung und ersten Organbildung der Echinodermen. (5 Taf., 8 Fig.) Arch. f. mikr. Anat. **75**, S. 543.
- , 1911: Plasmastrukturen, Chondriosome und Chromidien. (16 Fig.) Anat. Anz. **39**, S. 337.
- SCHERRER, A., 1915: Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei *Anthoceros*. (3 Taf.) Flora **107**, S. 1—56.
- SCHILLER, I., 1908: Über künstliche Hervorrufung von Vierergruppen bei *Cyclops*. (5 Fig.) Zool. Anz. **32**, S. 616—621.
- , 1909: Über künstliche Erzeugung „primitiver“ Kernteilungsformen bei *Cyclops*. (62 Fig.) Arch. f. Entwicklunsmech. d. Organ. **27**, S. 559—609.
- SCHLEIP, W., 1907a: Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von *Planaria gonocephala* Dug. (2 Taf.) Zool. Jahrb. f. Anat. Abtlg. **23**, S. 357—380.
- , 1907b: Die Samenreifung bei den Planarien. (2 Taf., 2 Fig.) Zool. Jahrb. f. Anat. Abtlg. **24**, S. 129—174.
- , 1908: Die Richtungskörperbildung im Ei von *Formica sanguinea*. (2 Taf.) Zool. Jahrb. f. Anat. Abtlg. **26**, S. 651—682.
- , 1909a: Vergleichende Untersuchung der Eireifung bei parthenogenetisch und bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostracoden. (4 Taf.) Arch. f. Zellf. **2**, S. 390—431.
- , 1909b: Die Reifung des Eies von *Rhodites rosae* L. und einige allgemeine Bemerkungen über die Chromosomen bei parthenogenetischer Fortpflanzung. (10 Fig.) Zool. Anz. **35**, S. 203—213.
- , 1912: Das Verhalten des Chromatins bei *Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Chromatin und Geschlechtsbestimmung. (5 Taf.) Arch. f. Zellforschung **7**, S. 87—138.
- SCHRADER, F., 1920: Sex determination in the white-fly (*Trialeurodes vaporariorum*). (4 Taf.) Journ. Morph. **34**, p. 266—305.
- , 1921: The chromosome of *Pseudococcus nipae*. (2 Taf.) Biol. Bull. **40**, p. 259—270.
- , 1923a: Haploidie bei einer Spinnmilbe. (1 Taf.) Arch. f. mikrosk. Anat. **97**, S. 610 bis 622.
- , 1923b: The origin of the mycetocytes in *Pseudococcus*. (3 Taf.) Biol. Bull. **45**, p. 279 bis 300.
- , 1925: The cytology of pseudo-sexual eggs in a species of *Daphnia*. (2 Taf.) Zeitschr. f. ind. Abstl. **40**, S. 1—27.
- SCHRADER, F. & S. HUGHES SCHRADER, 1926: Haploidy in *Icerya purchasi*. (6 Fig., 1 Taf.) Zeitschr. f. wiss. Zool. **128**, S. 182—200.
- SCHREIBER, E., 1925: Zur Kenntnis der Physiologie und Sexualität höherer *Volvocales*. (2 Fig., 1 Taf.) Zeitschr. f. Bot. **17**, S. 337—376.
- SCHREINER, A. K., 1905: Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa* (L.) (2 Taf., 16 Fig.) Arch. de Biol. **21**, p. 315—355.
- , 1906a: Neue Studien über Chromatinreifung der Geschlechtszellen I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von *Tomopteris onisciformis* Eschscholtz. (3 Taf.) Arch. de Biol. **22**, p. 1—67.
- , 1906b: Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. II. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa* (Laur.), *Spinax niger* (Bonap.) und *Myxine glutinosa* (L.). (1 Fig., 4 Taf.) Arch. de Biol. **22**, p. 419—492.
- , 1906c: Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. III. Die Reifung der Geschlechtszellen von *Ophryotrocha puerilis* CLRPD.-MECZ. (17 Fig.) Anat. Anz. **29**, S. 465—479.
- , 1907: Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. IV. Die Reifung der Geschlechtszellen von *Enteroxenos Oestergreni* Bonn. (6 Taf.) Videnskabs-Selskabets Skrifter. Math. Naturw. Kl. Nr. 2.
- , 1908a: Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen. Erwiderung an die Herren Fick, Goldschmidt und Meves. (3 Taf.) Videnskabs-Selskabets Skrifter. I. math.-naturw. Kl. Nr. 4, S. 1—31.
- , 1908b: Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. V. Die Reifung der Geschlechtszellen von *Zoogonus Mirus* LSS. (4 Taf.) Videnskabs-Selskabets Skrifter. I. math.-naturw. Kl. Nr. 8, 1—23.
- SCHÜRHOFF, P. N., 1926: Die Zytologie der Blütenpflanzen. (792 Seiten, 282 Fig.) F. Enke, Stuttgart.

- SCHUSTOW, L. v., 1913: Über Kernteilungen in der Wurzelspitze von *Allium Cepa*. (3 Taf.) Arch. f. Zellf. **11**, S. 340—388.
- SCHWEMMLE, J., 1924: Vergleichend cytologische Untersuchungen an *Onagraceen*. (Vorl. Mitt.) (1 Fig., 1 Taf.) Ber. d. bot. Ges. **42**, S. 238—243.
- , 1927: Der Bastard *Oenothera Berteriana* × *Onagra (muricata)* und seine Cytologie. Jahrb. f. wiss. Bot. **66**, S. 579—595.
- SEILER, J., 1914: Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Nebst einem Beitrag zur Kenntnis der Eireifung, Samenreifung und Befruchtung. (14 Fig., 3 Taf.) A. f. Zellf. **13**, S. 159—269.
- , 1920: Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. I.: Experimentelle Beeinflussung der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung bei *Talaeporia tubulosa* RETZ. (2 Fig., 1 Taf.) Arch. f. Zellf. **15**, S. 249—268.
- , 1922: Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. III. Chromosomenkopplungen bei *Solenobia pineti*, Z. Eine cytologische Basis für die Faktorenaustauschhypothese. (7 Fig., 1 Taf.) A. f. Z. **16**, S. 171—216.
- , 1923: Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. IV. Die Parthenogenese der *Psychiden*. (3 Taf., 12 Fig., 10 Tabellen). Zeitschr. f. ind. Abst. **31**, S. 1—99.
- , 1924: Die crossing-over-Studien der Schule Morgan. (5 Fig.) Naturw. **12**, S. 677—685.
- , 1925: Zytologische Vererbungsstudien an Schmetterlingen I. Ergebnisse aus Kreuzungen von Schmetterlingsrassen mit verschiedener Chromosomenzahl. Ein Beweis für das Mendeln der Chromosomen. (14 Fig., 4 Taf.) Arch. d. Jul. Klausstiftg. f. Vererbungsforsch., Sozialanthropologie und Rassenhygiene **1**, S. 63—117.
- , 1926a: Die Chiamatypie als Ursache des Faktorenaustausches. (14 Fig.) Zeitschr. f. ind. Abst. **41**, S. 259—284.
- , 1926b: Die Chromosomentheorie der Vererbung. Ein experimentell-zytologischer Nachweis ihrer Richtigkeit. (13 Fig.) Die Erde **3**, S. 677—695.
- SEILER, J. & HANIEL C. B., 1921: Das verschiedene Verhalten der Chromosomen in Eireifung und Samenreifung von *Lymantria monacha* L. Ein zytologischer Beitrag zur Austausch-(Crossing over)-Hypothese. (6 Fig., 1 Tab., 1 Taf.) Zeitschr. ind. Abst. **27**, S. 81—103.
- SHARP, L. W., 1912: Spermatogenesis in *Equisetum*. (2 Taf.) Bot. Gaz. **54**, p. 89—119.
- , 1913: Somatic chromosomes in *Vicia*. (2 Taf.) Cellule **29**, p. 297—331.
- , 1914a: Maturation in *Vicia*. Prel. Note. Bot. Gaz. **57**, p. 531.
- , 1914b: Spermatogenesis in *Marsilia*. (2 Taf.) Bot. Gaz. **58**, p. 419—431.
- , 1920a: Spermatogenesis in *Blasia*. (1 Taf.) Bot. Gaz. **69**, p. 258—268.
- , 1920b: Somatic chromosomes in *Tradescantia*. (2 Taf.) Amer. Journ. Bot. **8**, p. 341 bis 354.
- SHEFFIELD, F. M. L. 1927: Cytological studies of certain meiotic stages in *Oenothera*. (3 Fig., 3 Taf.) Ann. of Bot. **41**, p. 779—816.
- SHINJI, G. O., 1919: Embryology of coccids, with especial reference to the formation of the ovary, origin and differentiation of the germ cells, germ layers, rudiments of the midgut, and the intracellular symbiotic organism. (20 Taf.) Journ. Morph. **33**, p. 73—168.
- SHIWAGO, P., 1926: Über die Beweglichkeit der Fadenstrukturen im lebenden „Ruhekerne“ der Froschleukozyten. (1 Taf.) Biol. Centralbl. **46**, S. 679—685.
- SILVESTRI, F., 1906: Contribuzioni alla conoscenza biologica degli immenotteri parassiti. I. Biologia delle *Litomastix truncatellus* Dalme. (5 Taf., 13 Fig.) Ann. R. Scuola, sup. agric. portici **6**, p. 1—51.
- , 1906/08: Contribuzioni a la conoscenza biologica degli imenotteri parassiti. II—IV. Ann. della r. scuola sup. d'agric. di Portici **6** und **8**.
- SMALLWOOD, W. M., 1905: Some observations on the chromosome vesicles in the maturation of nudibranchs. (1 Taf.) Morpholog. Jahrb. **33**, S. 87—106.
- SOBOTTA, J., 1897: Die Reifung und Befruchtung des Eies von *Amphioxus lanceolatus*. (4 Taf.) Arch. f. mikrosk. Anat. **50**, S. 15—71.
- SOKOLOFF, B., 1924: Das Regenerationsproblem bei Protozoen. (2 Taf., 15 Fig.) Arch. f. Prot. **47**, S. 143—252.
- SOKOLOV, J., 1926: Untersuchungen über die Spermatogenese bei den Arachniden. II. Über die Spermatogenese der Pseudoskorpione. (3 Taf.) Zeitschr. f. wiss. Biol. Abt. B. **3**, S. 615 bis 681.
- SOLGER, B., 1890: Über pigmentierte Zellen und deren Zentralmasse. (1 Taf.) Greifswald, b. Kunike, 34 Seiten.
- , 1891: Zur Kenntnis der Pigmentzellen. (2 Fig.) Anat. Anz. **6**, S. 162—165.
- SOROKIN, H., 1927: Cytological and morphological investigations on gynodimorphic and normal forms of *Ranunculus acris* L. (67 Fig.) Genetics **12**, p. 59—83.
- SPEK, J., 1918: Oberflächenspannungsdifferenzen als eine Ursache der Zellteilung. (25 Fig.) Arch. f. Entwicklunsmech. **44**, S. 1—113.

- SPEMANN, H., 1924: Vererbung und Entwicklungsmechanik. Zeitschr. f. indukt. Abst. **33**, S. 272—294.
- STERN, C., 1926: Vererbung im Y-Chromosom von *Drosophila melanogaster*. Biol. Zentralbl. **46**, S. 344—348.
- , 1927a: Ein genetischer und cytologischer Beweis für Vererbung im Y-Chromosom von *Drosophila melanogaster*. (6 Fig., 1 Taf.) Zeitschr. f. ind. Abst. **44**, S. 188—231.
- , 1927b: Die genetische Analyse der Chromosomen. (12 Fig.) Naturwissenschaften **15**, S. 465—473.
- , 1928: Fortschritte der Chromosomentheorie der Vererbung. (87 Fig.) Ergebn. d. Biol. **4**, S. 205—359.
- STEVENS, F. L., 1901: Gametogenesis and fertilization in *Albugo*. (4 Taf.) Bot. Gaz. **32**, p. 77, 157, 238.
- STEVENS, N. M., 1905: Studies in spermatogenesis with especial reference to the „accessory chromosome“. (7 Taf.) Washington, Carnegie Inst. p. 1—32.
- , 1906: Studies in spermatogenesis II. (8 Taf.) Publ. Carnegie Inst. **36**, p. 33—72.
- , 1907: The chromosomes of *Drosophila ampelophila*. Proc. VII. Int. Zool. Congr. Boston.
- , 1908a: A study of the germ cells of certain diptera, with reference to the hetero-chromosomes and the phenomena of synapsis. (4 Taf.) Journ. exp. Zool. **5**, p. 359—374.
- , 1908b: The Chromosomes in *Diabrotica vittata*, *Diabrotica suror* and *Diabrotica 12—punctata*. (3 Taf.) Journ. exper. Zool. **5**, p. 453—470.
- , 1909: Further studies on the chromosomes of the *Coleoptera*. (4 Taf.) Journ. exp. Zool. **6**, p. 101—113.
- STIEVE, H., 1920: Die Entwicklung der Keimzellen des Grottenolmes (*Proteus anguineus*). I. Die Spermatogenese. (7 Taf., 16 Fig.) Arch. f. mikrosk. Anat. **93**, S. 141—313.
- , 1922: Neuzeitliche Ansichten über die Bedeutung der Chromosomen unter besonderer Berücksichtigung der Drosophila-Versuche. (10 Fig.) Ergebn. d. Anat. u. Entwgesch. **24**, S. 491—587.
- STOLZE, K., 1925: Die Chromosomenzahlen der hauptsächlichen Getreidearten nebst allgemeinen Betrachtungen über Chromosomen, Chromosomenzahlen und Chromosomengröße im Pflanzenreich. (54 Fig.) Biblioth. Genetica **8**, p. 1—71.
- STORCH, O., 1924: Die Eizellen der heterogenen Rädertiere. Nebst allgemeinen Erörterungen über die Cytologie des Sexualvorganges und der Parthenogenese. (4 Taf.) Zool. Jahrb. f. Anat., Abtlg. **45**, S. 309—404.
- STOUT, A. B., 1913: The individuality of the chromosomes and their serial arrangement in *Carex aquatilis*. (2 Taf.) Arch. f. Zellf. **9**, S. 114—140.
- STRASBURGER, E., 1880: Zellbildung und Zellteilung. Dabis, Jena.
- , 1904: Über Reduktionsteilung. Sitzber. d. Akad. d. Wiss. **18**, S. 1—28.
- , 1905: I. Typische und allotypische Kernteilung. Ergebnisse und Erörterungen. (1 Taf.) Jahrb. f. wiss. Bot. **42**, S. 1—71.
- , 1908: Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. (3 Taf.) Jahrb. f. wiss. Bot. **45**, S. 479—570.
- , 1910: Chromosomenzahlen. (1 Taf.) Flora **100**, S. 398—446.
- , 1911: Kernteilung bei der Erbse. (1 Taf.) Flora **102**, S. 1—23.
- VAN DER STRICHT, O., 1898: La formation de deux globules polaires et l'apparition de spermocentre dans l'œuf de *Thysanozon*. (6 Taf.) Arch. d. Biol. **15**, S. 367—460.
- , 1909: La structure de l'œuf des Mammifères (*Chauve-souris*, *Vesperugo noctula*) Troisième partie. L'oocyte à la fin de la fécondation et au début de la segmentation. Mem. publ. Cl. Sc. Acad. Roy. Belgique 2. Sér., **2**.
- STURTEVANT, A. H., 1916: Notes on North American Drosophilidae with descriptions of twenty-three new species. Ann. Entom. Soc. Amer. **9**.
- , 1918: A synopsis of the nearctic species of the genus *Drosophila* (sensu lato). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **38**.
- , 1921: The north american species of *Drosophila*. Public. Carnegie Inst. Wash. No. 301.
- SUESSENGUTH, K., 1921: Bemerkungen zur meiotischen und somatischen Kernteilung bei einigen Monokotylen. (21 Fig.) Flora, **114**, S. 313—328.
- SUTTON, W. S., 1902: On the morphology of the chromosomes group in *Brachystola magna*. (11 Fig.) Biol. Bull. **4**, p. 24—39.
- SVERDRUP, A., 1927: Linkage and independent inheritance in *Pisum sativum*. (2 Taf., 5 Fig.) Journ. of Genetics **17**, p. 221—251.
- SZAKIEN, B., 1927: La formation des chromosomes hétérotypiques dans *Osmunda regalis*. (3 Taf.) Cellule **37**, p. 367—396.
- TÄCKHOLM, G., 1922: Zytologische Studien über die Gattung *rosa*. (56 Fig.) Acta Horti Bergiani **7**, p. 97—381.

- TAHARA, M. 1915: Cytological studies on *Chrysanthemum*. Prel. Note. (1 Taf.) Bot. Mag. Tokyo **29**, p. 48—50.
- , 1921: Cytologische Studien an einigen Kompositen. (4 Taf., 15 Fig.) Journ. Coll. Science Imp. Univ. Tokyo **43**, Art. 7, 53 S.
- TAHARA, M. & SHIMOTOMAI, N., 1927: Bastardierung als eine Ursache für die Entstehung der Chromosomenpolyploidie. I. Bastard zwischen *Chrysanthemum marginatum* und *C. lavandulaefolium*. (4 Fig.) Sc. Rep. Tohoku Imp. Univ., p. 293—299.
- TAUSON, A., 1924: Die Reifungsprozesse der parthenogenetischen Eier von *Asplanchna intermedia* Huds. (4 Taf.) Zeitschr. f. wiss. Biol. Abtlg. **1**, S. 57—84.
- TAYLOR, W. R., 1925a: The chromosome morphology of *Veltheimia*, *Allium* and *Cyrtanthus*. (35 Fig.) Amer. J. Bot. **12**, p. 104—115.
- , 1925b: Cytological studies on *Gasteria* II. A comparison of the Chromosomes of *Gasteria*, *Aloë* and *Haworthia*. (13 Fig.) Am. J. Bot. **12**, p. 219—223.
- , 1925c: Chromosome constrictions as distinguishing characteristics in plants. (5 Fig., 1 Taf.) Amer. J. Bot. **12**, p. 238—244.
- , 1926: Chromosome morphology in *Fritillaria*, *Alstroemeria*, *Silphium* and other genera. (60 Fig.) Amer. J. Bot. **13**, p. 179—193.
- TELYYESNITZKY, K., 1905: Ruhekerne und Mitose. Untersuchungen über die Beschaffenheit des Ruhekerne und über den Ursprung und das Schicksal des Kernfadens mit besonderer Berücksichtigung der Wirkung der Fixierungsflüssigkeiten. (5 Taf.) Arch. f. mikr. Anat. **66**, S. 367.
- , 1907: Die Entstehung der Chromosomen. Evolution oder Epigenese. Berlin, Wien.
- TENNENT, D. H., 1911: A heterochromosome of male origin in Echinoids. (3 Fig.) Biol. Bull. **21**, p. 152—154.
- , 1912: Studies in cytology, I. and II. (21 Fig.) Journ. exp. Zool. **12**, p. 391—411.
- THARALDSEN, C. E., 1926: The origin and nature of cleavage centers in echinoderm eggs. An experimental and cytological study of astral phenomena in starfish eggs. (5 Taf.) Journ. exper. Zool. **44**, p. 159—217.
- TISCHLER, G., 1910: Untersuchung über die Entwicklung des Bananenpollens. I. (4 Fig., 2 Taf.) Arch. f. Zellf. **5**, S. 622—670.
- , 1924: Studien über die Kernplasmarelation in Pollenkörnern. (5 Fig.) Jahrb. f. wiss. Bot. **64**, S. 121—168.
- , 1925: Die cytologischen Verhältnisse bei pflanzlichen Bastarden. Bibl. genetica **1**, p. 39 bis 68.
- , 1927: Pflanzliche Chromosomenzahlen. Tabulae Biologicae (Berlin, bei W. Junk) **4**, p. 1 bis 83.
- TRANSEAU, E., N., 1919: Hybrids among species of *Spirogyra*. (7 Fig.) Amer. Natur. **53**, p. 109 bis 119.
- TSCHERMAK, A. v., 1923, Gregor Mendel zum Gedächtnis. „Lotos“ **71**, S. 29—44.
- TSCHERMAK, E. & BLEIER, H., 1926: Über fruchtbare *Aegilops*-Weizenbastarde I. (2 Fig.) Ber. d. bot. Ges. **44**, S. 110—132.
- VALCANOVER, R., 1926: Contribution à l'étude de la réduction dans *Oenothera biennis*. (2 Taf.) Cellule **37**, p. 201—228.
- VALLE, P. DELLA, 1907: Osservazioni di tetradi in cellule somatiche. Contributo alla conoscenza delle tetradi. (1 Taf., 14 Fig.) Acc. Sci. Fische e mathem. Napoli, p. 1—39.
- , 1909: L'organizzazione della cromatina studiata mediante il numero dei cromosomi. (1 Taf.) Arch. Zoolog. **4**, p. 1—177.
- , 1911: La continuita delle forme di divisione nucleare ed il valore morfologico dei cromosomi. (2 Taf.) Arch. Zoolog. **5**, p. 119—200.
- , 1912: La morfologia della cromatina dal Punto di vista fisico. (75 Fig., 2 Taf., 9 Diagr.) Arch. Zool. Ital. **6**, p. 37—324.
- VANDENDRIES, R., 1922: I. Recherches sur la sexualité des Basidiomycètes. Compt. Rend. soc. biol. **86**, p. 513—515.
- , 1923a: II. Recherches sur le déterminisme sexuell des Basidiomycètes. Mem. de l'Acad. roy. Belg. **2**, S. **5**, p. 1—98.
- , 1923b: III. Nouvelles recherches sur la sexualité des Basidiomycètes. Bull. d. l. Soc. roy. Bot. Belg. **56**, p. 73—97.
- VEJDOVSKY, F., 1907: Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. (9 Taf., 5 Fig.) 103 Seiten, Prag.
- , 1911, 1912: Zum Problem der Vererbungsträger. (12 Taf., 16 Fig.) Prag bei Rivnac.
- VEJDOVSKY, F. und MRAZEK, A., 1903: Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zellteilung. (6 Taf., 11 Fig.) Arch. f. mikrosk. Anat. **62**, S. 431—579.

- VOGEL, R., 1925: Zur Kenntnis der Fortpflanzung, Eireifung, Befruchtung und Furchung von *Oxyuris obvelata* Bremser. (22 Fig., 1 Taf.) Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. u. Phys. **42**, S. 243—270.
- DE VRIES, H. & BOEDIJN, K., 1923: On the distribution of mutant characters among the chromosomes of *Oenothera Lamarckiana* Genetics **8**, p. 233—238.
- , 1924: Double chromosomes of *Oenothera lamarckiana semigigas*. (2 Fig.) Bot. Gaz. **78**, p. 249—270.
- WALTON, A. C., 1924: Studies on Nematode Gametogenesis. (4 Taf., 2 Textfig.) Zeitschr. f. wiss. Biol. Abt. B. **1**, S. 167—239.
- WARREN, E., 1925: Spermatogenesis of Spiders and the Chromosome Hypothesis of Heredity. Nature **116**, p. 395—396.
- , 1926: Spermatogenesis in Spiders and the Chromosome Hypothesis of Heredity. Nature **117**, p. 82—83.
- WASSERMANN, 1913: Die Oogenese des *Zoogonus mirus* Lss. (43 Fig., 4 Taf.) Arch. f. mikr. Anat. Abt. II **83**, S. 1—140.
- , 1920: Die Neubildung von Plasmosomen in den Zellen junger Keime von *Pisum sativum*. (1 Taf.) Sitzber. Ges. Morph. Phys. München, S. 1—16.
- , 1922: Über die Geschlechtszellenentwicklung bei *Tomopteris onisciformis*. (31 Fig.) Anat. Anz. **55**, S. 64—79.
- , 1926: Zur Analyse der mitotischen Kern- und Zellteilung. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. **80**, S. 344—432.
- WEBBER, H. J., 1901: Spermatogenesis and Fecundation of *Zamia*. (6 Taf.) U. S. Dept. of Agricult. Bureau of Plant Industry-Bulletin No. 2.
- WEILL, R., 1924: La maturation de l'ovule d'*Haliclystus octoradiatus* (J. Clark). Compt. rend. soc. Biol. **90**, p. 442—444.
- WELLENSIEK, S. J., 1925: Genetic monograph on *Pisum*. (4 Fig.) Bibliographia Genetica **1**, p. 383—476.
- WENRICH, D. H., 1916: The spermatogenesis of *Phrynotettix magnus* with special reference to synapsis and the individuality of the chromosomes. (10 Taf.) Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College **60**, p. 58—133.
- , 1917: Synapsis and chromosome organization in *Chortippus (Stenobothrus) curtipennis* and *Trimerotropis suffusa (Orthoptera)*. (3 Taf.) Journ. morph. **29**, p. 471—518.
- WETTSTEIN, F. VON, 1919: Vererbungserscheinungen und Systematik bei Haplonten und Diplohaplonten im Pflanzenreich. (1 Taf.) Zeitschr. f. ind. Abst. **21**, S. 233—246.
- , 1923: Kreuzungsversuche mit multiploiden Moosrassen. (1 Fig.) Biol. Zentralbl. **43**, S. 71—83.
- , 1924a: Kreuzungsversuche mit multiploiden Moosrassen II. (3 Fig., 6 Tab.) Biol. Zentralbl. **44**, S. 145—168.
- , 1924b: Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage I. (31 Tab., 67 Fig., 12 Taf.) Zeitschr. induct. Abst. **33**, S. 1—236.
- , 1925: Genetische Untersuchungen an Moosen. (*Musci* und *Hepaticae*.) Bibliogr. Genet. **1**, p. 1—38.
- , 1927: Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich. (12 Fig.) Ergeb. d. Biol. **2**, S. 311—356.
- WHEELER, W. M., 1898: The maturation, fecundation and early cleavage of *Myzostoma glabrum* LEUCKART. (3 Taf.) Arch. de Biol. **15**, p. 1—78.
- WHITING, A. R., 1925: The inheritance of sterility and of other defects induced by abnormal fertilization in the parasitic wasp, *Habrobracon juglandis* (Ashmead). (1 Taf., 5 Tab.) Genetics **10**, p. 33—58.
- , 1927a: Genetic evidence for diploid males in *Habrobracon*. (Autoreferat.) Zeitschr. f. induct. Abst.- u. Vererbungs. **46**, S. 40 u. 41.
- , 1927b: Genetic evidence for diploid males in *Habrobracon*. Biol. Bull. **53**, p. 438—449.
- WHITING, A. & BURTON, R. H., 1926: Quadruple allelomorphs affecting eyecolor in *Habrobracon*. Am. Natur. **60**, p. 285—290.
- WHITING, P. W., 1917: The chromosomes of the common house-mosquito *Culex pipiens* L. (7 Fig., 7 Taf.) Journ. Morphol. **28**, p. 523—577.
- , 1918: Sex-determination and biology of a parasitic wasp, *Habrobracon brevicornis* (WESMAEL). (1 Fig.) Biol. Bull. **34**, p. 250—256.
- , 1921a: Rearing meal moths and parasitic wasps for experimental purposes. (11 Fig.) Journ. Heredity **12**, p. 255—261.
- , 1921b: Studies on the parasitic wasp, *Habrobracon brevicornis* (Wesmael). I. Genetics of an orange-eyed mutation and the production of mosaic males from fertilized eggs. Biol. Bull. **41**, p. 42—54.

- WHITING, P. W., 1926a: Two wing mutations in *Habrobracon* and their method of inheritance. (1 Fig.) Amer. Natural. **60**, p. 443—454.
- , 1926b: Heredity of two variable characters in *Habrobracon*. Genetics **11**, p. 305—316.
- , 1926c: Influence of age of mother on appearance of an hereditary variation in *Habrobracon*. Biol. Bull. **51**, p. 371—383.
- WIEGAND, K. M., 1899: The development of the microsporangium and microspores in *Convolvularia* and *Potamogeton*. (2 Taf.) Bot. Gaz. **28**, p. 328—359.
- WIGGENHORN, B. and WHITNEY, D. D., 1925: The individuality of the germ-nuclei during the cleavage of the fertilized egg of the rotifer, *Asplanchna intermedia*. Biol. Bull. **48**, p. 402—407.
- WILLIAMS, J. L., 1904: Studies in the *Dictyotaceae*. II. The Cytology of the gametophyte Generation. (3 Taf.) Ann. of Bot. **18**, p. 183—204.
- WILSON, E. B., 1901: Experimental studies in cytology I. A cytological study of artificial parthenogenesis in sea-urchin eggs. (7 Taf., 12 Fig.) Arch. Entwicklungsmech. **12**, p. 529—596.
- , 1905a: Studies on chromosomes I. The behavior on the idiochromosomes in *Hemiptera*. (7 Fig.) Journ. exp. Zool. **2**, p. 371—405.
- , 1905b: Studies on chromosomes. II. The paired microchromosomes and heterotropic chromosomes in *Hemiptera*. (4 Fig.) Journ. exp. Zool. **2**, p. 507—546.
- , 1909a: Studies on chromosomes. V. The chromosomes of *Metapodius*, a contribution to the hypothesis of the genetic continuity of chromosomes. (13 Fig., 1 Taf.) Journ. exp. Zool. **6**, p. 147—205.
- , 1909b: Photographic illustrations of the morphological and physiological individuality of the chromosomes in *Hemiptera*, with an account of observations on the chromosomes in the living cells. Proc. 7th intern. Zool. Congr., p. 1—3.
- , 1912: Studies on chromosomes. VIII. Observations on the maturation-phenomena in certain *Hemiptera* and other forms, with considerations on synapsis and reduction. (9 Taf.) Journ. exp. Zool. **13**, p. 345—448.
- , 1914: The bearing of cytological research on heredity. Proc. Roy. Soc. London, B. **88**, p. 333—352.
- , 1916: The distribution of the chondriosomes to the spermatozoa in scorpions. (11 Fig.) Proc. nat. Acad. Sci. **2**, p. 321—324.
- , 1924: Introduction. Cowdry, General Cytology, p. 1—12.
- , 1925a: Protoplasmic systems and genetic continuity. (3 Fig.) Amer. Nat. **59**, p. 481—496.
- WILSON, E. B. & MORGAN, T. H., 1920: Chiasmatype and crossing-over. Amer. Natur. **54**, p. 193—219.
- WINGE, Ö., 1917: The chromosomes their numbers and general importance. (1 Taf., 46 Fig.) C. r. trav. Lab. Carlsberg **13**, p. 131—275.
- , 1919a: On the relation between number of chromosomes and number of types in *Lathyrus* especially. (5 Taf.) Journ. Genetics **8**, p. 133—138.
- , 1919b: On the non-Mendelian inheritance in variegated plants. (4 Fig.) Compt. rend. trav. Labor. Carlsberg **14**, No. 3 (21 S.)
- , 1925: Contributions to the knowledge of chromosome numbers in plants. (2 Taf.) Cellule **35**, p. 305—324.
- , 1926: Das Problem der JORDAN-ROSENSCHEN *Erophila*-Kleinarten. (12 Fig., 1 Taf.) Beitr. z. Biol. d. Pfl. **14**, S. 313—334.
- WINIWARTER, H. DE, 1921: Chiasmotypie et reduction. C. r. seanc. d. l. Soc. Biol. **85**, p. 266 bis 267.
- WINIWARTER, H., DE and SAINMONT, G., 1909: Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères (chat.) (10 Taf.) Arch. de Biol. **24**, p. 1—142, 165—431.
- WINKLER, H., 1916: Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. (17 Fig., 3 Taf.) Zeitschr. f. Bot. **8**, S. 417—531.
- , 1921: Über die Entstehung genotypischer Verschiedenheit innerhalb einer reinen Linie. Zeitschr. f. ind. Abstl. **27**, S. 16—17.
- , 1924: Über die Rolle von Kern und Protoplasma bei der Vererbung. Verhandlg. dtsch. Ges. Vererbungsw., 3. Jahresv., München. Zeitschr. ind. Abstl. **33**, S. 238—253.
- WODSEDALEK, J. E., 1913: Spermatogenesis of the pig with special reference to the accessory chromosomes. (6 Taf.) Biol. Bull. **25**, p. 8—44.
- , 1914: Spermatogenesis of the horse. (6 Taf.) Biol. Bull. **27**, p. 295—324.
- WOODRUFF, L. L. & SPENCER, H., 1924: Studies on *Spathidium spathula*. II. The significance of conjugation. Journ. exper. Zool. **39**, p. 133.

- WOOLSEY, C. E., 1915: Linkage of chromosomes correlated with reduction in numbers among the species of a genus, also within a species of the *Locustidae*. (5 Taf.) Biol. Bull. **28**, p. 163—186.
- WYLIE, R. B., 1923: Sperms of *Vallisneria spiralis*. (3 Taf.) Bot. Gaz. **75**, p. 191—202.
- YAMAHA, G., 1926: Über die Lebendbeobachtung der Zellstrukturen nebst dem Artefaktproblem in Pflanzenzytologie. (1 Taf.) Bot. Magaz. Tokyo **40**, p. 171—197.
- YAMANOUCHI, SH., 1906: The life history of *Polysiphonia violacea*. (10 Taf., 3 Fig.) Bot. Gaz. **42**, p. 401—449.
- , 1908a: Sporogenesis in *Nephrodium*. (Taf. 1—4.) Bot. Gaz. **45**, p. 1—30.
- , 1908b: Spermatogenesis, oogenesis and fertilization in *Nephrodium*. (3 Taf.) Bot. Gaz. **45**, p. 145—175.
- , 1909: Mitosis in *Fucus*. (2 Taf.) Bot. Gaz. **47**, p. 173—197.
- , 1910: Chromosomes in *Osmunda*. (1 Taf.) Bot. Gaz. **49**, p. 1—12.
- , 1912: The life history of *Cutleria*. (10 Taf.) Bot. Gaz. **54**, p. 441—502.
- YASUI, K., 1921: On the behavior of chromosomes in the meiotic phase of some artificially raised papaver hybrids. (1 Taf., 1 Fig.) Bot. Mag. Tokyo **35**, p. 154—168.
- YATSU, N., 1905: The formation of centrosomes in enucleated egg fragment. Journ. exp. Zool. **2**, p. 287—312.
- , 1909: Observations on Ookinesis in *Cerebratulus Lacteus* Verrill. (4 Fig., 4 Taf.) Journ. of Morph. **20**, p. 354—401.
- YOCUM, H. B., 1923: The occurrence of telosynapsis in the male germ cells of an Hemipteran *Leptocoris trivitatus*, SAY. (2 Taf.) Journ. Morph. **37**, p. 287—419.
- ZANDER, E., 1923: Beiträge zur Variabilität und Vererbung bei der Honigbiene. (26 Fig.) Erlanger Jahrb. f. Bienenkunde **1**, S. 6—66.
- ZATTLER, F., 1924: Vererbungsstudien an Hutpilzen (*Basidiomyceten*). (1 Taf.) Zeitschr. f. Bot. **16**, S. 433—499.
- ZELENY, C. & FAUST, E. C., 1915a: Dimorphism in size of spermatozoa and its relation to the chromosomes. Proc. Nat. Ac. Sc. U. S. A. **1**, p. 91—93.
- , 1915b: Size Dimorphism in Spermatozoa from single Testes. (43 Fig.) Journ. exper. Zool. **18**, p. 187—240.
- ZELENY, C. & SENAY, C. T., 1915: Variation in Head length of spermatozoa in seven additional species of insects. (8 Fig.) Journ. exper. Zool. **19**, p. 505—514.
- ZIEGLER, H. E., 1895: Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. **60**, S. 351—410.
- ZIMMERMANN, W., 1923: Zytologische Untersuchungen an *Sphacelaria fusca* Ag. Ein Beitrag zur Entwicklungsphysiologie der Zelle. (7 Fig., 1 Kurve) Zeitschr. Bot. **15**, S. 113—175.

