

Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Größe und Zahl der Chromosomen.

(Contributions to Cytology and Genetics from the Departments of
Plant-Morphology and Genetics, Science College,
Imperial University, Tokyo. No. 28)

Von

Tetsu SAKAMURA, *Nōjakushi*.

(Assist. Professor der Botanik a. d. Hokkaido Kaiserl. Universität, Sapporo).

Mit 7 Tafeln und 24 Textfiguren.

I. Einleitung.

Obschon in den verflossenen Jahrzehnten die Cytologie erstaunliche Fortschritte gezeitigt hat, die besonders die Chromosomenlehre betreffen, so bleibt noch ein großes Versuchsfeld übrig, das, durch experimentelle Untersuchungen erforscht, in bezug auf die Zell- und Kernteilung noch ungeahnte Resultate hervorbringen wird.

Wenn wir auch heute noch die verbreitete Hypothese, daß die Chromosomen die hauptsächlichen Träger der erblichen Anlagen sind, nicht klipp und klar beweisen können, so ist dennoch anzunehmen, daß sie der wichtigste Bestandteil der Zellorganisation sind und bei den Zeugungs- und Vererbungsvorgängen eine große Rolle spielen. Überdies ist die Individualität der Chromosomen immer mehr anerkannt worden, und zwar werden sie oft als individualisierte Elemente betrachtet. In dieser

Hinsicht ist es sehr wichtig, die Eigenschaften der Chromosomen zuerst unter normalen Zuständen eingehend zu untersuchen.

Im Jahre 1915 fand ich bei *Vicia Faba* die erblich fixierte Einschnürung einiger Chromosomen, was ich in einer vorläufigen Mitteilung bereits bekannt gemacht habe. Durch meine nachherigen Untersuchungen konnte ich nachweisen, daß diese Einschnürung eine überall im Pflanzen- und Tierreiche verbreitete Erscheinung ist, und daß sie als ein auffälliges Merkmal der Chromosomen zu dienen befähigt ist.

Bei den experimentellen Untersuchungen, die ich, um meine vorhergehende Arbeit (1915) zu ergänzen, anstellte, wurde auch die Chloralisierung der Wurzelspitzen von *Vicia Faba* und *Pisum sativum* ausgeführt. Als ich die Präparate der 3 oder 5 Stunden nach der Chloralisierung fixierten Wurzelspitzen durchmusterte, fand ich unter den verschiedenen Anomalien der Mitosis zu meinem Erstaunen die ganz unerwartete Tatsache, daß die Chromosomen sehr verkürzt waren und daß die unter normalen Bedingungen schwer sichtbare Einschnürung einiger bestimmter Chromosomen dabei deutlich gesehen werden konnte. Andererseits zeigte mir diese vorläufige Untersuchung, daß die anderen Teilungsanomalien zu verschiedenen cytologischen Problemen in inniger Beziehung stehen.

Diese Sachlage veranlaßte mich, von neuem Studien anzustellen, wobei die Mitosis nicht nur unter den normalen Umständen, sondern auch unter experimentell veränderten Bedingungen eingehender untersucht wurde.

Die vorliegende Arbeit enthält daher eine Zusammenstellung meiner bisherigen Untersuchungen über die morphologischen Eigenschaften der Chromosomen und die Beeinflussung der Mitosis durch äußere chemische und physikalische Reize mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen.

Bei der Erörterung habe ich nicht vernachlässigt, nicht nur die botanische, sondern auch die zoologische Literatur möglichst ausführlich in Betracht zu ziehen, da die Richtungen der heutigen Zellforschung in den beiden Gebieten immer mehr sich einander nähern.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden vom Jahre 1914–1916 im botanischen Institut der Kaiserlichen Universität zu Tokyo auf Anregung und unter Leitung des Herrn Professor Dr. K. FUJII ausgeführt. An dieser Stelle sei es mir gestattet, für die vielen Ratschläge und die freundliche Unterstützung, die er mir bei der Ausführung der Arbeit angedeihen ließ, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Hier fühle ich auch die Pflicht, den Herren Professoren und Freunden des dortigen Institutes für die liebenswürdige Gastfreundschaft während meines Verweilens wärmstens zu danken. Die Untersuchungen wurden dann im hiesigen Institut fortgeführt. Daher möchte ich auch Herrn Professor Dr. K. MIYABE, dem Vorstand des hiesigen Institutes, für das große Interesse danken, welches er meinen Untersuchungen entgegengebracht hat. Ebensoviel Dank schulde ich aber auch Herrn T. NISHINO, Verleger in Tokyo, der mit finanzieller Unterstützung sein Interesse für die Untersuchungen bekundet hat.

II. Morphologische Eigenschaften der Chromosomen.

1. Einschnürung, Zahl und Größe der Chromosomen bei *Vicia Faba*.

Daß bei einigen pflanzlichen und tierischen Zellkernen oft die Einschnürung der Chromosomen auftritt, ist eine schon bekannte Tatsache. Soweit ich mich erinnern kann, gibt es aber vor meiner vorläufigen Mitteilung nur wenige Arbeiten,¹⁾ in denen diese Einschnürung bei bestimmten Chromosomen ausführlich untersucht worden ist.

Beschreibungen dieser Erscheinung bei *Vicia Faba* wurden von LUNDEGÄRDH (1912b, 1914a), FRASER und SNELL (1911) und SHARP (1913) gemacht; aber ausführliche Untersuchungen hierüber sind bisher nicht angestellt worden.

Ferner stimmen die Angaben der Autoren über die Chromosomenzahl von *Vicia Faba* nicht immer überein. Die Diploidzahl

1) S. NAVASHIN (1914), TSCHERNOYAROW (1914).

beträgt nach NĚMEC (1904, 1910), LUNDEGÅRDH (1912b, 1914a) und SHARP (1913) 12, während nach FRASER und SNELL (1911) sie 14 ist. Die Haploidzahl beträgt nach FRASER und SNELL (1911)¹⁾ 14 und FRASER (1914)²⁾ 7, während nach SHARP (1914)³⁾ sie 6 beträgt.

Aus den seit dem Sommer 1914 ausgeführten Untersuchungen, die anfangs nur zwecks Feststellung der Chromosomenzahl von *Vicia Faba* angestellt worden sind, ergab sich die Tatsache, daß einerseits die Einschnürung der Chromosomen bei der Bestimmung der Chromosomenzahl nicht übersehen werden soll, und andererseits, daß sie in enger Beziehung zu verschiedenen cytologischen Problemen steht.

Die Einschnürung wurde in den somatischen Zellen und den Pollenmutterzellen beobachtet. Bei den Versuchen mit den somatischen Zellen wurde das Meristem der in feuchten Sägespänen gezogenen Wurzeln und junge Blütenblätter verwendet. Die Wurzelspitzen wurden zu verschiedenen Jahres- und Tageszeiten fixiert. Die gebrauchten Varietäten sind fast alle *Vicia Faba minor*; bei *Vicia Faba major* oder *Vicia Faba megalosperma* wurden die Seitenwurzelspitzen jeweils nur einmal fixiert, weil die gebrauchten Samen meistens in den feuchten Sägespänen in Fäulnis übergingen. Das Material für die Pollenmutterzellen von *Vicia Faba major* sowie *minor* wurde auch zu verschiedenen Jahres- und Tageszeiten aus verschiedenen Gegenden gesammelt. Zur Fixierung wurde FLEMMINGSche Chromosmiumessigsäurelösung in Bonner und starker Konzentration gebraucht. Aus den fixierten Objekten wurden bei den somatischen Zellen meistens 14 μ dicke und bei den Pollenmutterzellen meistens 10 μ dicke Paraffinschnitte hergestellt. Die Färbung geschah mit HEIDENHAIN'S Eisenalaunhämatoxylin.

a) Die Chromosomen in der somatischen Kernteilung.

Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, alle Daten der Teilungsvorgänge in einem Lebenszyklus des Kernes zu verfolgen,

1) Bei der Kernteilung in den jungen Pollenkörnern.

2) und 3) Bei der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen.

sondern ich möchte nur die Zahl und die morphologischen Eigenschaften der fertigen Chromosomen in Betracht ziehen.

2) **Im Meristem der fixierten Wurzelspitzen.**

Um die Zahl und die morphologischen Eigenschaften der Chromosomen richtig zu erörtern, ist es erforderlich, daß die Beobachtungen für bestimmte Zellarten und Teilungsphasen gemacht werden. Zu diesem Zwecke wurden die von der früheren Metaphase bis zur Anaphase auftretenden Chromosomen im Periblem und Plerom ausgewählt.

In der früheren Metaphase sind die Chromosomen schon längsweise gespaltet und ihre Längshälften miteinander verklebt oder verdreht. Sie sind von langem Typus wie bei den *Lilium*-Arten und lagern sich nicht auf der Ebene der Äquatorialplatte, sondern stehen mehr oder weniger schräg dazu. Daher ist es nötig, den Chromosomen entlang die Lage des Brennpunktes fortwährend zu verändern, damit die Chromosomen genau beobachtet werden können. Da die Anordnung der Chromosomen, wie oben erwähnt, so unregelmäßig ist, kommt es sehr oft vor, daß die einzelnen Chromosomen durch das Mikrotommesser in zwei oder drei Stücke zerschnitten werden. Um das Zerschneiden zu vermeiden, scheinen 14 μ die geeignete Dicke zu ergeben. In der Polansicht der Äquatorialplatten können die Chromosomen ziemlich schwer gezählt werden. Aber bei fast allen Zählungen wurden 12 Chromosomen erkannt, unter denen zwei auffallend länger sind als die anderen zehn (Fig. 9). Diese zwei langen Chromosomen haben gleiche Länge und je ein Paar der anderen zehn Chromosomen scheinen ebenso gebaut zu sein. Die gesetzmäßige paarige Anordnung der Chromosomen kann aber hier nicht immer konstatiert werden. Die zwei langen Chromosomen sind in bezug auf Länge und andere Eigenschaften einander gleich, weichen aber von den übrigen zehn in verschiedener Hinsicht ab. In der Mitte und in der Nähe der Enden zeigen sie die Einschnürung, während die anderen acht Chromosomen unter Umständen ganz schwach eingeschnürt sind (Fig. 1 u. Textfig. 2 a m). Der Kürze des Ausdruckes wegen möchte ich diese zwei

langen Chromosomen als „M-Chromosomen“ (bedeutet makro) und die zwei Arten der Einschnürungen als „m-Einschnürung“ (bedeutet Mitte) und „e-Einschnürung“ (bedeutet Ende) bezeichnen. Aber diese Einschnürung soll mit der Quersegmentierung oder der Fragmentierung nicht verwechselt werden, die oft als Artefakt oder durch höhere Temperatur in nebenstehender Form : unbeständig in den verschiedenen Teilen der Chromosomen hervorgebracht wird.¹⁾ Auch in der Seitenansicht der Äquatorialplatten, soweit der Chromosomenhaufe nicht durch das Mikrotommesser durchgeschnitten wird, werden die 12 Chromosomen gezählt, wobei man hier immer zwei M-Chromosomen mit m- und e-Einschnürungen findet (Fig 10). Auch bei der Trennung der Längshälften werden diese Einschnürungen erhalten. Da die Längshälften der M-Chromosomen mit ihren Mittlen (m) und diejenigen der anderen zehn Chromosomen fast mit ihren Enden an den Spindelfasern befestigt sind, so müssen die Tochterchromosomen bei ihrer Wanderung nach den Polen die Gestalt je eines V, 1 resp. I erhalten (Fig. 2-8). Deshalb beträgt in der Anaphase die Zahl der deutlich sichtbaren Chromosomenschenkel immer 14 (Fig. 12). Die in der Metaphase vorhandene e-Einschnürung der M-Chromosomen bleibt bis zur späteren Anaphase erhalten und tritt hier immer am äquatorialwärts zugekehrten Ende eines Schenkels jedes V-förmigen Tochterchromosoms auf, während die m-Einschnürung durch die hier stattfindende Umbiegung der Querhälften kaum gesehen werden kann (Fig. 11).

Die oben beschriebenen Teilungsvorgänge und Eigenschaften der M-Chromosomen werden ebenso in den somatischen Zellen der jungen Blütenblätter und die e-Einschnürung auch in einem Proembryo dieser Pflanze konstatiert.

β) Im Meristem der frischen Wurzelspitzen.

Es erhebt sich nun die Frage, ob die im fixierten Material beobachtete Einschnürung künstlich erzeugt wird oder nicht. Um diese Beobachtungslücke auszufüllen, habe ich mir vorgenommen,

1) Vgl. LUNDEGÅRDH (1914a).

die Einschnürung auch in den frischen Wurzelspitzen nachzuweisen.

Um die Wurzelspitzen beim Schneiden nicht zu stark zu drücken, habe ich folgende Methode angewandt. Mit einer Nadel wird das Mark von *Sambucus* von der Seite her quer durchbohrt. Dann werden die Wurzelspitzen hineingesteckt und das Mark an diesem Teile quer durchschnitten. Auf diese Weise können dann die Längsschnitte der Wurzelspitzen ohne große Schwierigkeiten gefertigt werden. Die Schnitte wurden in 3 oder 5 % ige Zuckerlösung eingebettet und unter Anwendung des ZEISS'schen Achromat-Objektivs 1.8 mm und des HUYGENSchen Okulars 4 beobachtet. Dabei wurde die e-Einschnürung der lichtbrechenden anaphasischen Chromosomen oft konstatiert, während die m-Einschnürung wegen der Umbiegung der Querhälften kaum beobachtet werden konnte.

Weiter habe ich versucht, die Einschnürung unter Verwendung der Dunkelfeldbeleuchtung nachzuweisen; das Resultat war aber ganz ungenügend.

b) Die Chromosomen in der meiotischen Kernteilung der Pollenmutterzellen.

Es ist erforderlich, auch die einzelnen Vorgänge vor der Metaphase der ersten Teilung der Pollenmutterzellen zu beobachten, damit die Eigenschaften der Chromosomen eingehend untersucht werden können. Da es aber vor der Diakinese keinen direkten Beweis für die Einschnürung der Chromosomen gibt, möchte ich hier nur die fertigen Gemini in Betracht ziehen.

α) In der heterotypischen Kernteilung und Interkinese.

In der Diakinese kann man 6 Gemini finden, unter denen sich ein Geminus durch seine Länge besonders auszeichnet (Fig. 13). Um diesen langen Geminus von den anderen kürzeren zu unterscheiden, bezeichne ich ihn auch hier als „M- Geminus,“ da er aus den zwei homologen M- Chromosomen entstanden sein muß. Obwohl in der Diakinese die Quersegmentierung und die Einschnürung oft an den verschiedensten Teilen der verschiedenen

Gemini stattfindet, so wäre es doch übereilt zu schließen, daß die in der Mitte und am Ende beobachteten Einschnürungen des M-Geminus nicht identisch sind mit den m- und e-Einschnürungen der M-Chromosomen der somatischen Zellen.¹⁾ Wenn man die am Ende und in der Mitte eingeschnürten und in den Fig. 14 und 15 dargestellten M-Gemini (Hexaden) betrachtet, so kann man sogleich erkennen, daß sie denjenigen der somatischen M-Chromosomen sehr ähnlich sind. Nach der Auflösung der Kernmembran erscheint die multipolare Spindel, wobei auch der M-Geminus von den anderen unterschieden werden kann. Die Chromosomen sind nicht so lang wie bei der somatischen Mitosis, und sie sind regelmäßig auf der Ebene der Kernplatte angeordnet. Somit kann man in der Polansicht der Kernplatte mit Sicherheit 6 Gemini wahrnehmen und es kann auch der M-Geminus nachgewiesen werden, der hier keinen speziellen Platz besitzt (Fig. 16). Während die m-Einschnürung bisweilen erkannt wird, kommt die e-Einschnürung sehr selten vor, und wenn sie auftritt, so erscheint sie so, wie sie in Fig. 24 abgebildet ist. Die homologen Chromosomen des M-Geminus sind mit ihren Mitten an der Spindel befestigt, während bei den anderen fünf Gemini der Insertionspunkt der Zugfasern sich fast am Ende befindet (Fig. 17-23). Daher fangen die Homologen der 5 gewöhnlichen Gemini vom Ende her und diejenigen des M-Geminus von der Mitte her an, sich auseinanderzuziehen. Außerdem findet am Schlusse des Auseinanderziehens der homologen Chromosomen die Längsspaltung, als Vorbereitung der homöotypischen Kernteilung, statt. Deshalb stellt sich jedes M-Chromosom als verdoppelte V-Form, und jedes andere Chromosom als V-Form dar (Fig. 25).

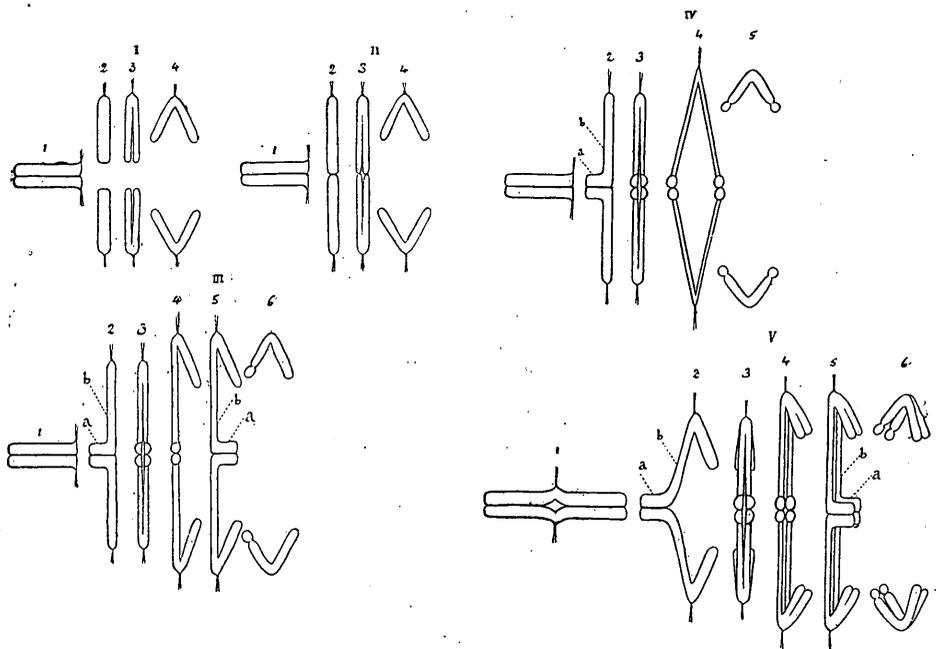
In der Metakinese der heterotypischen Kernteilung verhalten sich einige gewöhnliche Chromosomen so, wie es in den Fig. 17-23 dargestellt ist. Unterwegs hört das Auseinanderziehen der homologen Chromosomen plötzlich auf, indem sie noch mit je einem gewissen Teil aneinander haften. Darauf widersetzen sich die Chromosomenschenkel der Anziehungswirkung der Zugfasern und

1) Bei der heterotypischen Kernteilung tritt die Einschnürung unter Umständen auch an den Enden der kürzeren Gemini auf.

ihre nicht aneinanderhaftenden Teile werden in die Länge gezogen (Fig. 26 a & c). Meistens aber trennen sich die beiden Schenkel eines V-förmigen Chromosoms nicht zu gleicher Zeit von denen des homologen Schwesterchromosoms, da ein Schenkel sich früher ablöst als der andere; aus diesem Grunde zieht sich der eine sogleich zusammen, während der andere auffallend weiter in die Länge gezogen wird. Die M-Tochterchromosomen verhalten sich in der Metakinese ähnlich wie oben erwähnt (Fig. 21, 22, 26 e & 27). Die Trennung der homologen M-Chromosomen erfolgt anfänglich so, daß die parallel liegenden Chromosomen von den Zugfasern in ihren Mitten erfaßt und auseinandergezogen werden. Kurz nachher hört dieser Vorgang auf der einen Seite plötzlich auf. Folglich leisten die zwei verklebten Schenkel der verdoppelten V-förmigen Chromosomen Widerstand gegen die Zugkraft der Fasern, wodurch die Zwischenstücke auffällig in die Länge gezogen werden, während die zwei zuerst von den homologen Schwesterchromosomenschenkeln vollständig abgetrennten Schenkel sich sogleich zusammenziehen.

In der Anaphase ziehen sich alle Chromosomenschenkel zusammen, wodurch sie kürzer und dicker werden als in der Metaphase (Fig. 28). Die verdoppelten V-förmigen Tochterchromosomen des M-Geminus schnüren sich an je einem Ende der zwei paarigen Schenkel ein (die e-Einschnürung, Fig. 28 c). Eine solche Einschnürung findet auch an den Enden der V-förmigen Chromosomen statt, aber die e-Einschnürung der M-Chromosomen kommt so oft und deutlich vor, daß man sie als eine konstante Eigenschaft der M-Chromosomen betrachten kann, die besonders in einem bestimmten Stadium der Anaphase auftritt. Ebenso wenig wie in der somatischen Anaphase wird auch hier aber die m-Einschnürung wegen der Umbiegung des M-Chromosoms getroffen.

Wie oben erwähnt, erfahren die Chromosomen in der Metakinese der heterotypischen Kernteilung durch die Teilungsmechanik verschiedene Gestaltsveränderungen. Im folgenden werden sie etwas schematisch dargestellt.



Textfig. 1, I—V. Schematische Darstellung der aufeinanderfolgenden Stadien der Teilungsmechanik der homologen Chromosomen in der metakaryotischen Kernteilung.

- I, 1) Die homologen Chromosomen beginnen am Ende auseinanderzugehen.
- 2) Dieselben auseinandergezogen.
- 3) Die Längsspaltung derselben.
- 4) Die beiden Schenkel der gespaltenen Chromosomen geöffnet.
- II, 1) Die homologen Chromosomen beginnen sich am Ende zu trennen.
- 2) Dieselben in die Länge gezogen, wobei sie an einem Ende aneinanderhaften.
- 3) Die Längsspaltung derselben.
- 4) Die beiden Schenkel der gespaltenen Chromosomen geöffnet.
- III, 1) Die homologen Chromosomen beginnen an einem Ende auseinanderzugehen.
- 2) Das Auseinandergehen hört plötzlich auf und der Teil b wird etwas in die Länge gezogen.
- 3) Fig. 2 von der Seite gesehen, die Längsspaltung ist sichtbar.
- 4) Eine Längshälfte trennt sich von der homologen, die andere Hälfte wird weiter in die Länge gezogen.
- 5) Ein Stadium wie 4; die getrennte Hälfte ist um 90° gedreht.
- 6) Die homologen Chromosomen haben die Trennung vollendet; die Einschnürung ist am Ende einer Längshälfte sichtbar.
- IV, 1-3) Wie bei III, 1-3.
- 4) Die beiden b-Teile werden in die Länge gezogen.
- 5) Die homologen Chromosomen haben die Trennung vollendet und die Einschnürung ist an den Enden beider Längshälften sichtbar. Diese Form kommt selten zum Vorschein.
- V, 1) Die homologen Chromosomen beginnen, in der Mitte auseinanderzugehen.
- 2) Die Trennung hört auf der einen Seite plötzlich auf, der Teil b wird etwas in die Länge gezogen.
- 3) Fig. 2 von der Seite gesehen; die Längsspaltung ist sichtbar.
- 4) Der Teil b weiter in die Länge gezogen.
- 5) Ein Stadium wie 4; die getrennten Schenkel sind um 90° gedreht.
- 6) Die homologen Chromosomen haben die Trennung vollendet; die Einschnürung an den Enden ist sichtbar.

Sobald die getrennten Chromosomen den Pol erreichen, ziehen sie sich zu einem Klumpen zusammen, um den herum allmählich eine Kernmembran erzeugt wird, wodurch dann die neue Kernanlage entsteht. Bald fangen die Chromosomen an aufzugehen, während die Anastomosen allmählich verschwinden, die am Anfang dieser Phase zwischen den Chromosomen entstanden sind. Die Polarität der Chromosomenanordnung wird nicht immer erhalten. In diesen Stadien verschmelzen die Chromosomen nie zu einem kontinuierlichen Fäden, sondern sie sind noch individualisiert und zeigen sich **V**- resp. doppelt **V**-förmig. Die e- und m-Einschnürungen der M-Chromosomen kann man hier nicht bemerken, denn jene ist wegen der Wellenförmigkeit der Chromosomenschenkel und diese wegen der Umbiegung der Querhälften undeutlich gemacht (Fig. 29).

β) In der homöotypischen Kernteilung.

Die Verhältnisse der Metaphase und der Anaphase der homöotypischen Kernteilung sind gleich denen, die in der somatischen Kernteilung festgestellt wurden (Fig. 31), ausgenommen, daß die Trennung der Längshälften in diesem Falle schon auf der Kernplatte stattfindet, und daß wir es mit der Haploidzahl zu tun haben. Die in Fig. 30 a und b dargestellten Bilder zeigen uns die metaphasischen M-Chromosomen aus zwei Mutterzellen der homöotypischen Kernteilung, die die m- und e-Einschnürungen deutlich aufweisen. Auch hier erfassen die Zugfasern das M-Chromosom in der Mitte und die anderen fünf Chromosomen am Ende (Fig. 32). Daher nehmen die Tochterchromosomen des M-Chromosoms bei ihrer Wanderung nach den Polen die **V**-Form und jene der anderen Chromosomen die **1**- oder **I**-Form an. Hier soll man nicht übersehen, daß die Genesis der **V**-Form des M-Chromosoms in der homöotypischen Metakinese von jener der gewöhnlichen (nicht M-) Chromosomen in der heterotypischen Metakinese, Interkinese oder am Anfang der homöotypischen Kernplatte verschieden ist. Bei der ersteren entsteht die **V**-Form durch die Zugmechanik der Fasern und ihre zwei Schenkel haben nichts mit der Längsspaltung zu tun, während bei den letzteren sie wegen der vorzeitigen Längsspaltung der zweiten Teilung entstan-

den sind und ihre zwei Schenkel die Schwesterchromosomen bedeuten. Früher, wo noch die Ansicht herrschte, daß die homöotypische Kernteilung der Querteilung der Chromosomen gemäß erfolgt, hätte man den Scheitelpunkt dieser V-förmigen gewöhnlichen Chromosomen auf der Kernplatte als Querspaltungsteil aufgefaßt. In der Anaphase können sieben Tochterchromosomenschenkel und die e-Einschnürung des M-Chromosoms beobachtet werden (Fig. 32 und 33). Die Einschnürung verschwindet in der Anaphase aber früher als bei der somatischen Kernteilung. Die Chromosomen in der postmeiotischen Kernteilung habe ich nicht untersucht.

2. Die Einschnürung als eine normale und konstante Eigenschaft der Chromosomen.

Um berechtigt zu sein, die Einschnürung bei *Vicia Faba* als ein morphologisches Merkmal der Chromosomen zu erklären, ist es wichtig, die Frage zu entscheiden, ob sie eine normale und sogar konstante Eigenschaft der Chromosomen darstellt oder nicht.

FRASER und SNELL (1911) und SHARP (1913) beobachteten die Einschnürung der metaphasischen und anaphasischen Chromosomen in der somatischen Mitosis bei *Vicia Faba*, und die zwei erst genannten Autoren sind der Meinung, daß die hier entstandenen Teilstücke der Chromosomen die Erbeinheiten bezeichnen. LUNDEGÅRDH (1912^b) ist derjenige, der die Einschnürung oder Fragmentation der Chromosomen bei dieser Pflanze relativ ausführlich geschildert hat. Bei *Vicia Faba* und *Allium cepa* hat er die Einschnürung¹⁾ der metaphasischen sowie anaphasischen Chromosomen in den Wurzelspitzen beobachtet. Er betrachtete sie als ein normales Phänomen, das aber nicht regelmäßig auftritt (S. 414). In bezug auf die Einschnürung bei *Allium cepa* sagt er:

1) Querssegmentierung nach ihm. Obwohl er die Sachlage nicht erkannt hat, daß die Einschnürung und die unregelmäßig auftretende Fragmentation der Chromosomen ganz verschiedene Phänomene sind, so hat er, seinen Abbildungen nach zu urteilen, die Einschnürung auch als Querssegmentierung aufgefaßt.

„ Die erwähnte Tendenz der Chromosomen, in der Metaphase in zwei oder seltener mehrere Stücke zu zerfallen, ist sicher in verschiedenen Fällen und auch wohl bei verschiedenen Chromosomen desselben Kerns verschieden stark ausgeprägt. In Textfigur 3 g sind z. B. alle Chromosomen ganz, während in Textfigur 3 a eine sehr weitgehende Zerteilung stattgefunden hat. Und dazwischen gibt es alle denkbaren Übergänge. Auch läßt es sich nicht entscheiden, ob nur bestimmte Chromosomen in erwähnter Richtung instabil gebaut sind, oder ob die Zerteilung die Äußerung eines allgemeinen, nur in einzelnen Fällen verschieden ausgeprägten Zustandes ist. Die Wahrscheinlichkeit scheint mir jedoch für die letztere Behauptung zu sprechen “ (S. 395). Dies konnte LUNDEGÄRDH auch für die in seinen folgenden Zeilen geschilderte gleiche Erscheinung der Chromosomen von *Vicia Faba* geltend machen. Nach dem oben Zitierten scheint es mir, daß er nicht erkannt hat, daß die Chromosomen unter normalen Bedingungen die konstante Einschnürung in sich aufweisen. Ferner ist er der Ansicht: „ Die Chromosomen werden bei *Vicia* im allgemeinen nicht wie bei *Allium* in zwei etwa gleich große Hälften zerlegt, sondern meistens findet ein Abtrennen kleiner Stücke statt “ (S. 414). Werden seine Abbildungen und Beschreibungen eingehend in Betracht gezogen, so fällt es auf, daß er ein in der Mitte eingeschnürtes M-Chromosom fälschlich als zwei an den Enden verklebte Chromosomen aufgefaßt hat. Daß er von den M-Chromosomen, die die spezielle Größe und die m- und e-Einschnürungen besitzen, nichts bemerkt hat, lassen mich das oben Erwähnte vermuten; auch seine Erklärung, daß „ in gewissen Fällen wie in Fig. 50, Taf. XIV¹⁾ es scheint, als wären die Segmente auf artifiziellem Wege entstanden “ (S. 416), ist falsch, denn in Wirklichkeit stellt sie die e-Einschnürung des M-Chromo-

1) Auch bei der Figurenerklärung der Fig. 51 sagt er: „ Ein ebenfalls segmentiertes Doppelchromosom aus demselben Präparat wie 50. “ Dieses Chromosom ist zweifellos auch ein M-Chromosom.

soms dar. In bezug auf die Frage, ob die e-Einschnürung (Segmentierung nach ihm) ein Artefakt ist, sagt LUNDEGÅRDH (1912_b) weiter: „Es ist nun aber recht unwahrscheinlich, daß die Chromosomen bei der schnellen Einwirkung der Fixierungsflüssigkeiten Zeit gehabt hätten, sich zu segmentieren. Die Möglichkeit einer artifiziellen Zerteilung kann zwar nicht ganz außer Betracht kommen, nach dem häufigen Auftreten der Erscheinung läßt es sich aber behaupten, daß sie manchmal einen ursprünglichen Zustand darstellt.“ Zwei Jahre darauf beobachtete LUNDEGÅRDH (1914_a) in den Wurzelspitzen von *Vicia Faba*, die fünf Stunden lang auf 32°–36°C erhalten geblieben waren, oft die Quersegmentierung der Chromosomen. In seiner Abbildung ist diese Segmentierung in nebenstehender Form : in den verschiedenen Teilen der Chromosomen dargestellt. Daß aber diese Segmentierung nicht mit der Einschnürung verwechselt werden soll, habe ich schon wiederholt hervorgehoben.

Um die Frage zu entscheiden, ob die Einschnürung der Metachromosomen der somatischen Zellen von *Vicia Faba* eine normale und beständig auftretende Eigenschaft ist, durchmusterte ich 493 Äquatorialplatten in der Polansicht bei 24 Präparaten, die aus zu verschiedenen Jahres- und Tageszeiten fixierten Wurzeln hergestellt wurden und keine durchgeschnittenen oder artifiziell segmentierten Chromosomen aufweisen. Wäre dieses Charakteristikum der somatischen Chromosomen nicht konstant, so hätten die bisher gebrauchten Namen der m- und e-Einschnürungen keinen Sinn. Doch aus den folgenden eingehenden Beobachtungsergebnissen geht es hervor, daß man auf den Gebrauch jener Namen nicht zu verzichten braucht.

Tabelle I.

Chromosomenzahl versch. Typen der Einschnü- rung d. M. Chrom. Nr. der Präparate.	12										undeut- lich	Gesamt- summe
	I m, e m, e	II m, e m, e	III m, e m, e	IV m, e m, e	V m, e m, e	VI m, e m, e	VII m, e m, e	VIII m, e m, e	IX m, e m, e	X m, e m, e	End- verkle- bung	
A { 1 2 3 4	2	2	2		6	5	1	5	4	4		
	2		8				6	2	2	4		
		3		1	1	3	6		1	2		
				1			4			2		
B { 1 2 3 4	3	2	3		1		2					
	3	2	1			2		1	4	1		
	1	1	2			1		1	2			
		2	2	1								
C { 1 2 3 4 5 6 7 8	8	3	6	2	2	1		6	2			
	3	2	6	1		1	2	3	3	4		
	14	7	24	4		2		11				
	1					1		2		1		
	3	3	2		1	1	3	5	2			
	15	2	10	4		2		7	1	2		
	17	3	27		3	4	2	11	6			
	14	2	10	5	1			6	1	1		
D { 1 2	4	1	9		1			2				
				1		1						
E { 1 2 3 4 5 6	5	2	8	2	2		1	2	1			
	4		1					1				
					1							
	1	1				1						
				1	3							
									1			
Summe	100	38	121	23	22	25	28	67	30	19	20	493
Ca %	20	8	24	5	4	5	5	13	6	4	4	

Präparat	Rassen- Name	Tag u. Zeit der Fixierung	Fixierungsmittel
A	<i>V. F. minor</i>	1 Uhr nachm. 14. IX	FLEMMING'sche Lös. (Bonner Konz.)
B	<i>V. F. major</i>	3 Uhr nachm. 21. X	" " (" ")
C	<i>V. F. minor</i>	2 Uhr nachm. 18. VIII	" " (" ")
D	"	1 Uhr nachm. 29. I	" " (" ")
E	"	10 Uhr vorm. 5. IV	" " (Starke Konz.)

Die in der Tabelle dargestellten Ergebnisse zeigen, daß die Chromosomenzahl der beobachteten Äquatorialplatten fast immer 12 beträgt (ca 96 %), und daß die Zahl der Fälle, wo gar keine

Einschnürung in den beiden M-Chromosomen stattfindet, sich nur auf ca 4 % beläuft, wogegen die beiden Einschnürungen in ca 92% mehr oder weniger zum Vorschein kommen. Der Prozentsatz von Typus I, wo die m- und e-Einschnürungen vollkommen erkannt werden können, ist ca 20. In den anderen Teilen der M-Chromosomen wird kein Anzeichen der Einschnürung konstatiert. Obwohl es noch zahlreiche Fälle gibt, wo beide oder einzelne von diesen Einschnürungen nicht in den Präparaten bemerkt werden können, so kann man dennoch das Vorhandensein der Einschnürung annehmen, wenn man das Verhalten der Chromosomen auf der Kernplatte dieser Pflanze und die Unwillkür der Platzveränderung der Chromosomen in den Präparaten in Betracht zieht. Wenn die Chromosomengruppe in der somatischen Zelle nicht durch das Mikrotommesser durchgeschnitten oder die Quersegmentierung nicht artifiziell herbeigeführt worden ist, so können die 12 Chromosomen immer sicher konstatiert werden. Die Haploidzahl 6 wird auch in der heterotypischen und homöotypischen Kernteilung festgestellt. Hierbei behaupte ich, daß die Chromosomenzahl von *Vicia Faba* (*minor* und *major*) unter normalen Bedingungen ohne Schwankung stets 12 bzw. 6 beträgt, und ich halte die Zahl 14 bzw. 7, die von FRASER und SNELL bei dieser Pflanze angegeben wurde, für unrichtig. Diese abweichende Chromosomenzahl ist aller Wahrscheinlichkeit nach dem Umstande zuzuschreiben, daß diese Forscher die m-Einschnürung der M-Chromosomen bei der Zählung übersehen haben.

Aus den oben erwähnten Tatsachen geht hervor, daß wenigstens in den somatischen Zellen die sogenannten m- und e-Einschnürungen der M-Chromosomen eine normale Erscheinung sind und eine an bestimmte Orte der beiden langen M-Chromosomen gebundene und immer regelmäßig auftretende fixierte Eigenschaft darstellen. Man kann mit Recht annehmen, daß der M-Geminus in der heterotypischen Kernteilung aus zwei M-Chromosomen der somatischen Kerne entstanden ist. Die Einschnürungen, die im M-Geminus stattgefunden haben, erweisen sich natürlich mit denjenigen der somatischen M-Chromosomen als ganz homolog. Demnach sind diese Eigenschaften den Lebenskreislauf hindurch in

den M-Chromosomen wahrnehmbar, was einen vollständigen Beleg für die Individualitätstheorie der Chromosomen liefern kann. Wäre es nun möglich, das von den m- und e-Einschnürungen Gesagte auch für die anderen eingeschnürten Chromosomen von *Vicia Faba* sowie anderer Pflanzen und Tiere anzunehmen? Die folgenden Beschreibungen dienen dazu, die Richtigkeit dieser Verallgemeinerung zu bestätigen.

3. V-Form der M-Chromosomen bei der Wanderung nach der Polen.

Vorerst möchte ich einiges über die V-Form der M-Chromosomen sagen, da sie mit der Einschnürung viel zu tun hat.

Daß die Tochterchromosomen in der Metakinese und Anaphase je nach dem Teilungsmechanismus mannigfaltig gestaltet werden können, ist eine zweifellose Tatsache. Es wäre jetzt an sich ganz gleichgültig, wie man das Wesen der infolge der Fixierung beobachteten Zugfasern versteht. Jedenfalls unterliegt es aber keinem Zweifel, sie als die Zeichen der Tension aufzufassen, wodurch die Tochterchromosomen nach den Polen gebracht werden. Daher müssen die Zugfasern bei der Gestaltung der Tochterchromosomen immer die größte Rolle spielen.

Schon BOVERI (1904, S. 23)¹⁾ meinte hypothetisch, daß der Insertionspunkt der Zugfasern immer konstant wäre. In lebenden Materialien von *Vicia Faba* beobachtete LUNDEGÅRDH (1912_a) die V-Form der somatischen Tochterchromosomen in der Anaphase. Später hat er (1912_b, S. 447) in den fixierten Wurzelspitzen derselben Pflanze nachgewiesen, daß die Tochterchromosomen bei der Wanderung nach den Polen die Gestalt je eines Voder 1 erhalten. Er hat aber betont, daß diese Figur keine große Bedeutung habe, da das Hauptgewicht auf die Teilungskraft, wodurch diese Figur hergestellt wird, gelegt werden müsse. Noch einige Autoren haben der Form der anaphasischen Chromosomen dieser Pflanze ihre Aufmerksamkeit geschenkt. FRASER und SNELL (1911, S. 847-848) haben die Wahrnehmung gemacht, daß die Zugfasern die

1) Zit. nach S. NAVASHIN (1914, S. 8).

Chromosomen an den Enden erfassen, und daß ferner die Tochterchromosomen als Stäbchen angesehen werden müssen. Aber die erst genannte dieser Autoren (1914, S. 638, Fußnote) meinte, daß es in der Anaphase noch Chromosomen gebe, die in der Mitte von den Zugfasern angefaßt werden, indem sie V-förmige Chromosomen beobachtet hat. Nach SHARP (1913) sind die Insertionspunkte der Zugfasern an den Chromosomen nicht beständig.

Bei anderen Pflanzen z. B. bei *Najas major* erwähnte CLEMENS MÜLLER (1912, S. 16), daß die Form der anaphasischen Chromosomen in Beziehung zu ihrer eigenen Länge und der Insertionsstelle an den Zugfasern stehe. Das längste Chromosom gestaltet sich dabei in die V-Form und das zweitlängste in die 1-Form. Nach S. NAVASHIN (1914, S. 11) ist bei *Fritillaria tenella* die Insertionsstelle der größten Chromosomen in der Mitte, diejenige der mittelgroßen etwas davon entfernt, während diejenige der kleinsten sich nahe am Ende befindet, sodaß in der Anaphase die V-, V- resp. 1-Formen zum Vorschein kommen. Auch bei *Drosophila* machte Metz (1914, S. 49) die Wahrnehmung, daß die zwei Paare der großen Chromosomen von den Zugfasern in der Mitte erfaßt werden und sie in der Anaphase die V-Form annehmen. Die 1- und U-Formen bestimmter Chromosomen, die BALTZER (1909) in der Anaphase der Furchungsteilung von *Strongylocentrotus* resp. *Echinus* wahrgenommen hat, verdanken ihre Entstehung gewiß auch denselben Ursachen.

STOMPS (1911) hat die Konstanz der Insertionsstelle bei *Spinacia oleracea*, und noch früher STRASBURGER (1900) bei verschiedenen andern Pflanzen nachgewiesen. Auch auf der zoologischen Seite hat McCLUNG (1914) bei den Orthopteren die beständige Insertionsstelle der Zugfasern in allen Zellengenerationen (Spermatogonien, erste und zweite Spermatocyten) festgestellt. Obwohl SCHREINER (1906, S. 433) und BONNEVIE (1907, S. 74) betonen, daß der Insertionspunkt der Zugfasern sich während der Metaphase verschieben könne, so scheinen ihre Abbildungen mir aber ungenügend zu sein, um dies ganz einwandfrei zu beweisen.

Wie schon erwähnt zeigen bei *Vicia Faba* die M-Chromosomen in der Anaphase die V-Form, und die anderen 1- resp. I-Form, was darauf beruht, dass die ersteren in ihren Mitten und die letzteren an ihren Enden von den Zugfasern ergriffen werden. Nun ist es sehr bemerkenswert, daß bei den M-Chromosomen der Punkt der M-Einschnürung und die Insertionsstelle der Zugfasern immer miteinander übereinstimmen. Auch für die Fälle anderer beobachteter Chromosomen gilt Ähnliches. Es ist hervorzuheben, daß die konstante Insertionsstelle der M-Chromosomen an den Zugfasern den Lebenskreislauf hindurch in diesen Chromosomen wahrgenommen werden kann.

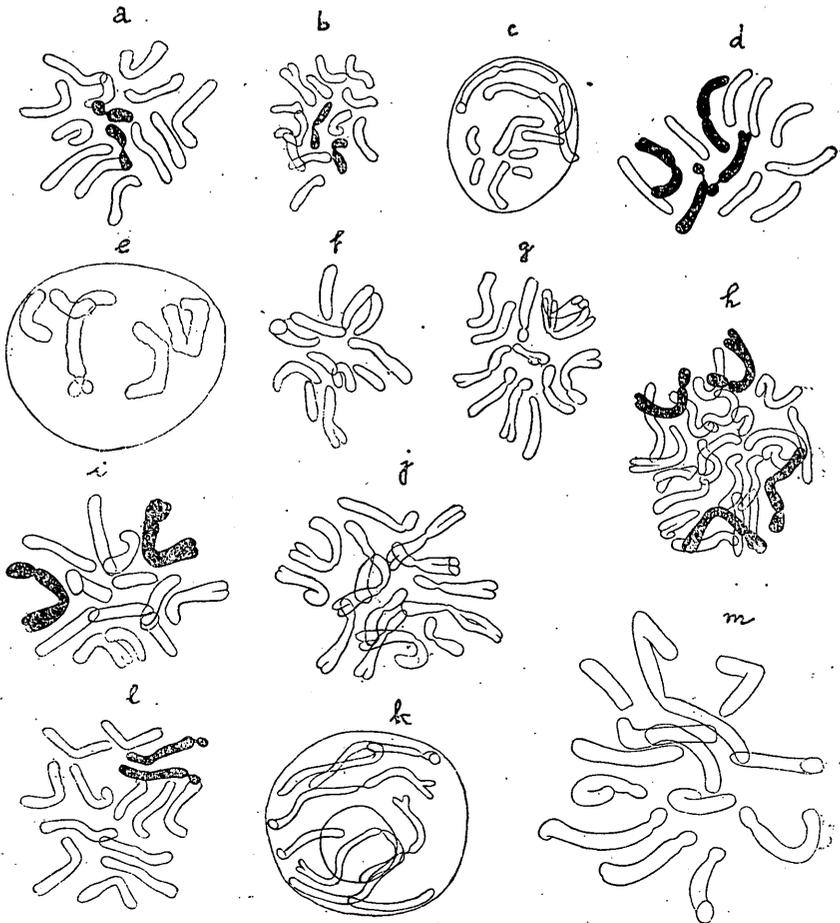
4. Die Einschnürung der Chromosomen im Pflanzen- und Tierreiche.

Obwohl die im vorhergehenden Paragraphen geschilderte Einschnürung der Chromosomen eine morphologisch relativ einfache Erscheinung ist, so darf nicht übersehen werden, daß sie zu verschiedenen wichtigen Problemen in enger Beziehung steht. Wie schon erwähnt, gibt es zahlreiche Studien, in denen die Einschnürung der Chromosomen bei verschiedenen Pflanzen und Tieren beschrieben wird. Einige Autoren haben aber nicht erkannt, daß die regelmäßig auftretende Einschnürung und die Fragmentierung der Chromosomen zwei ganz verschiedene Erscheinungen sind. Die Einschnürung in den Chromosomen ist nur selten eingehend untersucht worden.

Meine Ansicht, daß die Einschnürung eine sehr verbreitete Erscheinung ist, wird dadurch unterstützt, daß bei meiner Untersuchung über die Chloralisierung der Wurzelspitzen von *Vicia Faba* einige unter normalen Bedingungen schwer sichtbare Einschnürungen nun leicht bemerkt werden konnten. Diese Sachlage veranlaßte mich, die Einschnürung noch bei anderen Pflanzen und Tieren nachzuweisen. Im folgenden möchte ich noch andere eigene Beobachtungen der Einschnürung der somatischen Chromosomen bei einigen Pflanzen und Tieren beschreiben und einige Erörterungen daran knüpfen. Was die Einschnürung der meiotischen Chro-

somen betrifft, so werden sie später bei der Diskussion der Vierergruppen ausführlicher geschildert werden.

Ich ging zunächst von der Hoffnung aus, daß vielleicht bei den *Vicia*-Arten und den damit naheverwandten Gattungen die Einschnürung der Chromosomen am leichtesten nachzuweisen wäre. In dieser Absicht habe ich die Wurzelspitzen der Keimlinge der folgenden Pflanzen auf gewöhnliche Weise mit FLEMMING'scher Lösung fixiert und als Paraffinschnitte untersucht. Die Färbung geschah meist mit HEIDENHAIN'S Hämatoxylin. Es wurde besondere Aufmerksamkeit auf die Einschnürung, Größe und Zahl der Chromosomen der Kernplatte und Anaphase gerichtet.



Textfig. 2, a-m. Kernplatten in Polansicht und Spiremstadien der somatischen Zellen einiger *Vicia*-Arten und der damit naheverwandten Gattungen, und eine Diakinese von *Vicia Cracca*. a) somatische Kernplatte von *Vicia atropurpurea* (Ach. 18. mm × Komp. 12). b) somatische Kernplatte von *Vicia pseudocracca* („). c) somatisches Spirem von *Vicia pseudocracca* („). d) somatische Kernplatte von *Vicia Cracca* („). e) Diakinese einer Pollenmutterzelle von *Vicia Cracca* („). f) somatische Kernplatte von *Vicia sativa* („). g) somatische Kernplatte von *Vicia pseudoorobus* („). h) somatische Kernplatte von *Vicia unijuga* („). i) somatische Kernplatte von *Lathyrus vernus* („). j) somatische Kernplatte von *Lens esculenta* („). k) somatisches Spirem von *Lens esculenta* („). l) somatische Kernplatte von *Pisum sativum* („). m) somatische Kernplatte von *Vicia Faba* („).

Vicia atropurpurea (Textfig. 2, a).

Die Chromosomenzahl beträgt 14. Zwei Chromosomen sind verhältnismäßig kurz und schnüren sich entfernt vom Ende ein.

Vicia pseudocracca (Textfig. 2, b und c).

Die Chromosomenzahl beträgt 14. In zwei Chromosomen findet die Einschnürung statt. Die Chromosomen sind im allgemeinen kurz. Auch in den prophasischen Knäueln kommt die Einschnürung zum Vorschein.

Vicia Cracca (Textfig. 2, d und e).

Die Chromosomenzahl beträgt 12, diese Zahl sowie die Haploidzahl 6 wurden in meiner früheren Arbeit 1914 schon festgestellt. Zwei Paare der relativ langen Chromosomen schnüren sich ein, ein Paar am Ende und ein anderes etwa in der Mitte. Die somatische Einschnürung wird auch in den diakinetischen Gemini konstatiert.

Vicia pseudoorobus (Textfig. 2, g).

Die Chromosomenzahl beträgt 12. Acht Chromosomen sind am Ende oder fast in der Mitte eingeschnürt.

Vicia sativa (Textfig. 2, f).

Die Haploidzahl 6 wurde in den Pollenmutterzellen konstatiert; die Diploidzahl beträgt 12. Die Einschnürungen dagegen wurden von mir nicht untersucht.

Vicia unijuga (Textfig. 2, h).

Die Chromosomenzahl beträgt 24; die Haploidzahl 12 wurde in der Anaphase der heterotypischen Kernteilung bestätigt, also ist diese Art vielleicht tetraploid. An den Enden der vier gleich langen Chromosomen, die alle homolog sind, findet die Einschnürung in gleicher Weise statt. Daher dürfte diese tetraploide Chromosomenzahl nicht durch Querteilung aller Chromosomen, sondern durch Längsspaltung verursacht werden. Es ist interessant, dies damit zu vergleichen, daß bei *Vicia Faba* auch die durch Chloralisierung gebildeten didiploiden Zellen die doppelte Zahl an M-Chromosomen und deren konstante Einschnürungen besitzen.

Lathyrus vernus (Textfig. 2, i).

Die Chromosomenzahl beträgt 14. Zwei lange homologe Chromosomen schnüren sich am Ende ein.

Pisum sativum (Textfig. 2, l).

Die Chromosomenzahl beträgt 14; diese Zahl ist auch von CANNON (1903), NĚMEC (1904), STRASBURGER (1907) und KEMP (1910) angegeben. An den Enden der zwei homologen Chromosomen kommt die Einschnürung zum Vorschein, was Kemp (1910) schon beobachtet hat. Es sei aber bemerkt, daß die End-Einschnürung hier etwas anders ist als bei den gewöhnlichen am Ende eingeschnürten Chromosomen. Hier ist die Einschnürungsstelle nicht nur auf die Insertionsstelle beschränkt. Diese Chromosomen werden am äußersten Ende von den Zugfasern erfaßt, wobei die Einschnürungen der Tochterchromosomen in der Anaphase sich gemäß Fig. 36 einstellen. Die unter normalen Umständen schwer sichtbare Einschnürung findet sich auch bei allen anderen Chromosomen; bei der Chloralisierung ist sie deutlich nachweisbar, wie bei *Vicia Faba*. Diese Einschnürung, oder besser gesagt ihre Anlage, scheint in den gekrümmten Teilen einiger Chromosomen sich versteckt zu halten. Bei der Chloralisierung können fünf oder sechs Paare der die Einschnürungsanlagen tragenden Chromosomen nachgewiesen werden.

Lens esculenta (Textfig. 2, j und k).

Die Chromosomenzahl beträgt 14. Fast in allen Chromosomen findet die Einschnürung statt. Man kann auch in den prophasischen Knäueln die Einschnürung erkennen.

Aus den oben erwähnten Beobachtungsergebnissen geht hervor, daß unter den verschiedenen *Vicia*-Arten und ihren naheverwandten Gattungen, d. h. in *Viceae*, die Chromosomenzahlen 12 und 14 sich überall verbreitet finden. Die Chromosomen dieser Pflanzen weisen ferner mehr oder weniger die konstante Einschnürung auf. Sodann kann man nach der Größe und Form der Chromosomen die Kernplatten der Arten einer Gattung erkennen, die die gleiche Chromosomenzahl besitzen, aber verschieden sind.



Textfig. 3, a und b. Chromosomen in einer Wurzelspitze von *Fritillaria camtschatensis*. a, in der Anaphase (Apoch. 1.5 mm x Komp. 12). b, in der Metaphase (). d- und β -Einschnürungen in a entsprechen denjenigen in b.

Außerdem habe ich die Einschnürung in den somatischen Chromosomen bei *Fritillaria camtschatensis* (Textfig. 3), *Secale cereale* und *Triticum monococcum* (Fig. 34) und auch in den Chromosomen der Spermatogonien von *Rana temporaria* (Fig. 37 und 38) beobachtet. Ja, bei flüchtiger Beobachtung wurde sie selbst in den somatischen Zellen der Wurzelspitzen von *Aucuba japonica*, *Lilium cordifolium*, *Lilium Martagon*, *Oryza sativa* und *Phaseolus vulgaris* gefunden. Bei *Fritillaria camtschatensis* ist besonders hervorzuheben, daß in Textfig. 3 ein Chromosom an beiden Enden eingeschnürt ist. Später erst, wenn wir auf die künstlichen Eingriffe in die Kernteilung zu sprechen kommen, ferner auch bei den Untersuchungen über die meiotischen Chromosomen kann man den Beweis führen, daß die Einschnürung auch bei *Zea Mays*, *Hyla*, *Lepus* u. a. sich findet.

In der Literatur findet man wohl hie und da Angaben über die Einschnürungen oder ähnliche Erscheinungen der Chromosomen. Um meine Ansicht, daß die Einschnürung eine verbreitete Erscheinung ist, weiter zu stützen, habe ich im folgenden eine möglichst ausführliche Zusammenstellung der Tatsachen versucht, die in der Literatur erschienen sind¹⁾.

Soweit ich bemerken kann, äußert sich als erster FLEMMING (1882) folgenderweise über diesen Punkt. „Man findet ausnahmsweise in den Äquatorialplatten einzelne Segmente, die viel kürzer sind als alle übrigen. Jedenfalls ist dies nichts Reguläres—man muß es möglich lassen, daß es sich dabei wirklich um vitale Abtrennung kleiner Segmente handelt, wahrscheinlicher ist es mir aber, daß die Sache auf einer künstlichen Zerfällung durch die fixierenden Reagentien beruht.“ (S. 236)²⁾

Ob diese Segmentierung mit der Einschnürung identisch ist, läßt sich nicht feststellen. JANSSENS (1901, S. 59 und 63) in den Spermatogonien von *Triton*, und GREGOIRE und WYGAERTS (1904, S. 43) bei somatischen Zellen von *Trillium* haben „fentes transversales“ gefunden. Wenn wir auch nicht mit Sicherheit behaupten, dass diese Segmentierung auch hier künstlich erzeugt worden ist, so ist dies doch wahrscheinlich, denn ihren Beschreibungen und Abbildungen nach zu urteilen, kamen diese „fentes transversales“ dabei in nebenstehender Form  so scharf zum Vorschein, als ob sie durch das Messer quergeschnitten wären. Dies ist meistens ein Zeichen der Artefakte. MARCUS (1906, S. 451) hat seinerseits darauf hingewiesen, daß oft quergeteilte Stäbchen in den Blastomeren von *Ascaris canis*³⁾ auftreten und die Chromosomen in der Urgeschlechtszelle anscheinend wieder in reduzierter Zahl sich finden. Ob diese Querkerbe seinen Grund in einer Synmixis der elterlichen Chromosomen hat, wie er glaubt, wird später erörtert werden; hier möchte ich nur sagen, daß diese Querkerbe wahrscheinlich mit der Einschnürung ganz identisch sein dürfte. TENNET (1907, S. 310)

1) Leider konnte ich DELLA VALLES Arbeit nicht zu Gesicht bekommen, in der die Einschnürung der Chromosomen erwähnt ist.

2) Zit. nach LUNDEGÅRDH (1912 b, S. 451).

3) Dieses Tier ist nach WALTON (1918, s. 528) in Wirklichkeit *Ascaris triquetra* SCHANK.

hat geschildert, daß alle Chromosomen der Spermatogonien und Furchungszellen von *Asterias vulgaris* immer etwas eingeschnürt seien oder Hantelform besitzen (Fig. 1 und 6). GRÉGOIRE (1909) hat einige Figuren der Kernplatte der Mitosis der acht- und zweizelligen Embryonen von *Zoogonus mirus* (Fig. 1 und 2) abgebildet und sagt in der Erklärung zu diesen Figuren; „On remarquera l'amincissement des chromosomes vers l'extrémité par laquelle ils s'insèrent au fuseau et de plus on notera le petit renflement que se produit souvent au point d'insertion“ (S. 250). Wenn die in den vorhergehenden Paragraphen geschilderten Tatsachen berücksichtigt werden, so kommt jeder auf den ersten Blick dieser Figuren darauf, daß dieses „l'amincissement“ nichts anderes ist als die fixierte konstante Einschnürung der Chromosomen.“ GOLDSCHMIDT (1908), SCHREINER (1908) und WASSERMANN (1913) haben die Kernplatten der somatischen Mitosis dieses Tieres mit mehr oder weniger eingeschnürten Chromosomen auf ihren Figuren dargestellt. Bei der Beschreibung der Struktur der somatischen Chromosomen wurde diese Erscheinung wieder von JANSSENS (1909) besprochen. Von der Ursache der Segmentierung (tronçons) sagt er: „Il n'est donc pas probable que la structure et les propriétés des chromosomes sont les mêmes sur toute leur longueur. Ils possèdent des points de moindre résistance; ils sont probablement divisés en articles ou segments“ (S. 398). Was die Entstehungsweise der Einschnürung betrifft, möchte ich aber erst später auf die betreffenden Stellen verweisen.

Wir können auch die Chromosomen der Insekten oft als Beispiele dieser Erscheinung nehmen. Nach BUCHNER (1909, S. 176) gibt es in der Oogonienteilung von *Gryllus* einige Chromosomen mit stumpfen Enden und einem deutlichen Querspalt. ROBERTSON (1916) hat in den Spermatogonien von *Tittigidaea parvipennis* und *Charthippus curtipennis* bestimmte eingeschnürte Chromosomen gefunden, die letzteren sind aber nach ihm als „compounds chromosomes“ zu bezeichnen, da sie durch Endenverklebung der

1) Dies wird zwar auch in den Fig. 8 und 9 konstatiert.

zwei Chromosomen entstanden sind. Aber es scheint mir, daß es auch hier sich um echte Einschnürungen handelt. Auch bei *Periplanata americana* beobachtete MORSE (1909, S. 488) Spermatogonien der zweiten Ordnung mit 33 hantelförmigen Chromosomen. Bei *Culex*-Arten wurde von STEVENS (1910, S. 211 und 214) eine derartige Figur (Fig. 11) in der Kernplatte der Spermatogonien abgebildet, aber das scheinbar eingeschnürte Chromosomenpaar scheint ihm nicht zwei eingeschnürte Chromosomen darzustellen; nach seiner Meinung ist es durch die Endenverschmelzung eines kleinen ungleichgroßen Paares der Heterochromosomen mit einem größeren und gleichgroßen Paar der Autosomen entstanden. Kürzlich hat auch WHITING (1917) dies in der Spermatogonienteilung von *Culex pipiens* bemerkt, und das kleinere ungleichgroße Paar, das ihm aus Heterochromosomen zu bestehen scheint, als „diffuse body“ bezeichnet. Daneben hat er (1917, S. 527) hervorgehoben, daß die gewöhnlichen Chromosomen in der Anaphase A Neigung zeigen, sich in der Mitte einzuschnüren und am Ende anzuschwellen. Es sei bemerkt, daß solche eingeschnürte Formen der metaphasischen Chromosomen auch sonst in anderen Dipteren oft getroffen werden können. METZ (1914, S. 49) hat angegeben, daß zwei Paare der großen Autosomen in den Spermatogonien von *Drosophila amoena* und der Oogonien von *Drosophila ampelophila* mehr oder weniger hantelförmig gestaltet sind, indem sie je eine bestimmte Einschnürung in der Mitte besitzen. Nach METZ' Erwähnung wäre es nicht unmöglich zu schließen, daß diese Einschnürung der Chromosomen bei Dipteren ebenso beständig an einem bestimmten Teile auftritt, wie bei *Vicia Faba* und bei anderen von mir beobachteten Pflanzen und Tieren. Es interessiert mich dieses Verhältnis umso mehr, als noch eine weitere Zitation aus der Arbeit von METZ (1914, S. 49) zeigt, daß auch er für die metaphasischen und metakinetischen Chromosomen die V- oder U-Form konstatiert hat, und deren Scheitelpunkt d. h. den eingeschnürten mittleren Teil mit dem Insertionspunkt der Zugfasern in Zusammenhang bringt. Ganz Ähnliches haben wir bei den M-Chromosomen gesehen. Obwohl BROWNE (1916) eine auffällige Tendenz bei dem X-Chromosom in der Spermatogonien-

teilung von *Notonecta indica* eine auffällige Tendenz sich zu segmentieren, bemerkt hat, so hat er fast keines dieser Anzeichen in den diploiden Zellen gefunden (S. 132-135). Trotzdem können wir nicht hieraus sogleich schließen, daß das X-Chromosom in den diploiden Zellen keine Neigung zur Einschnürung habe. In seinem auf Fig. 115 dargestellten Bild der Chromosomen in der Oogonienteilung ist die Einschnürung in der Nähe des Endes ziemlich deutlich ersichtlich, und dazu sagt er: „, I have examined many groups, and have always found X represented by a chromosome of almost equal width throughout its length, with sometimes a slight tendency toward notching at one or both ends “ (S. 315). FOOR und STROBELL (1912, S. 58 und 1914, S. 492-493) haben das Vorhandensein der Abschnürung von kleinen Chromatinteilen von den Chromosomen somatischer Zellen sowie der Spermatoocyten von *Eusistus* gefunden. Besonders in den schlanken Chromosomen der Embryonen findet die Einschnürung oder Abschnürung oft an einem bestimmten Punkt in einem oder beiden der homologen Chromosomen statt. Ob diese Erscheinung normal oder pathologisch auftritt, oder der falschen Technik zuzuschreiben ist, konnten sie nicht entscheiden.

Die eingeschnürten Chromosomen in der späteren Prophase sehen wir auch in den Urgeschlechtszellen von Nauplius, Metanauplius und den jungen Weibchen von *Diaptomus laciniatus* (KRIMMEL, 1910). KRIMMEL (1910, S. 782-783) hat diese der Diakinese ähnlichen Phasen als „, Deutodiakinese “ bezeichnet, und er hat dabei 28 hantelförmige, bzw. scheinbar zweiteilige Chromosomen gezählt, also die nicht reduzierte diploide Zahl dieses Tieres. Auf die Chromosomen von Copepoden möchte ich später nochmals ausführlicher zurückkommen, hier sei es gestattet hervorzuheben, daß die Einschnürung der fast fertigen Chromosomen innerhalb der prophasischen Kernmembran der somatischen Zellen auch bei *Vicia pseudocracca* und *Lens esculenta* beobachtet werden kann, und daß diese Chromosomen ohne Änderung in die Metaphase übergehen.

Eine wertvolle Arbeit über die Einschnürung der Chromosomen bei *Lepidosiren* hat AGAR (1912) veröffentlicht. Er hat sie in

verschiedenen Zellarten wahrgenommen, nämlich nicht nur in Nervenzellen, Muskelzellen, Mesenchymzellen und anderen somatischen Zellen der verschiedenen Gewebe der Larven, sondern auch in Spermatogonien und in der meiotischen Teilung. In der Zusammenfassung dieser Arbeit sagt er folgendermaßen (S. 295-296):

- (1) The tendency for chromosomes to become transversely segmented or constricted is a wide-spread characteristic. It becomes operative especially, but not solely, whenever the chromosomes are short in comparison with their length, as happens normally in meiosis, and exceptionally in somatic tissues.
- (2) The point at which the constriction or segmentation takes place in any given chromosome is constant for that chromosome, and is the same as the point at which it most readily bends to form the angle of the V when present in that form.
- (3) The constancy of the position at which transverse segmentation takes place indicates a constant differentiation of the chromosome in a lengthwise direction.
- (4) The presence of transverse constriction or joints in chromosomes is not, without special evidence, to be taken as an indication of bivalency, or of a future division plane" (S. 295-296).

Es scheint mir, daß die bei *Lepidosiren* beobachtete Einschnürung ganz in derselben Weise wie bei *Vicia Faba* vor sich geht, und zwar interessiert es mich besonders, daß der Einschnürungspunkt immer mit dem Scheitelpunkt des Winkels übereinstimmt. Daß an diesem Scheitelpunkt die Chromosomen an den Spindelfasern befestigt sind, ist selbstverständlich.

Nun wollen wir auf die Literatur des pflanzen cytologischen Gebietes zu sprechen kommen. Außer den schon genannten Autoren, welche die Einschnürung bei *Vicia Faba* beschrieben haben, haben noch andere sie bei verschiedenen Pflanzen gefunden.

Bei *Allium cepa* hat LUNDEGÅRDH (1912b) einige quersegmentierte Chromosomen beobachtet. Er sagt, daß die metaphasischen Chromosomen sich gern in der Mitte, nämlich in dem Scheitelpunkt eines V-förmigen Winkels segmentieren (S. 394-395). Er ist der Ansicht, daß die Quersegmentierung der Chromosomen bei *Allium cepa* ebensowenig wie bei *Vicia Faba* regelmäßig auftritt (S. 394-395 und 414). Auch SCHUSTOW (1913, S. 372) hat diese Erscheinung bei dieser Pflanze als ein artifiziell erzeugtes Produkt

aufgefaßt. Auch in der berühmten Mutante *Oenothera lata* kommen eingeschnürte Chromosomen zum Vorschein. GATES (1912; S. 1001) hat darauf hingewiesen, daß fast alle Chromosomen in einem Stadium der Telophase mediane Einschnürung in sich aufweisen, die ihnen das Aussehen einer Hantel geben. Aber er konnte nicht sicher sagen, ob diese Einschnürung immer auftritt oder nicht, obschon sie häufig genug stattfindet. Später haben GATES und THOMAS (1914) die Segmentierung in den somatischen Chromosomen dieser Pflanze und von *Oenothera semilata* wahrgenommen, und auch LUTZ (1916, S. 516-517) hat derartiges bei *Oenothera*-Mutanten mit diminutiven Chromosomen gefunden. Die letzte Autorin ist aber der Meinung, daß diese scheinbaren Segmente wenigstens in den meisten Fällen nur vollständige Chromosomen mit „clear areas“ oder ungefärbten Teilen darstellen (Fig. 7, 8, 9 und 10). Häufig werden zwei solche „clear areas“ in einem Chromosom gefunden, indem sie dem Chromosomkörper ein Aussehen geben, als ob er in drei Teile geteilt wäre. Diese „clear areas“ hat sie nicht nur in metaphasischen, sondern auch in prophasischen, sowie anaphasischen Chromosomen getroffen (Fig. 6, 12 und 13). Ich glaube sicher, daß diese Quersgmentierung von GATES und THOMAS, und „clear areas“ von LUTZ, mit der von mir als Einschnürung bezeichneten Eigenschaft ganz identisch oder wenigstens homolog sind.

Der Forscher, der seine Aufmerksamkeit besonders der Einschnürung der pflanzlichen Chromosomen geschenkt hat, ist S. NAVASHIN. In seiner leider russisch geschriebenen Arbeit (1914), ohne deren Kenntnis ich meine vorläufige Mitteilung (1915) veröffentlicht habe, hat er angegeben, daß die somatischen Chromosomen von *Fritillaria tenella* und *Galtonia candicans* an bestimmten Stellen sich einschnüren. Verstehe ich seine Ausführungen richtig, so schildert er diese Eigenschaft der Chromosomen folgendermaßen: Bei *Fritillaria* (S. 5-12) schnüren sich die größten Chromosomen in der Mitte, die mittelgroßen näher dem Ende und die kleinen fast am Ende ein. Diese Einschnürung tritt auch in der späteren Prophase als ein Loch in den fertigen Chromosomen auf und kann bis zur früheren Anaphase verfolgt werden. Wie bei *Vicia Faba*:

und einigen anderen Pflanzen und Tieren stimmt der Einschnürungspunkt immer mit dem Insertionspunkt der Zugfasern überein, und daher ist die Form der anaphasischen Tochterchromosomen **V**, **1** resp. **i**. Bei *Galtonia* (S. 13–14) befindet sich die Einschnürung immer fast am Ende der Chromosomen, dadurch sehen die Chromosomen so aus, als ob sie an ihren Enden von je einem kleinen chromatischen Körperchen begleitet wären. Ganz Ähnliches kann man in einem Paar der Chromosomen von *Triticum monococcum* wahrnehmen (meine Fig. 34). NAVASHINS Meinung nach bedeutet „die Ritze“ die Umbiegungsstelle der Chromosomenschenkel und das Vorhandensein einer längsweisen Organisation der Chromosomen, was auch JANSSENS (1909, S. 398) und AGAR (1912, S. 293–295) betont haben. Bald darauf hat S. NAVASHIN (1915) noch darauf hingewiesen, daß es bei *Galtonia candicans* sowie *Muscari tennifolium* Kerndimorphismus hinsichtlich der Einschnürung der Chromosomen gebe, und daß die Heterozygoten, die infolge der Kreuzung zwischen diesen kerndimorphen Individuen entstehen, immer kräftiger wachsen als die Homozygoten. Soweit meine Untersuchungen bisher gediehen sind, habe ich keinen solchen Kerndimorphismus konstatiert. In Tabelle I z. B. besitzen die homologen M-Chromosomen fast aller untersuchten Pflanzen von *Vicia Faba* die beiden m- und e-Einschnürungen und zwar konnte ich bei den bisher wiederholten Beobachtungen keine derartige Einschnürung in den M-Chromosomen nachweisen. Vom Gesichtspunkt der experimentellen Vererbungslehre aus ist es sehr wünschenswert, daß dieser Kerndimorphismus weiter verfolgt und auch bei anderen Pflanzen gefunden wird.

Zur Einschnürung der pflanzlichen Chromosomen haben auch drei Schüler S. NAVASHINS Beträchtliches geleistet. TSCHERNOYAROW (1914) bei *Najas major*, M. NAVASHIN jun. (1915) bei *Crepis virens* und DELAUNAY (1915) bei einigen *Muscari*-Arten haben konstante Einschnürung gefunden. Diese Arbeiten möchte ich später noch einmal ausführlich berücksichtigen. Hier soll nur gesagt sein, daß nach M. NAVASHIN jun. zwei von drei Chromosomen in den Pollenkörnern von *Crepis virens* die konstante End-Einschnürung aufweisen, und daß dieselbe auch in den homologen Chromosomen

in den somatischen Kernen und den triploiden Endospermakernen konstatiert wird. Bald nach der Veröffentlichung meiner vorläufigen Mitteilung hat ŌSAWA (1916) bei *Morus*-Arten ein dem bei den M-Chromosomen von *Vicia Faba* ähnliches Verhalten gefunden. Bei den meisten Arten, deren diploide Chromosomenzahl 28 beträgt, gibt es immer ein Paar große, in der Mitte eingeschnürte Chromosomen. Er hat auch diese Chromosomen in demselben Sinne wie bei *Vicia Faba* als M-Chromosomen aufgefaßt. Ōsawa hat weiter noch die interessante Tatsache mitgeteilt, daß man drei dieser eingeschnürten M-Chromosomen bei triploiden Arten, die 42 Chromosomen besitzen, finden könne.

Es ist nicht zu leugnen, daß es zahlreiche Autoren gibt, welche die Einschnürung der Chromosomen dann und wann bei ihren cytologischen Arbeiten beiläufig bemerkt haben. Trotzdem gibt es zur Zeit nur wenige Arbeiten, bei denen diese Erscheinung als Hauptthema ganz eingehend untersucht worden ist. Obwohl einige Autoren die Einschnürung der Chromosomen bei einigen Organismen beschrieben und abgebildet haben, so haben sie diese Eigenschaft in den bestimmten Chromosomen nicht eingehend verfolgt. Die Behauptung, daß die Einschnürung der Chromosomen, die zahlreiche Forscher bei verschiedenen Pflanzen und Tieren beobachtet haben, erblich fixiert ist, wie bei *Vicia Faba*, kann selbstverständlich erst nach eingehenden Untersuchungen gewagt werden. Aber es scheint mir zu skeptisch, diese Einschnürung als nicht homolog derjenigen der M-Chromosomen aufzufassen, wenn es sich um den Unterschied zwischen dieser echten Einschnürung und der artifiziell erzeugten Fragmentation handelt. Jedenfalls unterliegt es nun keinem Zweifel, daß die konstante Einschnürung der Chromosomen im Pflanzen- und Tierreiche überall verbreitet ist, und daß immer an den Insertionsstellen der Zugfasern die Chromosomen eingeschnürt sind oder die Anlage der Ein-

1) Wie ich einem Referat aus dem Bot. Centralbl. (1915, S. 183) entnehme, haben S. NAVASHIN und TSCHERNOYAROW die kleinen Chromosomen, die mit anderen großen durch Verbindungsfäden zusammen hängen, als deren „Trabanten“ oder „Satelliten“ bezeichnet. DELANNAY hingegen bezeichnet die kleinen Teile der eingeschnürten Chromosomen als „Detachments.“

schnürung besitzen. Diese Tatsachen werden später aus anderen Gründen weiter bestätigt werden. Hier möchte ich noch hervorheben, daß wir nicht übersehen dürfen, daß selbst die Chromosomen der Zellen des Menschen ja auch eingeschnürt sind. WIEMAN (1912, S. 465-468) hat eingeschnürte Chromosomen in den Mesenchymzellen des Menschen beobachtet und diese Figur in seiner Arbeit abgebildet (Fig. 3 und 10).

III. Einwirkung der äußeren Reize auf die somatische Mitosis.

Es gibt auf unserem Forschungsgebiete manchmal solche Fälle, wo die Lebenserscheinungen nicht nur unter normalen Zuständen beobachtet werden sollten, sondern wo es auch nötig ist, experimentelle Versuche anzustellen, um in das Wesen derselben einzudringen. Selbstverständlich gilt dies auch für die mitotische Erscheinung und die dabei auftretenden Teilungselemente. Wenn die cytologischen Untersuchungen nur auf normale Zustände beschränkt sind, müssen wir die Frage nach der Teilungsmechanik und der Form und Größe der Chromosomen immer wieder als zu einseitig beschränkt erklären. Für die überraschenden Chromosomenformen der Vierergruppen z. B., die in den auf gewöhnliche Weise fixierten somatischen Geweben gefunden werden, sind bisher verschiedene teleologische Annahmen aufgestellt worden, die aber nicht genügend Rücksicht auf die dabei herrschenden abnormen Bedingungen nehmen. Es läßt sich nicht leugnen, daß diese abnormen oder ungewöhnlichen Bedingungen auch in der Natur vorkommen können. Auch die heute von zahlreichen Autoren beobachtete x-ploide, ja selbst zum Teil nicht x-ploide Beziehung muß ursächlich mit diesen abnormen Bedingungen bzw. Teilungsanomalien in Verbindung gebracht werden. In dieser Hinsicht scheint es mir, daß das Gesetz der bestimmten Beziehung der Chromosomenzahl unter naheverwandten Arten erst dann erklärt wird, wenn die abnormen Teilungserscheinungen ausführlich studiert worden sind.

Über die natürlich oder künstlich hervorgerufenen Anomalien

der Teilungsphänomene des Zellkernes besitzen wir zahlreiche Arbeiten, die beachtenswerte Resultate in sich schließen. Bei derartigen Versuchen ist es sehr wichtig, die Objekte, die zahlreiche Teilungsfiguren enthalten, leicht und in genügender Menge bekommen zu können. Obwohl auf zoologischem Gebiete die Erfüllung dieser Bedingung nicht ausgeschlossen ist, so haben wir mit pflanzlichen Materialien in diesem Punkt einen großen Vorteil. Als bequemes embryonales Gewebe, das sich stets beschaffen und gut handhaben läßt, dienen die Keimwurzelspitzen verschiedener Phanerogamen.

Es ist längst bekannt, und auch ich konnte es oft konstatieren, daß die verschiedenen Narkotika sich zu unserem Zwecke als besonders geeignete Mittel darbieten. Um aber festzustellen, ob sie die spezifische Eigenschaft haben, die verschiedenen Teilungsanomalien hervorzurufen, habe ich gleichzeitig auch Versuche mit anderen chemischen sowie physikalischen Faktoren unternommen. In der vorliegenden Arbeit wurden also als äußere Reize die folgenden chemischen, physikalischen und parasitischen Reizmittel angewandt:

1. Chloralisierung.
2. Benzindämpfe.
3. Ätherisierung.
4. Chloroformdämpfe.
5. Salzsäure Kokain.
6. Kohlendioxyd.
7. Hohe Temperatur.
8. Elektrische Funken.
9. Röntgenstrahlen.
10. Plasmolyse.
11. *Heterodera*-Infektion.

In erster Linie kommt dabei die Chloralisierung, die durch die große Arbeit von NĚMEC berühmt geworden ist, in Betracht. Da die Chloralhydratlösung das bequemste Wirkungsmittel ist und zwar leicht reversible interessante abnorme Teilungsfiguren hervorruft, so möchte ich auf die Einzelheiten der Beschreibung und

Erörterung der erhaltenen Resultatē näher eingehen.

Als Versuchsobjekte dienten die oft von verschiedenen Forschern und auch mir schon gebrauchten Wurzelspitzen von *Vicia Faba* und *Pisum sativum*, die in feuchten Sägespänen gezogen wurden; außerdem kamen noch die Keimwurzeln von *Zea Mays* hinzu. Da die Teilungsabnormitäten und die Entstehung der didiploiden Kerne sowie der zwei-oder mehrkernigen Zellen eine bestimmte Zeit erfordern, und einige Stunden nach der Behandlung mit den Reizmitteln die wichtigste Beobachtungszeit ist, habe ich die behandelten Objekte in dieser Zeit möglichst in Serien fixiert.

1. Chloralisierung.

Die ersten Untersuchungen über die Einwirkung des Chloralhydrates auf die Kernteilung der pflanzlichen Zellen wurden, soweit sie das gleiche Arbeitsfeld wie das vorliegende betreffen, fast zu gleicher Zeit von WASIELEWSKI (1903 und 1904) und NĚMEC (1903 und 1904) veröffentlicht. Es gelang WASIELEWSKI in den chloralisierten Wurzelspitzen von *Vicia Faba* regelmäßig wiederkehrende Figuren zu erhalten, die er als amitotische Teilung deutete. NĚMEC (1904) bestritt mit Recht das Vorhandensein jener Amitose von WASIELEWSKI und schlug dafür die Annahme vor, daß die durch die Einwirkung des Chloralhydrates geschaffene doppelte Chromosomenzahl bald durch das Vorkommen einer Reduktionsteilung autoregulativ auf die Hälfte herabgesetzt werde. Aber diese Annahme konnte nicht ganz einwandfrei bewiesen werden; STRASBURGER (1907_b) und KEMP (1910) bestritten die somatische Reduktionsteilung in den chloralisierten Wurzelspitzen von *Vicia Faba*, *Pisum sativum* u. a. Trotz dieser Einwände betonte NĚMEC (1910) in seiner umfangreichen Arbeit immer wieder seine Ansicht, indem er einige Figuren hinzufügte, die sehr zutreffend zu sein schienen. Im Jahre 1911 verneinte STRASBURGER wieder die somatische Reduktionsteilung, weitem Untersuchungen setzte aber der Tod dieses Forschers ein Ende. Seitdem nun auch LUNDEGÅRDH (1914_a) auf ein negatives Resultat gekommen ist, beschäftigt sich niemand mehr mit dieser Frage, weshalb sie aus der Diskussion ausschied.

Bei den Studien, die ich, anfangs um eine vorhergehende Arbeit (1915) zu ergänzen, angestellt habe, wurde auch die Chloralisierung der Wurzelspitzen von *Pisum sativum* und *Vicia Faba* ausgeführt. Dabei fand ich die ganz unerwartete Tatsache, daß in diesen Wurzelspitzen Vierergruppen oder geminiähnliche Gebilde gefunden werden. Diese Figuren waren der Anschauung NEMECs sehr günstig, weil, wenn die Bildung der Vierergruppen nicht nur auf diese allotypische Teilung beschränkt ist, sondern auch in den somatischen Zellen zum Vorschein kommt, eventuell die Möglichkeit der somatischen Reduktionsteilung wahrscheinlich würde. NEMEC (1910) äußert sich in der Einleitung seines Werks folgendermaßen: „Daneben habe ich Figuren getroffen, welche nicht typisch waren, in denen sich vielmehr zu den Polen Doppelchromosomen bewegten. STRASBURGER (1907) hat das Vorkommen solcher Figuren bestritten, doch konnte ich einige ganz überzeugende Mitose finden, wo die Kernplatte in einer didiploiden Zelle eine diploide Anzahl von Tetraden aufwies und solche, wo sich an den Polen der Teilungsfigur ganz deutliche Doppelchromosomen befanden. Diese Figuren, die bei *Allium* und *Pisum*, wo sie gefunden wurden, in vegetativen Zellen sonst nie vorkommen, deutete ich als Reduktionsfigur“ (S. 7). KEMP (1910) hat sich mit dieser Figur etwas beschäftigt, aber es scheint mir, daß noch vieles unterlassen worden ist, um das Wesen dieser Figuren eingehender zu untersuchen. Andererseits stehen die bei der Chloralisierung auftretenden Teilungsanomalien zu verschiedenen cytologischen Problemen in enger Beziehung. Aus diesen Gründen kam ich auf den Gedanken, daß es der Mühe wert wäre, die Chloralisierungsversuche der somatischen Zellen von Neuem aufzunehmen.

Als Versuchsmaterial dienten mir Keimwurzelspitzen von *Vicia Faba*, *Pisum sativum*, *Zea Mays* und *Allium cepa*. Die Samen der drei erst genannten Pflanzen wurden fast 35 Stunden lang in Wasser belassen, welches durch Zufluß immer ein wenig gewechselt wurde. Nach der Aufquellung der Samen setzte man sie in feuchte Sägespäne, um die geeigneten Keimwurzeln zu bekommen.

Versuch I.

Zuerst wurde die Chloralisierung nach der NĚMECSCHEN Vorschrift (1904) ausgeführt, um ganz sichere Vergleiche zu ermöglichen. Die Spitzen der fast 3 cm langen Keimwurzeln von *Vicia Faba minor* wurden in eine 0.75 %ige Chloralhydratlösung gelegt, nach einer Stunde herausgenommen, sodann eine Stunde lang in fließendem Leitungswasser von 20 °C ausgewaschen, und wieder in feuchte Sägespäne gesetzt.

Vicia Faba minor.

3. VII. 1916.

Sägespäne 27°C.

Wasser 24°C.

Chloralhydrat 0.75%.

10 Uhr vorm.—11 Uhr vorm., einstündige Chloralisierung.

11 Uhr vorm.—12 Uhr mittags, einstündiges Auswaschen.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

I. 11 Uhr vorm., sofort.

II. 12 „ mittags, nach einstündigem Auswaschen.

III. 1 „ nachm., nach einstündigem Auswaschen und einstündigem Verweilen in Sägesp.

IV. 2 „ „ „ „ „ „ 2 stündigem „ „ „

V. 3 „ „ „ „ „ „ 3 stündigem „ „ „

VI. 4 „ „ „ „ „ „ 4 stündigem „ „ „

VII. 5 „ „ „ „ „ „ 5 stündigem „ „ „

VIII. 6 „ „ „ „ „ „ 6 stündigem „ „ „

IX. 7 „ „ „ „ „ „ 7 stündigem „ „ „

X. 8 „ „ „ „ „ „ 8 stündigem „ „ „

3 Uhr 30 nachm.—4 Uhr 30 nachm., einstündige Chloralisierung.

4 Uhr 30 nachm.—5 Uhr 30 nachm., einstündiges Auswaschen.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

XI. 10 Uhr 30 vorm. 4. VII, nach einstündigem Auswaschen und 17stündigem Verweilen in Sägespänen.

XII. 3 Uhr 30 nachm.—5 Uhr 30 nachm. 4. VII, nach einstündigem Auswaschen und 22-24 stündigem Verweilen in Sägespänen.

XIII. 3 Uhr 30 nachm. 4. VII oder nachher, nach einstündigem Auswaschen und 27 stündigem oder längerem Verweilen in Sägespänen.

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin-Lichtgrün.

I. Wurzeln, die sofort nach der Chloralisierung fixiert wurden.

Die Elementeder mitotischen Kernteilung sind in den meisten Fällen in Verwirrung gebracht, aber die Zellen erscheinen noch normal einkernig. Die finalsprematischen Kerne zeigen weder die für die normalen Zellen charakteristischen Polkappen noch Periplast. Die Knäuel sind beträchtlich dicker als normal, und oft mit anhaftenden kleinen chromatischen Körperchen versehen (Fig. 41).

Ganz typische Kernplatten sind in keinem einzigen Falle zu finden. Meistens werden die Zugfasern nicht beobachtet, und die Anordnung der Chromosomen ist mehr oder weniger gestört. Die Chromosomen, die sich schon in der Äquatorialplatte befinden und bereits längsweise gespalten sind, drängen sich bei der Chloralisierung zusammen und bilden einen Haufen. Einige dieser Haufen sind direkt von normalem Cytoplasma berührt, die anderen von einem hyalinen Hof umschlossen (Fig. 42 und 44). Wenn die metaphasischen Chromosomen durch Chloralisierung schwach beeinflußt werden, so drängen sie sich nicht so stark zusammen, wie oben erwähnt, sondern sie werden in geringem Maße kürzer und zerstreuen sich auf verhältnismäßig engem Gebiete in unregelmäßiger Weise (Fig. 45 und 46). Die gewöhnlich schwer sichtbare Einschnürung der Chromosomen kommt zum Vorschein. Der Kürze des Ausdruckes wegen möchte ich diese Einschnürung als „sonst latente Einschnürung“ bezeichnen. Wenn die Membranen der mit dickeren fertigen Chromosomen versehenen Kerne verschwinden, drängen sich die Chromosomen zusammen und bilden einen Haufen, um den herum ein hyaliner Hof ausgebildet ist, aber keine achromatische Substanz ist nachzuweisen. Bald darauf lösen sich diese zusammengedrängten Chromosomen aus dem Haufen heraus, und es zerstreuen sich die gering verkürzten Chromosomen und deren die sonst latente Einschnürung aufweisenden Längshälften ohne bestimmte Anordnung im Cytoplasma. Die Metakinese¹⁾ und die frühere Anaphase werden selten angetroffen. In der Telophase entwickeln sich die Verbindungsfasern und die Phragmoplasten nur wenig oder gar nicht. Durch die Teilungsstörung entstehen Chromosomenbrücken, indem nämlich die beiden Chromosomengruppen durch eine oder zwei Chromosomenschleifen verbunden werden (Fig. 43). Dies kommt wahrscheinlich daher, daß die Teilungsvorgänge in der Metakinese sistiert werden und die Schwesterchromosomen nicht durchwegs auseinanderstreben. Außerdem findet hier aus den Chromosomengruppen, die durch tripolare Teilung¹⁾ oder durch unregelmäßige Zer-

1) In den chloralisierten Wurzeln entsteht keine echte multipolare Teilung, sie ist nur von scheinbarer Natur; d. h. die zu den beiden Polen wandernden Tochterchromosomengruppen werden durch die Chloralisierung in zwei oder mehrere Stücke zersprengt.

streuung entstanden sind, auch die Rekonstruktion der abnormen hyper- oder hypochromsomen Kerne statt. Selbst bei der Rekonstruktion der Tochterkerne sind, ausgenommen in einigen Fällen, der Phragmoplast und die Scheidewandanlage nicht ausgebildet, obwohl eine kaum merkliche Andeutung davon vorhanden sein kann (Fig. 48). Zwei- oder mehrkernige Zellen, sowie hantelförmige Kerne, die NĚMEC (1904, S. 652) schon in diesem Stadium gefunden hat, sind weder in der Teilungszone noch in der Streckungszone beobachtet worden.

II. Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen fixiert wurden. Die spirematischen Kerne mit dicken Knäueln kommen in unverminderter Anzahl zum Vorschein; dabei gibt es jedoch keine Spur von Spindelanlagen. Die chromatischen Tropfen sind wenig zahlreich. Weder zwei Polkappen noch Periplast werden beobachtet. Der von einem hyalinen Hofe eingeschlossene Chromosomenhaufen ist hier zahlreicher und auffälliger, als in dem sogleich nach der Chloralisierung fixierten Wurzeln. Die Äquatorialplatte ist ganz abnorm und es besteht keine Spur von Spindelfasern. Die Chromosomen oder deren Längshälften, die durch Auflösung des Haufens frei gelassen werden, sind gering verkürzt oder stark verkürzt, weisen die sonst latente Einschnürung in sich auf und erscheinen im Cytoplasma unregelmäßig zerstreut (Fig. 49, 52, 53 und 54). Abnorme Teilungsfiguren in der Anaphase und Telophase erscheinen in ähnlicher Weise wie bei den Wurzeln der Gruppe I. Aus den durch direkte Einwirkung der Chloralisierung eingruppig zusammengedrängten Chromosomenhaufen oder aus den mit Chromosomenschleifen verbundenen Tochterchromosomenhaufen rekonstruiert sich der Kern (Fig. 47). Dann und wann befinden sich hier zweikernige Zellen oder hyperchromsomen Kerne, die letzteren sind wahrscheinlich aus der oben erwähnten eingruppigen Rekonstruktion erfolgt.

III. Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und einstündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Die fertigen Chromosomen mit kleinen Mengen von jenen chromatischen Tropfen sind im Finalspiremstadium in großer Anzahl vorhanden. Sie erfahren eine merkwürdige Verkürzung und Verdickung, während

die normalen großen Knäuel an Zahl etwas abnehmen. Man bemerkt aber an den Kernen nie die Polkappen, die den Anfang der Spindel vorstellen. Die von einem hyalinen Hofe eingeschlossenen Chromosomenhaufen treten immer zahlreicher auf, und die betreffenden einzelnen Chromosomen sind dicker. In keinem einzigen Falle ist die normale Kernplatte zu beobachten. Es gibt in diesem Stadium keine Spur von achromatischen Fasern oder Spindelanlagen. Die Chromosomen, die durch Auflösung der Haufen im Cytoplasma unregelmäßig zerstreut sind, erscheinen gering oder auch stark verkürzt und weisen die sonst latente Einschnürung auf (Fig. 49, 52, 53 und 54). Metakinese, Anaphase und Telophase werden nicht angetroffen, ja selbst deren abnorme Figuren kommen nie vor. Die durch die direkte Einwirkung der Chloralisierung zusammengedrängten Chromosomenhaufen sind hier noch geblieben. Außerdem gibt es zahlreiche Chromosomenhaufen von ganz anderer Natur, die durch sekundäre Ansammlung der zerstreuten stark verkürzten Chromosomen entstanden sind. Aus diesen beiden Arten von Haufen und den unregelmäßig zerstreuten Chromosomen geht nicht selten die eingruppige Rekonstruktion des Kernes vor sich (Fig. 55, 56 und 59), infolgedessen entstehen viele hyperchromosomige Kerne. Zweikernige Zellen, die durch Einstellung des Zellteilungsprozesses entstanden sind, lassen sich bisweilen nachweisen.

IV. Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und 2 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Die bei den Wurzeln der Gruppe III erwähnten Kerne der Finalprophase finden sich auch hier, aber nicht so zahlreich wie bei jenen Wurzeln. Die Kernplatte mit den achromatischen Fasern ist noch nicht wiederhergestellt, doch sind die Verhältnisse, die ganz gleich denen der Gruppe III sind, bereits angedeutet, mit dem Unterschied jedoch, daß gering verkürzte Chromosomen nicht vorhanden sind. Überdies gibt es Chromosomen in einigen Zellen, die sich weiter verkürzen und verdicken. Die beiden M-Chromosomen sehen dabei wie Hexaden aus, und die sonst latente Einschnürung der anderen Chromosomen tritt deutlich auf. Durch Chloralisierung können wir jene schwer sichtbare Einschnürung, außer bei den zwei langen M-

Chromosomen, auch an den Enden der acht Chromosomen bemerken (Fig. 64). Die zwei Chromosomen haben keine solchen Anlagen. Dies kann man auch in den vorhergehenden Wurzeln nachweisen. Die schon erwähnte sekundäre eingruppige Ansammlung der Chromosomen und die daraus rührende Rekonstruktion des Kernes ist vorhanden; hyperchromosomige Kerne erscheinen zahlreicher als in den vorhergehenden Fällen.

V. *Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und 3 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden.* Jene finalprophasischen Kerne mit dicken fertigen Chromosomen werden jetzt weniger zahlreich angetroffen, aber die zusammengeklumpten Chromosomen, um welche herum ein hyaliner Hof ausgebildet ist, sind ebenso zahlreich wie bei den Wurzeln der Gruppe IV. Die Anzahl der stark verkürzten Chromosomen hat an Zahl nicht abgenommen. In diesen Wurzeln finden wir weder normale Kernplatten noch mitotische Teilung, ferner wird dabei keine faserige Differenzierung konstatiert. Es findet nun eine interessante und wichtige Erscheinung statt, nämlich freie Bewegung dieser stark verkürzten Chromosomen; darauf wollen wir aber später erst näher eingehen. Die im Cytoplasma zerstreuten längsgespaltenen Chromosomen oder deren Längshälften gruppieren sich oft zwei- oder mehrgruppig¹⁾ (Fig. 50, 51 und 60), deshalb muß man dabei eine automatische Bewegung der Chromosomen durch andere Mechanismen als Zugfasern annehmen. Die zweigruppigen Ansammlungsvorgänge der auffällig längsgespaltenen Chromosomen, die schon zweiwertig sind, verlaufen scheinbar ähnlich der Wanderung der homologen Tochterchromosomen nach den Polen in der heterotypischen Kernteilung. Es ist wohl möglich, daß diese Gruppierung der Chromosomen quantitativ sowie qualitativ ganz equivalent vor sich geht, wenn die homologen Chromosomen in die gegenseitigen Gruppen hineintreten. Nebenbei kann man aber auch das Vorkommen solcher Fälle wahrnehmen, wo die zwei Gruppen weder gleiche Anzahl von Chromosomen noch homologe Chromosomen einzeln enthalten, d. h. die Chromosomen sind nicht gleichwertig verteilt (Fig. 50 und 51). Ja, nicht selten lösen sich ein oder zwei

1) WASILEWSKI (1904, Fig. 3) hat eine schöne zweigruppige Ansammlung abgebildet.

Chromosomen von solchen Gruppen los, was auch diese Ungleichwertigkeit verursachen kann. Die Verbindungsfasern oder die Phragmoplasten entwickeln sich fast nie zwischen diesen nicht mitotisch verteilten Chromosomengruppen oder den daraus sich rekonstruierenden Kernen, deswegen werden meist weder Scheidewandanlage noch diese selbst ausgebildet.

Es ist sehr wichtig, hinreichende Aufmerksamkeit auf die aus den abnorm gruppierten Chromosomen sich ergebenden Rekonstruktionsvorgänge zu richten, weil sie die Entstehung der später geschilderten Hyper- und Hypochromosomigkeit, Zwei- und Mehrkernigkeit usw. verursachen können. Auch die schon erwähnte eingruppige Rekonstruktion möchte ich hier noch etwas ausführlicher behandeln.

A. Eingruppige Rekonstruktion des Kernes.

Aus den durch Chloralisierung direkt zusammengedrängten oder auf relativ engem Gebiete unregelmäßig zerstreuten Chromosomen wird ein einziger Kern in einer Zelle derart rekonstruiert, daß die Längshälften der Chromosomen immer getrennt bleiben und durch Anastomosierung und Vakuolisierung allmählich sich ähnlich wie in der normalen mitotischen Telophase modifizieren. Nachdem eine Kernmembran erzeugt ist, treten die Kerne in den Ruhezustand ein. Die auf diese Weise rekonstruierten Kerne sind schon didiploid und haben meistens amöboidischen, hantelförmigen oder anderen unregelmäßigen Umriß.

B. Zwei- oder mehrgruppige Rekonstruktion des Kernes.

Die Rekonstruktion der Kerne aus zwei oder mehrere Chromosomen enthaltenden Gruppen erfolgt demselben Modus gemäß, wie bei der eben erwähnten eingruppigen Rekonstruktion (Fig. 57, 58, 65 und 66).

Es ist wohl möglich, daß bei zweigruppiger Rekonstruktion die beiden Tochterkerne ganz gleichwertig sind. Da aber die Chromosomenhaufen der zwei oder mehrfachen Gruppen nicht immer gleichwertig sind, werden hier in einer Zelle Kerne von verschiedener Größe rekonstruiert, die auch in den Eigenschaften ungleich sein müssen (Fig. 61). Ausgenommen den Fall, wo einige Chromosomen zugrundegehen, machen zwei oder mehrere

Kerne in einer Zelle zusammen Didiploidie aus. Wir können bei derartigen Rekonstruktionen immer zwei- oder mehrkernige Zellen erhalten.

VI. Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und 4 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Hier werden weder die normal dicken noch die beträchtlich verdickten Chromosomen in der späteren Prophase angetroffen. An Stelle der Verminderung der mit stark verkürzten unregelmäßig zerstreuten Chromosomen versehenen Zellen und der von einem hyalinen Hofe eingeschlossenen Chromosomenhaufen, finden häufig die verschiedenen Arten der Gruppierung der Chromosomen bzw. der Kernrekonstruktionen statt, und es kommen die daraus erfolgten hyper- oder hypochromosomigen Kerne und die zwei- oder mehrkernigen Zellen in größerer Anzahl zum Vorschein (Fig. 61–63). Daneben sind weder andere normale Teilungsvorgänge, noch andere abnorme Figuren zu bemerken.

VII. Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und 5 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Die beträchtlich verkürzten und verdickten Knäuel der finalprophasischen Kerne werden nicht mehr wahrgenommen. Es sind die Verhältnisse hier ganz gleich denen, die in den Wurzeln der Gruppe VI festgestellt wurden. Es ist aber bemerkenswert, daß die hyperchromosomigen Kerne, die gewiß durch die eingruppierten Rekonstruktionen entstanden sind (Fig. 62 und 63), an Zahl immer zunehmen.

VIII. Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und 6 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Das Zeichen der Wiederherstellung der normalen Teilungsvorgänge fängt an vorzukommen, und wieder sind von neuem die normal verdickten Knäuel der prophasischen Kerne sichtbar. Die Gruppen der Chromosomen, die von einem hellen Hof umgeben sind, sind ziemlich zahlreich vorhanden. Die stark verkürzten, sowie auch die gering verkürzten Chromosomen, die im Cytoplasma immer unregelmäßig umher liegen, sind in großer Anzahl vorhanden. Die abnormen Teilungsfiguren zeigen bisweilen schwach entwickelte Zugfasern. Jetzt sind wieder die abnorme Metakinese, Anaphase und Telophase feststellbar (Fig. 69–74), und sogar dann

und wann die fast normale Telophase mit Stützfasern und Phragmoplasten oder Scheidewandanlage. Obwohl die längsweise getrennten Hälften, Tochterchromosomen, scheinbar von Zugfasern ganz ziellos gezogen werden, so läßt es sich nicht leugnen, daß selbst in diesen Zellen, bei denen die Nachwirkung des Chloralhydrates noch anhält, Vereinigungszentren vorhanden sind. Die Längshälften zeigen Neigung sich mit ihren eingeschnürten Enden um diese Zentren zu gruppieren (Fig. 72), die Geschwisterchromosomen fallen aber nicht immer in die gegenseitigen Zentren, sondern auch in ein und dasselbe, was bei den M-Chromosomen schön nachzuweisen ist. Es gibt ebenso viele Figuren der eingruppierten Ansammlung, der Rekonstruktion, der hyperchromosomigen Kerne und der zwei- oder mehrkernigen Zellen wie bei den Wurzeln der Gruppe VII (Fig. 75–84). Aber es wird auch konstatiert, daß zwischen den jungen Kernen oft vollkommene oder unvollkommene Scheidewände ausgebildet sind, die aus den oben erwähnten Phragmoplasten oder der Scheidewandanlage herrühren. In der Streckungszone befinden sich zahlreiche zweikernige Zellen, worin die beiden Kerne bisweilen sich berühren oder schon verschmolzen sind.

IX. Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und 7 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Chromosomengruppen, die von einem hellen Hof umgeben sind, kommen spärlich vor. Die stark verkürzten oder die gering verkürzten Chromosomen mit eingeschnürten Enden verteilen sich unregelmäßig im Cytoplasma, und dabei sind schwach entwickelte Zugfasern nachweisbar. Bisweilen strahlt ein Zentrum Chromosomen mit achromatischen Fasern zusammen aus. Diese charakteristische Anordnung der metaphasischen Chromosomen zeigt den Übergangszustand von abnorm zu normal. Die abnorme Metakinese, Anaphase, Telophase und Scheidewandbildung sind gleich denen, die in den Wurzeln der Gruppe VIII festgestellt worden sind. Man sieht oft eine merkwürdige Anaphase, wo die Chromosomen wie zwei „Sonnen“ (LUNDEGÅRDH, 1914_a) an den beiden Polen angeordnet sind (Fig. 73). Die schon besagte Rekonstruktion findet wenig zahlreich statt.

In einem Präparat habe ich zahlreiche abnorme Mitosen der didiploiden Kerne beobachtet (Fig. 67 und 68). Die Chromosomen

sind stark verkürzt und im Cytoplasma unregelmäßig zerstreut. Die sonst latente Einschnürung zeigt sich deutlich. Es gibt kümmerlich entwickelte Zugfasern, deshalb scheint es mir, daß die Bewegung der Chromosomen ganz von ihnen abhängig ist. Die Chromosomenzahl beträgt 24, unter denen vier M-Chromosomen mit den e- und m-Einschnürungen konstatiert werden.

X. *Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und 8 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden.* Die verschiedenen Teilungsfiguren kommen zahlreicher zum Vorschein und treten den normalen Verhältnissen immer näher. Die normal dicken Knäuel der Finalprophase treten reichlich auf, dagegen kommen fast keine von einem hyalinen Hofe umgebenen Chromosomengruppen zum Vorschein. Die stark verkürzten oder die gering verkürzten oder die fast normal langen Chromosomen, in denen die sonst latente Einschnürung immer vorhanden ist, werden in beträchtlicher Anzahl angetroffen, und ihre richtige Anordnung wird bisweilen erreicht. Wenn es ein Anzeichen von Spindelfasern gibt, so sind sie nur kümmerlich entwickelt und an den Polen etwas divergierend (Fig. 73 und 74). Die abnorme Metakinese und Anaphase kommen bedeutend zahlreicher vor. Die normale Telophase und Scheidewandbildung finden wie gewöhnlich statt, aber die Chromosomenbrücke, Isolierung einiger Chromosomen u. a. sind nicht ausgeschlossen. Es erscheinen hyper- und hypochromosomige Kerne und zwei- oder mehrkernige Zellen in unverminderter Anzahl.

XI. *Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und 17stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden.* Die unregelmäßige Zerstreung, die verschiedenartige Gruppierung der Chromosomen und die daraus erfolgte Rekonstruktion der Kerne werden nicht mehr gefunden. Wenn auch die metaphasischen Chromosomen in der aufs neue stattfindenden Teilung sich bisweilen unregelmäßig anordnen oder sich zusammendrängen, so geschieht das in schwächerem Grad, als bei den früheren Reaktionsstadien. Die Chromosomen erlangen ihre normale Länge und Form wieder, aber die gering verkürzten Chromosomen mit sonst latenter Einschnürung werden bisweilen angetroffen.

Der metaphasische und anaphasische Teilungsvorgang geht überhaupt normal vor sich; aber auch Abnormitäten werden nicht selten gesehen, nämlich tripolare Teilung, Chromosomenbrücken, Isolierung weniger Chromosomen usw.

In einigen Fällen sind die Zugfasern noch nicht völlig ausgebildet, aber Verbindungsfasern und Phragmoplast sind mehr oder weniger gut entwickelt. Die Scheidewände der sich teilenden Zellen werden nicht zu gleicher Zeit ausgebildet. Während in einer Zelle die Scheidewandanlage schon in der späteren Anaphase entsteht, kommt sie in einer andern selbst bei der Kernrekonstruktion noch nicht zum Vorschein. Bisweilen wird in älteren Zellen, die schon beinahe ins Ruhestadium eingetreten sind, die Scheidewand gar nicht gesehen und an der Zellplattanlage, besonders an ihren Rändern, ist ein homologes dichtes Plasma zu beobachten, das auch in den Wurzeln, welche sofort nach der Chloralysierung fixiert wurden, bemerkt werden kann.

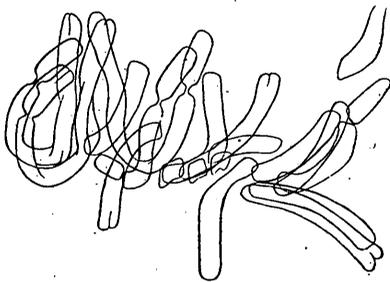
Die zwei- und mehrkernigen Zellen sind in großer Anzahl vorhanden, ferner werden nebenbei auch hyper- und hypochromosomige Zellen nachgewiesen. Unter den zahlreichen didiploiden Kernen werden oft hantelförmige beobachtet, die zu beiden Seiten einer unvollständig ausgebildeten Scheidewand sich erstrecken oder sie durchbohren. Dann und wann fangen die didiploiden Kerne an sich zu teilen.

XII. Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und 22–24 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. In den einkernigen diploiden sowie hyperchromosomigen Zellen (Fig. 85) beobachtet man meistens alle Stadien der normalen karyokinetischen Teilung. Die Chromosomen erlangen ihre normale Länge und Form wieder, daher werden keine verkürzten Chromosomen mit sonst latenter Einschnürung mehr beobachtet. Bei der hyperchromosomigen, wahrscheinlich didiploiden Kernteilung werden häufig etwa 24 Chromosomen gezählt, worunter vier M-Chromosomen mit ihrer e-Einschnürung unterschieden werden können (Textfig. 4 und 5). Es kommt nicht selten vor, daß die beiden Kerne, die durch die von einer Scheidewandbildung unbegleitete karyokinetische Kernteilung oder durch die zweigruppige

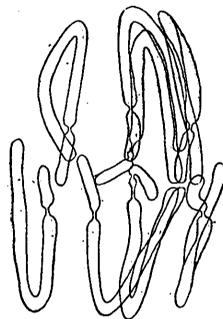
Ansammlung in einer Zelle entstanden sind, sich absolut gleichzeitig teilen (Fig. 86, 87 und 89). Diese beiden Kerne sind nicht immer gleichwertig, daher kann die ungleiche Anzahl der Chromosomen bei der simultanen Mitose auftreten, ferner ist die Anordnung der metaphasischen Chromosomen etwas abnorm. Aber in den auf Fig. 88 dargestellten zwei ungleichwertigen Zellen, welche die Abkömmlinge einer Mutterzelle sind, geschieht die Teilung nicht zu gleicher Zeit. Bisweilen finden wir in der Anaphase, Metaphase und Telophase dieselben Abnormitäten, wie sie früher beschrieben worden sind.

Die Scheidewand ist immer vollkommen ausgebildet, und das Erscheinen ihrer Anlage tritt früher auf als in den schon erwähnten Stadien.

Die Kernrekonstruktion geschieht im allgemeinen normal, sowohl bei der diploiden, als bei der hyper- und hypochromosomigen Teilung; entsprechend den schon wiederholt erwähnten Anomalien der karyokinetischen Teilung werden aber die Tochterzellen und Kerne verschiedenartig ausgebildet; hypochromosomige kleine Zellen, hantelförmige Kerne, mit zwei oder drei Brücken verbundene Tochterkerne usw. können auftreten. Oft werden zwei- oder mehrkernige und didiploide oder hyperchromosomige Zellen getroffen (Fig. 90), aber weder die indirekte noch die direkte Reduktionsteilung von NEMEC wird konstatiert.



Texfig. 4. Didiploide Kernplatte mit 4 M-Chromosomen in einer einmal chloralisierten Wurzel von *Vicia Faba* (Ach. 1.8 mm × Komp. 12).



Texfig. 5. 4 M-Chromosomen in der didiploiden Anaphase in einer einmal chloralisierten Wurzel von *Vicia Faba* („).

XIII. Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und 27 stündigem oder längerem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. In diesen Wurzeln geht die mitotische Teilung normal vor sich. Die Anzahl der großen didiploiden Kerne und die mit doppelter Chromosomenzahl sich teilenden Kerne sind nicht in Abnahme begriffen, sondern fast so zahlreich vorhanden wie in den früher fixierten Wurzeln. Ich habe sie in den durchschnittlich 23/cm langen Wurzeln,¹⁾ die nach 290 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden, in nicht verminderter Anzahl gefunden. Ja, selbst in einer 35 cm. langen Wurzel, die nach 528 Stunden fixiert wurde, und in einigen 2cm langen Seitenwurzeln konnte dies nachgewiesen werden. Die NÉMECSsche Reduktionsteilung wird nie konstatiert, die Teilungsfigur zeigt immer somatische Teilung mit normal gestalteten Chromosomen.

Versuch II.

Als Material dienten die Spitzen von fast 2.5cm langen Keimwurzeln von *Pisum sativum*. Die Behandlung geschah wie bei Versuch 1.

Pisum sativum.

8. VIII. 1917.

Sägespäne 27°C.

Wasser 17°C.

Chloralhydrat 0.75 %.

9 Uhr 50 vorm.—10 Uhr 50 vorm., einstündige Chloralisierung.

10 Uhr 50 vorm.—11 Uhr 50 vorm., einstündiges Auswaschen.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

- I. 10 Uhr 50 vorm., sofort.
- II. 11 Uhr 20 vorm., nach $\frac{1}{2}$ stündigem Auswaschen.
- III. 11 Uhr 50 vorm., nach einstündigem Auswaschen.
- IV. 12 Uhr 50 nachm., nach einstündigem Auswaschen und einstündigem Verweilen in Sägespänen.
- V. 1 Uhr 50 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 2stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VI. 2 Uhr 50 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 3stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VII. 3 Uhr 50 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 4stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VIII. 4 Uhr 50 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 5stündigem Verweilen in Sägespänen.
- IX. 5 Uhr 50 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 6stündigem Verweilen in Sägespänen.

1) Es wird von dem chloralisierten Teile her bis zur Spitze gemessen.

3 Uhr 30 nachm.—4 Uhr 30 nachm., einstündige Chloralisierung.

4 Uhr 30 nachm.—5 Uhr 30 nachm., einstündiges Auswaschen.

X. 7 Uhr 30 vorm. 9. VIII, nach einstündigem Auswaschen und 14 stündigem Verweilen in Sägespänen.

XI. 8 Uhr 30 vorm. 9. VIII, nach einstündigem Auswaschen und 27 stündigem oder längerem Verweilen in Sägespänen.

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin-Lichtgrün.

I. Wurzeln, die sofort nach der Chloralisierung fixiert wurden.

Zahlreiche finalspirematische Kerne kommen zum Vorschein, aber ihre Knäuel sind nicht so abnorm stark verdickt, und die sonst latente Einschnürung kann man noch nicht finden. Es gibt keine normale Kernplatte. Die metaphasischen Chromosomen werden direkt durch die Einwirkung der Chloralisierung zusammengeklumpt, sodaß es schwer ist, die einzelnen Chromosomen zu unterscheiden (Fig. 92). Sie drängen sich immer stärker zusammen, um endlich einen Haufen zu bilden, um den herum ein hyaliner Hof ausgebildet wird, wie bei *Vicia Faba* (Fig. 91). Es gibt noch kümmerlich ausgebildete achromatische Spindeln, wenn auch in Verwirrung gebracht oder deren Reste. Die Metakinese und Anaphase werden sehr selten angetroffen. Zwischen den zwei normalwertigen Tochterchromosomenhaufen oder Tochterkernen befinden sich Verbindungsfasern, Phragmoplasten (Fig. 94), Scheidewandanlagen, oder gar nichts davon. Tripolare Teilung, Isolierung einiger Chromosomen, Chromosomenbrücken usw. sind dabei nicht ausgeschlossen. Man kann weder zweikernige Zellen noch hyperchromosomige Kerne finden.

II. Wurzeln, die nach $\frac{1}{2}$ stündigem Auswaschen fixiert wurden.

Die Finalprophase mit normal verdickten Knäueln kommt mit derselben Häufigkeit vor, wie bei den Wurzeln der Gruppe I. Keine normale Kernplatte wird gefunden, und die Verhältnisse in der Metaphase sind gleich denen, die in den Wurzeln der Gruppe I festgestellt wurden. Sehr spärlich erscheinen die Metakinese und Anaphase, welche natürlich abnorm sind. Zwischen den Tochterchromosomenhaufen oder Tochterkernen werden weder Verbindungsfasern noch Phragmoplasten noch Scheidewandanlagen konstatiert. Tripolare Teilung, Chromosomenbrücken, Isolierung einiger Chromosomen usw. findet noch statt. Aus den Chromoso-

menhaufen, die direkt durch die Einwirkung der Chloralisierung entstanden sind und aus den mit Chromosomenschleifen verbundenen Tochterchromosomenhaufen fängt die zweigruppige Rekonstruktion des Kernes allmählich an (Fig. 92 und 93). Diese Rekonstruktion geht vor sich, wie es bei den chloralisierten Wurzeln von *Vicia Faba* erwähnt worden ist. Außer denjenigen, welche die rekonstruierenden Tochterkerne ohne Scheidewand enthalten, treten die zweikernigen Zellen noch nicht auf.

III. Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen fixiert wurden. Die Verhältnisse sind im großen und ganzen gleich denen, die in den Wurzeln der Gruppe II festgestellt wurden, nur ausgenommen, daß hier zweikernige Zellen und hyperchromosomige Kerne auftreten. Die von einem hyalinen Hof umschlossenen Chromosomenhaufen sind zahlreicher als früher (Fig. 91).

IV. Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und einstündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Weder achromatische Fasern noch normale Teilungsfiguren sind zu konstatieren. Die direkt vom Cytoplasma berührten Chromosomenhaufen werden nicht mehr gefunden, an deren Stelle herrschen die von einem hyalinen Hofe umschlossenen Chromosomenhaufen vor (Fig. 91). Die Telophase ist gar nicht vorhanden. In anderen Punkten liegen die Verhältnisse analog wie bei den Wurzeln der Gruppe V.

V. Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und 2 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Keine normalen Teilungsfiguren werden beobachtet. Die Knäuel der späteren Prophase verdicken sich weiter. Die Chromosomen, um die herum ein hyaliner Hof ausgebildet ist, lösen sich aus dem Haufen heraus, und es fangen die längsgespaltenen Chromosomen oder die längsgetrenten Hälften an, sich unregelmäßig im Cytoplasma zu zerstreuen (Fig. 98–100). Die freigelassenen Chromosomen sind so auffällig verkürzt, daß man die originale Form und Größe der Chromosomen nicht mehr erkennen kann. Bei dieser Verkürzung wird die unter normalen Verhältnissen unsichtbare Einschnürung¹⁾ der Chromosomen augenfällig, und es kommen Vierergruppen in

1) Der Kürze des Ausdruckes wegen möchte ich auch hier sie als „sonst latente Einschnürung“ bezeichnen.

solchen Zellen zum Vorschein, die wohl an solche tierischen Ursprungs erinnern. Hier erscheinen zweikernige Zellen, sowie hyperchromosomige Kerne in großer Anzahl.

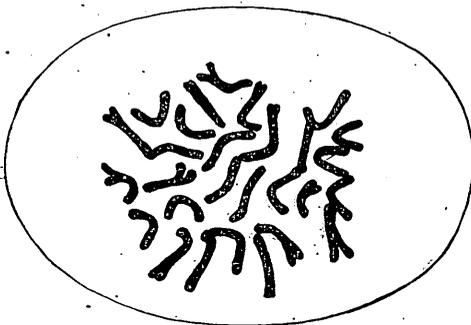
VI. Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und 3 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Es gibt keine normalen Teilungsfiguren. Die Vierergruppen treten zahlreicher auf als früher. Obwohl die Auflösung der Chromosomenhaufen weiter fortgeschritten ist, gibt es noch viele miteinander verklebte Chromosomen. Nur bisweilen rekonstruieren sich eingruppig die hyperchromosomigen (vielleicht didiploiden) Kerne aus den auf einem relativ engen Gebiete unregelmäßig zerstreuten Vierergruppen, wie bei *Vicia Faba* (Fig. 96). Einmal wurden hypochromosomige und kernlose Zellen beobachtet (Fig. 95).

VII. und VIII. Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und 4- oder 5stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Keine normale Teilungsfigur ist anzutreffen. Die spätere Prophase kommt sehr spärlich vor. Die unregelmäßige Verteilung der Vierergruppen im Cytoplasma erscheint häufig. Diesen Vierergruppen nach zu urteilen sind 14 Chromosomen entweder eingeschnürt oder sie besitzen die sonst latente Einschnürung. Die eingruppige, zweigruppige oder mehrgruppige Ansammlung der Chromosomen und die daraus herrührende Rekonstruktion des Kernes findet statt, und diese Gruppierungen geschehen ganz ohne Hilfe von Spindelfasern (Fig. 96-103). Es ist wohl möglich, daß bei zweigruppiger Rekonstruktion die beiden Tochterkerne ganz gleichwertig sind. Da aber die Chromosomenhaufen von zwei oder mehr Gruppen nicht immer gleichwertig sein können, werden hier in einer Zelle Kerne von verschiedener Größe rekonstruiert, die auch in den Eigenschaften ungleich sind (Fig. 97, 99 und 101). Zweikernige Zellen und hyperchromosomige Kerne sind vorhanden.

IX. Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und 6 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Keine ganz normale Teilungsfigur ist sichtbar. Außer den bei den Wurzeln der Gruppen VII und VIII beobachteten Verhältnissen kommen nur die mit den schwach entwickelten achromatischen Fasern versehenen Teilungsfiguren zum Vorschein. Das Zeichen der Wiederherstellung der

normalen Teilungsvorgänge fängt an zu erscheinen, und von neuem sind wieder die normal verdickten Knäuel der prophasischen Kerne zu bemerken. In der Metaphase und Anaphase geht der Teilungsprozeß überhaupt noch abnorm vor sich; tripolare Teilung, Chromosomenbrücken, Isolierung einiger Chromosomen usw. finden statt, während spärliche Stützfäsern wahrgenommen werden. Nur bei einigen Fällen der Telophase gibt es normale Verbindungsfasern. Aus dieser abnormen Metakinese und Anaphase entwickeln sich die Scheidewände schwach oder unregelmäßig, infolgedessen können wir hypochromosomige Zellen, zwei- oder mehrkernige Zellen oder unregelmäßig geformte hyperchromosomige Kerne bekommen, die zu beiden Seiten einer unvollständig ausgebildeten Scheidewand sich erstrecken oder sie durchbohren (Fig. 104–107).

X. *Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und 14 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden.* Nur einige Fälle ausgenommen gehen die Teilungsvorgänge überhaupt normal vor sich. Zwei- und mehrkernige Zellen sind in großer Anzahl vorhanden; ferner können nebenbei auch hyper-(wahrscheinlich didiploide) und hypochromosomige Zellen nachgewiesen werden (Fig. 104–109). In der Polansicht der Kernplatte des didiploiden Kernes können wir 28 Chromosomen, die bisweilen gering verkürzt sind, zählen (Textfig.



Textfig. 6. Didiploide Kernplatte mit 28 Chromosomen in einer nach 43 stündigem Verweilen in Sägespänen fixierten einmal chloralisierten Wurzel von *Pisum sativum* (Ach. 1.8 mm × Komp. 12).

6), aber die Reduktionsteilung von NĚMEC ist nicht nachweisbar. Zuweilen findet simultane normale Mitosis statt (Fig. 108–113). Wenn simultane Mitosis der zwei Kerne in einer Zelle vor sich geht, so bekommen wir daraus drei Tochterkerne, unter denen ein Kern die größte Anzahl von Chromosomen enthält. Die metaphasischen Chromosomen haben ihre normale Form und

Größe wiedererreicht, sodaß wir keine Vierergruppen mehr wahrnehmen können. Die tripolare Teilung oder abnorme Metaphase, Anaphase und Telophase sind nicht ausgeschlossen; sie sind aber meist nicht in den didiploiden sondern in den diploiden Kernen zu bemerken.

XI. Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und 27 stündigem oder längerem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. In diesen Wurzeln geht die mitotische Teilung normal vor sich. Die Anzahl der großen didiploiden Kerne und der mit doppelter Chromosomenzahl sich teilenden Kerne ist nicht in Abnahme begriffen, aber zweikernige Zellen werden weniger zahlreich getroffen. Ich habe die hyperchromosomigen Kerne sowie ihre Mitosen in den durchschnittlich 47 cm (40–54 cm) langen Wurzeln¹⁾, die nach 382 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden, in ziemlich zahlreicher Anzahl in der Teilungs- sowie Streckungszone gefunden. Die NĚMECSche Reduktionsteilung wird nie konstatiert, die Teilungsfigur zeigt immer somatische mitotische Teilung mit normal gestalteten Chromosomen.

c) Versuch III.

Zur Verwendung kamen die Spitzen der fast 3 cm langen Keimwurzeln von *Zea Mays*. Die Chloralisierung geschah wie bei Versuch I.

Zea Mays (Stärke- Mais, Sapporo Hachigyō).

28. VII. 1917.

Sägespäne 20°C

Wasser 16°C.

Chloralhydrat 0.75 %.

9 Uhr vorm.—10 Uhr vorm., einstündige Chloralisierung.

10 „ vorm.—11 „ vorm., einstündiges Auswaschen.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

I. 10 Uhr vorm., sofort.

II. 11 „ vorm., nach einstündigem Auswaschen.

III. 12 Uhr mittags, nach einstündigem Auswaschen und einstündigem Verweilen in Sägespänen.

IV. 1 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 2 stündigem Verweilen in Sägespänen.

1) Es wird von dem chloralisierten Teile her bis zur Spitze gemessen.

V. 2 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 3 stündigem Verweilen in Sägespänen.

VI. 3 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 4 stündigem Verweilen in Sägespänen.

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin-Lichtgrün.

I. Wurzeln, die sofort nach der Chloralisierung fixiert wurden.

Die Gestalt der ruhenden sowie prophasischen Kerne ist normal. Die metaphasischen und metakinetischen Teilungsfiguren zeigen meist abnormes Aussehen. Die Spindelfasern sind ziemlich gut erhalten, obschon sie oft dicker, wie aus mehreren verschmolzen, oder unregelmäßig zerstreut erscheinen (Fig 14). Bisweilen kommt die echte tripolare Teilung zum Vorschein. Die längsgespaltenen Chromosomen oder ihre getrennten Längshälften liegen oft ohne regelmäßige Anordnung im Cytoplasma, sie zerstreuen sich mit den oben erwähnten unregelmäßigen Spindelfasern. Sie sind gering verkürzt, aber noch nicht so sehr, daß die Einschnürung, die im normalen Zustande unsichtbar ist (sonst latente Einschnürung), deutlich erscheint.

Die Anaphase und Telophase gehen meist normal vor sich, und es entwickeln sich die Verbindungsfasern, die Phragmoplasten und die Scheidewand; einige Störungen werden jedoch bisweilen beobachtet, wie z. B. Chromosomenbrücken, falsche tripolare Teilung usw. Die schon individualisierten finalspirematischen Chromosomen innerhalb der Kernmembran sind so lang und dünn wie im gewöhnlichen Zustande und weisen keine Anzeichen der Einschnürung auf.

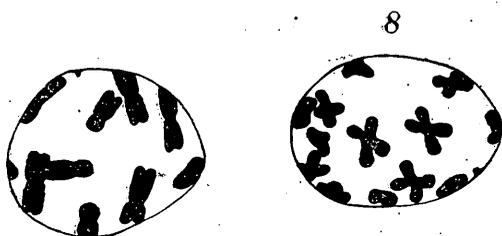
II. Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen fixiert wurden.

Der finalspirematische Kern enthält normal lange Chromosomen. Die Spindelfasern sind erhalten oder ganz verschwunden. Weder normale Metaphase noch Metakinese werden angetroffen, und die im Cytoplasma zerstreuten Chromosomen sind bisweilen verkürzt und schwach eingeschnürt. Die wenigsten Fälle ausgenommen, geht die Phragmoplasten- und Scheidewandbildung normal vor sich, obwohl anaphasische Abnormitäten bisweilen vorkommen. Aus

dem Chromosomenhaufen, der durch direkte Einwirkung der Chloralisierung produziert wurde, rekonstruiert sich ein hyperchromosomiger (vielleicht didiploider) Kern.

III. Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und einstündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Zuweilen werden zweikernige oder die soeben rekonstruierten abnorm gestalteten Kerne angetroffen. Eine normale Teilung findet nun nicht mehr statt. Die Chromosomen sind verkürzt und die gewöhnlich schwer sichtbare Einschnürung ist augenfällig geworden. Solche verkürzte Chromosomen sammeln sich oder zerstreuen sich bisweilen unregelmäßig im Cytoplasma ohne achromatische Fasern. Obwohl der Chromosomenhaufen, den ein hyaliner Hof umschließt, nicht ausgeschlossen ist, so ist dies nicht so auffällig wie bei *Vicia Faba* und *Pisum sativum*. Die finalspirematischen Chromosomen sind verkürzt und weisen meistens die sonst latente Einschnürung auf (Fig. 115).

IV. Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und zweistündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Die zweikernigen Zellen und die abnorm gestalteten hyperchromosomigen Kerne sind zahlreicher vorhanden als bei den Wurzeln der Gruppe III. Sie sind vielleicht durch die von der Scheidewandbildung unbegleitete mitotische Kernteilung oder durch die eingruppige Rekonstruktion bei der unzureichenden Wanderung der Tochterchromosomen nach den Polen entstanden. Die zerstreuten Chromosomen sind stark verkürzt, und die sonst latente Einschnürung zeigt sich am auffälligsten, deshalb kann man die Tetradenform der Chromosomen wahrnehmen. Diese Einschnürung wird auch im spirematischen Kerne beobachtet, und die stark verkürzten Chromosomen mit sonst latenter Einschnürung erinnern dabei an die diakinetischen Tetraden der Reduktionsteilung (Fig. 116, Textfig. 7 und 8). Die zerstreuten Chromosomen fangen allmählich an, sich ein- oder mehrgruppig zu gruppieren (Fig. 117), und nicht selten werden sogar die aus diesen Gruppen sich rekonstruierenden Kerne beobachtet (Fig. 118 und 119). Keine normale mitotische Figur wird angetroffen.



Textfig. 7 und 8. Finales Spiremstadium aus einer einmal chloralisierten und nach 4 stündigem Verweilen in Sägespänen fixierten Wurzel von *Zea Mays* (Stärkemais-Rasse). Chromosomen mit der sonst latenten Einschnürung (Apoch. 1.5 mm \times Komp. 12).

V. *Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und 3 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden.* Die Verhältnisse der Teilungsanomalien sind gleich denen, die in den Wurzeln der Gruppe IV festgestellt wurden, ausgenommen, daß ein- oder mehrgruppige Ansamm-

lung und Rekonstruktion öfters als in den vorhergegangenen beobachtet werden. Es findet keine normale Mitosis statt.

VI. *Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und 4 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden.* Die finalspirematischen Kerne kommen sehr selten zum Vorschein; wenn sie angetroffen werden, so enthalten sie immer stark verkürzte Chromosomen mit sonst latenter Einschnürung. Die zweikernigen Zellen und die hyperchromosomigen Kerne sind sichtbar. Die Zerstreuung der Chromosomen finden wir nur noch sehr selten, an Stelle dessen kommt die eingruppige Rekonstruktion in größerer Anzahl zum Vorschein.

d) Zusammenfassung der Entstehungsvorgänge der Riesenzellen und Riesenkerne.

Der Klarheit wegen möchte ich hier kurz zusammenfassen, durch welche Vorgänge didiploide, hyper- und hypochromosomige Kerne und die zwei- und mehrkernigen Zellen entstehen können.

1. Durch die von einer Scheidewandbildung unbegleitete mitotische Kernteilung entsteht eine zweikernige Zelle.

2. Durch die eingruppige Rekonstruktion bei der abnormen mitotischen Teilung, d. h. bei der unzureichenden Wanderung der Tochterchromosomen nach den Polen, entsteht ein didiploider Kern.

3. Durch die multipolare Teilung, asymmetrische Teilung, Isolierung einiger Chromosomen und andere mitotische Anomalien

entstehen einige ungleichwertig chromosomige Zellen.

4. Bei der abnormen mitotischen Teilung entsteht durch das Zugrundegehen einiger isolierter Chromosomen im Cytoplasma die hypochromosomige Tochterzelle.

5. Durch die eingruppige Kernrekonstruktion aus den auf einem relativ engen Gebiete unregelmäßig zerstreuten Chromosomen entsteht ein didiploider Kern.

6. Durch die Kernrekonstruktion aus den zweigruppig angesammelten Chromosomen entstehen zwei gleich- oder ungleichwertige Kerne in einer Zelle, welche zusammen Didiploidie der Zelle ausmachen.

7. Durch die Kernrekonstruktion aus den mehrgruppig angesammelten Chromosomen entstehen mehrere ungleichwertige Kerne in einer Zelle, welche zusammen Didiploidie der Zelle ausmachen.

8. Bei der Rekonstruktion aus den zwei- oder mehrgruppig angesammelten Chromosomen entsteht eine Zelle, deren Wert durch das Zugrundegehen einiger Chromosomen im Cytoplasma weniger als didiploid, aber mehr als diploid ist.

9. Durch die Verschmelzung zweier oder mehrerer Kerne entsteht ein didiploider (syndiploider) Kern.

10. Durch die simultane Kernteilung in einer zweikernigen Zelle entstehen drei Zellen, eine davon besitzt zwei Kerne oder einen aus Verschmelzung entstandenen didiploiden (syndiploiden) Kern und die anderen zwei je einen gleich- oder ungleichwertigen Kern.

STRASBURGER (1907) hat den durch Verschmelzung von vegetativen diploiden Kernen entstandenen Kern als „syndiploid“ bezeichnet. Früher hat man geglaubt, daß die meisten Rieskerne in den chloralisierten Zellen durch Verschmelzung produziert werden, daher sind die Ausdrücke „Synkaryon“ und „syndiploid“ damals für die meisten Rieskerne in den chloralisierten Wurzelspitzen passend gewesen. Daß dies aber nicht immer der

Fall ist, ist nun klar geworden. Die Riesenkerne entstehen nicht nur durch Verschmelzung der zwei diploiden Kerne, sondern auch durch eingruppige Rekonstruktion usw. In dieser Hinsicht wäre es nicht mehr richtig, diese Ausdrücke im allgemeinen zu brauchen, deshalb habe ich an deren Stelle die Bezeichnungen „diploid“, „tetradiploid“ usw. verwendet, die schon NĚMEC (1910, S. 6) vorgeschlagen hat.

e) **Frage nach der Reduktionsteilung in den chloralisierten somatischen Zellen.**

Zum ersten Mal hat NĚMEC (1904) in den chloralisierten Wurzelspitzen gesehen, „daß allmählich Kernteilungen mit einer doppelten Chromosomenzahl in der Wurzelspitze verschwinden, und man z. B. in Wurzelspitzen von *Pisum*, welche 42 Stunden nach der Chloralisierung fixiert wurden, keine Teilungen mit doppelter Chromosomenzahl mehr findet“ (S. 723). Er hat für die Erklärung dieser Erscheinung folgende Möglichkeiten aufgezählt:

1. Das Übertreten der didiploiden Zellen aus dem meristematischen Teile in die Streckungs- und Dauerzonen.
2. Die geringe Teilungsfähigkeit der didiploiden Zellen.
3. Die Reduktionsteilung in den didiploiden Zellen (S. 723-724).

STRASBURGER (1907_b und 1911) hat das Vorkommen der didiploiden Zellen in immer geringerer Zahl im Meristem auf Folgendes zurückgeführt:

1. Das Übertreten der didiploiden Zellen aus dem meristematischen Teile in die Streckungs- und Dauerzonen.
2. Die Resorption oder das Zugrundegehen der didiploiden Zellen.
3. Die Orientierungsstörungen der Scheidewände.

Nach KEMP (1910) sind die Möglichkeiten der Abnahme der didiploiden Zellen im Meristem folgende:

1. Das Übertreten der didiploiden Zellen aus dem meristematischen Teile in die Streckungs- und Dauerzonen.
2. Die Zerkleinerung der didiploiden Zellen durch abnor-

me Mitosis, Fragmentation oder Absorption (ihre Zusammenfassung.)

LUNDEGÅRDH (1914, S. 179) hat die geringe Zahl der didiploiden Kernteilungen auf die geringe Teilungsgeschwindigkeit dieser Zellen zurückgeführt.

Trotz der Einwände von STRASBURGER und KEMP hat NĚMEC (1910) in seiner großen Arbeit immer wieder behauptet, daß die autoregulative Reduktion der didiploiden Chromosomenzahl in den chloralisierten Wurzelspitzen durch direkte oder indirekte Reduktionsteilung ausgeführt wird. Wie schon zitiert, hat er in den chloralisierten Wurzelspitzen von *Pisum* und *Allium* eine diploide Anzahl von Vierergruppen gefunden und diese Figuren als Reduktionsfiguren gedeutet. Weiter sagt er über die Reduktion der Chromosomenzahl: „Da bei dieser Reduktion die Chromosomen als Tetraden und später während der Metakinesis als Doppelstäbchen erscheinen, so bezeichne ich dieselbe als indirekte Reduktion im Gegensatz zur direkten Reduktion, wo in einer syndiploiden Zelle im Kern direkt die reduzierte Chromosomenzahl erscheint. Auf Grund einiger Übergangsfiguren folgere ich, daß die direkte Reduktion nur durch eine Verschmelzung von Chromosomen zustande kommt und daß sie nicht prinzipiell von der indirekten verschieden ist“ (S. 7).

Die von ihm als Beweis für die direkte Reduktionsteilung angeführten Tatsachen sind aber nicht ausreichend, diesen Reduktionsmodus einwandfrei zu konstatieren. Erstens sei es bemerkt, daß auch in der normalen Wurzel die Größe der metaphasischen oder finalspirematischen Zellen etwa doppelt so groß ist wie diejenige der benachbarten ruhenden Zellen, und daß das Verhältnis zwischen Chromosomenzahl und Zellgröße im somatischen Gewebe sehr variabel ist.¹⁾ Zweitens dürfen seine Figuren 11, 12 und 14, Taf. I, die er als Beweis dafür anführt, daß bei der direkten Reduktion je zwei Chromosomen an einem Ende verschmelzen, hier nicht geltend gemacht werden, weil jene abgebildeten Chromosomen nicht durch Endenverschmelzung von zwei Chromosomen entstanden sind, sondern einfach die durch die Chloralisierung sichtbar gewordene Einschnürung zeigen. Wir möchten

1) Besonders bei *Allium cepa* ist dies auffällig.

keine weitere fruchtlose Erörterung über die direkte Reduktion anstellen.

Die indirekte Reduktionsteilung ist durch das Vorkommen von atypischen Chromosomen, d. h. Vierergruppen, gekennzeichnet. Wenn das Vorkommen der Vierergruppen in der Reduktionsteilung charakteristisch erschiene und nicht nur auf die meiotische Teilung beschränkt wäre, würde eventuell die Möglichkeit der Reduktion in diesen chloralisierten Wurzelzellen wahrscheinlich. Schöne Vierergruppen wurden von NĚMEC (1904 und 1910); DELLA VALLA (1907)¹⁾ und KEMP (1910) in den chloralisierten Wurzelspitzen von *Pisum sativum* gefunden, aber bei STRASBURGER findet sich leider gar nichts davon. NĚMEC (1904, S. 674) hat in den Wurzelspitzen von *Pisum sativum*, die sich nach der Chloralisierung und dem Auswaschen 5 $\frac{1}{2}$ Stunden in Sägespänen befanden, Vierergruppen gefunden. In bezug auf die Bedeutung dieser Bilder war er damals nicht zu einem definitiven Resultate gekommen. DELLA VALLA (1907)²⁾ hat auch chloralisierte Wurzelspitzen von *Pisum sativum* untersucht und Tetraden gefunden, aber er ist der Ansicht, daß solche Zellen, in denen die Tetraden vorkommen, der Degeneration anheimfallen, und daß jene Tetraden, die von NĚMEC (1904) 5 $\frac{1}{2}$ Stunden nach der Chloralisierung beobachtet wurden, nicht mit der Chromosomenreduktion in Verbindung gebracht werden können; da es noch zu früh ist, das Vorkommen der didiploiden Kerne zu erwarten. Im Jahre 1910 sprach NĚMEC weiter die Ansicht aus, daß die Vierergruppen, die kürzere Zeit nach der Chloralisierung auftreten, nichts Gemeinsames mit der Reduktionsteilung haben, sondern einfach Abnormitäten sind (S. 445).³⁾ Diese beiden Autoren haben darin ganz recht, daß die Quartetraden, die bald nach der Chloralisierung auftreten, nichts mit der Reduktion zu tun haben. Dies ist auch aus meiner einmaligen Chloralisierung von *Pisum*, *Vicia* und *Zea* ganz klar ersichtlich. Diese Quartetraden entstehen durch die direkte Einwirkung der Chloralisierung aus längsgespaltene Chromosomen, die querweise eingeschnürt sind, oder die gewöhnlich schwer sicht-

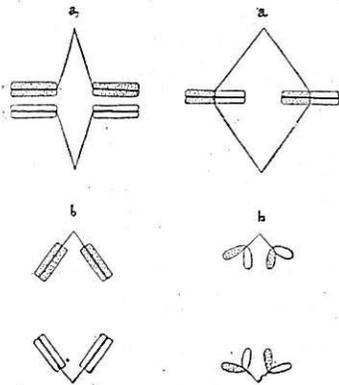
1) und 2) Zit. nach NĚMEC (1910, S. 444).

3) Was für Tetraden, Längs- oder Quartetraden, dabei gemeint sind, ist nicht zu erkennen.

bare Einschnürung in sich versteckt halten. Deshalb ist das Vorkommen dieser Figuren nicht auf die didiploiden Zellen beschränkt, sondern sie treten auch in den diploiden Zellen in normaler Anzahl auf.

Nach NĚMEC (1910) gibt es folgende zwei Arten der indirekten Reduktion: „Die erste Art der indirekten Reduktion, welche in chloralisierten Wurzelspitzen vor sich geht, kann völlig der Parasynapsis an die Seite gestellt werden, denn es werden da von einer Vierergruppe je zwei parallel liegende Stäbchen, die man als ein längsgespaltenes Chromosom deuten kann, zu den Polen gebracht. Die zweite Art, wo scheinbar quer eingeschnürte Chromosomen zum Vorschein kommen, könnte insofern mit der Telosynapsis verglichen werden, als auch bei dieser eine Endverschmelzung je zweier Chromosomen geschieht. Aber dann trennen sich diese Chromosomen und bewegen sich in längsgespaltene Zustand an die Pole, wogegen in den chloralisierten Wurzelspitzen die

Textfig. 9. Textfig. 10.



Textfig. 9 und 10. Schematische Darstellung der NĚMEC'schen zwei Arten der indirekten Reduktionsteilung. Textfig. 9, die erste Art. Textfig. 10, die zweite Art. a, Metaphase. b, Anaphase.

Doppelchromosomen längsgespalten werden, die Längshälften sich trennen und zu den entgegengesetzten Polen wandern. Jedes Tochterchromosom enthält also die Längshälften beider verschmolzenen Chromosomen (S. 443-444).” Die oben zitierten Reduktionsmodi können folgenderweise schematisch dargestellt werden.

Trotz der Behauptung von NĚMEC besitzen wir in seinen Textfiguren 17, 18 und 19, die die einmal chloralisierten Wurzeln von *Pisum* betreffen, keinen direkten Beweis für die erste Art der indirekten Reduktion. Die Figuren, die als Tetraden der ersten Art bezeichnet werden, kommen, wie schon von STRASBURGER (1911) betont, dadurch zustande, daß zwei längsgespaltene Chromosomen zufällig aneinander zu liegen kommen, ohne die Tetradenbildung zu bezwecken. Mit der meta-

phasischen Anordnung der Chromosomen dieser Figuren allein kann man nicht entscheiden, ob die längsgespaltene einwertigen Chromosomen nach den Polen wandern, da kein einziger Fall einer solchen metakinetischen Wanderung der Chromosomen mit Hilfe der Spindelfasern beobachtet worden ist. Weiter kann nicht anerkannt werden, daß die den dreimal chloralisierten Wurzelspitzen von *Vicia Faba* entnommenen Teilungsbilder, die von NĚMEC (1910) in den Textfiguren 29 f und 30 c dargestellt sind, für die Bewegung der längsgespalteten Chromosomen an die Pole einen schönen Beweis bieten. Die Verkürzung der Chromosomen findet hier einfach durch die Nachwirkung der Chloralisierung statt, und diese Anordnung der gespaltenen Chromosomen kommt nicht nur in den chloralisierten, sondern auch in den normalen Zellen nicht selten vor.

Bei der zweiten Art kommen typische Quertetraden vor, und NĚMEC konnte sie in einer Wurzelspitze von *Allium cepa*, die 30 Minuten lang in eine 1.25 % ige Chloralhydratlösung gelegt und hierauf nach 30 stündigem Verweilen in Leitungswasser fixiert wurde, sowie in den dreimal chloralisierten und nach 72 Stunden fixierten Wurzeln von *Pisum sativum* konstatieren. Obwohl die mehrmalige Chloralisierung, die NĚMEC (1910) angestellt hat, von anderen Gesichtspunkten aus verschiedene interessante Abnormalitäten hervorruft, so scheint es mir, daß man vergeblich dadurch die Reduktionsfrage zu entscheiden sucht. Da aber NĚMEC (1910) bei der Erklärung der zweiten Art der indirekten Reduktion sich auf hauptsächlich in höherer Konzentration als 0.75 % behandelte Wurzelspitzen stützt, so habe ich auch die folgenden Versuche angestellt.

Versuch IV.

Zweimalige Chloralisierung.

Pisum sativum.

17. VII. 1917.

Sägespäne 22°C.

Wasser 14°C.

Chloralhydrat 0.75 %.

12 Uhr 35 nachm.—1 Uhr 35 nachm., einstündige Chloralisierung.

1 Uhr 35 nachm.—2 Uhr 35 nachm., einstündiges Auswaschen.

2 Uhr 35 nachm. —, Verweilen in Sägespänen.

18. VII.

Sägespäne 22°C.

Wasser 15°C.

Chloralhydrat 0.75 %.

12 Uhr 35 nachm.—1 Uhr 35 nachm., einstündige Chloralisierung.

1 Uhr 35 nachm.—2 Uhr 35 nachm., einstündiges Auswaschen.

2 Uhr 35 nachm. —, Verweilen in Sägespänen.

19. VII.

Sägespäne 22°C.

Wasser 14°C.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure 1 Uhr 35 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 23 stündigem Verweilen in Sägespänen.

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin.

Versuch V.

Zweimalige Chloralisierung.

Pisum sativum.

20. VIII. 1917.

Sägespäne 23°C.

Wasser 17°C.

Chloralhydrat 0.75 %.

9 Uhr 20 vorm.—10 Uhr 20 vorm., einstündige Chloralisierung.

10 Uhr 20 vorm.—11 Uhr 20 vorm., einstündiges Auswaschen.

11 Uhr 20 vorm. —, Verweilen in Sägespänen.

21. VIII.

Sägespäne 22°C.

Wasser 17°C.

Chloralhydrat 0.75 %.

10 Uhr 20 vorm.—11 Uhr 20 vorm., einstündige Chloralisierung.

11 Uhr 20 vorm.—12 Uhr 20 nachm., einstündiges Auswaschen.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure 4 Uhr 20 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 4 stündigem Verweilen in Sägespänen.

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin.

Versuch VI.

Zweimalige Chloralisierung.

Vicia Faba minor.

21. VIII. 1917.

Sägespäne 22°C.

Wasser 17°C.

Chloralhydrat 0.75 %.

- 9 Uhr 45 vorm.—10 Uhr 45 vorm., einstündige Chloralisierung.
 10 Uhr 45 vorm.—11 Uhr 45 vorm., einstündiges Auswaschen.
 11 Uhr 45 vorm.—, Verweilen in Sägespänen.
 22. VIII.
 Sägespäne 22°C.
 Wasser 15°C.
 Chloralhydrat 0.75 %.
- 10 Uhr vorm.—11 Uhr vorm., einstündige Chloralisierung.
 11 Uhr vorm.—12 Uhr mittags, einstündiges Auswaschen.
 Fixierung mit Chromosmiumessigsäure 3 Uhr nachm., nach einstündigem
 Auswaschen und 3 stündigem Verweilen in Sägespänen.
 Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin.

Versuch VII.

Pisum sativum.

16. VIII. 1917.

Sägespäne 24°

Wasser 17°.

Chloralhydrat 1.5 %.

10 Uhr 15 vorm.—11 Uhr 15 vorm., einstündige Chloralisierung.

11 Uhr 15 vorm.—12 Uhr 15 nachm., einstündiges Auswaschen.

12 Uhr 15 nachm.—, Verweilen in Sägespänen.

17. VIII.

Sägespäne 23°C.

Wasser 17°C.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure 11 Uhr 15 vorm., nach einstündigem
 Auswaschen und 23 stündigem Verweilen in Sägespänen.

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin.

Versuch IV.

Es gibt zahlreiche zweikernige Zellen und unregelmäßig gestaltete hyperchromosomige Kerne. Die diploide sowohl als auch die didiploide und tetradiploide Teilung mit verschiedenen langen Chromosomen werden angetroffen. Die verkürzten Chromosomen gestalten sich in Vierergruppen um, die in den einmal chloralisierten Wurzelspitzen wahrgenommen werden (Fig. 121). Solche Tetraden treten in den meisten Metaphasen der hyperchromosomigen Zellen auf, doch ist ihr Auftreten auch in den diploiden Zellen nicht ausgeschlossen. Der Teilungsprozeß geht meistens mit Hilfe der achromatischen Fasern normal vor sich, und die Längshälften der Vierergruppen, d. h. die verkürzten Tochterchromosomen nehmen

in der Metakinese und Anaphase nebenstehende Diadenform  an (Fig. 123). In einem Fall, wo die achromatischen Fasern nicht sicher nachweisbar waren, wurde festgestellt, daß die Längshälften der Vierergruppen nach Zentren wandern (Fig. 122). Die Diadenfigur kann man auch in der Polansicht der Kernplatte bemerken, worauf die Tetraden angeordnet sind. Bisweilen entwickeln sich die achromatischen Fasern sehr schwach oder gar nicht, deswegen findet keine normale Teilung statt, sondern die eingruppige Rekonstruktion aus den auf einem relativ engen Gebiete unregelmäßig zerstreuten Chromosomen geht so vor sich, wie es in den einmal chloralisierten Wurzelspitzen geschieht. Oft kommt die simultane Teilung der zwei- oder mehrkernigen Zellen vor. Die Form und Größe der Chromosomen ist auch hier verschiedenartig, wie auch die Chromosomenzahl der beiden oder mehrerer Teilungsfiguren nicht immer gleich ist (Fig. 121). In keinem einzigem Falle wird die Reduktionsteilung konstatiert.

Versuche V und VI.

Die Verhältnisse differieren im großen und ganzen nicht in auffallender Weise von denen, welche einige Stunden nach der einmaligen Chloralisierung gefunden werden. Keine normale Mitosis wird wahrgenommen, anstatt dessen werden der von einem hyalinen Hof umschlossene Chromosomenhaufen, unregelmäßig zerstreute verkürzte eingeschnürte Chromosomen (schöne Tetraden bei *Pisum*) usw. angetroffen. Auch in den didiploiden Zellen zerstreuen oder gruppieren sich bisweilen die Tetraden (Fig. 124). Aber diese Gruppierung soll nicht mit der metaphasischen Häufung der verkürzten Chromosomen am Anfang der simultanen Teilung verwechselt werden, beim letzteren Falle ist der Chromosomenhaufen oft von einem hellen Hof umgeben. Die Reduktionsteilung von NĚMEC wird nicht konstatiert.

Versuch VII.

Die Mitosis geschieht immer in normaler Weise mit Hilfe der Spindelfasern, aber die Chromosomen weichen nach Form und Größe sehr von einander ab, d. h. es gibt in einer Wurzel Über-

gänge von normalen Chromosomen zu Vierergruppen (Fig. 126). Fälle diploider sowie didiploider Teilung erscheinen beinahe in gleicher Zahl, in dem letzteren Falle sind die meisten Chromosomen verkürzt und kommen als Vierergruppen zum Vorschein. Oft findet man die simultane Teilung, aber kein Zeichen der Reduktionsteilung. Daß die beiden Äquatorialplatten bei der simultanen Teilung nicht immer gleichviel Chromosomen haben, kann man aus der Fig. 127, a und b ersehen, die zwei Schnitte durch eine Zelle darstellen. In einer Kernplatte beträgt die Chromosomenzahl 23 und in der anderen 2, deshalb machen diese beiden Kernplatten zusammen keine Didiploidie aus. Dies wäre vielleicht dem Zugrundegehen der drei Chromosomen im Cytoplasma zuzuschreiben.

Wie später konstatiert werden kann, dauert die Zeit der Abnormitäten um so länger, je länger die Einwirkung der Chloralisierung dauert, oder je stärker die Intensität ist, mit der sie stattfindet. Dies hat auch für die mehrmalige Chloralisierung Geltung. Da hier die Wurzelspitzen bald nach der Wiederherstellung der normalen Mitosis wieder chloralisiert werden, sind die Verhältnisse der Reaktion einigermaßen ähnlich den Fällen, wo die einmalige Chloralisierung sehr lang dauert. Die Nachwirkung der Chloralisierung dehnt sich ungleichmäßig auf die einzelnen Zellen einer Wurzel aus, sodaß man in einer Wurzel verschiedene Grade der Verkürzung und Einschnürung der Chromosomen bemerken kann. In den meisten didiploiden Zellen oder den simultanen Teilungen ist das Zeichen der Vierergruppen mehr oder weniger stark sichtbar, während in den diploiden Zellen es weniger zahlreich auftritt. Dies deutet darauf, daß die äußeren Faktoren am stärksten während der kinetischen Teilungsprozesse auf die Kernsubstanz einwirken.

Wie kann man die Vierergruppen, die lange nach der Chloralisierung auftreten und nach der Behauptung von NĚMEC etwas mit der Reduktion zu schaffen haben, in der didiploiden Zahl beim Versuch VII mit einmaliger Chloralisierung erklären? Wir können keinen tieferen Unterschied erkennen zwischen den Vierergruppen von *Pisum sativum*, die von NĚMEC (1910) aus dreimal

chloralisierten und nach 72 Stunden fixierten Wurzelspitzen genommen wurden (Fig. 12 und 14, Taf. I), und den von mir gefundenen, die entweder bald nach der Chloralisierung oder dann 24 Stunden später fixiert wurden. Es kann nicht mehr angezweifelt werden, daß die gewöhnlich schwer sichtbare Einschnürung, die sich immer an der Insertionsstelle der Zugfasern befindet, durch die Chloralisierung deutlich sichtbar gemacht wird. Selbst lange nach der Chloralisierung, besonders aber bei mehrmals chloralisierten Wurzeln, treten die Tetraden durch die Nachwirkung in dieser Weise auf.¹⁾ Soweit ich die Literatur kenne, gab es, nur KEMP ausgenommen, bisher keine Autoren, welche die Einschnürung mit den Vierergruppen in den chloralisierten Wurzelspitzen in Verbindung gebracht haben. Diese englische Autorin (1910, S. 780 und 801) hat in den normalen Zellen von *Pisum sativum* einige eingeschnürte Chromosomen beobachtet, und die Vierergruppen, die in den chloralisierten Wurzelspitzen dieser Pflanze gefunden wurden, mit Recht nicht als Reduktionsfiguren aufgefaßt, sondern nur als Figuren, die durch Einwirkung des Chloralhydrates auf diese Chromosomen zufällig hervorgerufen wurden. Aber sie hat sich mit der Untersuchung dieser Erscheinung nicht ausführlicher beschäftigt, und es ist ihr nichts von derjenigen Einschnürung aufgefallen, welche gewöhnlich versteckt bleibt. NĚMEC hat allem Anschein nach nichts von der Einschnürung der Chromosomen erfahren. In den Teilungsfiguren aus einer dekapitierten und nach drei Tagen fixierten Wurzelspitze von *Allium cepa* hat er (1910, Textfig. 103) gering verkürzte längsgespaltene quereingeschnürte Chromosomen gefunden, und dabei bemerkt: „Über die Entstehung dieser Tetraden kann ich nichts angeben, doch scheint mir ihre Erklärung als durch Querteilung entstanden nicht annehmbar zu sein. Kein Fall einer derartigen Querteilung ist bisher sicher bekannt, eine solche wird ja nur hypothetisch für gewisse Reduktionsteilungen angenommen, ich möchte daher auch diesen Fall nicht als eine Querteilung auffassen“ (S. 232). Daß die sogen. indirekten Reduktionsfiguren von *Vicia Faba*, die von NĚMEC (1910) abgebildet sind (Textfig. 29 c, f, 30 a, b, c und

1) Vgl. LONDEGÅRDH (1914a, S. 175 und 177).

d), für den Beweis der Reduktion in den chloralisierten Wurzelspitzen keine Dienste leisten, ist nunmehr klar ersichtlich. Diese Figuren stammen aus einer mit 1%iger Lösung dreimal chloralisierten und nach 24 Stunden fixierten Wurzel von *Vicia Faba*. In einer solchen Wurzel werden sehr oft Zellen mit unregelmäßig zerstreuten verkürzten Chromosomen angetroffen, und es kann kein Zweifel bestehen, daß diese Figuren durch diese direkte Einwirkung der Chloralisierung hervorgerufen worden sind, daß sie aber keine autoregulative Reduktion andeuten. Bei einmaliger Chloralisierung kommen diese Figuren immer in den diploiden Zellen zum Vorschein. Kann man sie nun trotzdem als Reduktionsfiguren auffassen? Beobachtet man in den chloralisierten Wurzeln die Bewegung der verkürzten längsgespaltenen, geminiähnlichen Chromosomen (schöne Vierergruppen bei *Pisum* und *Zea*), so ist diese Erscheinung nur als die zweigruppige Ansammlung der verkürzten metaphasischen Doppelchromosomen aufzufassen.¹⁾ Daher scheint es nicht mehr auffällig, wenn von NĚMEC (1910, S. 64) gesagt wird, daß bei *Vicia Faba* die Äquatorialplatten der indirekten Reduktionsfiguren nicht gefunden werden, und daß die indirekte Reduktionsteilung meistens in den dreimal chloralisierten Wurzeln vor sich geht, weil es sich um die in Verwirrung gebrachten Äquatorialplatten handelt. Die zweipolige Gruppierung, wo die Doppelchromosomen ja fast diploide nach den beiden Polen wandern, ist erst nach zweimaliger Chloralisierung d. h. bei der Chloralisierung der didiploiden Zellen bemerkbar. Aber es scheint mir, daß seine indirekten Reduktionsfiguren nicht unbedingt die Bewegung der Doppelchromosomen nach den Polen zeigen, sondern nur das gestörte Verhältnis der Metaphase. In diesem Falle entwickeln sich kümmerliche achromatische Fasern, mit deren Hilfe die abnorme Metakinese und Anaphase vor sich gehen könnte.

Es sei gestattet, anhangsweise über die Tetraden von *Allium cepa* einige Worte zuzufügen. Daß die Chromosomen dieser

1) NĚMEC (1904) hat diese mehrgruppige Ansammlung beobachtet, aber er hat die weitere Beobachtung auf diesem Gebiete unterlassen.

Pflanze gewöhnlich sich einschnüren, ist eine schon bekannte Tatsache. Die Tetraden, die NĚMEC (1910) in den chloralisierten Wurzeln gefunden hat, sind selbstverständlich nichts anderes als die durch die Chloralisierung modifizierten Chromosomen. Die Vierergruppen im Spiremstadium sind auch in den chloralisierten Wurzelspitzen von *Zea Mays* ersichtlich.

Nun möchte ich die Auffassung vertreten, daß es keine autoregulative Reduktion in den chloralisierten somatischen Zellen gibt.

Daß die didiploiden Zellen aus der meristematischen in die Streckungs- und Dauerzonen übertreten, ist eine ganz zweifellos verbürgte Tatsache, die übereinstimmend von NĚMEC (1904 und 1910), STRASBURGER (1907_b und 1911) und KEMP (1910) als eine der Möglichkeiten der Abnahme der Zahl der hyperchromosomigen Zellen im Meristem zugegeben wird. Doch hat die letzt genannte Autorin das Verschwinden der didiploiden Zellen in der Teilungszone ihrer Zerkleinerung durch multipolare oder andere abnorme Teilungen oder der Fragmentation und Absorption zugeschrieben. STRASBURGER hat als eine der Möglichkeiten dieser Abnahme der Zahl auch die Resorption und das Zugrundegehen der hypochromosomigen Zellen hinzugefügt. Obwohl multipolare oder andere abnorme Teilungen in den chloralisierten Zellen oft angetroffen werden, wäre es aber nicht richtig anzunehmen, daß sie meist in den didiploiden Zellen stattfinden. Tatsächlich sind sie abnorme Erscheinungen, die durch die Chloralisierung bei den diploiden Zellen hervorgerufen werden. Wenn sie in den didiploiden Zellen stattfinden, geschehen sie nur durch die Nachwirkung der Chloralisierung, und nicht so oft, daß dies bei der Herabsetzung der Anzahl der didiploiden Zellen in der Teilungszone eine große Rolle spielen könnte.

Auch die Resorption und das Zugrundegehen scheinen mir für das Verschwinden der didiploiden Zellen in der Teilungszone kein schöner Beweis zu sein, weil solche Figuren nicht so oft in den chloralisierten Zellen angetroffen werden und sie auch in den normalen Zellen vorkommen können.

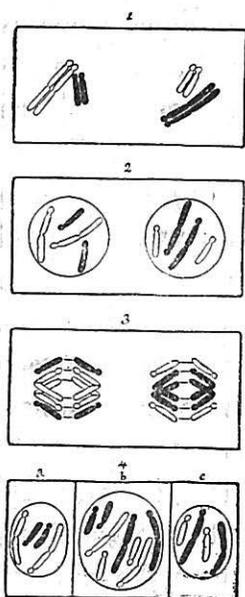
Autoregulation in den chloralisierten Wurzeln findet nicht statt, damit die Zahl der überflüssigen Chromosomen vermindert

oder die fremden Zellen beseitigt werden, sondern sie bezweckt die allmähliche Wiedererlangung des normalen Teilungsmechanismus. Zu den Störungen, die durch die Chloralisierung in der Zellorganisation hervorgerufen werden und nachher zur Norm zurückkehren, gehören nur die Teilungsabnormitäten und die Modifikation der Chromosomen. Die Entstehung des didiploiden, und des hyper- oder hypochromosomigen Kernes und der zwei- oder mehrkernigen Zellen ist nur eine diesen Abnormitäten nachfolgende sekundäre Erscheinung, die weder mit der funktionellen noch der formalen Regulation etwas zu tun hat. Das Auftreten der Reduktionsteilung als auch der anderen abnormen Teilungen in den chloralisierten Zellen zum Zwecke der Autoregulation stände mit der Tatsache im Widerspruch, daß die normalen Teilungsvorgänge wiederhergestellt werden. Die mit der vermehrten Chromosomenzahl versehenen Zellen im Meristem der chloralisierten Wurzelspitzen könnten wohl unter günstigen Umständen¹⁾ in unverminderter Anzahl sich zu teilen fortsetzen, ohne weder Reduktion zu erfahren, noch von den entgegengesetzten diploiden Zellen beseitigt zu werden. Dies ist durch die schon beschriebenen Versuchsergebnisse ganz genau bewiesen.

Als die Hauptursache der Verminderung der Zahl der didiploiden Zellen in der Teilungszone, wenn sie überhaupt stattfindet, möchte ich das Übertreten dieser Zellen in die Streckungs- und Dauerzonen nennen, was ja die Folge der geringen Teilungsfähigkeit oder der herabgesetzten Teilungsgeschwindigkeit ist.

Es ist nun unstreitig richtig, daß die sogen. indirekte Reduktionsteilung in den chloralisierten Zellen ganz ausgeschlossen ist. Es sei aber nicht übersehen, daß in den aus diesen chloralisierten Zellen erzeugten Tochterzellen die Spaltung einiger homologer Chromosomen ohne Zahlenreduktion stattfinden kann (Textfig. 11).

1) „Dominierende Syndiploidie“ wäre einer dieser Umstände. Vgl. STRASBURGER (1911, S. 20-21).



Textfig. 11, (1—4). Schematische Darstellung der Spaltung der homologen Chromosomen ohne Zahlenreduktion, mit besonderer Rücksicht auf die M-Homologen und die am Ende eingeschnürten Homologen bei *Vicia Faba*. 4b, eine syndiploide Zelle. Siehe die Erklärung im Texte.

Bei der zweigruppigen Ansammlung ist es möglich, daß einige homologe Chromosomen, wenn auch nicht alle, so wandern, daß sie sich zu den gegenseitigen Gruppen gesellen (Textfig. 11, (1) und (2)).¹⁾ Nach der simultanen Kernteilung entstehen in der daraus erzeugten zweikernigen Zelle drei Zellen (a, b und c), zwei von denen (a und c) jede einen der beiden homologen Chromosomen erhalten kann (Textfig. 11, (3) und (4)). Diese Teilungsverhältnisse erinnern an diejenigen der meiotischen Teilung der Dikotyledonen; die Textfig. 11 (1) und (3) gleichen den Abbildungen der heterosp. homöotypischen Kernteilungen, obwohl die Zahlenreduktion nicht stattfindet. Als ein Beispiel der meiotischen Teilung der Gonotokonten ohne Zahlenreduktion können wir den unteren Kern der Embryosackanlagen von *Lilium* anführen. Auch in den Zellen der oberirdischen Teile der normal wachsenden Pflanzen wäre es nicht ausgeschlossen, daß eine solche Spaltung der homologen Chromosomen ohne Zahlenreduktion, d. h. Pseudomeiosis, unter abweichenden plasmatischen oder äußeren Bedingungen stattfinden könnte.

f) Bewegung der Chromosomen ohne Hilfe der Zugfasern.

Eine der merkwürdigsten Erscheinungen, die in den vorliegenden Versuchen mit der Chloralisierung beobachtet wurden, ist die Bewegung der Chromosomen bzw. ihrer Längshälften ohne Hilfe der achromatischen Fasern.

WASIELEWSKI (1904, S. 590—591) hat in den chloralisierten Wurzelspitzen von *Vicia Faba* ein derartige Bewegung beobachtet

1) Dieses Verhalten der Chromosomen ist analog demjenigen der Chloroplasten der Sporangonzele von *Anthoceros*. Siehe NĚMEC (1910, S. 373—375).

und darauf hingewiesen, daß die freie Bewegung der Chromosomen nicht unmöglich wäre. Interessant ist in seinem Falle noch, daß die Hälfte der Chromosomen sich nach dem einen, die andere nach dem anderen Ende der Zelle begibt. Seiner Ansicht nach ist diese Erscheinung allenfalls als „Zellpolarität“ zu deuten. NĚMEC (1904, S. 703) hat ähnliche Bewegungen und Gruppierungen der Chromosomen bei der Chloralisierung konstatiert, und auch in meiner Untersuchung sind diese klar ersichtlich. Auf dem zoologischen Gebiete haben POPOFF (1908, S. 560–562) in erkrankten Leberzellen von *Paludina vivipara* und SCHILLER (1909, S. 573) in den mit 2 %iger Ätherlösung behandelten Furchungszellen von *Cyclops viridis* ähnliche Vorgänge der Wanderung und Verteilung der Vierergruppen beobachtet.

Es gibt nun einige Forscher, die aus dieser Erscheinung schließen möchten, daß auch in der normalen Mitosis die achromatischen Fasern für die Bewegung der Chromosomen keine Hauptrollen spielen. Aber die Mechanismen in den beiden Fällen unterscheiden sich in auffallender Weise voneinander. Wenn die Chromosomen in den chloralisierten Zellen ohne Hilfe der achromatischen Fasern sich bewegen, findet die Längsspaltung nicht immer vor der Wanderung statt, oft begäben sich die Doppelchromosomen nach verschiedenen Richtungen, deshalb werden die Tochterchromosomen sehr selten in die gegenseitigen Tochterkernanlagen verteilt.

In den pflanzlichen Zellen wandern verschiedene Körperchen oft nach den Polen der Teilungsfigur, nämlich Chloroplasten, Stärkekörner, extranukleare Nukleolen usw. PFEFFER (1904) hat in bezug auf die Bewegung der zellularen Elemente Folgendes erwähnt: „Noch weniger sind die Faktoren bekannt, durch welche eine bestimmt gerichtete Wanderung des Zellkernes, der Chlorophyllkörper etc. veranlaßt und bewirkt wird. Ebenso ist der Complex von Faktoren nicht aufgeklärt, durch den z. B. Gestaltungen und Bewegungen bei der Kernteilung erzielt werden“ (S. 740). „Bis zu einem gewissen Grade ist ja stets die Lage des Kernes oder der Kerne in der Zelle von mechanischen und physiologischen Wechselbeziehungen zwischen dem Kern und dem

Cytoplasma etc. abhängig. Gleiches gilt z. B. auch für die Chloroplasten.....“ (S. 741).

Die Kenntnis über die Bewegungen im Plasma ist zurzeit noch zu beschränkt, als daß die freie Bewegung der Chromosomen in den chloralisierten Zellen genau erklärt werden könnte. Bei der Chloralisierung wird die Anordnung der Zellelemente in Verwirrung gebracht und die Funktion des Teilungsprozesses gelähmt. Hier werfen die Chromosomen den Zwang des Teilungsmechanismus ab und schweben ebensofrei im Cytoplasma, wie es die Chloroplasten in gewöhnlichen Fällen tun. In mechanischer Hinsicht wäre es nicht unmöglich, die Chromosomen den Chloroplasten gleichzustellen. Die Plastiden können unter Umständen im strömenden Cytoplasma passiv mitgeführt werden oder in anderen Fällen aktive Lokomotion ausführen. Da die Plasmaströmung in den Urmeristemzellen zu fehlen pflegt, so könnten die Chromatophoren, Chromosomen usw. hier in gewöhnlichem Zustande im strömenden Cytoplasma nicht mitgeführt werden. Aber es ist eine schon konstatierte Tatsache, daß die Hervorrufung der Plasmaströmung oft durch verschiedenartige äußere Einwirkungen erfolgen kann. Auch durch Chloralisierung kann vielleicht in Urmeristemzellen der Wurzelspitzen Plasmaströmung hervorgerufen werden. Die bereits geschilderte Bewegung und Gruppierung der freigelassenen Chromosomen wären dann wahrscheinlich dieser Plasmaströmung oder der entsprechenden Oberflächenspannung zwischen ihnen und dem Cytoplasma oder vielleicht dem Zusammenwirken dieser Mechanismen zuzuschreiben. NĚMEC (1910, S. 175) ist der Ansicht, daß die durch eine Verwundung hervorgerufene (traumatische) Plasmaströmung die Chromosomen unregelmäßig im Zellraum verteilt. Auch RITTER (1911, S. 39–40) hat darauf hingewiesen, daß infolge der Verwundung in den benachbarten intakten Zellen eine Plasmabewegung entsteht, und daß der Kern dadurch passiv transportiert wird (Traumatotaxis).

Trotz dieser Bewegungserscheinung der Chromosomen möchten wir die Funktion der Zugfasern nicht unterschätzen. Es wäre jetzt an sich ganz gleichgültig, wie man das Wesen der infolge der Fixierung beobachteten Spindelfasern versteht. Jedenfalls unter-

liegt es aber keinem Zweifel, sie als Zeichen der Tension aufzufassen, wodurch die Tochterchromosomen regelmäßig nach den Polzentren geleitet werden. In der normalen Mitosis werden die Chromosomen durch diese Zügel genau gelenkt, deshalb können die Chromosomen nicht aus der Bahn entinnen. Je schwächer oder abnormer die Spindelfasern sich entwickeln, desto unregelmäßiger geht die Wanderung der Tochterchromosomen vor sich. Es muß betont werden, daß die Spindelfasern für die normale Mitosis immer unentbehrlich sind.¹⁾

g) Wert der abnorm großen und kleinen Kerne, die bei der abnormen Zell- und Kernteilung rekonstruiert worden sind.

Es erhebt sich nun die Frage, welchen Wert die Kerne haben, die aus den oben erwähnten Gruppen der Chromosomen oder aus den auf einem relativ engen Gebiete unregelmäßig zerstreuten Chromosomen rekonstruiert worden sind.

LUNDEGÅRDH (1914a, S. 176, Fig. 16) hat in den chloralisierten Zellen von *Vicia Faba* auch einpolige Mitosis²⁾ gefunden und die Befunde von MARCELLA BOVERI des Vergleichs wegen zitiert. Nach ihr verhalten sich die gespaltenen und einfachen Chromosomen einander gleich und es erscheint wahrscheinlich, daß in der folgenden Prophase die beiden Längshälften der gespaltenen Chromosomen und die nicht gespaltenen einfachen Chromosomen den Ursprung zu je einem gespaltenen Spiremfaden bilden, woraus eine abweichende Chromosomenzahl resultiert. Aber ich kann diese Ansicht nicht teilen. Ihrem auf Fig. 16 dargestellten Bilde nach zu urteilen, deutet das nicht die Rekonstruktion des Kernes an, sondern stellt die schon oft erwähnte Chromosomengruppe dar, die ein hyaliner Hof umgibt. In unseren chloralisierten Zellen sind die Chromosomen, die in solche Rekonstruktion, z. B. in eingruppige Rekonstruktion, geraten sind, immer längsgespalten, und auch hier treten immer soviel Chromosomen aus den auf solche Weise rekonstruierten Kernen auf, als in der vorherigen

1) Vgl. KONOPACKI (1912, S. 162).

2) Er hat die abnorme Teilungsfigur der eingruppigen Kernrekonstruktion als einpolige Mitosis bezeichnet.

Kernrekonstruktion die erhaltenen Längshälften gezählt haben. Wenn in einer Kernplatte der hyperchromosomigen Zelle nicht die didiploide Zahl festgestellt wird, so rührt es von anderen Ursachen her, d. h. aus der Zwei- oder Mehrkernigkeit, dem Zugrundegehen einiger Chromosomen usw. Ein analoges Beispiel ist in der Embryosackanlage von *Lilium* zu finden. Daß der untere Kern in der Embryosackanlage der Lilien mehr Chromosomen ausbildet als der obere, wurde schon von GUIGNARD (1884, 1885 und 1891), SARGANT (1896), MOTTIER (1898) und STRASBURGER (1908_a) bestätigt. Der letzt genannte Autor hat gemeint, daß diese Hyperchromosomigkeit durch Überernährung des unteren Kernes bedingt wird, und daß die Längshälften der in der Anaphase der heterotypischen Teilung längsgespaltenen Chromosomen in der homöotypischen Teilung wieder eine Äquationsteilung erfahren. Obwohl es schwer ist zu entscheiden, ob diese Erscheinung mit derjenigen der oben erwähnten chloralisierten Zellen identisch ist, unterscheiden sich diese beiden von der echten Meiosis dadurch, daß aus dem 2x Chromosomen enthaltenden Kern in der nächsten Teilung 2x Chromosomen ausgebildet werden. Bei den chloralisierten Zellen sind die längsgespaltenen Chromosomen, aus deren Gruppe ein Kern rekonstruiert wird, bereits zweiwertig und es tritt der Kern in den Ruhezustand ein, während in der Interkinese der meiotischen Teilung der Pollenmutterzellen die Chromosomen mehr oder weniger sich erhalten. Darin liegt der Grund, daß in jenem Falle die nicht reduzierte und in diesem die reduzierte Chromosomenzahl auftritt. M. BOVERI (1903, S. 409 und 441) hat im befruchteten Seeigeelei die einpolige Mitosis konstatiert, und sie ist der richtigen Ansicht, daß jede Längshälfte sich wie ein selbständiges Chromosom verhält, und bei der nächsten Teilung so viel Chromosomen aus sich hervorgehen läßt, als vorher Längshälften vorhanden waren. Wenn die Interkinese der Embryosackanlage von *Lilium* mit derjenigen der Pollenmutterzelle dieser Pflanze verglichen wird, so kann man sogleich bemerken, daß die beiden Verhältnisse auseinander gehen. Während bei der letzteren die beiden Tochterkerne fast unmittelbar in die Prophase der nächsten Teilung eintreten, sieht man bei der ersteren einen Ruhezustand.

Gestützt darauf kommen wir zu der Annahme, daß auch die Vermehrungsvorgänge der Chromosomenzahl des unteren Kernes der Embryosackanlage von *Lilium* in gleicher Weise vor sich gehen, wie bei den oben genannten chloralisierten Zellen. Natürlich ist es nötig, hier anzunehmen, daß die oberen Kerne nicht in einen so vollständigen Ruhezustand eintreten, wie die untern, damit sie in der homöotypischen Teilung die Chromosomen in reduzierter Anzahl differenzieren können. Was die Faktoren betrifft, die einen vollständigen Ruhezustand der unteren Kerne hervorrufen, so vermag ich keine Deutung zu geben. Jedenfalls kann ich die hypothetische Ansicht, daß die Chromosomen dabei nur aktiv wiederholte Längsspaltung erfahren können, nicht teilen; denn sie nimmt keine Rücksicht auf die Zustände des Kernes.

Aus wenigen, selbst ein oder zwei Chromosomen kann ein Karyomer oder ein kleiner Kern rekonstruiert werden, wodurch der hypochromosomige Kern entsteht. Aber ein isoliertes Chromosom oder dessen Bruchstück degeneriert in den meisten Fällen zuletzt im Cytoplasma, sodaß ein einzelnes Chromosom kaum einen selbständigen Kern hervorbringen kann (Fig. 120 und 125). Die chromatische Substanz dieses Chromosoms verhält sich anfangs im Cytoplasma wie ein extranuklealer Nukleolus, aber später kann man sie in der Zelle nicht mehr nachweisen.¹⁾

Wenn die hypochromosomigen Kerne, die meistens in der mehrkernigen Zelle vorhanden sind, in Teilung eintreten, werden so viele Chromosomen ausgebildet, als vorher Längshälften vorhanden gewesen sind. In Fig. 127a und b, die zwei Querschnitte durch eine die simultane Teilung erleidene Zelle von *Pisum sativum* darstellen, können wir die oben erwähnten Verhältnisse ersehen.

1) In einigen Präparaten der chloralisierten oder durch andere äußere Faktoren beeinflussten Wurzelspitzen von *Vicia Faba*, *Pisum sativum* und *Zea Mays* habe ich die merkwürdige Tatsache gefunden, daß in allen diploiden Zellen ein einziges kleines chromatisches Körperchen vorkommt, das nach NĚMEC (1910, S. 188) unter dem Einfluß bestimmter äußerer Faktoren ausgefällt und später wieder aufgelöst wird. In den didiploiden Zellen beträgt die Zahl dieser Körperchen zwei oder eins, im letzteren Falle ist aber seine Größe doppelt wie bei den diploiden Zellen. Seine Lage ist unbestimmt, und sein Vorkommen wird auch in der Streckungszone nachgewiesen. Vorläufig bin ich noch nicht imstande, das Wesen und die Bedeutung dieses Körperchens aufzuklären. Nur soviel ist sicher, daß die Körperchen nicht mit den oben erwähnten degenerierenden Chromosomen identisch sind.

Diese zwei Kernplatten kommen aus zwei verschiedenen Kernen ; in Fig. 127a beträgt die Chromosomenzahl 23 und in Fig. 127 b nur 2. Die Chromosomenzahlen machen zusammen nicht Didiploidie aus. Daß dies im Zugrundegehen einiger Chromosomen seinen Grund hat, ist in Fig. 127 b zu bemerken. Es gibt da zwei Rudimente von Chromosomen neben den zwei intakten. In einer anderen simultanen Teilung machen die Chromosomen in den zwei Kernplatten zusammen Didiploidie (28) aus, und in der kleineren Platte werden nur drei Chromosomen wieder ausgebildet (Fig. 121). Diese Figur lehrt uns, daß die kleinen Kerne nur aus drei Chromosomenhälften entstanden sind. Derartiges ist auch in der simultanen Teilung in den chloralisierten Zellen von *Vicia Faba* zu bemerken (Fig. 86 und 87).

In den Zwergzellen sind die Verhältnisse des hypochromosomigen Kernes etwas anders. Wie NĚMEC (1904, S. 717) und STRASBURGER (1907b, S. 496) hervorgehoben haben, findet hier keine weitere Teilung mehr statt. Die in Fig. 88 dargestellten zwei Zellen, die die Abkömmlinge einer Mutterzelle sein sollen, zeigen uns diese Verhältnisse gut; die kleinere Zelle ist natürlich eine hypochromosomige und tritt nicht in Teilung ein, während in der hyperchromosomigen Zelle eine (abnorme) Teilung stattfindet.

h) Frage nach der Amitose.

Lange Zeit ist das Vorkommen, die Bedeutung usw. der Amitose und sogar ihre Beziehung zur Mitose von zahlreichen Autoren untersucht und erörtert worden.

Dieser auch Fragmentation oder indirekte Kernteilung bezeichnete Teilungsmodus kommt oft in den niedersten Organismen, so z. B. in verschiedenen Pilzarten¹⁾ und Protozoen vor. Selbst in höheren Organismen ist sein Vorkommen häufig. Im höheren Pflanzenreiche bieten zur Untersuchung der Amitose die Internodialzellen von *Tradescantia virginica* ein klassisches Material.

1) Siehe GUILLIERMOND (1911-1913, S. 409-412).

STRASBURGER (1882 und 1908_b) ist der Ansicht, daß die Amitose die ursprüngliche Form der Kernteilung sei, aus welcher sich die komplizierte Mitose entwickelt hat. Wenn sie bei den höheren organisierten Pflanzen auftritt, so stellt sie nach ihm einen abgeleiteten Vorgang dar, der sich an Kernen einstellt, die selber aus indirekter Teilung hervorgegangen sind und zwar meist infolge übermäßiger Ernährung.

R. HERTWIG (1898) hat bei den Untersuchungen an *Actinosphaerium Eichornii* eine ununterbrochene Reihe von Zwischenstufen festgestellt und den Schluß gezogen. „Wir sind somit jetzt in der Lage, zwischen den einfachsten Formen der Kerndurchschnürung (direkte Kernteilung) und den komplizierten Vorgängen der Karyokinese alle Übergänge festzustellen und damit den sicheren Nachweis zu führen, daß zwischen direkter und indirekter Kernteilung keine Grenze existiert“ (S. 689).¹⁾

Dagegen besteht BERTHOLD (1886, S. 176) auf der Meinung, daß die Mitose und die Amitose zwei ganz verschiedene, abgegrenzte Prozesse seien.

Die Frage, unter welcher Bedingung die Amitose eintritt, ist bisher in verschiedener Weise beantwortet worden.

Nach ZIEGLER und v. RATH (1891) liegt die Bedingung des Eintretens der Amitose immer innerhalb des Kernes selbst und findet in älteren und dem Untergang entgegengehenden Geweben und bei pathologischen Prozessen statt. FLEMMING (1891)²⁾ und WALDEYER (1888) sind mit ihnen derselben Meinung. Diese Auffassung scheint für die niedersten Organismen, in denen die Amitose stets bemerkt wird, wohl nicht zuzutreffen. STRASBURGER (1882) und WALDEYER (1888) aber betonen, daß die Amitose in den höheren Tieren und Pflanzen als ein sekundärer Prozeß zu betrachten ist, nicht aber als ein überlebender Prozeß der primitiven direkten Teilung bei den niedersten Organismen.³⁾

Andererseits haben einige Forscher, nämlich BALBIANI und

1) Zit. nach KONOPACKI (1912, S. 163).

2) und 3) Zit. nach WILSON (1911), *The cell in development and inheritance* (S. 117).

HENNEGUY (1896),¹⁾ GERASSIMOW (1892), NATHANSOHN (1900) und WASIELEWSKI (1903 und 1904), Versuche ausgeführt, welche die künstliche Hervorrufung des Eintretens der Amitose suchen. Diese Forscher behaupten, durch Verwundung, Temperaturerniedrigung oder Anwendung verdünnter Chemikalien in ihren Untersuchungen positive Erfolge gehabt zu haben.

NATHANSOHN (1900) gelang es, auf Anregung von PFEFFER, in den gesunden Zellen von *Spirogyra* durch Anwendung 0.5%iger Ätherlösung die Amitose experimentell zu erzeugen. Die amitotische Teilung setzt sich so lang fort, als sich die Versuchspflanzen unter abnormen Kulturbedingungen befinden. Wenn die behandelten Spirogyrafäden wieder in normales Wasser zurückgebracht werden, so teilen sie sich wieder nur nach karyokinetischem Modus. Also haben sie selbst durch diese Behandlung ihr Vermögen sich mitotisch zu teilen nicht verloren. Gestützt auf dieses Ergebnis meint er: „Zum mindestens kann man sagen, daß das Vorurteil, welches vielfach den Bemühungen entgegengebracht wurde, die physiologische Gleichwertigkeit von Mitose und Amitose zu beweisen, durchaus unbegründet war“ (S. 75-76). Diese Beobachtung sowie die Auffassung NATHANSOHN'S sind nicht als einwandfrei anzuerkennen, denn VON WISSELINGH (1903) hat in mit Äther behandelten und ferner auch in chloralisierten Zellen von *Spirogyra* in keinem einzigen Falle die Amitose konstatiert.

WASIELEWSKI (1903 und 1904) hat Untersuchungen angestellt, welche die künstliche Hervorrufung der Amitose bei den höheren Pflanzen bezwecken. Es gelang ihm, in der Wurzelspitze von *Vicia Faba* durch Einwirkung von Chloralhydrat merkwürdige Figuren hervorzubringen, die er als amitotische Teilungen der Kerne deutet. Mit NATHANSOHN behauptet er die Möglichkeit des Wiederauftretens der Mitosen in vorher amitotisch geteilten Zellen, und er hat in diesen Zellen keine Degeneration beobachtet.

Bei höheren Pflanzen hat auch SHIBATA (1902, S. 648) in den infizierten Zellen der Wurzelknöllchen von *Podocarpus* derartige Erscheinungen festgestellt.

1) Zit. nach NATHANSOHN (1900, S. 51 und 53).

Die von WASIELEWSKI vertretene Auffassung wurde zuerst von NEMEC (1904) gründlich widerlegt und seitdem hat sich niemand mehr damit abgegeben. Ich bin auch in der Lage, das Eintreten der Amitose in den chloralisierten Wurzelspitzen zu leugnen. Wenn hantelförmige, furchige oder in Stücke zerbrochene Kerne beobachtet werden, so ist man allgemein sofort geneigt, hier die amitotische Kernteilung anzunehmen. Wenn aber die Genesis solcher Kerne genauer verfolgt wird, so kann man beweisen, daß es sich meist nicht um die amitotische Teilung handelt, sondern daß die häufig auftretenden Figuren, welche die Amitose vortäuschen können, modifizierte mitotische Teilungen darstellen. Doch behält die Besprechung der von WASIELEWSKI aufgezählten Typen von Amitosen auch für die allgemeine Auffassung der direkten Kernteilung ihre Geltung.¹⁾ WASIELEWSKI (1903, S. 403) legt auf dem Wege von der einfachsten zur kompliziertesten Kernteilungsform vier Stationen fest: Diatomese, Diaspase, Hemimitose und Mitose. Als Beispiel der Diatomese kann man die direkte Kernteilung bei *Chara* und *Tradescantia* geben, bei der Diaspase wandelt sich der Kern zu einem allgemein als hantelförmig bezeichneten Gebilde um, und bei der Hemimitose werden die Chromosomen ausgebildet, aber der Kern durchschnürt sich ohne Verschwinden der Kernmembran. Es ist aber nicht zu übersehen, daß diese Amitosenformen, die durch Chloralisierung in gesunden Zellen hervorgerufen werden, nicht die Durchschnürungserscheinungen andeuten, sondern als aus den unregelmäßig ausgeführten mitotischen Teilungen rekonstruierte Formen erklärt werden müssen. Der derartig rekonstruierte Kern bleibt nicht selten mit seiner unregelmäßigen Form bis zur Prophase der nächsten Teilungsgeneration erhalten (Fig. 85).

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit gestatten nun eine Beantwortung der Frage nach der Amitose. Als Fälle modifizierter Mitose, die solche Kernformen vortäuschen können, die der Amitose gleichen, möchte ich die folgenden aufzählen:

1) Ich bin noch nicht berechtigt, über die Amitose der niedersten Organismen zu sprechen, deshalb möchte ich mich auf die Amitose der höheren Organismen beschränken.

1. Die Kernverschmelzung in zwei- oder mehrkernigen Zellen, welche durch die von einer Scheidewandbildung unbegleitete mitotische Kernteilung oder durch mehrgruppige Kernrekonstruktion entstanden sind (Fig. 81, 82 und 90).—Daraus entsteht die Diatomesenform.

2. Die Chromosomenbrücke (Fig. 65, 94, 106 und 109).—Daraus entsteht die Diaspasenform.

3. Die unzureichende Wanderung der Tochterchromosomen nach den Polen (Fig. 83).—Daraus entsteht die Diatomesen- oder Diaspasenform.

4. Die eingruppige Kernrekonstruktion aus den auf einem relativ engen Gebiete unregelmäßig zerstreuten Chromosomen (Fig. 56, 57, 62, 65, 75, 85, 96 und 103).—Daraus entsteht die Diatomesen-, Diaspasen- oder Hemimitosenform.¹⁾

Die von HÄCKER (1912, S. 54) und TISCHLER (1916, S. 224) als „Pseudoamitosen“ bezeichneten Bilder gehören zu dieser Kategorie. Wenn die echte amitotische Teilung sowohl in den künstlich behandelten als auch den unbehandelten Zellen auftritt, so ist sie, wenigstens bei höheren Organismen, nur eine nekrotische Fragmentierung,²⁾ bedeutet also nicht die Fortpflanzung des Kernes. Kürzlich hat sich SCHÜRHOFF (1915) mit Recht folgendermaßen darüber geäußert: „Während man früher die Amitose im allgemeinen der mitotischen Kernteilung gleichwertig erachtete und an ihr häufiges Auftreten glaubte, sind die bekannten Fälle immer mehr zusammengeschrumpft, sodaß wir heute nur sehr wenig Beispiele für Amitose zu Verfügung haben“ (S.499).

Es ist anzunehmen, daß den Autoren, welche behaupten, daß die Mitose sich im Gefolge amitotischer Vorgänge findet, nicht die echte Amitose vorgelegen hat, sondern die die Amitose vortäuschende Pseudoamitose. Es scheint mir am wahrscheinlichsten,

1) Das von WASIELEWSKI (1903) als Hemimitose bezeichnete und auf Fig. 5 dargestellte Bild wäre nichts anderes als diese eingruppige Rekonstruktion.

2) Vgl. TISCHLER (1910, S. [101]): „Zum sofortigen Tode führende amitotische Fragmentation usw. (=Fragmentationen schlechtweg).“ Es scheint mir, daß die „Amitose schlechtweg“ nach TISCHLER nicht die echte direkte Teilung, sondern nur die oben erwähnte abnorme Mitose ist.

daß sie die Pseudoamitose irrtümlicherweise als Amitose behandelt haben. Die Pseudoamitosen, insbesondere künstlich hervorgerufene,¹⁾ denen die echte Mitose folgen kann, sind fundamental von der Amitose verschieden; deshalb ist es unrichtig, sie mit der echten Amitose in Verbindung zu bringen. Als Amitose faßt man den Vorgang des Zerreißen des von der Kernmembran umschlossenen Kernleibes auf. Die natürlich oder künstlich hervorgerufenen abnormen Teilungen, die ursprünglich als Mitose begonnene Teilungsprozesse sind, und bei denen die Kernsubstanzen ohne Hilfe der Spindelfasern nach den gegenseitigen Polen wandern, sowie auch die eingruppig rekonstruierten hantelförmigen Kerne, sind nicht als Übergangsformen von der Mitose zur Amitose aufzufassen. Daß die typische Mitose diesen amitosenähnlichen Prozessen folgt, ist offenbar nur eine Fähigkeit der Zelle, die normalen Teilungsprozesse wiederherzustellen. Obwohl ich nicht weiß, welche amitotischen Bilder ZIEGLER, v. RATH, FLEMMING u. a. beobachtet haben, gestützt auf die sie ihre Schlüsse gezogen haben, so möchte ich mit ihnen behaupten, daß die echte Amitose, wenigstens bei höheren Organismen, ein Degenerationsprozeß des Kernes andeutet, und daß die einmal amitotisch geteilten Kerne unfähig sind, sich nachher wieder mitotisch zu teilen.

2. Behandlung mit Benzindämpfen.

Etwa 3 cm lange Keimwurzeln von *Vicia Faba* und *Zea Mays* werden vor der Behandlung mit Benzindämpfen 10 Minuten lang ins Wasser gelegt, dann werden sie unter eine 2.2 l fassende Glasglocke gestellt, die mit Wasser verschlossen wird, und unter welcher sich eine kleine Glasschale mit Benzin befindet, sodaß sich die in der Glocke befindliche Luft mit seinen Dämpfen sättigen kann. Die Wurzelspitzen wurden dabei nicht ins Wasser getaucht. In meinem Versuche konnten die Wurzeln nicht über zwei Stunden unter der Glocke verbleiben, ohne abzusterben. Die verderbten Wurzeln wurden nicht in Betracht gezogen. Nach der Behandlung wurden die Wurzeln etwa 5 Minuten lang der Luft ausgesetzt, und wieder in feuchte Sägespäne verbracht.

1) Vgl. HÄCKER (1900), SCHILLER (1909), WASIELEWSKI (1903 und 1904) und NĚMEC (1904).

Versuch. VIII.

Vicia Faba minor.

11. VIII. 1917.

Sägespäne 25°C.

Wasser 16°C.

Volumen der Glasglocke 2.2 l.

9 Uhr 20 vorm.—11 Uhr 20 vorm., 2 stündige Behandlung mit Benzindämpfen.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

I. 11 Uhr 20 vorm., sofort.

II. 12 Uhr 20 nachm., nach einstündigem Verweilen in Sägespänen.

III. 1 Uhr 20 nachm., „ 2 stündigem „ „ „ .

IV. 2 Uhr 20 nachm., „ 3 stündigem „ „ „ .

V. 3 Uhr 20 nachm., „ 4 stündigem „ „ „ .

VI. 4 Uhr 20 nachm., „ 5 stündigem „ „ „ .

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin.

I. Wurzeln, die sofort nach 2 stündiger Behandlung fixiert wurden. Zahlreiche finalsprematrische Kerne mit verdickten Chromosomen, die bisweilen die sonst latente Einschnürung in sich aufweisen, sind vorhanden. In der Metaphase erscheinen die verkürzten und die sonst latente Einschnürung zeigenden Chromosomen mit oder ohne achromatischen Fasern strahlig um ein Zentrum gelagert (Fig. 129). Wenn die achromatischen Fasern der metaphasischen Figur fehlen, sind die ausgestrahlten Chromosomen von einem hyalinen Hof umgeben (Fig. 128). Weder normale Metakinese noch Anaphase wird beobachtet, an deren Stelle sind die Längshälften im Cytoplasma unregelmäßig zerstreut. Dies stellt natürlich die gestörten Zustände der Metakinese oder Anaphase dar. Oft werden in einer Zelle viele Kerne rekonstruiert, zwischen denen bisweilen die Ausbildung der Scheidewände unterbleibt; werden sie gebildet, so entstehen hyper- und hypochromosomige Zellen.

II. Wurzeln, die nach einstündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Die mit verkürzten Knäueln versehenen finalsprematrischen Kerne erscheinen weniger zahlreich. Die Teilungsvorgänge haben die normalen Zustände wiederhergestellt. In der Metaphase sind die achromatischen Fasern deutlich entwickelt, und die Chromosomen sind zur normalen Form und Größe zurückgekehrt. Metakinese und Anaphase werden nicht so zahlreich

-angetroffen. Daß sämtliche abnorm angeordneten metaphasischen Chromosomen in den Wurzeln der Gruppe I die abnorme Teilung ausgeführt haben, ist unwahrscheinlich, weil die Zahl der mehrkernigen Zellen und der hyper- oder hypochromosomigen Kerne hier nicht derjenigen der früheren abnormen Metaphase entspricht. Die ausgestrahlten Chromosomen mit den achromatischen Fasern haben die normalen Teilungsfähigkeiten wiedererlangt und zwei diploide Tochterzellen in gewöhnlicher Weise erzeugt. Dabei stimmt aber die Teilungsachse nicht immer mit der initialen überein, sondern sie neigt sich bisweilen etwa um 90° . Diese Orientierung kann man auch bei den Telophasen sehen, die jetzt oft angetroffen werden, und wo die Teilungsfiguren entlang der kurzen Achse der Zelle orientiert sind. Durch abnorme Rekonstruktion des Kernes¹⁾ werden zwei- oder mehrkernige Zellen und hyper- oder hypochromosomige Kerne und Zellen ausgebildet.

III. Wurzeln, die nach 2 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Die finalspirematischen Kerne treten immer weniger zahlreich auf. Die Mitosis findet seltener statt. Die abnormen Teilungen und Rekonstruktionen kommen nicht mehr zum Vorschein; im weiteren sind die Verhältnisse gleich denen, die in den Wurzeln der Gruppe II wahrgenommen wurden.

IV, V und VI. Wurzeln, die nach 2-, 3- resp. 4 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Die Teilungsvorgänge gehen ganz normal vor sich, aber die Mitosis findet noch nicht so oft statt. Die ziemlich zahlreichen didiploiden Zellen fangen an sich zu teilen. In den Wurzeln, die nach 3 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden, haben die mitotischen Figuren und Finalspireme die Neigung, an Zahl zuzunehmen.

Versuch IX.

Zea Mays (Stärkemais Rasse, Sapporo Hachigyō).

4. VIII. 1917.

Sägespäne 23°C .

Wasser 17°C .

Volumen der Glasglocke 2.2 l.

1) Siehe Zusammenfassung der Entstehungsvorgänge der Riesenzellen und Riesenkernkerne (1)-(4) (S. 55-56).

12 Uhr 55 nachm.—2 Uhr 25 nachm., 1½ stündige Behandlung mit Benzindämpfen. Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

- I. 2 Uhr 25 nachm., sofort.
- II. 3 Uhr 25 nachm., nach einstündigem Verweilen in Sägespänen.
- III. 4 Uhr 25 nachm., „ 2 stündigem „ „ „ .
- IV. 5 Uhr 25 nachm., „ 3 stündigem „ „ „ .
- V. 6 Uhr 25 nachm., „ 4 stündigem „ „ „ .

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin.

I. Wurzeln, die sofort nach 1½ stündiger Behandlung mit Benzindämpfen fixiert wurden. Die finalspirematischen Knäuel modifizieren sich bisweilen in der nebenstehenden Form , aber sie sind nicht so stark verkürzt und verdickt. Die metaphasischen Chromosomen, die durch die Einwirkung der Benzindämpfe verkürzt sind und die sonst latente Einschnürung zeigen, zerstreuen sich unregelmäßig im Cytoplasma (Fig. 131). Die achromatischen Fasern sind nicht ganz verschwunden; doch weisen sie mit den Tetraden zusammen eine stark gestörte Anordnung auf. Weder die normale Metakinese noch die Anaphase werden angetroffen, und die Tochterchromosomen zerstreuen sich so unregelmäßig im Cytoplasma, wie die metaphasischen Chromosomen. Normale Telophasen werden nur selten beobachtet, aber bisweilen finden abnorme Rekonstruktionen¹⁾ aus zerstreuten Chromosomen statt, und dadurch werden zwei- oder mehrkernige Zellen, hyper- oder hypochromosomige Kerne und Zellen erzeugt.

II. Wurzeln, die nach einstündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Form und Größe der finalspirematischen Knäuel sind gleich denen, die in den Wurzeln der Gruppe I beobachtet wurden. Die Mitosis geschieht meistens normal, aber auch die Chromosomenbrücke, Isolierung einiger Chromosomen, tripolare Teilung usw. sind nicht ausgeschlossen. Die Chromosomen sind von normaler Länge oder gering verkürzt, und weisen keine deutliche Einschnürung auf. Zwei- oder mehrkernige Zellen, hyper- oder hypochromosomige Kerne und Zellen werden wahrgenommen. Wie bei *Vicia Faba* haben die einmal unregelmäßig zerstreuten Chromosomen die normale Teilungsfähigkeit wiedererlangt.

1) Siehe Zusammenfassung der Entstehungsvorgänge der Riesenzellen und Riesenkern (1)—(4) (S. 55-56)

III. *Wurzeln, die nach 2stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden.* Die meisten Kerne bleiben im Ruhezustande. Wenn auch die Teilungsfigur selten beobachtet wird, so ist sie doch immer normal. Zwei- oder mehrkernige Zellen, hyper- oder hypochromosomige Kerne und Zellen kommen vor.

IV und V. *Wurzeln, die nach 2- resp. 3 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden.* Die Mitosis geht ganz normal vor sich, aber in den Wurzeln der Gruppe IV findet sie selten statt. In den Wurzeln der Gruppe V nehmen die Teilungsfiguren an Zahl zu. Zweikernige Zellen werden oft beobachtet.

NĚMEC (1910, S. 261-266) hat auch einen Versuch mit Benzindämpfen angestellt, der die Hervorrufung der Veränderung der Chromosomenform bezweckt. Da aber Intensität und Zeitdauer der Einwirkung in seinen Versuchen sich nicht immer mit den meinigen decken, wäre es unberechtigt, die Resultate miteinander zu vergleichen.

Wie NĚMEC (1910) konstatiert hat, ist es tatsächlich gelungen, die Form der Chromosomen durch Benzindämpfe zu verändern. Es sei aber bemerkt, daß diese modifizierten Chromosomenformen ganz gleich jenen sind, die durch Chloralisierung und andere verschiedene Faktoren hervorgerufen werden. NĚMEC, der mit der Untersuchung der Chloralisierung so eingehend sich beschäftigt hat, konnte leider diese Sachlage nicht erkennen.

Die charakteristische strahlenförmige Anordnung der verkürzten Chromosomen bei *Vicia Faba*, ähnlich wie bei der Chloralisierung (Fig. 129), zeigt den Übergangszustand von abnorm zu normal, und sie tritt besonders durch Behandlung mit Benzindämpfen sehr zahlreich auf.

In einigen Wurzeln von *Vicia Faba*, die sofort nach 1½ stündiger Behandlung unter der mit Wasser verschlossenen Glasglocke von 1.21 fixiert und deren Schnitte daraufhin mit Eisenaunhämatylin-Lichtgrün gefärbt wurden, werden zahlreiche metaphasische Teilungsfiguren in den periblematischen Zellen angetroffen. Die Chromosomen sind gering verkürzt und angeschwollen, und ihre Substanz ist durch die Benzindämpfe an der Peripherie weggefres-

sen. Das Innere der Chromosomen ist mit Hämatoxylin tingierbar, während das Äußere nur mit Lichtgrün gefärbt ist. Besonders bei den M-Chromosomen sind auch die eingeschnürten Teile von achromatischer Natur (Fig. 130). Hier will ich mich darauf beschränken, diese Figur nur als solche zu zeigen, ohne darauf näher einzugehen.

3. Ätherisierung.

Die Vorbehandlung sowie die Ätherisierung der Wurzelspitzen geschieht auf dieselbe Weise wie bei der Behandlung mit Benzindämpfen.

Versuch X.

Vicia Faba minor.

17. VIII. 1917.

Sägespäne 23°C.

Wasser 17.5°C.

Volumen der Glasglocke 2.2 l.

9 Uhr vorm.—10 Uhr 30 vorm., 1½ stündige Ätherisierung.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

- I. 10 Uhr 30 vorm., sofort.
- II. 11 Uhr 30 vorm., nach einstündigem Verweilen in Sägespänen (Die Streckungszonen sind erweicht).
- III. 12 Uhr 30 nachm., nach 2stündigem Verweilen in Sägespänen (Die Streckungszonen sind erweicht).
- IV. 1 Uhr 30 nachm., nach 3stündigem Verweilen in Sägespänen (Die Streckungszonen sind erweicht).
- V. 2 Uhr 30 nachm., nach 4stündigem Verweilen in Sägespänen (Die Streckungszonen sind erweicht).
- VI. 3 Uhr 30 nachm., nach 5stündigem Verweilen in Sägespänen (Die Streckungszonen sind erweicht).

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin.

I. Wurzeln, die sofort nach der Ätherisierung fixiert wurden.

Es finden sich zahlreiche finalspirematische Kerne mit normal oder abnorm verdickten Knäueln, in denen bisweilen die sonst latente Einschnürung sichtbar ist und an denen die kleinen chromatischen Körperchen haften. Einige Fälle ausgenommen, bleibt die metaphasische Teilungsfigur meistens normal erhalten, und die achromatischen Fasern entwickeln sich so gut wie normal.

Die Chromosomen sind unverändert, oder gering verkürzt und zeigen die sonst latente Einschnürung. Aber diese Einschnürung kommt nicht so deutlich zum Vorschein wie bei der Chloralysierung. In der Metakinese und Anaphase geht der Teilungsprozeß nicht ganz normal vor sich, die Wanderung einzelner Chromosomen nach den Polen findet nicht gleichmäßig statt. An die Pole gelangt, spreizen sich die Chromosomen stark auseinander. In der Anaphase erscheinen die Tochterchromosomen ziemlich kurz und dick, und die sonst latente Einschnürung wird oft beobachtet. Die Telophase ist meistens normal, aber das Auftreten der schon wiederholt erwähnten Teilungsanomalien ist nicht ausgeschlossen. In einigen Fällen kommt es nicht zur Ausbildung einer Scheidewand.

II. Wurzeln, die nach einstündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Die meisten finalspirematischen Kerne enthalten abnorm verdickte, bisweilen die sonst latente Einschnürung zeigende Chromosomen. Die Verhältnisse der Metaphase sind fast normal, aber die achromatischen Fasern sind etwas spärlich vorhanden. Die Chromosomen sind verkürzt und zeigen die sonst latente Einschnürung, aber es gibt auch einige Kernplatten, wo die Chromosomen normal sind. Normale und abnorme Metakinese oder Anaphase zusammen kommen in einer Wurzel nebeneinander vor, und die Chromosomen weisen dabei die sonst latente Einschnürung auf. Die Metakinese, sowohl als auch die Anaphase nehmen an Zahl ab. Die Scheidewand wird meistens deutlich ausgebildet. Durch die Teilungsanomalien, die in den Wurzeln der Gruppe I stattgefunden haben, entstehen zwei- oder mehrkernige Zellen und hyperchromosomige Kerne.

III. Wurzeln, die nach 2 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Die mit verdickten Chromosomen versehenen finalspirematischen Kerne und die Metaphase treten weniger zahlreich auf. Die Verhältnisse der Metaphase sind gleich denen, die in den Wurzeln der Gruppe II gefunden wurden. Die Metakinese, Anaphase und Telophase werden sehr selten angetroffen. Die meisten Zellen sind in den Ruhezustand eingetreten. Zwei- oder mehrkernige Zellen und hyperchromosomige Kerne sind sichtbar.

IV, V und VI. Wurzeln, die nach 3-, 4- resp. 5stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Die Verhältnisse sind im großen und ganzen gleich denen, die in den Wurzeln der Gruppe III festgestellt worden sind. Die Teilungsfiguren treten immer weniger zahlreich auf. In den Wurzeln der Gruppe IV sind die Chromosomen stark verkürzt, aber die sonst latenten Einschnürungen treten nicht so auffällig auf. In den Wurzeln der Gruppe V kommt die Metaphase mit derartig verkürzten Chromosomen im Verein mit normalen Chromosomen zum Vorschein. In den Wurzeln der Gruppe VI ist die Länge der metaphasischen Chromosomen ganz normal.

Versuch XI.

Pisum sativum.

8. VIII. 1917.

Sägespäne 27°C.

Wasser 17°C.

Volumen der Glasglocke 2.2 l.

12 Uhr 25 nachm.—1 Uhr 55 nachm., 1½ stündige Ätherisierung.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

- I. 1 Uhr 55 nachm., sofort.
- II. 2 Uhr 25 nachm., nach einstündigem Verweilen in Sägespänen.
- III. 3 Uhr 25 nachm., nach 2 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- IV. 4 Uhr 25 nachm., nach 3 stündigem Verweilen in Sägespänen. (Die Streckungszone einiger langen Wurzeln sind erweicht).
- V. 5 Uhr 25 nachm., nach 4 stündigem Verweilen in Sägespänen. (Die Streckungszone einiger langen Wurzeln sind erweicht).
- VI. 6 Uhr 25 nachm., nach 5 stündigem Verweilen in Sägespänen. (Die Streckungszone einiger langen Wurzeln sind erweicht).
- VII. 9 Uhr vorm. 9. VIII. nach etwa 19 stündigem Verweilen in Sägespänen. (Die Wurzeln sind ganz gesund).

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin.

I. Wurzeln, die sofort nach der Ätherisierung fixiert wurden. Die finalspirematischen Kerne mit den normal verdickten Knäueln finden sich in großer Anzahl. Einige Fälle ausgenommen sieht die Metaphase meistens normal aus, und die Spindelfasern bleiben schön erhalten. Die Chromosomen sind von normaler Form und Größe oder gering verkürzt und weisen die sonst latente Einschnürung mehr oder weniger deutlich auf. Metakinese, Anaphase

und Telophase gehen normal vor sich, aber bisweilen sind Anomalien bemerkbar.

II. Wurzeln, die nach einstündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Die Teilungsfiguren werden sehr selten angetroffen. Wenn sie zum Vorschein kommen, kann man Tetraden¹⁾ beobachten, wie in den chloralisierten Wurzelspitzen von *Pisum*. Die finalsprematischen Kerne mit abnorm verdickten Chromosomen sind zahlreich vorhanden. Dann und wann sind hyperchromosomige Kerne bemerkbar.

III. Wurzeln, die nach 2 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Die finalsprematischen Kerne kommen weniger zahlreich zu Gesicht, dagegen nehmen die Teilungsfiguren an Zahl zu, und sie alle weisen sich als normal auf. In einigen Fällen nehmen die metaphasischen Chromosomen, die auf der Kernplatte regelmäßig angeordnet sind, Tetradenform an. Hyperchromosomige Kerne werden nachgewiesen.

IV, V, VI und VII. Wurzeln, die nach 3-, 4-, 5-, resp. etwa 19 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Die Teilungsprozesse geschehen ganz normal, und die Teilungsfiguren treten immer zahlreicher auf.

4 Behandlung mit Chloroformdämpfen.

Die Vorbehandlung und die Behandlung der Wurzelspitzen mit Chloroformdämpfen geschieht auf dieselbe Weise wie bei der Behandlung mit Benzindämpfen.

Versuch XII.

Vicia Faba minor.

17. VIII. 1917.

Sägespäne 23°C.

Wasser 17.5°C.

Volumen der Glasglocke 2.2 l.

9 Uhr 5 vorm.—10 Uhr 5 vorm., einstündige Behandlung mit Chloroformdämpfen.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

1) SCHILLER (1909, S. 568-574) hat in den Furchungszellen von *Cyclops viridis* bei 1½ stündiger Behandlung mit 2%iger Ätherlösung das Auftreten der Querkerbe der Chromosomen, nämlich prophasische und metaphasische Vierergruppen, festgestellt.

- | | | | | | |
|------|------------------|--|---|---|---|
| I. | 10 Uhr 5 vorm., | sofort. | | | |
| II. | 11 Uhr 5 vorm., | nach einstündigem Verweilen in Sägespänen. | | | |
| III. | 12 Uhr 5 nachm., | „ 2 stündigem | „ | „ | „ |
| IV. | 1 Uhr 5 nachm., | „ 3 stündigem | „ | „ | „ |
| V. | 2 Uhr 5 nachm., | „ 4 stündigem | „ | „ | „ |
| VI. | 3 Uhr 5 nachm., | „ 5 stündigem | „ | „ | „ |

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin.

I. Wurzeln, die sofort nach einstündiger Behandlung fixiert wurden. Die finalspirematischen Kerne enthalten normal verdickte Knäuel, bisweilen aber auch abnorm verdickte. In der Metaphase sind die achromatischen Fasern in Verwirrung gebracht, und die Chromosomen, die gering verkürzt sind und die sonst latente Einschnürung¹⁾ zeigen, erscheinen relativ regelmäßig angeordnet oder dann und wann im Cytoplasma unregelmäßig zerstreut. Wenn die Spindelfasern nur spärlich auftreten, so erscheint an deren Stelle um die Chromosomengruppe herum ein hyaliner Hof.²⁾ Weder normale Metakinese noch Anaphase sind zu konstatieren, anstatt dessen zerstreuen sich die Längshälften der Chromosomen unregelmäßig. Die telophasischen Teilungsvorgänge gehen meistens normal vor sich, und der Phragmoplast und die Scheidewand werden genau ausgebildet.

II. Wurzeln, die nach einstündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Die Verhältnisse der finalspirematischen Kerne sind gleich denen, die in den Wurzeln der Gruppe I festgestellt wurden. Die Spindelfasern sind reichlich vorhanden, auch die Metaphase tritt fast normal auf, aber sie ist weniger häufig anzutreffen. Die normal langen und die gering verkürzten und die sonst latente Einschnürung zeigenden Chromosomen kommen zusammen zum Vorschein. Die Anaphase und Telophase sind normal, aber in der Metakinese werden bisweilen Abnormitäten beobachtet. Die unregelmäßig zerstreuten Chromosomen und

1) SCHILLER (1909, S. 585-589) hat in den mit dünnem Chloroformwasser behandelten Furchungszellen von *Cyclops fuscus* das Auftreten der Querkerbe, nämlich Vierergruppen bemerkt. NĚMEC (1910, S. 185) hat in den mit Chloroformdämpfen behandelten somatischen Zellen von *Vicia Faba* die Verkürzung und Verdickung der Chromosomen konstatiert.

2) Auch NĚMEC (1910, S. 191) hat diese Figur beobachtet.

Spindelfasern, die in den Wurzeln der Gruppe I beobachtet werden konnten, haben die normalen Verhältnisse wieder erlangt, da weder abnormwertige Zellen noch Kerne hier nachgewiesen werden.

III. Wurzeln, die nach 2 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Es gibt zahlreiche finalsprematISChe Kerne mit abnorm verdickten Chromosomen. Die Teilungsfiguren sind normal und werden etwas zahlreicher angetroffen als bei den Wurzeln der Gruppe III. Form und Größe der Chromosomen sind normal oder abnorm.

V und VI. Wurzeln, die nach 4- resp. 5 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Ausgenommen, daß in den Wurzeln der Gruppe V die verkürzten Chromosomen mit der sonst latenten Einschnürung bisweilen zum Vorschein kommen, sehen alle Verhältnisse ganz normal aus.

5. Behandlung mit Salzsäure Kokain (*Cocainum hydrochloricum*).

Versuch XIII.

Pisum sativum.

16. VIII. 1917.

Sägespäne 24°C.

Wasser 17°C.

Cocainum hydrochloricum 0.5 %.

11 Uhr vorm.—11 Uhr 40 vorm., 40 Minuten lange Behandlung mit Salzsäure-Kokain-Lösung.

11 Uhr 40 vorm.—12 Uhr 40 nachm., einstündiges Auswaschen.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

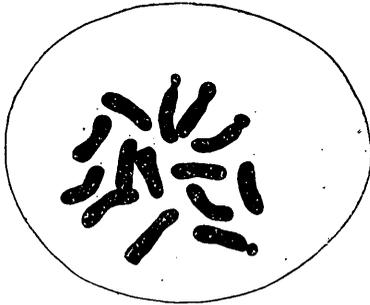
I. 11 Uhr 40 vorm., sofort.

II. 11 Uhr 40 nachm., nach einstündigem Auswaschen und einstündigem Verweilen in Sägespänen (Die Streckungszonen sind erweicht).

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin.

I. Wurzeln, die sofort nach 40 Minuten langer Behandlung fixiert wurden. Die Teilungsvorgänge gehen normal vor sich. Die Knäuel einiger finalsprematISChe Kerne verdicken sich etwas abnorm und erscheinen oft mit kleinen chromatischen Körperchen

behaftet. Die metaphasischen Chromosomen sind gering verkürzt, und die sonst latente Einschnürung ist bisweilen schwach bemerkbar.



Textfig. 12. Aus einer Wurzel von *Pisum sativum*, die nach 40 Minuten langer Behandlung mit 0.5%iger Salzsäure Kokain-Lösung und dann nach einstündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurde (Versuch XIII). Die gering verkürzten Chromosomen mit sonst latenter Einschnürung treten auf. Aber die Tetraden kommen noch nicht zum Vorschein (Ach. 1.8 mm \times Komp. 12).

Die metaphasischen Chromosomen sind kürzer und dicker als diejenigen der Wurzeln der Gruppe I, und die sonst latente Einschnürung tritt oft auf (Textfig. 12). Aber die typischen Tetraden kommen noch nicht zum Vorschein.

II. Wurzeln, die nach einstündigem Auswaschen und einstündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Die meristematische Zone erweist sich cytologisch im großen und ganzen als gesund, wie denn auch die Mitosis normal stattfindet. Die finalspirematischen Knäuel, bisweilen mit kleinen chromatischen Tropfen behaftet, werden allmählich abnormdicker. Die metaphasischen Chromosomen sind kürzer und dicker als diejenigen der Wurzeln der Gruppe I, und die sonst latente Einschnürung tritt oft auf (Textfig. 12). Aber die typischen Tetraden kommen noch nicht zum Vorschein.

6. Behandlung mit Kohlendioxyd (CO₂).

Versuch XIV.

Vicia Faba minor.

21. VIII. 1917.

Sägespäne 22°.

Wasser 17°.

3 Uhr 45 nachm.—4 Uhr 45 nachm., einstündige Behandlung mit Kohlendioxyd.

4 Uhr 45 nachm.—, Verweilen in Sägespänen.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

I. 4 Uhr 45 nachm., sofort.

II. 10 Uhr vorm. 22. VIII., nach etwa 17 stündigem Verweilen in Sägespänen.

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin.

I. Wurzeln, die sofort nach einstündiger Behandlung fixiert wurden. Es kommen zahlreiche mit dicken Knäueln versehene finalspirematische Kerne zum Vorschein. Die metaphasischen Figuren sind in Verwirrung gebracht. Die Spindelfasern sind in

Unordnung geraten, aber noch reichlich vorhanden. Chromosomen von verschiedener Länge werden beobachtet, d. h. sie sind normal lang, gering verkürzt oder stark verkürzt. In allen Fällen weisen sie die sonst latente Einschnürung auf und erscheinen im Cytoplasma unregelmäßig zerstreut (Fig. 132). Metakinese und Anaphase werden sehr selten angetroffen. In der Telophase entwickelt sich der Phragmoplast oder die Scheidewandanlage sehr kümmerlich oder gar nicht, und daraus erfolgt oft die zweikernige Zelle.

II. Wurzeln, die nach etwa 17 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Es gibt zahlreiche zweikernige Zellen, und auch didiploide Kerne sind nicht selten. Die Mitosis geht meistens normal von sich.

7. Behandlung mit warmem Wasser.

Als geeignetes Mittel zur Anwendung hoher Temperaturen, in denen die Keimwurzeln gehalten werden, habe ich warmes Wasser gebraucht.

Versuch XV.

Pisum sativum.

9. VIII. 1917.

Sägespäne 27°C.

Wasser 17°C.

Angewandtes Wasser 40°C.

10 Uhr 30 vorm.—11 Uhr 30 vorm., einstündige Behandlung mit warmem Wasser.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

I. 11 Uhr 30 vorm., sofort.

II. 12 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Verweilen in Sägespänen.

III. 1 Uhr 30 nachm., „ 2 stündigem „ „ „

IV. 2 Uhr 30 nachm., „ 3 stündigem „ „ „

V. 3 Uhr 30 nachm., „ 4 stündigem „ „ „

VI. 4 Uhr 30 nachm., „ 5 stündigem „ „ „

VII. 9 Uhr vorm. 10. VIII. nach 21½ stündigem Verweilen in Sägespänen.

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin.

I. Wurzeln, die sofort nach einstündiger Behandlung fixiert wurden. Die spirematischen Kerne sind wenig ersichtlich, aber es gibt gar keine verdickten Knäuel. Die metaphasischen Chromo-

somen sind entweder zusammengeklumpt oder am Ende miteinander verklebt. Die Spindelfasern sind schwer nachzuweisen, vielleicht sind sie verschwunden. Die Metakinese, Anaphase und Telophase werden nicht angetroffen. Die Teilungsprozesse dieser Stadien müssen anfänglich ohne bemerkenswerte Störung vor sich gegangen sein.¹⁾

II. Wurzeln, die nach einstündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Es gibt keine mit abnorm verdickten Knäueln versehenen finalspirematischen Kerne. Die metaphasischen Chromosomen sind noch zusammengeklumpt oder lösen sich etwas aus dem Haufen aus, wobei sie gering verkürzt erscheinen. Aus den Chromosomenklumpen rekonstruieren sich oft die didiploiden Kerne eingruppig. Weder Metakinese, noch Anaphase und Telophase werden beobachtet.

III, IV, V und VI. Wurzeln, die nach 2-, 3-, 4- resp. 5 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Abnorm verdickte finalspirematische Knäuel werden nicht angetroffen. Die metaphasischen Chromosomen, die zusammengedrängt erscheinen, lösen sich aus dem Haufen aus oder treten unmittelbar in eingruppige Kernrekonstruktion ein. Zahlreiche didiploide Kerne sind bemerkbar. Die Metakinese, Anaphase und Telophase finden noch nicht statt. In den Wurzeln der Gruppe IV werden die Verkürzung und die sonst latente Einschnürung, d. h. die Tetradenform der metaphasischen Chromosomen auffällig, was sich in den Wurzeln der Gruppe VI noch verstärkt.

VII. Wurzeln, die nach 21 $\frac{1}{2}$ stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Die mitotische Teilung geht ganz normal vor sich. Die Chromosomen sind normal lang und zeigen die sonst latente Einschnürung nicht. Zahlreiche didiploide Kerne und bisweilen auch zweikernige Zellen werden beobachtet.

Versuch XVI.

Vicia Faba minor.

17. VIII. 1917.

Sägespäne 23°C.

1) Dies kann in den Wurzeln, die sofort nach 30 Minuten langer Behandlung fixiert wurden, bewiesen werden.

Wasser 17.5°C.

Angewandtes Wasser 36.5°C.

9 Uhr 45 vorm.—2 Uhr 45 nachm., 5 stündige Behandlung mit warmem Wasser.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure, 2 Uhr 45 nachm., sofort.

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin.

Dieser Versuch wurde nach der LUNDEGÄRDH'schen Vorschrift (1914a) ausgeführt, um ganz sichere Vergleiche zu ermöglichen. Die Verkürzung der finalspirematischen Knäuel und die abnorme Metakinese und Anaphase, die LUNDEGÄRDH (1914a) konstatiert hat, werden auch in meinem Falle beobachtet. Die metaphasischen Chromosomen sind gering verkürzt und zeigen die sonst latente Einschnürung, trotzdem ist die Quersegmentation in nebenstehender Form fast nie nachweisbar. Wenn auch die konstante Einschnürung durch die Verwendung hoher Temperatur auffälliger gemacht wird, so ist es doch unrichtig zu sagen, daß die Abänderung der Chromosomenzahl dadurch bewirkt wird.¹⁾

8. g. Funkelun

Zu diesem Zwecke wurde eine 6 cm lange Induktionsrolle gebraucht, die mit 1–5 YAI'schen Trocken-Batterien von je 2 Volt anfänglicher Kraft verbunden wurden. Etwa 3 cm lange Keimwurzeln von *Vicia Faba* und *Pisum sativum*, die vor der Funkelung 10 Minuten lang im Wasser gelegen hatten, kamen zur Verwendung. Die Funktionsweise ist folgende :

1. Fünf bis acht Spitzen der Keimwurzeln wurden auf einer Glasplatte nebeneinander gestellt und zwischen zwei Pole der Induktionsrolle gesetzt. Diese selbst wurde mit fünf neuen Batterien verbunden. In diesem Falle habe ich schwache sogen. bürstenförmige Funken verwendet, die 40 Sekunden bis 3 Minuten andauerten.

2. Die Induktionsrolle wurde mit einer oder zwei Batterien verbunden, und eine Spitze der Keimwurzel auf einer Glasplatte 5 Sekunden lang so stark gefunkelt, als es die Wurzel ohne abzusterben aushalten konnte. Die Funken drangen vom positiven Pol aus durch die Materialien zur negativen Platte.

1) Vgl. LUNDEGÄRDH (1914a, S. 170).

Nach der Behandlung werden die Keimlinge sofort fixiert oder wieder in Sägespäne gesteckt.

Versuch XVII.

Vicia Faba minor.

17. VII. 1917.

Sägespäne 22°C.

Wasser 14°C.

1ste Funkelungsweise, 3 Minuten lange Funkelung, ungefähr um 4 Uhr nachm.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure, sofort nach der Funkelung.

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin.

Versuch XVIII.

Vicia Faba minor.

17. VII. 1917.

Sägespäne 22°C.

Wasser 14°C.

2te Funkelungsweise, ungefähr um 4 Uhr 30 nachm.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure, sofort nach der Funkelung.

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin.

Versuch XIX.

Vicia Faba minor.

10. VII. 1907.

Sägespäne 25.5°C.

Wasser 16.5°C.

1ste Funkelungsweise, 40 Sekunden lange Funkelung, ungefähr um 4 Uhr nachm.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure, 11 Uhr vorm. 11. VII, nach 19 stündigem Verweilen in Sägespänen.

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin.

Versuch XX.

Pisum sativum.

17. VII. 1917.

Sägespäne 23°C.

Wasser 15°C.

1ste Funkelungsweise, 2 Minuten lange Funkelung, ungefähr um 10 Uhr vorm.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

I. Ungefähr um 10 Uhr vorm., sofort.

II. 2 Uhr nachm., nach 4 stündigem Verweilen in Sägespänen.

III. 10 Uhr vorm., 18. VII, nach 24 stündigem Verweilen in Sägespänen.

IV. 2 Uhr nachm. 18. VII, „ 28 stündigem „ „ „

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin.

Versuch XXI.*Pisum sativum.*

3. VIII. 1917.

Sägespäne 23°C.

Wasser 17.5°C.

2te Funkelungsweise, 20 Sekunden lange Funkelung, ungefähr um 11 Uhr vorm.
Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

- I. ungefähr 11 Uhr vorm., sofort.
- II. 12 Uhr 15 nachm., nach etwa einstündigem Verweilen in Sägespänen
(Die Wurzeln sind etwas erweicht).
- III. 1 Uhr 15 nachm., nach etwa 2 stündigem Verweilen in Sägespänen
(Die Wurzeln sind etwas erweicht).
- IV. 2 Uhr 15 nachm., nach etwa 3 stündigem Verweilen in Sägespänen
(gesunder als bei der Gruppe III).
- V. 3 Uhr 15 nachm., nach etwa 4 stündigem Verweilen in Sägespänen
(ganz gesund).
- VI. 4 Uhr 15 nachm., nach etwa 5 stündigem Verweilen in Sägespänen
(ganz gesund).

Versuche XVII, XVIII, XIX und XX.

In den Wurzeln der Versuche XVII und XVIII verkürzen sich die metaphasischen Chromosomen und weisen die sonst latente Einschnürung deutlich auf (Fig. 133). Im Versuch XVIII werden Unordnung in der Äquatorialplatte und spärliche Spindelfasern bemerkt, im Versuch XVII hingegen ist das nicht so sehr der Fall.

In den Wurzeln des Versuches XIX sind bisweilen zweiker-nige Zellen vorhanden, aber die sonst latente Einschnürung ist nicht mehr deutlich zu beobachten.

In den Wurzeln der Gruppe I des Versuches XX sind die metaphasischen Chromosomen direkt durch die Funkelung gering verkürzt und zeigen die sonst latente Einschnürung. Die Kernplatte ist ziemlich auffällig gestört, aber die Spindelfasern sind reichlich vorhanden und fast normal angeordnet. Die zahlreichen Fälle von Metakinese und Anaphase gehen normal vor sich, und die Tochterchromosomen sind auch gering verkürzt, was uns lehrt, daß die Teilungsvorgänge in diesen Phasen durch die schwache Funkelung nicht verhindert werden.

In den Wurzeln der Gruppe II des Versuches XX werden die finalsprematischen Chromosomen oft abnorm verkürzt und verdickt. Die metaphasischen Chromosomen sind auffälliger verkürzt und zeigen deutlicher die sonst latente Einschnürung als diejenigen der Wurzeln der Gruppe I, deshalb erscheinen sie als typische Tetraden. Die mitotische Teilung geschieht ganz normal.

In den Wurzeln der Gruppen III und IV werden die sonst latenten Einschnürungen in den metaphasischen Chromosomen nur spärlich nachgewiesen, obwohl deren Verkürzung nicht so beträchtlich ist. Die anderen Verhältnisse sind normal.

Versuch XXI.

I und II. Wurzeln, die sofort nach der Funkelung resp. nach etwa einstündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Das Cytoplasma vakuolisiert. Die metaphasischen Chromosomen sind entweder



Textfig. 13. Aus einer sofort nach 20 Sekunden langer Funkelung fixierten Wurzel von *Pisum sativum* (Versuch XXI). Die Chromosomen sind verkürzt und verdickt, bisweilen die sonst latente Einschnürung zeigend (Ach. 1.8 mm × Komp. 12).

nur gering oder stark verkürzt und zeigen mehr oder weniger die sonst latente Einschnürung (Textfig. 13). Die Kernplatte ist nicht immer normal eingerichtet und Unordnung unter den Chromosomen findet bisweilen statt. Fast keine Metakinese und Anaphase werden angetroffen, an deren Stelle treten zahlreiche Telophasen auf, die immer normal vor sich gehen.

III. Wurzeln, die nach etwa 2 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Die finalsprematischen Knäuel sind oft abnorm verkürzt und verdickt. Die metaphasischen Chromosomen sind auffällig verkürzt und zeigen die sonst latente Einschnürung; sie weisen die Tetradenform auf. Auch die anaphasischen Chromosomen sind kürzer als gewöhnlich. Die mitotische Teilung geht normal vor sich.

IV, V und VI. Wurzeln, die nach etwa 3-, 4- resp. 5 stündigem Verweilen in Sägespänen fixiert wurden. Die Mitosis findet sehr selten statt. Die Teilungsverhältnisse erscheinen ganz normal und auch in der Form und Größe ist keine Besonderheit zu bemerken.

9. Röntgenbestrahlung.

Zur Verwendung kam ein kleiner Röntgenkolben in Verbindung mit einer 6 cm langen Induktionsrolle, die von 5 Yarschen Trocken-Batterien gespeist wurde. Die Keimwurzeln von *Pisum sativum* wurden in ein angefeuchtetes Tuch eingewickelt und auf eine Platte gelegt, dann wurden sie im Abstand von 10 cm vom Röntgenkolben der Bestrahlung ausgesetzt. Die Zeitdauer der Exposition betrug eine Stunde.

Versuch XXII.

Pisum sativum.

3. VIII. 1917.

Sägespäne 23°C.

Wasser 17.5°C.

Batterien 5.

9 Uhr 30 vorm.—10 Uhr 30 vorm., einstündige Bestrahlung.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

I. 10 Uhr 30 vorm., sofort.

II. 11 Uhr 30 vorm., nach einstündigem Verweilen in Sägespänen.

III. 12 Uhr 30 nachm., „ 2 stündigem „ „ „

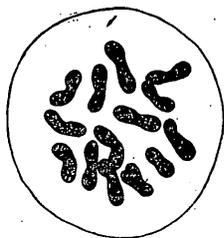
IV. 1 Uhr 30 nachm., „ 3 stündigem „ „ „

V. 2 Uhr 30 nachm., „ 4 stündigem „ „ „

VI. 3 Uhr 30 nachm., „ 5 stündigem „ „ „

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin.

In den Wurzeln der Gruppen I und II sind die metaphasischen Chromosomen von normaler Länge oder gering verkürzt; die sonst latente Einschnürung ist noch nicht sehr deutlich.



Textfig. 14. Aus einer nach einstündiger Röntgenbestrahlung fixierten Wurzel von *Pisum sativum* (Versuch XXII). Die verkürzten und verdickten Chromosomen in der Kernplatte in Polansicht. Die anderen Kernplatten in Seitenansicht weisen schöne Tetraden auf (Ach. 1.8 mm \times Komp. 12).

In den Wurzeln der Gruppen III, IV, V und VI zeigen die metaphasischen Chromosomen zum Teile geringe, zum Teile starke Verkürzung; daher sind die Vierergruppen sichtbar (Textfig. 14). Die final-spirematischen Chromosomen verdicken sich bisweilen abnorm. Die Teilungsvorgänge sind meistens normal.

10. Plasmolyse.**Versuch XXIII.***Vicia Faba minor.*

13. III. 1918, im Gewächshause ausgeführt.

Sägespäne 18°C.

Wasser 12°C.

KNO₃ 6%.10 Uhr 55 vorm.—11 Uhr 10 vorm., 15 Minuten lange Behandlung mit KNO₃-Lösung.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

I. 11 Uhr 10 vorm., sofort.

II. 3 Uhr 10 nachm., nach 4 stündigem Auswaschen.

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin.

I. Wurzeln, die sofort nach 15 Minuten langer Behandlung fixiert wurden. Wie NĚMEC (1910, S. 267) festgestellt hat, färben sich die Nukleolen schwach und bisweilen werden sie aus den Kernen ausgestoßen. Die ruhenden oder prophasischen Kernsubstanzen sind geschrumpft, was an die synaptische Kontraktion erinnert (Fig. 134 und 135). NĚMEC (1910, S. 267–268) meint aber, daß der hyaline Hof, der die zusammengeschrumpften Kernsubstanzen umgibt, wahrscheinlich außerhalb der Kernmembran erscheint, es sich also um eine tatsächliche plasmolytische Zusammenschrumpfung des Kernes handelt. Natürlich ist es schwer zu entscheiden, ob sich die Kerne und ihre Membranen zusammen kontrahieren, oder ob sich die Kernmembran allein zusammenzieht. Die prophasischen Kerne, wo die Knäuel etwas entwickelter sind, zeigen uns, daß meine Ansicht viel wahrscheinlicher ist. In der Fig. 135 ist eine ziemlich starke Membran bemerkbar, und die Knäuel sind an der Peripherie der kontrahierten Substanzen voneinander differenziert, ohne daß sie unmittelbar von einer Membran oder einer derartigen Substanz umschlossen sind. Von Interesse ist, was KUWADA (1911, S. 165) sagt: „It is not impossible that a sudden change of the osmotic equilibrium caused by the metabolic activities is the chief physiological cause of the synaptic contraction.“ In unserem plasmolysierten Zellen findet nicht nur die Kontraktion des Cytoplasmas, sondern auch diejenige der Kernsubstanzen statt. Es liegt mir nahe anzunehmen, daß die

Kernhöhle sich bei der Plasmolyse ebenso verhält wie die Zellhöhle. Ich neige zwar mit KUWADA der Auffassung zu, daß im Verlaufe des Wachstums der Pollenmutterzellen der osmotische Druck im Cytoplasma und im Kerne immer schwankt, und daß zumal in der Synapsis das osmotische Gleichgewicht auffallend verändert wird, um die Kernsubstanzen zusammenzuballen.

In der Metaphase konnte ich die angeschwollenen Chromosomen, die NĚMEC (1910, S. 269) beobachtet hat, nicht konstatieren. Die Chromosomen sind vielmehr dünner geworden, gering verkürzt und schwerer als die normalen Chromosomen (Fig. 136). Die Spindelfasern sind verschwunden; deshalb wären die kinetischen Vorgänge ganz sistiert. Diese metaphasischen Chromosomen und auch die metakinetischen rekonstruieren nun eingruppig didiploide Kerne, infolgedessen entstehen zahlreiche Riesenzellen mit hyperchromosomigen Kernen in den plasmolysierten Wurzeln (Fig. 137). In der Anaphase und Telophase bemerkt man oft viele Chromosomenbrücken zwischen den Tochterkernanlagen, was auch die Entstehung der Didiploidie verursacht. Der Phragmoplast oder die Scheidewand ist sehr schwach entwickelt, oder fehlt ganz. Daraus erfolgen zweikernige Zellen.

II. Wurzeln, die nach 4 stündigem Auswaschen fixiert wurden. Die ruhenden sowie prophasischen Kerne weisen normale Verhältnisse auf. Didiploide und zweikernige Zellen werden oft angetroffen. In einigen finalspirematischen Kernen sind die Knäuel abnorm verdickt. Die Teilungsvorgänge gehen ganz normal vor sich, aber die Chromosomen sind verdickt und verkürzt und zeigen die sonst latente Einschnürung.

Versuch XXIV.

Pisum sativum.

7. VIII. 1917.

Sägespäne 27°C.

Wasser 14.5°C.

KNO₃ 6%.

1 Uhr 35 nachm.—1 Uhr 40 nachm., 5 Minuten lange Behandlung mit KNO₃-Lösung.

1 Uhr 40 nachm.—2 Uhr 40 nachm., einstündiges Auswaschen.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

- I. 1 Uhr 40 nachm., sofort.
- II. 2 Uhr 40 nachm., nach einstündigem Auswaschen.
- III. 3 Uhr 40 nachm., nach einstündigem Auswaschen und einstündigem Verweilen in Sägespänen.
- IV. 4 Uhr 40 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 2 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- V. 5 Uhr 40 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 3 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VI. 6 Uhr 40 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 4 stündigem Verweilen in Sägespänen.

Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin.

In den Wurzeln der Gruppe I sind sämtliche Verhältnisse gleich jenen, die in den Wurzeln der Gruppe I des Versuches XXIII erwähnt worden sind (Fig. 138).

In den Wurzeln der Gruppen II und III liegen normale Teilungsfiguren vor mit gut entwickelten Spindelfasern. Die metaphasischen und anaphasischen Teilungsvorgänge gehen normal oder abnorm vor sich, in den letzteren Fällen tritt die Chromosomenbrücke oder die unzureichende Wanderung der Tochterchromosomen zu den Polen auf. Die eingruppige Rekonstruktion des Kernes wird oft angetroffen und didiploide sowie zweikernige Zellen sind nachweisbar.

In den Wurzeln der Gruppe IV sind die finalspirematischen Chromosomen bisweilen abnorm verdickt. Die metaphasischen Chromosomen sind verkürzt und verdickt und zeigen die sonst latente Einschnürung. Die Teilungsverhältnisse sind normal. Hyperchromosomige Kerne und zweikernige Zellen sind bemerkbar.

In den Wurzeln der Gruppen V und VI sind die metaphasischen Chromosomen gering verkürzt und zeigen die sonst latente Einschnürung, deshalb kann man oft schöne Tetraden beobachten. Die abnorm verdickten finalspirematischen Knäuel kommen zahlreicher zum Vorschein als früher. Die anderen Verhältnisse sind gleich denen, die in den Wurzeln der Gruppe IV festgestellt wurden.

11. *Heterodera*-Gallen und achtmalige Chloralisierung.

Es scheint nicht unwahrscheinlich, daß die Zelle und der Kern, zumal die mitotische Teilung durch Parasiten in derselben

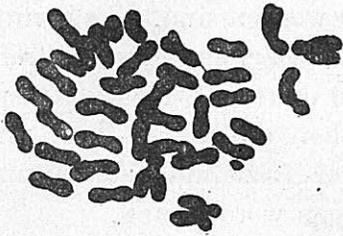
Weise beeinflußt werden wie durch die oben gebrauchten verschiedenen künstlichen Reizmittel. Zu diesem Studium schienen mir die *Heterodera*-Gallen eines der geeignetsten Objekte zu sein, einerseits weil es sehr leicht ist, verschiedene Pflanzenarten mit *Heterodera radicumicola* zu infizieren, und dann auch weil die interessanten cytologischen Tatsachen in diesen Gallen schon von TISCHLER (1901) und NĚMEC (1910) eingehend untersucht worden sind. Es konnte aber nicht meine Aufgabe sein, alle cytologischen Daten betreffs dieser Gallen hier zu beschreiben und zu erörtern; ich wollte nur die spezifischen Erscheinungen hervorheben, die mit der Form und Größe der Chromosomen usw. in direkter Beziehung stehen und von niemandem bisher in Betracht gezogen worden sind.

Im Sommer des Jahres 1916 kamen durch die Freundlichkeit von Herrn Dr. K. NAGAKURA mit *Heterodera radicumicola* infizierte Sellerien (*Aspium Graveolens*) in Tokyo in meine Hände. Die infizierten Wurzeln dieser Sellerien wurden in den Topf gesetzt, in welchem die Wirtspflanzen *Vicia Faba* und *Pisum sativum* kultiviert wurden. Nach Verlauf eines Monats standen mir zahlreiche *Heterodera*-Gallen dieser Wirtspflanzen zur Verfügung, die hierauf mit Chromosmiumessigsäure fixiert wurden. Nach meiner Versetzung nach Sapporo ließen sich dieselben Materialien aus dem hiesigen Gewächshause reichlich erhalten.

Aus den fixierten Objekten wurden Paraffinschnitte hergestellt. Die Färbung geschah mit HEIDENHAIN'S Eisenalaunhämatoxylin.

Wie für die *Heterodera*-Gallen anderer Pflanzen festgestellt worden ist, ist *Heterodera radicumicola* fähig, mehrkernige Riesenzellen im Plerom der Wurzel hervorzurufen. Die schon bei der Chloralisierung erwähnten verschiedenen Arten der abnormen Zell- und Kernteilung wurden auch hier konstatiert, aber die Amitose wird nie angetroffen. Die Mehrkernigkeit kommt vor allem dadurch zu stande, daß die Kernteilung von keiner Scheidewandbildung begleitet ist. In den vorhergehenden Kapiteln wurden die Chromosomenmodifikationen, die von Teilungsanomalien begleitet sind oder bei der Sistierung der mitotischen Mechanik auftreten, oft beobachtet. Diese Beziehung ist, wie ich erwartet

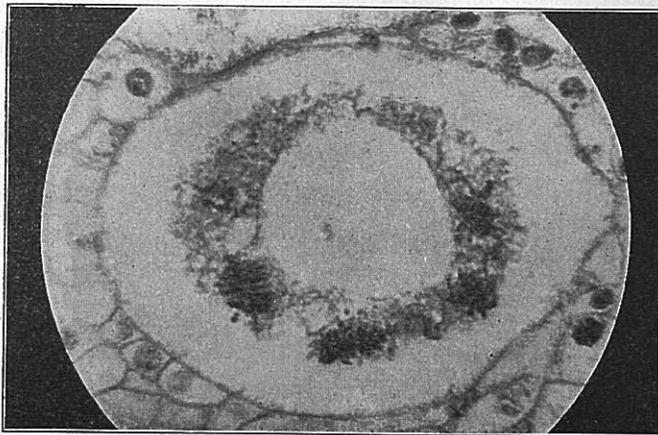
habe, auch hier nachweisbar. In einer zweikernigen Riesenzelle der infizierten Wurzel von *Pisum sativum* ist ein finalsprematischer Kern mit abnorm verkürzten, verdickten Chromosomen, einige unter denen sich als Tetraden ausweisen, vorhanden (Fig. 141).



Textfig. 15. Hyperchromosomige Kernplatte in der Polansicht aus einer *Heterodera*-Galle von *Pisum sativum*. Die Chromosomen nehmen in der Seitenansicht Tetradenform an (Apoch. 1.5 mm \times Komp. 12).

Solche Kerne sind auch in anderen Zellen nachweisbar. Am merkwürdigsten ist, daß in den normalen Äquatorialplatten einiger Zellen die Vierergruppen, die früher wiederholt hervorgehoben worden sind, auftreten. In der Polansicht erscheinen die Chromosomen nur hantelförmig, während in der Seitenansicht schöne Tetraden gesehen werden (Textfig. 15 und Fig. 139). Die Chromosomenzahl beträgt in einer Kernplatte nicht immer 14, da oft Hyperchromosomigkeit festgestellt wird.

In den *Heterodera*-Gallen von *Vicia Faba* werden auch diese Verhältnisse nachgewiesen. Die Chromosomen in den bestimmten Äquatorialplatten verkürzen sich und zeigen die sonst latente Einschnürung. Oft läßt sich hier Hyperchromosomigkeit erkennen



Textfig. 16. Simultane Kernteilung in einer Riesenzelle einer *Heterodera*-Galle von *Vicia Faba* (Mikrophotogr.).

(Fig. 140). Diese hyperchromosomigen Kerne entstehen natürlich durch einige jener Vorgänge, die auf S. 55 (1-10) kurz zusammengefaßt worden sind, im besonderen durch Kernverschmelzung. Nicht selten findet die simultane Mitosis in den Riesenzellen statt, aber die Scheidewandbildung unterbleibt hier (Textfig. 16).

Daß die Zellen der Wirtpflanzen durch die Ausscheidungsprodukte der Parasiten chemisch beeinflußt werden und dadurch ihre merkwürdige Vielkernigkeit annehmen, ist höchst wahrscheinlich. Die Teilungsanomalien und die Vielkernigkeit in den *Heterodera*-Gallen müssen durch andauernde Reizwirkung des *Heterodera*-Sekretes hervorgerufen werden. Wenn wir auch noch nicht imstande sind, von der ätiologischen Übereinstimmung zwischen pflanzlichen Gallen und tierischen Karzinomen zu sprechen, so können einige Ähnlichkeiten zwischen ihnen doch nicht geleugnet werden. Die abnormen Teilungsvorgänge und die Genesis der Riesenzellen, welche bei Karzinomzellen von zahlreichen Autoren konstatiert wurden,¹⁾ sind meistens identisch mit denjenigen, welche in *Heterodera*-Gallen und in den experimentell mit äußeren Reizen behandelten Zellen beobachtet werden. Nun unterliegt es keinem Zweifel, daß die Teilungsanomalien und die Entstehung der Riesenzellen im Karzinomgewebe der hier herrschenden Toxikation zuzuschreiben sind. Die Riesenzellen sowohl vom Karzinom als auch von den *Heterodera*-Gallen sind fähig, soweit immer hyperchromosomig über das normale Maß zu wachsen, bis endlich ihre Kerne in Nekrose geraten.

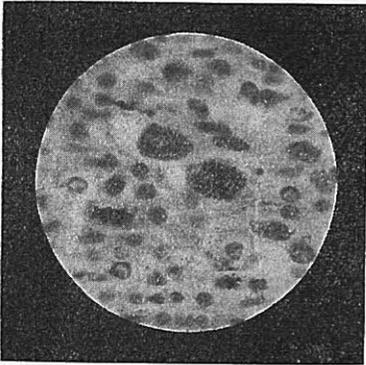
Mehrmalige Chloralisierung, die auch als andauernder Reiz zu betrachten ist, wurde schon von NĚMEC (1910) ausgeführt. Ich habe die Wurzelspitzen von *Vicia Faba* achtmal²⁾ chloralisiert. Nach fünfmaliger Chloralisierung wurde auf der Oberfläche der meristematischen Zone ein Anzeichen gestörter Gesundheit bemerkt. Nach siebenmaliger Chloralisierung waren die charakteristischen äußeren Eigenschaften des Meristems verschwunden

1) HANSEMANN (1892, 1893, 1902 und 1905), DETON (1911) u. a. Vgl. auch O. HERTWIG (1912, S. 234).

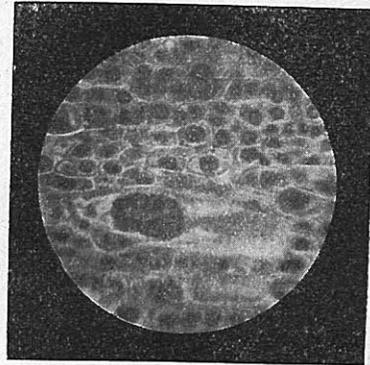
2) Täglich eine Stunde mit 0.75%iger Chloralhydratlösung.

und die Wurzelspitzen sahen wie Dauergewebe aus. In den Wurzelspitzen, welche achtmal chloralisiert wurden, gibt es zahlreiche mehrkernige oder einkernighyperchromosomige Riesenzellen, deren Kerne auch fähig sind, sich karyokinetisch zu teilen (Textfig. 17 und 18).

17.



18.



Textfig. 17 und 18. Riesenzellen und Riesenmitosen in den achtmalig chloralisierten Wurzelspitzen von *Vicia Faba* (Mikrophotogr.).

12. Teilungsanomalien der Zelle und des Kernes als Reaktion des Protoplasmas auf äußere Eingriffe.

Daß die komplizierten Mechanismen, welche bei jeder Zell- und Kernteilung sich betätigen, durch äußere Faktoren in auffälliger Weise beeinflußt werden, geht aus einer Anzahl von Beobachtungen unzweifelhaft hervor.¹⁾

Unter den äußeren Faktoren haben die meisten Autoren bei diesen Experimenten vor allem verschiedene Arten von Narkotika gebraucht. Dies brachte mir den Gedanken nahe, daß die Narkotika eine spezifische Wirkung besitzen, verschiedene Teilungsanomalien hervorzurufen. Trotzdem von H. MEYER, OVERTON und der VERWORNschen Schule verschiedene Hypothesen über die Narkose aufgestellt worden sind, sind wir über die lähmende Wirkung der Narkotika auf das Protoplasma leider noch immer im Dunkeln.

1) Außer den schon genannten Autoren kommen hier noch O. und R. HERTWIG (1887), GALEOTTI (1893), DEMOOR (1894), STOCKBERGER (1911) u. a. hinzu.

CZAPEK (1913) äußert sich: „weil durch diese Stoffe bei Tieren leicht Reflexlosigkeit, die durch geeignete Dosierung kürzere oder längere Zeit hindurch erzielbar ist („Narkose“), hervorgerufen wird. Die parallelen Versuche an Pflanzen (*Mimosa*, *Dionaea u. a.*) zeigen unleugbare Verwandtschaft in dem äußeren Effekt, doch fehlt hier natürlich die für Tiere bezeichnende starke lokalisierte Wirkung auf die Reflexzentren und es entspricht die Wirkung in ihrem Wesen eigentlich nichts anderem als einer gewöhnlichen vorübergehenden Hemmungserscheinung. Dies muß man sich vergegenwärtigen, wenn man von „Narkose bei Pflanzen“ spricht“ (S. 197). Die abnormen Teilungserscheinungen d. h. die Degeneration der Spindelfasern und der Phragmoplasten, die Zusammenballung, die Zerstreuung und die Formenmodifikation der Chromosomen usw., die bei unseren Versuchen konstatiert wurden, scheinen mir tatsächlich durch diese Hemmungs- und Störungswirkungen auf das Protoplasma einer Zelle nicht nur von Narkotika, sondern auch von anderen chemischen und physikalischen extranuklearen Faktoren hervorgerufen zu werden. Es handelt sich hier hauptsächlich um Unvollständigkeit der Teilungsmechanismen. Deshalb scheint es mir erläßlich, hier besonders die spezifische Wirksamkeit der Narkotika, oder die „Lipidlöslichkeitstheorie“ oder die „Erstickungstheorie“ anzunehmen, obwohl Narkotika, besonders Chloralhydrat, ausgezeichnete Faktoren sind, verschiedene komplizierte und zwar leicht reversible Anomalien hervorzubringen. Die in den vorliegenden Versuchen auftretende Variation der Anomalien ist also nicht qualitativ, sondern quantitativ. Mit anderen Worten, es können die Teilungsanomalien, Vielkernigkeit usw. durch irgend eine schädliche, aber untötliche Einwirkung natürlich oder künstlich in mehr oder weniger starkem Maße hervorgebracht werden. In der Natur finden die Teilungsanomalien häufig in verschiedenen Zellen statt, nämlich in solchen, die pathologisch sich verhalten oder keine lange Lebensdauer mehr haben.¹⁾ In diesem Falle sind die unvollständigen Teilungstätigkeiten dem Marasmus des Plasmas, oder

1) z. B. Endosperm, Tapeten usw. Siehe TISCHLER (1900), NĚMEC (1910) und BONNET (1912).

der Schwäche, die durch fremde Stoffe verursacht wurde, zuzuschreiben.

Im Gegensatz zu den meisten durch äußere Reize gehemmten Teilungstätigkeiten wird, soweit die Wirkungsintensität nicht zu groß ist, die Kernrekonstruktion aus den Chromosomen im betreffenden Alter äußerst beschleunigt, damit die Kernsubstanzen möglichst schnell in den Ruhezustand eintreten. Diese Tatsache lehrt uns, daß die Zeit von der Metaphase bis zur Telophase für die Kernsubstanzen die unsicherste Zeit ist. Auch die bei verhältnismäßig jungen Chromosomen Formen- und Größenveränderungen bewirkenden Faktoren werden dabei in den prophasischen sowie in metaphasischen und metakinetischen Kernen nicht gehindert, sodaß endlich merkwürdige ungewöhnliche Formen und Größen zum Vorschein kommen. Wir werden weiter unten darauf zurückkommen.

Es sei bemerkt, daß die schon erwähnten Teilungsabnormitäten in den chloralisierten Wurzeln nicht stets von allen Autoren, die mit der Chloralisierung der Zellen sich beschäftigt haben, beobachtet worden sind. Als ich die Literatur bezüglich dieses Versuches durchlas, gewann ich die Überzeugung, daß diese Sachlage hauptsächlich auf unzureichende Beobachtungen und die geringe Schätzung der Reaktionsstadien zurückzuführen sei.

In der vorliegenden Arbeit habe ich die verschiedenen chemischen und physikalischen Einwirkungen, durch die die Zell- und Kernteilung beeinflußt und die Teilungsabnormitäten hervorgerufen werden können, auch als „Reize“¹⁾ bezeichnet. Es ist die Annahme, daß die in den durch äußere Faktoren hervorgebrachten Veränderungen der Teilungserscheinungen, wie die anderen intrazellulären Reizerscheinungen,²⁾ auf der Reizbarkeit des Protoplasmas beruhen, durchaus nicht unberechtigt. Es braucht auch hier von der Reizexposition bis zum Eintreten der Reaktion eine gewisse Zeit, darauf muß man bei derartigen Versuchen immer aufmerksam

1) Auch O. HERTWIG (1912, S. 231) und CZAPEK (1913, S. 162) haben diesen Ausdruck gebraucht.

2) Traumato- und Chemotaxis des Kernes, Beschleunigung der Plasmaströmung durch chemische Reize usw.

machen. Daher treten die merkwürdigen abnormen Teilungsercheinungen z. B. bei der Chloralisierung (Versuch I) erst nach einstündigem Auswaschen und 3-stündigem Verweilen in Sägespänen (Gruppe V) ein, während in den Wurzeln, die sofort nach der Chloralisierung fixiert wurden (Gruppe I), die Besonderheiten nicht so auffällig sind.

Bei meinen Versuchen verlaufen die Reaktionsstadien der chloralisierten Zellen ziemlich verschieden von denjenigen, die in den Mitteilungen der vorhergehenden Autoren beschrieben sind. In den sofort nach der Chloralisierung fixierten Wurzeln von *Vicia Faba* z. B. kommen bei NĚMEC (1904, S. 648-653) zahlreiche handtelförmige Kerne, zweikernige Zellen usw. vor, während bei meinem Versuche derartige Bilder noch nicht zu beobachten sind. Solche Differenzen der Beobachtungsergebnisse treten auch in den später fixierten Wurzeln auf, was aus den Beschreibungen anderer Autoren ersichtlich ist.

Wie schon erwähnt, habe ich beim Versuche mit *Vicia Faba*, (Versuch I) nur Materialien von derselben Spezies gebraucht und diese nach denselben Methoden chloralisiert, wie es bei den NĚMEC'schen Experimenten (1904) geschah, und dennoch sind die Resultate so verschieden. Selbst bei meinen Objekten kamen bisweilen kleine quantitative Variationen in den Abnormitäten zum Vorschein. Um solche Divergenzen des Reaktionsstadiums, die die richtige Auffassung zu erreichen nicht wenig verhindern, zu beseitigen, ist es nötig, daß außer der bestimmten Konzentration der Lösung¹⁾ und der bestimmten Dauer der Beeinflussung auch die anderen physiologischen Bedingungen und die individuelle Variabilität der gebrauchten Objekte berücksichtigt werden.²⁾

Um zu prüfen, in welchen verschiedenen Graden die Teilungsanomalien je nach der Wirkungsdauer und Intensität der äußeren

1) Es sei darauf hingewiesen, daß Chloralhydrat sehr hygroskopisch ist und daß stets die volle Konzentration gebraucht werden muß.

2) KORIHA (1909, S. 53) hat darauf hingewiesen, daß der individuelle Unterschied der physiologischen Leistungen in einer und derselben Rasse sehr bedeutend ist, und daß man in jedem physiologischen Experimente stets die individuelle Verschiedenheit des Versuchsobjektes berücksichtigen muß.

Faktoren hervorgerufen werden, habe ich folgende zwei Versuche angestellt.

Versuch XXV.

In diesem Versuche dauert die Einwirkung verschieden lang, unter Anwendung derselben Konzentration und bei denselben physiologischen Bedingungen.

Die Spitzen der etwa 3 cm langen Keimwurzeln von *Vicia Faba minor* wurden in großer Anzahl in eine 0.75%ige Chloralhydratlösung gelegt, nach verschiedener Wirkungsdauer herausgenommen, sodann eine Stunde lang im fließenden Leitungswasser von 24°C ausgewaschen und wieder in feuchte Sägespäne gesetzt. Diese behandelten Wurzeln wurden mit Chromosmiumessigsäure fixiert.

Vicia Faba minor.

3. VII. 1916.

Sägespäne 27°C.

Wasser 24°C.

Chloralhydrat 0.75%.

(A)

10-Uhr vorm.—10 Uhr 15 vorm., 15 Minuten lange Chloralisierung.

10 Uhr 15 vorm.—11 Uhr 15 vorm., einstündiges Auswaschen.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

- I. 10 Uhr 15 vorm., sofort.
- II. 11 Uhr 15 vorm., nach einstündigem Auswaschen.
- III. 12 Uhr 15 nachm., nach einstündigem Auswaschen und einstündigem Verweilen in Sägespänen.
- IV. 1 Uhr 15 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 2 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- V. 2 Uhr 15 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 3 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VI. 3 Uhr 15 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 4 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VII. 4 Uhr 15 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 5 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VIII. 5 Uhr 15 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 6 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- IX. 6 Uhr 15 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 7 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- X. 7 Uhr 15 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 8 stündigem Verweilen in Sägespänen.

(B)

10 Uhr vorm.—10. Uhr 30 vorm., $\frac{1}{2}$ stündige Chloralisierung.

10 Uhr 30 vorm.—11 Uhr 30 vorm., einstündiges Auswaschen.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

- I. 10 Uhr 30 vorm., sofort.
- II. 11 Uhr 30 vorm, nach einstündigen Auswaschen.
- III. 12 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und einstündigem Verweilen in Sägespänen.
- IV. 1 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 2 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- V. 2 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 3 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VI. 3 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 4 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VII. 4 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 5 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VIII. 5 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 6 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- IX. 6 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 7 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- X. 7 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 8 stündigem Verweilen in Sägespänen.

(C)

10 Uhr vorm.—10 Uhr 45 vorm., $\frac{3}{4}$ stündige Chloralisierung.

10 Uhr 45 vorm.—11 Uhr 45 vorm., einstündiges Auswaschen.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

- I. 10 Uhr 45 vorm., sofort.
- II. 11 Uhr 45 vorm., nach einstündigem Auswaschen.
- III. 12 Uhr 45 nachm., nach einstündigem Auswaschen und einstündigem Verweilen in Sägespänen.
- IV. 1 Uhr 45 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 2 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- V. 2 Uhr 45 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 3 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VI. 3 Uhr 45 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 4 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VII. 4 Uhr 45 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 5 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VIII. 5 Uhr 45 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 6 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- IX. 6 Uhr 45 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 7 stündigem Verweilen in Sägespänen.

- X. 7 Uhr 45 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 8 stündigem Verweilen in Sägespänen.

(D)

10 Uhr vorm.—11 Uhr vorm., einstündige Chloralisierung.

11 Uhr vorm.—12 Uhr mittags, einstündiges Auswaschen.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

- I. 11 Uhr vorm., sofort.
- II. 12 Uhr mittags, nach einstündigem Auswaschen.
- III. 1 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und einstündigem Verweilen in Sägespänen.
- IV. 2 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 2 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- V. 3 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 3 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VI. 4 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 4 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VII. 5 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 5 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VIII. 6 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 6 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- IX. 7 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 7 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- X. 8 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 8 stündigem Verweilen in Sägespänen.

(E)

10 Uhr vorm.—11 Uhr 30 vorm., 1½ stündige Chloralisierung.

11 Uhr 30 nachm.—12 Uhr 30, nach einstündigem Auswaschen.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

- I. 11 Uhr 30 vorm., sofort.
- II. 12 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen.
- III. 1 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und einstündigem Verweilen in Sägespänen.
- IV. 2 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 2 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- V. 3 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 3 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VI. 4 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 4 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VII. 5 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 5 stündigem Verweilen in Sägespänen.

- VIII. 6 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 6 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- IX. 7 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 7 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- X. 8 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 8 stündigem Verweilen in Sägespänen.

(F)

10 Uhr vorm.—12 Uhr mittags, 2 stündige Chloralisierung.

12 Uhr mittags—1 nachm., einstündiges Auswaschen.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

- I. 12 Uhr mittags, sofort.
- II. 1 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen.
- III. 2 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und einstündigem Verweilen in Sägespänen.
- IV. 3 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 2 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- V. 4 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 3 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- (VI. 5 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 4 stündigem Verweilen in Sägespänen.)¹⁾
- VII. 6 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 5 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VIII. 7 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 6 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- IX. 8 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 7 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- X. 9 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 8 stündigem Verweilen in Sägespänen.

Zum Zwecke dieses Versuches habe ich einige bestimmte Arten der normalen und abnormen Teilungsfiguren ausgewählt, um ihre Anzahl in den bestimmten Stadien festzustellen. Die Längsschnitte der chloralisierten Wurzelspitzen wurden 10 μ dick hergestellt und mit Eisenalaunhämatoxylin-Lichtgrün gefärbt. Die Präparate wurden auf den beweglichen Kreuztisch gelegt. Darauf wurden in jedem Präparate 12 Längsschnitte und zwar jeder zweite Schnitt beobachtet, um die wiederholte Zählung solcher Zellen, die durch das Mikrotommesser durchgeschnitten und auf zwei Nachbarschnitte verteilt sind, zu vermeiden. Sechs Reihen von Feldserien

1) Diese Objekte gingen nach der Fixierung leider verloren.

in einem jeden Schnitt wurden unter Benutzung des ZEISSschen Achromat-Objektivs 1.8 mm und des HUYGENSchen Okulares 4 und durch die Bewegungsmöglichkeit des Kreuztisches vom Kalyptrogen nach der Streckungszone beobachtet. In den folgenden Tabellen stehen die Gesamtzahlen jeder Figur, die von 36 Längsschnitten der auf gleiche Weise behandelten und zu gleicher Zeit fixierten drei Wurzeln durchschnittlich in 12 Schnitten gewonnen wurden.

- ++++ mehr als 150 Figuren.
 ++++ mehr als 100 Figuren.
 +++ mehr als 50 Figuren.
 ++ mehr als 10 Figuren.
 + weniger als 10 Figuren.
 - keine Figur.

TABELLE II.

Finalspirem mit verdickten Knäueln.

	A	B	C	D	E	F
I	++	++	++++	++++	++++	-++++
II	+++	+++	++++	+++++	+++++	+++++
III	+++	++	++++	++++	++++	++++
IV	++	++	++	+++	+++	++++
V	+	+	++	++	++	++
VI	+	+	++	-	++	?
VII	++	+	++	++	+	+
VIII	++	++	++	++	++	++
IX	++	+	+++	++	++	++
X	++	++	+++	+++	+++	+++

TABELLE III.

Normale Metaphase.

	A	B	C	D	E	F
I	+++	+	-	-	-	-
II	-	-	-	-	-	-
III	++	-	-	-	-	-
IV	++	-	-	-	-	-
V	++	-	-	-	-	-
VI	++	-	-	-	-	?
VII	++++	-	-	-	-	-
VIII	++++	++	-	-	-	-
IX	++++	++++	-	-	-	-
X	+++++	+++++	+++	-	-	-

TABELLE IV.

Abnorme Metaphase mit achromatischen Fasern ; die Chromosomen sind normal lang oder gering verkürzt und zeigen die sonst latente Einschnürung.

	A	B	C	D	E	F
I	++	+++	++++	++	-	-
II	+++++	-	-	-	-	-
III	+++	-	-	-	-	-
IV	++	-	-	-	-	-
V	++	+++	-	-	-	-
VI	-	++	-	-	-	?
VII	-	+++	+++	-	-	-
VIII	-	+++++	+++	++	-	-
IX	-	+++	+++++	++	-	-
X	-	++	++++	++++	-	-

TABELLE V.

Sehr abnorme Metaphase und Metakinese ohne achromatische Fasern; die Chromosomen sind gering verkürzt und zeigen die sonst latente Einschnürung.

	A	B	C	D	E	F
I	-	-	-	-	++++	++
II	-	++	+++	+++	+++	-
III	-	+++++	+++++	+++++	+++	-
IV	-	+	-	-	-	-
V	-	+	+	+	-	-
VI	-	+	+	+	-	?
VII	-	++	-	-	-	-
VIII	-	-	-	-	-	-
IX	-	-	-	-	-	-
X	-	-	-	-	-	-

TABELLE VI.

Sehr abnorme Metaphase und Metakinese mit schwach entwickelten achromatischen Fasern; die Chromosomen sind stark oder sehr stark verkürzt und zeigen die sonst latente Einschnürung.

	A	B	C	D	E	F
I	-	-	-	-	-	-
II	-	-	-	-	-	-
III	-	-	-	-	-	-
IV	-	++	-	-	-	-
V	-	+	-	-	-	-
VI	-	-	-	-	-	?
VII	-	-	+	-	-	-
VIII	-	-	+	+++	+++	-
IX	-	-	-	++++	+++	-
X	-	-	-	++++	++++	+++++

TABELLE VII.

Sehr abnorme Metaphase und Metakinese ohne achromatische Fasern ; die Chromosomen sind stark oder sehr stark verkürzt und zeigen die sonst latente Einschnürung.

	A	B	C	D	E	F
I	-	-	-	-	-	-
II	-	+	++	+++	++	++
III	-	++	+++	+++	+++	++
IV	-	+++++	+++++	++++	++++	++++
V	-	+++	+++	++++	+++	+++
VI	-	-	+++	+++	+++	?
VII	-	-	++	+++	++	++
VIII	-	-	++	++	++	++
IX	-	-	-	-	+	++
X	-	-	-	-	-	++

TABELLE VIII.

Normale Metakinese und Anaphase.

	A	B	C	D	E	F
I	++	++	+++	-	-	-
II	+	-	-	-	-	-
III	+	-	-	-	-	-
IV	++	++	-	-	-	-
V	++	++	-	-	-	-
VI	++	++	+	-	-	?
VII	++	++	++	-	-	-
VIII	+++	+++	++	-	-	-
IX	+++	+++	+++	-	-	-
X	+++	++	++	-	-	-

TABELLE IX.

Abnorme Metakinese und Anaphase mit achromatischer Fasern.

	A	B	C	D	E	F
I	+	++	+++	+	+	-
II	+	-	-	-	-	-
III	+++	-	-	-	-	-
IV	++	++	-	-	-	-
V	++	++	-	-	-	-
VI	++	++	+	-	-	?
VII	++	++	++	-	-	-
VIII	+	+++	++	++	++	-
IX	+	+++	+++	+++	++	-
X	+	++	++	+++	+++	++

TABELLE X.

Normale Telophase.

	A	B	C	D	E	F
I	+++	+++	+++	+	-	-
II	++	+	-	-	-	-
III	++	-	-	-	-	-
IV	++	++	-	-	-	-
V	++	++	-	-	-	-
VI	++	++	+	-	-	?
VII	++	++	++	-	-	-
VIII	+++	+++	++	+	+	-
IX	+++	++++	++++	++	++	-
X	+++	++++	+++	+++	++	++

TABELLE XI.

Abnorme Telophase.

	A	B	C	D	E	F
I	-	+	++	+++	+++	++
II	+	+	++	++	+	+
III	++	-	+	-	-	-
IV	++	++	-	-	-	-
V	+	++	-	-	-	-
VI	+	++	-	-	-	?
VII	-	+	++	-	-	-
VIII	-	-	+	++	+	-
IX	-	-	+	++	++	-
X	-	-	-	++	++	++

TABELLE XII.

Ein- oder mehrgruppige Rekonstruktion.

	A	B	C	D	E	F
I	-	-	+	++	++	++
II	++	+++	+++	+++	++++	++++
III	+	++	+++	++	++++	+++
IV	-	+++	++	++	+++	++
V	-	++++	+++++	++++	++	++
VI	-	+++	+++	+++++	+++++	?
VII	-	+	++	+++	+++	++
VIII	-	-	+	+++	++	++
IX	-	-	-	++	++	++
X	-	-	-	++	++	++

TABELLE XIII.

Zwei- oder mehrkernige und hyper- oder hypochromosomige Zellen.

	A	B	C	D	E	F
I	—	—	—	—	—	+
II	++	++	++	++	++	++
III	++	++	+++	+++	+++	+++
IV	++	+++	+++	+++	++++	+++
V	++	+++	+++	+++	+++	+++
VI	++	+++++	++++	+++	+++++	?
VII	++	+++	+++	+++++	+++	+++
VIII	++	+++	+++	+++++	++++	+++
IX	++	++++	++++	+++	+++	+++
X	++	+++	++++	+++++	+++	+++

Versuch XXVI.

In diesem Versuche wurden unter denselben physiologischen Bedingungen und gleichlanger Einwirkungszeit aber verschiedener Konzentration des Chloralhydrates eine große Anzahl von Wurzelspitzen von *Vicia Faba minor* chloralisiert. Nach einstündiger Einwirkung wurden sie eine Stunde lang in fließendem Leitungswasser von 25°C ausgewaschen und wieder in feuchte Sägespäne gesetzt. Diese behandelten Wurzeln wurden mit Chromosmiumessigsäure fixiert. Die Färbung der Schnitte geschah mit Eisenalaunhämatoxylin-Lichtgrün.

Vicia Faba minor

1. VIII. 1916.

Sägespäne 26°C (9 Uhr vorm.—2 Uhr nachm.) und 27°C (2 Uhr nachm.—7 Uhr nachm.).

Wasser 25°C.

Einstündige Chloralisierung.

(A)

Chloralhydrat 0.025%.¹⁾

(B)

Chloralhydrat 0.05%.²⁾

(C)

Chloralhydrat 0.2%.

9 Uhr vorm.—10 Uhr vorm., einstündige Chloralisierung.

10 Uhr vorm.—11 Uhr vorm., einstündiges Auswaschen.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

- I. 10 Uhr vorm., sofort.
- II. 11 Uhr vorm., nach einstündigem Auswaschen.
- III. 12 Uhr mittags, nach einstündigem Auswaschen und einstündigem Verweilen in Sägespänen.
- IV. 1 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 2 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- V. 2 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 3 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VI. 3 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 4 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VII. 4 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 5 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VIII. 5 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 6 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- IX. 6 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 7 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- X. 7 Uhr nachm., nach einstündigem Auswaschen und 8 stündigem Verweilen in Sägespänen.

(D)

Chloralhydrat 0.5%.

9 Uhr 30 vorm.—10 Uhr 30 vorm., einstündige Chloralisierung.

10 Uhr 30 vorm.—11 Uhr 30 vorm., einstündiges Auswaschen.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

- I. 10 Uhr 30 vorm., sofort.
- II. 11 Uhr 30 vorm., nach einstündigem Auswaschen.

1) und 2) Da in den Wurzeln der Gruppen (A) und (B) in keinem Reaktionsstadium bemerkenswerte Abnormitäten beobachtet wurden, habe ich sie von diesem Versuche ausgeschlossen.

- III. 12 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und einstündigem Verweilen in Sägespänen.
- IV. 1 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 2 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- V. 2 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 3 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- (VI. 3 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 4 stündigem Verweilen in Sägespänen)¹⁾.
- VII. 4 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 5 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VIII. 5 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 6 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- IX. 6 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 7 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- X. 7 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 8 stündigem Verweilen in Sägespänen.

(E)

Chloralhydrat 0.75%.

9 Uhr 30 vorm.—10 Uhr 30 vorm., einstündige Chloralisierung.

10 Uhr 30 vorm.—11 Uhr 30 vorm., einstündiges Auswaschen.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

- I. 10 Uhr 30 vorm., sofort.
- II. 11 Uhr 30 vorm., nach einstündigem Auswaschen.
- III. 12 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und einstündigem Verweilen in Sägespänen.
- IV. 1 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 2 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- V. 2 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 3 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VI. 3 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 4 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VII. 4 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 5 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VIII. 5 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 6 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- IX. 6 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 7 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- X. 7 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 8 stündigem Verweilen in Sägespänen.

1) Diese Objekte gingen nach der Fixierung leider verloren.

(F)

Chloralhydrat 1%.

9 Uhr 30 vorm.—10 Uhr 30 vorm., einstündige Chloralisierung.

10 Uhr 30 vorm.—11 Uhr 30 vorm., einstündiges Auswaschen.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

- I. 10 Uhr 30 vorm., sofort
- II. 11 Uhr 30 vorm., nach einstündigem Auswaschen.
- III. 12 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und einstündigem Verweilen in Sägespänen.
- IV. 1 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 2 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- V. 2 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 3 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VI. 3 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 4 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VII. 4 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 5 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- VIII. 5 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 6 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- IX. 6 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 7 stündigem Verweilen in Sägespänen.
- X. 7 Uhr 30 nachm., nach einstündigem Auswaschen und 8 stündigem Verweilen in Sägespänen.

Die Methode zur Zählung der Figuren war ganz gleich derjenigen, die im Versuche XXV erwähnt wurde.

TABELLE XIV.

Finalspirem mit verdickten Knäueln.

	C	D	E	F
I	+++	++++	+++	+++
II	++	++++	+++++	+++++
III	+++	+++	+++++	+++++
IV	++	++	+++	+++
V	+++	—	+++	+++
VI	+++	?	++	++
VII	++	—	++	++
VIII	+++	+	++	++
IX	+++	+	++	++
X	+++	++	+++	++

TABELLE XV.

Normale Metaphase.

	C	D	E	F
I	++	-	-	-
II	++	-	-	-
III	+++	-	-	-
IV	+++	-	-	-
V	+++	-	+	-
VI	+++	?	-	-
VII	++++	-	-	-
VIII	++++	-	-	-
IX	+++++	++	-	-
X	+++++	+++	-	-

TABELLE XVI.

Abnorme Metaphase mit achromatischen Fasern ; die Chromosomen sind normal lang oder gering verkürzt und zeigen die sonst latente Einschnürung.

	C	D	E	F
I	++	++	++	++
II	+++++	-	-	-
III	++	-	-	-
IV	+	-	-	-
V	-	-	-	-
VI	-	?	-	-
VII	-	+	-	-
VIII	-	+++	+	-
IX	-	++	+++	-
X	-	+++	++++	++

TABELLE XVII.

Sehr abnorme Metaphase und Metakinese ohne achromatische Fasern; die Chromosomen sind gering verkürzt und zeigen die sonst latente Einschnürung.

	C	D	E	F
I	—	++++	++++	++
II	—	+++++	+++	+++
III	—	—	+++	++
IV	—	—	—	++
V	—	—	—	—
VI	—	?	—	—
VII	—	—	—	—
VIII	—	—	—	—
IX	—	—	—	—
X	—	—	—	—

TABELLE XVIII.

Sehr abnorme Metaphase und Metakinese mit schwach entwickelten achromatischen Fasern; die Chromosomen sind stark oder sehr stark verkürzt und zeigen die sonst latente Einschnürung.

	C	D	E	F
I	—	—	—	—
II	—	—	—	—
III	—	—	—	—
IV	—	—	—	—
V	—	—	—	—
VI	—	?	—	—
VII	—	++	—	—
VIII	—	+++	+++	—
IX	—	—	++++	+
X	—	—	++++	+++

TABELLE XIX.

Sehr abnorme Metaphase und Metakinese ohne achromatische Fasern ; die Chromosomen sind stark oder sehr stark verkürzt und zeigen die sonst latente Einschnürung.

	C	D	E	F
I	—	—	—	—
II	—	+++++	+++	++
III	—	+++++	+++++	+++
IV	—	+++	+++++	+++++
V	—	+++	+++++	+++++
VI	—	?	+++	+++++
VII	—	++	+++	+++
VIII	—	—	++	+++
IX	—	—	—	+++
X	—	—	—	++

TABELLE XX.

Normale Metakinese und Anaphase.

	C	D	E	F
I	++	—	—	—
II	++	—	—	—
III	+++	—	—	—
IV	++	—	—	—
V	++	—	—	—
VI	++	?	—	—
VII	++	—	—	—
VIII	+++	+	—	—
IX	+++++	++	—	—
X	+++++	++	—	—

TABELLE XXI.

Abnorme Metakinese und Anaphase mit achromatischen Fasern.

	C	D	E	F
I	+	++	+	++
II	++	-	-	-
III	++	-	-	-
IV	+	-	-	-
V	-	-	-	-
VI	-	?	-	-
VII	-	++	-	-
VIII	-	+++	++	-
IX	-	++	+++	-
X	-	+++	+++	+++

TABELLE XXII.

Normale Telophase.

	C	D	E	F
I	+++	++	++	++
II	+	-	-	-
III	++++	-	-	-
IV	+++	-	-	-
V	++	-	-	-
VI	++	?	-	-
VII	+++	-	-	-
VIII	+++	++	+	-
IX	+++	+++	++	-
X	++++	+	+++	++

TABELLE XXIII.

Abnorme Telophase.

	C	D	E	F
I	+	++	+++	+++
II	-	+	++	++
III	-	-	-	-
IV	-	-	-	-
V	-	-	-	-
VI	-	?	-	-
VII	-	-	-	-
VIII	-	+	++	-
XI	-	+	++	-
X	-	+	++	++

TABELLE XXIV.

Ein-oder mehrgruppige Rekonstruktion.

	C	D	E	F
I	-	-	+	+
II	-	++	++++	+
III	-	++	+++	++
IV	-	++++	++	+
V	-	++++	+++++	+++++
VI	-	?	++++	++++
VII	-	++	+++	++
VIII	-	+	+++	++
IX	-	-	+	++
X	-	-	+	++

TABELLE XXV.

Zwei-oder mehrkernige und hyper-oder hypochromosomige Zellen.

	C	D	E	F
I	-	-	-	-
II	-	++	++	-
III	+	++	++	+++
IV	-	++	+++	+++
V	-	++	++++	+++
VI	-	?	++++	+++
VII	-	++	++++	++++
VIII	-	++	++++	+++
IX	-	++	+++	+++
X	-	+++	+++	+++

Aus den Tabellen XIV und besonders II kann man ersehen, daß die finalspirematischen Kerne, die die abnorm oder normal verdickten Knäuel enthalten, einige Stunden nach der Chloralisierung an Zahl ein Maximum, darauf ein Minimum besitzen, und dann bei der Wiederherstellung des Teilungsmechanismus allmählich wieder normal zunehmen. Die Anzahl der finalspirematischen Kerne mit abnorm verdickten Knäueln ist um so größer und erreicht um so früher ihren Maximalpunkt, je länger die Wirkung dauert oder je stärker die Intensität ist. Bald nach der Chloralisierung wird der Auflösungsprozess der Kernmembran gehemmt oder verzögert. Die schon ins Spiremstadium eingetretenen Knäuel fahren fort sich zu verdicken, was oft über das normale Maß hinaus geschieht, damit die fertigen Chromosomen von ihnen ausgebildet werden, während die ruhenden Kerne gezwungen sind, ihren jeweiligen Zustand beizubehalten. Nach einigen Stunden fällt die äußere Beeinflussung weg, und erst dann verschwindet die Kernmembran. In diesen Verhältnissen fangen jene finalspirematischen Kerne, die die Nachfolger verloren haben, an, an Zahl abzunehmen, bis ihre Anzahl den Minimalpunkt erreicht.

Andererseits ist der Kern nach der Beseitigung des Chloralhydrates aus der Ruhe aufgewacht und tritt ins Spiremstadium ein. Daher wird die Anzahl jener finalspirematischen Kerne hier steigen, um das normale Verhältnis wiederzuerreichen. Von diesem Stadium an verdicken sich die finalspirematischen Knäuel nur normal. Graphisch ausgedrückt kann man sagen, daß die Zahl dieser finalspirematischen Kerne anfangs steil steigt, dann sinkt und schließlich wieder normal steigt.

Aus den Tabellen III, VIII, XV und XX kann man klar ersehen, daß, je stärker oder je länger die Chloralisierung einwirkt, desto seltener die normale Metaphase, Metakinese, Anaphase und Telophase eintritt, und daß bei kürzerer Wirkungsdauer ihre Anzahl anfangs sinkt und später steigt, um endlich normale Verhältnisse wiederzuerreichen. An ihrer Stelle walten immer gestörte Zustände ob. Bei längerer Wirkungsdauer oder stärkerer Intensität vermag die normale Metaphase, Metakinese, Anaphase und Telophase nicht zum Vorschein zu kommen.

Der Grad der Verkürzung und Verdickung der Chromosomen, das Auftreten der sonst latenten Einschnürung begleitend, steht im Verhältnis zur Intensität oder Wirkungsdauer der äußeren Angriffe. Die solcherweise modifizierten Chromosomen bleiben um so länger vorhanden, je stärker die Intensität oder je länger die Wirkungsdauer ist (Tabelle VII und XIX).

Die Anzahl der ein-oder mehrgruppigen Rekonstruktionen, der zwei-oder mehrkernigen Zellen und der hyper-oder hypochromosomigen Kerne schwankt im Verlaufe der Reaktion, sie steigt nämlich anfangs, dann sinkt sie, hierauf steigt sie nochmals, um schließlich wieder zu sinken (Tabelle XII und XIII). Dies weist darauf hin, daß anfangs aus den mit den Chromosomenschleifen verbundenen Tochterchromosomenhaufen oder aus dem durch direkte Einwirkung der Chloralisierung zusammengedrängten Chromosomenhaufen die Kerne sich eingruppig rekonstruieren, und wegen der Unmöglichkeit der Scheidewandbildung zweikernige Zellen bilden, worauf eine Weile darnach die ein-oder mehrgruppige Rekonstruktion aus den unregelmäßig zerstreuten Chromosomen stattfindet.

Aus den Tabellen V, VII, XVII und XIX geht hervor, daß die abnorme Metaphase und Metakinese bei Anwendung schwächerer Konzentration oder bei kürzerer Wirkungsdauer an Gesamtzahl wenig, aber in einem Stadium auf einmal in großer Anzahl auftreten, und daß je stärker die Intensität oder je länger die Wirkungsdauer ist, auch die Gesamtzahl um so größer und ferner das Auftreten dieser Figuren um so anhaltender und die Unterschiede in jedem Stadium um so kleiner sind. D. h. die Hemmungswirkung ist um so stärker und ihre Nachwirkung dauert um so länger, je stärker die Intensität oder je länger die Wirkungsdauer ist. Da die abnorme Metaphase und Metakinese durch das Verschwinden der Membran der finalspirematischen Kerne und den Eintritt der bisher gehemmten Auflösung der durch Chloralisierung zusammengeballten Chromosomenhaufen zum Vorschein kommen, wenn die schwächere Intensität wirkt oder die Einwirkung kürzer dauert, so wird die Hemmungswirkung bald beseitigt, und es treten die abnorme Metaphase und Metakinese mit verkürzten, die sonst latente Einschnürung zeigenden Chromosomen in einem Stadium auf einmal in großer Anzahl auf, während bei der stärkeren Intensität und längern Wirkungsdauer sie in jedem Stadium ausgeglichen erscheinen und länger andauern.

Versuch XXVII.

Dieser Versuch wurde angestellt, um zu prüfen, in welcher Weise die hervorgerufenen Teilungsabnormitäten unter verschiedenen Bedingungen reagieren. Zu diesem Zwecke habe ich die mit 0.5%iger Lösung chloralisierten Wurzelspitzen von *Vicia Faba* in Brunnenwasser von 16°C $\frac{1}{2}$ Stunde lang ausgewaschen, sodann in künstlich reguliertes Brunnenwasser von 5°-9°C, 15°-20°C und 30°-32°C gelegt. Die Materialien wurden zu bestimmten Zeiten mit Chromosmiumessigsäure fixiert, und die Paraffinschnitte mit Eisenalaunhämatoxylin-Lichtgrün gefärbt.

Vicia Faba Minor.

13. VIII. 1917.

Sägespäne 23°C.

Wasser 16°C.

Chloralhydrat 0,5%.

9 Uhr 15 vorm.—10 Uhr 15 vorm., einstündige Chloralisierung.

10 Uhr 15 vorm.—10 Uhr 45 vorm., einstündiges Auswaschen.

Fixierung mit Chromosmiumessigsäure.

α I. 10 Uhr 15 vorm., sofort.

α II. 10 Uhr 45 vorm., nach 1/2 stündigem Auswaschen.

A. Verweilen in Brunnenwasser von 5°–9°C.

B. Verweilen in Brunnenwasser von 15°–20°C.

C. Verweilen in Brunnenwasser von 30°–32°C.

III. 11 Uhr 15 vorm., nach 1/2 stündigem Auswaschen und einstündigem Verweilen in als Medium gebrauchtem Wasser.

IV. 12 Uhr 15 nachm., nach 1/2 stündigem Auswaschen und 2 stündigem Verweilen in als Medium gebrauchtem Wasser.

V. 1 Uhr 15 nachm., nach 1/2 stündigem Auswaschen und 3 stündigem Verweilen in als Medium gebrauchtem Wasser.

VI. 2 Uhr 15 nachm., nach 1/2 stündigem Auswaschen und 4 stündigem Verweilen in als Medium gebrauchtem Wasser.

VII. 3 Uhr 15 nachm., nach 1/2 stündigem Auswaschen und 5 stündigem Verweilen in als Medium gebrauchtem Wasser.

14. VIII. 9 Uhr 30 vorm., die Wurzeln sind gesund.

Die Methode zur Zählung der Figuren war ganz gleich derjenigen, die im Versuche XXV erwähnt wurde. In den folgenden Tabellen ist die Anzahl der abnormen Teilungsfiguren angegeben.

TABELLE XXVI.

Finalspirem mit verdickten Knäueln.

	α	A	B	C
I	18			
II	68			
III		206	139	108
VI		183	202	34
V		140	118	26
VI		140	98	18
VII		228	60	17
		897	617	203

TABELLE XXVII.

Abnorme Metaphase mit normal langen oder gering verkürzten Chromosomen mit der sonst latenten Einschnürung.

	α	A	B	C
I	122			
II	115			
III		110	30	48
IV		153	11	17
V		104	8	—
VI		65	—	8
VII		40	—	31

TABELLE XXVIII.

Abnorme Metaphase mit stark oder sehr stark verkürzten Chromosomen mit der sonst latenten Einschnürung.

	α	A	B	C
I	—			
II	16			
III		11	24	33
IV		12	88	128
V		22	143	127
VI		32	288	22
VII		157	295	10

TABELLE XXIX.

Direkte Zusammenklumpung der Chromosomen durch Chloralisierung.

	α	A	B	C
I	102			
II	76			
III		183	70	46
IV		208	50	9
V		66	43	4
VI		45	12	—
VII		12	7	—

TABELLE XXX.

Chromosomenklumpen, den ein hyaliner Hof umgibt.

	α	A	B	C
I	—			
II	—			
III		16	34	42
IV		6	42	9
V		5	51	2
VI		23	40	—
VII		30	17	—

TABELLE XXXI.

Abnorme Metakinese und Anaphase.

	α	A	B	C
I	—			
II	—			
III		—	—	—
IV		—	—	—
V		—	—	29
VI		—	—	46
VII		—	58	25

Aus den obigen Tabellen kann man im großen und ganzen schließen, daß die niedere Temperatur der Wiederherstellung der normalen Teilungstätigkeiten ungünstig ist, während die höhere Temperatur sie beschleunigt. Mit anderen Worten, es halten die einmal hervorgerufenen Abnormitäten bei niedriger Temperatur lange stand, während bei der höheren die abnormen Teilungsprozesse das Streben zeigen, möglichst schnell zur Ruhe zu kommen, damit die normale Teilung möglichst schnell wieder stattfinden könne. Dies kann man z. B. in der Tabelle XXVI sehen. Die Gesamtzahl der finalspirematischen Kerne mit abnorm verdickten Knäueln ist am größten bei den Wurzeln der Gruppe A (897), mittelmäßig bei der Gruppe B (617) und am kleinsten bei der Gruppe c (203). Außerdem ist auch ersichtlich, daß bei der Gruppe A man noch kein Anzeichen für die Abnahme der finalspirematischen Kerne bemerken kann, während bei den Gruppe B und C dies deutlich bemerkbar ist.

Die abnormen metaphasischen Figuren mit normal langen oder gering verkürzten Chromosomen (Tabelle XXVII) kommen bei der Gruppe A vom Stadium III bis VII in großer Anzahl zum Vorschein. Bei der Gruppe B werden sie im Stadium VI nicht mehr angetroffen. Obwohl sie bei der Gruppe C einmal im Stadium V fehlen, so treten sie in den Stadien VI und VII wieder auf. Die abnormen Metaphasen in diesen letztern zwei Fällen deuten nicht die durch die Chloralisierung direkt beeinflussten Teilungsvorgänge an, sondern die von Neuem stattfindenden Teilungen, auf welche die Nachwirkung sich erstreckt.

Aus der Tabelle XXVIII ist es ersichtlich, daß die Anzahl der abnormen metaphasischen Figuren mit stark oder sehr stark verkürzten Chromosomen bei der Gruppe A langsam steigt, bei der Gruppe B geschieht dies weit schneller, während bei der Gruppe C ein anfängliches Ansteigen zu bemerken ist, worauf eine Abnahme eintritt. Da die Hemmungswirkung der Chloralisierung, wie schon erwähnt, bei niedrigerer Temperatur längere Zeit andauern, während sie bei höherer Temperatur schnell beseitigt werden, so

1) Diese Temperatur ist den meristematischen Zellen nicht schädlich.

ist es am wahrscheinlichsten, daß das Maximum bei der Gruppe A in der Tabelle XXVIII am spätesten und bei der Gruppe C am frühesten eintritt. Die Anzahl 157, die die Gruppe A im Stadium VII aufweist, zeigt die Tendenz, in den folgenden Stadien noch zuzunehmen. Die Anzahl 295 der Gruppe B im Stadium VII ist vielleicht maximal, worauf sinkende Tendenz eintritt. Bei der Gruppe C kommt das Maximum (128) schon früh im Stadium IV, und darauf sinkt die Zahl dieser Abnormitäten fortwährend, was zeigt, daß die Wiederherstellung der normalen Teilungstätigkeiten am frühesten stattfindet.

Ähnliche Verhältnisse sind auch in der Tabelle XXX zu bemerken.

Die direkte Zusammenklumpung der Chromosomen (Tabelle XXIX), die am Anfang der Chloralisierung stattfindet, verschwindet schnell bei der Gruppe C, mäßig schnell bei der Gruppe B, am längsten dauert dieser Zustand bei der Gruppe A, die auch die größte Anzahl dieser Figuren zeigt.

Die abnorme Metakinese und Anaphase (Tabelle XXXI), die am Anfang der Chloralisierung bei keiner Gruppe und in keinem Stadium beobachtet werden können, kommen im Stadium VII der Gruppe B und in den Stadien V, VI und MII der Gruppe C zum Vorschein, bei der Gruppe A sind sie in keinem Stadium nachweisbar. Sie finden selbstverständlich weiterhin statt und werden durch die Nachwirkung etwas gestört.

13. Formen- und Größenveränderungen der Chromosomen durch äußere Einflüsse.

Die merkwürdigste Tatsache, die in den vorliegenden Versuchen festgestellt worden ist, sind die Formen- und Größenveränderungen der Chromosomen durch äußere Einflüsse. Als die auffälligsten dieser Modifikationen möchte ich sowohl übermäßige Verkürzung und Verdickung als auch das Auftreten der sonst latenten Einschnürung nennen. Diese Erscheinungen finden in allen unseren Versuchen mit verschiedenen Reizmitteln statt, und

ihr Zusammenwirken ruft bei einigen Pflanzen z. B. *Pisum sativum*, *Zea Mays* u. a. schöne Tetradenformen hervor. Daß die finalspirematischen Knäuel unter abnormen Bedingungen über das normale Maß sich zu verkürzen und zu verdicken vermögen, während die Kernmembran fortwährend intakt bleibt, hat LUNDEGÅRDH (1914a, S. 168–169) festgestellt, und auch ich habe das schon erwähnt. Da die abnormen Formen und Größen der metaphasischen Chromosomen, wie LUNDEGÅRDH (1914a, S. 175) angedeutet hat, ihren Ursprung oft im Spiremstadium haben, so ist es selbstverständlich nötig, auch auf die übermäßige Verkürzung und Verdickung der finalspirematischen Knäuel aufmerksam zu machen.

Es erhebt sich dann die Frage, ob diese Formenmodifikation der finalspirematischen und der in der Metaphase beeinflussten Chromosomen der trotz den abnormen Bedingungen fortgesetzten normalen Tätigkeit der Chromosomen, oder ihrer Reaktion auf die ungünstigen Einwirkungen zuzuschreiben ist. Obwohl es natürlich sehr schwer ist, diese Frage zu entscheiden, so neige ich wenigstens bei den in der Metaphase beeinflussten Chromosomen der Annahme einer Reaktionswirkung zu. Hier sei bemerkt, daß in den sofort nach äußerst kurzer Funkelung fixierten Wurzeln die übermäßige Verkürzung und Verdickung der metaphasischen Chromosomen stattfindet und dabei deren sonst latente Einschnürung sichtbar wird. In diesem Falle bleibt den Chromosomen nur wenig Zeit, die Verkürzung und Verdickung auszuführen.

Andererseits fangen die jüngeren metaphasischen Chromosomen, die durch Chloralisierung beeinflusst werden, nach einiger Zeit an, sich zu verkürzen und die sonst latente Einschnürung zu zeigen, während die älteren bald in Kernrekonstruktion fallen, ohne eine solche Veränderung zu erfahren.

Diese Tatsachen zeigen wahrscheinlich, daß die durch äußere Einflüsse direkt angegriffenen metaphasischen Chromosomen nicht im stande sind, ihre normale Tendenz, sich zu verkürzen und zu verdicken, über das normale Maß fortzuführen, sondern daß sie auf die abnormen Bedingungen reagieren und sich modifizieren.

Es ist also nicht unmöglich, dieselbe Erscheinung auch im finalspirematischen Kerne in gleicher Weise aufzufassen. NĚMEC

(1910, S. 265–266) hat die Chromosomenform von *Allium* durch Behandlung mit Benzindämpfen verändert, und dies etwas mechanisch erklärt. Nach ihm sind die Chromosomen gewöhnlich gelatinös und es müssen im Protoplasma dauernd Kräfte tätig sein, die die Chromosomen am Übergang zur kugeligen Form verhindern. Wenn die Chromosomen aber durch äußere Umstände beeinflusst werden, sind die Lebenserscheinungen des Protoplasmas überhaupt herabgesetzt, und sie vermögen nicht mehr den Übergang der Chromosomen zur kugeligen Form hintanzuhalten. Meine Annahme steht sehr nahe der seinigen.

Jedenfalls ist nicht zu übersehen, daß die maximale Verkürzung und Verdickung, sowie das Auftreten der sonst latenten Einschnürung, wie auch andere Abnormitäten, nicht immer sogleich nach der Beeinflussung stattfinden, sondern daß ihr Auftreten selbst nach dem Wegschaffen der äußeren Faktoren meistens einen gewissen Zeitraum¹⁾ erfordert. Die Zeiträume sind verschieden lang je nach den Eigenschaften der äußeren Reizmittel, nur bei der Funkelung erfordert das Auftreten der Formenmodifikation der Chromosomen fast keinen solchen Zeitraum.

Wenn die äußeren Faktoren stark einwirken, so klumpen die metaphasischen Chromosomen zu einem Haufen zusammen, den ein heller Hof umgibt. Bald nach dem Aufhören der äußeren Angriffe fängt dieser Chromosomenhaufen an sich aufzulösen, und es zerstreuen sich die verkürzten und die sonst die latente Einschnürung zeigenden Chromosomen unregelmäßig im Cytoplasma. Da auch hier man keine achromatischen Fasern konstatieren kann, scheint es mir, daß der hyaline Hof, von dem der Chromosomenhaufen umgeben ist, stets mit der totalen Desorganisation der achromatischen Fasern etwas zu tun hat.

Falls die äußeren Reize nicht so stark einwirken, und die achromatischen Fasern mehr oder weniger überbleiben, so tritt dieser hyaline Hof meistens nicht auf; die modifizierten Chromosomen ordnen sich dann auf der Kernplatte regelmäßig und gestat-

1) Es bedarf noch weiterer Untersuchungen um zu entscheiden, ob hier die Fachausdrücke „Perzeptionszeit“ und „Latenzzeit“ gebraucht werden können.

ten in der Polansicht leicht ihre Zählung.¹⁾ Auch in der Metaphase, die lange nach der Beeinflussung stattfindet, und wo die Nachwirkung noch mehr oder weniger stark andauert, ist dies ersichtlich.

IV. Chloralisierung der sporogenen Zellen.

Daß unter den naheverwandten Arten die x-ploide Beziehung der Chromosomenzahl vorkommt, ist von vielen Autoren nachgewiesen worden. Auch liegt es mir völlig fern, die innigen Beziehungen zu leugnen, in denen diese Tatsache zu den Fragen der Mutation, Parthenogenese, Sterilität usw. steht. Wenn einmal die künstliche Erschaffung fruchtbarer Organismen mit veränderter Chromosomenzahl erfolgreich versucht würde, so dürfte dies zur Aufklärung der wahren Ursachen der Mutation gute Dienste leisten.

Bei meinen Versuchen wurde mir von Prof. FUJII vorgeschlagen, auch solche mit andern als vegetativen Zellen vorzunehmen, um durch die Chloralisierung der sporogenen Zellen der annuellen Angiospermen Sporen und weiter Sporophyten mit doppelter Chromosomenzahl zu erzeugen.

NEMEC (1910, S. 192–223) hat eine Untersuchung über den Einfluß des Chloroformierens auf die Pollenbildung bei *Larix decidua* ausgeführt und äußerst wertvolle Tatsachen, nämlich unregelmäßige Chromosomenverteilung, Ausbleiben der Scheidewandbildung, Entstehen von Riesenpollenkörnern usw., konstatiert. Aber es kann nicht meine Aufgabe sein, die Einzelheiten dieser Resultate mit den meinigen hier zu vergleichen.

Als Versuchsmaterialien wurden die Pollenmutterzellen von *Vicia Faba* gebraucht, weil bei dieser Pflanze die Abnormitäten der Kernteilung bei den vegetativen Zellen schon beobachtet worden sind. Der Stengel wurde abgeschnitten, und die jungen Blütenknospen, in denen die Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen vor sich zu gehen scheint, am oberen Teile derart dekapiert, daß die Chloralhydratlösung leicht die Antheren erreichen

1) Es ist zu beachten, daß die Vierergruppen in der Polansicht weder Tetraden noch Diadenform zeigen. Sie zeigen sich schwach eingeschnürt. Dies kann man bei *Pisum sativum* sehen (Textfig. 14).

konnte, ohne daß letztere aber verletzt worden wären. Die so behandelten Blütenknospen wurden in 0.75–0.001%ige Chloralhydratlösung getaucht, nach 10 Minuten bis einer Stunde herausgenommen, eine Stunde lang in Leitungswasser ausgewaschen, wieder in die mit Wasser gefüllte Vase gesteckt und nach 24–72 Stunden fixiert. Zur Fixierung wurde Chromosmiumessigsäure gebraucht, die Färbung geschah mit Eisenalaunhämatoxylin. Nebenbei habe ich die chloralisierten Antheren herausgenommen, sie auf dem Objektträger in Tropfen von Methylgrün-Essigsäure gelegt und die Abnormitäten beobachtet.

In erster Linie möchte ich hervorheben, daß die Gonotokonten gegen Narkotika empfindlicher sind als die somatischen Zellen. SCHILLER (1909, S. 577) hat dies auch bei den Versuchen mit *Cyclops* bemerkt. Während die somatischen Zellen von *Vicia Faba* auch nach einstündigem Verweilen in 1%iger Chloralhydratlösung die normalen Lebenserscheinungen wiedererlangen, um weiter gesund zu wachsen, gehen in unserem Falle einige der Gonotokonten unter Umständen schon nach 10 Minuten langem Verweilen in 0.0025% iger Lösung zugrunde.¹⁾

In der Prophase werden mehrkernige Zellen getroffen (Fig. 142, 143 und 144); diese Mehrkernigkeit rührt daher, daß bei der Chloralisierung der prophasische Kern durch die abnorme Veränderung seines relativen Druckes knospte. In einem extremen Falle entstanden dadurch fünf Kerne, deren Verhältnisse etwas an das synaptische Stadium erinnern. KUSCHAKEWITSCH (1013, S. 256, Fig. 68 und 70) hat in der Wachstumsperiode der Entwicklung der atypischen Spermien von *Conus mediterraneus* Zerfall der Kerne konstatiert. TISCHLER (1908, S. 91, Fig. 87) und JUEL (1900, S. 641, Fig. 8 und 9) haben auch in einigen wenigen Gonotokonten der *Syringa*-hybriden eine Durchschnürung der prophasischen Kerne beobachtet. Ob diese Zellen in meinem Falle in heterotypische Kernteilung eintreten können, mag dahingestellt bleiben. Nebenbei wurden Figuren, wie sie viele englische Autoren und Autorinnen mitgeteilt haben und die von

1) Siehe auch TISCHLER (1908, S. 114).

GATES als „Cytomyxis“ bezeichnet wurden, viel häufiger beobachtet als bei den nicht chloralisierten Zellen (Fig. 144). Diese Erscheinung des Übertretens der Kernsubstanzen in die Nachbarzelle ist ein spezifischer Fall der eben erwähnten Knospung des Kernes oder durch die ungünstige Fixierung entstanden. Daher wäre es nicht richtig, ihr irgend eine ökologische Bedeutung zuzuschreiben. Sie ist nicht als eine normale Erscheinung, sondern als eine aitiogene, abnorme anzusprechen.

In der Prophase bemerkt man oft, daß der Kern achromatische Substanzen ausstrahlt (Fig. 145). Hier möchte ich aber diese Erscheinung nicht näher erörtern.

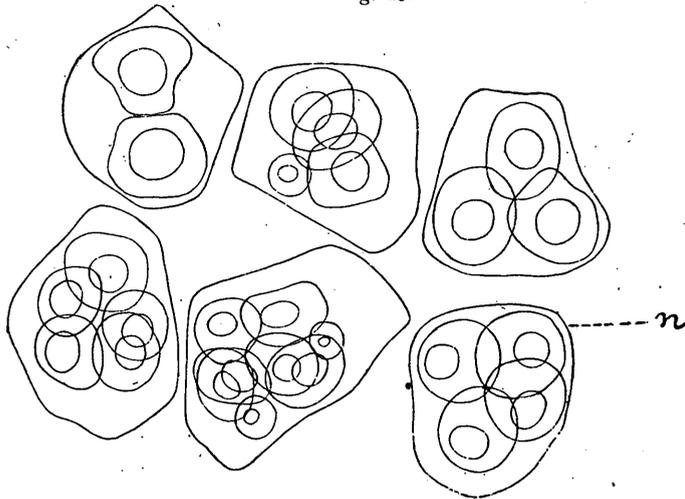
In der heterotypischen Métaphase werden einige Anomalien gefunden; Chromosomenbrücke, tripolare Teilung, Isolierung einiger Chromosomen, Verschwinden der achromatischen Fasern, Zerstreung der Chromosomen usw. (Fig. 148 und 149). Es scheinen mir die hier rekonstruierten Kerne sich weiter zur homöotypischen Teilung anzuschicken, wenn sie nicht allzu hypochromosomig sind. Obwohl in einigen Zellen die eingruppige Rekonstruktion vorkommt, so können diese dadurch gebildeten Kerne nicht weiter leben, da häufig Nekrose und pathologische Vakuolisierung des Cytoplasmas stattfindet (Fig. 146 und 147).

Die Abnormitäten in der homöotypischen Teilung sind komplizierter als in der heterotypischen, da hier unter normalen Bedingungen die Kernteilung von der Scheidewandbildung begleitet ist. Die verschiedenen Abnormitäten, welche in den chloralisierten Wurzelzellen gefunden wurden, treten auch hier auf. Die Verletzung der achromatischen Fasern, multipolare oder asymmetrische Teilung, Isolierung einiger Chromosomen, eingruppige Rekonstruktion¹⁾ und Ausbleiben der Scheidewandbildung werden häufig getroffen, wodurch zahlreiche ungleich große hyper- und hypochromosomige Kerne entstehen (Fig. 150, 151 und 155). Außer diesen werden häufiger ein diploider oder zwei haploide

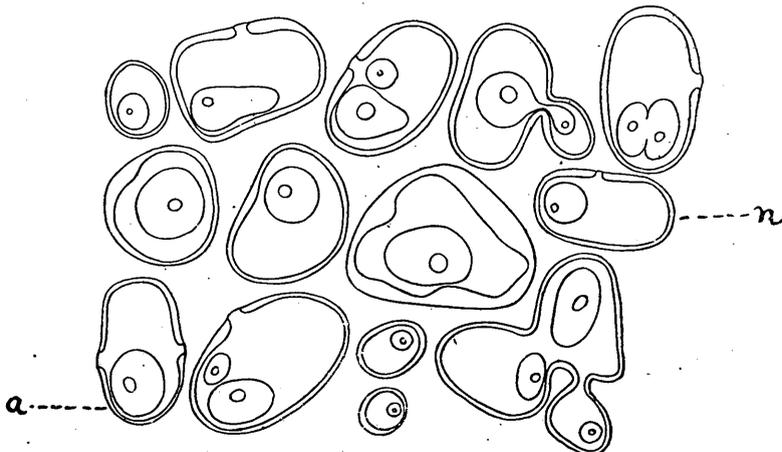
1) Hier kommen auch amitosenähnliche Bilder (Fig. 157) zum Vorschein, aber sie müssen nicht als Amitose aufgefaßt werden, wie früher an den betreffenden Stellen erklärt wurde. Dies gilt auch für dieselben Bilder, die in der meiotischen Teilung der Pollenmutterzellen der parthenogenetischen oder sterilen hybriden Pflanzen auftreten. Vgl. JUEL (1900, S. 642 und 648), TRISCHLER (1908, S. 93-96) und SHIBATA und MIYAKE (1908, S. 142).

Kerne aus den zwei Teilungsfiguren in einer Tochterzelle rekonstruiert (Fig. 152-158). Aus solchen Zellen werden junge Pollenkörner erzeugt, die verschiedenartig geformt sind und einen entweder unregelmäßig oder normal gestalteten großen oder zwei solcher Kerne enthalten (Fig. 160-165, Textfig. 19 und 20).

Textfig. 19.



Textfig. 20.



Textfig. 19. Aus den Pollenmutterzellen von *Vicia Faba*, die $\frac{1}{2}$ Stunde lang mit 0.2% iger Lösung chloralisiert und nach 80 Stunden in Essigmethylgrün eingebettet wurden. Durch abnorme homöotypische Kernteilung erzeugte ungleich grosse Zellen, die Tetraden entsprechen (D D \times 4). In einer Mutterzelle 2-8 Zellen erzeugt t. n., normal.

Textfig. 20. Aus den Pollenmutterzellen von *Vicia Faba*, die 10 Minuten lang mit 0.01% iger Lösung chloralisiert und nach 120 Stunden in Essigmethylgrün eingebettet wurden. Abnorm geformte hyper- und hypochromosomige junge Pollenkörner (D D \times 4). n., normal. a., normal geformt, aber hyperchromosomig.

Nicht selten sind aber auch hypochromosomige Pollenkörner vorhanden. In den meisten von diesen Pollenkörnern erscheint das Cytoplasma ganz gesund, und seine Membran wird immer dicker differenziert. Bei meinen bisherigen Experimenten gelang es mir aber nur bis zu diesem Punkt, Pollenkörner mit abweichender Chromosomenzahl künstlich zu schaffen, da das weitere gesunde Wachsen der Blütenknospen eingestellt wird und die Antheren endlich leider verderben. Ob dies auf den Ernährungsmangel oder auf die ungenügende Wiederherstellung der Plasmataätigkeit zurückzuführen sei, wird erst nach weiteren Untersuchungen entschieden werden können. Ich neige jedoch zur letzteren Auffassung.

Obwohl es mir mißlang, taugliche reife Pollenkörner mit abweichender Chromosomenzahl künstlich zu erschaffen, so sind die durch die Chloralisierung hervorgerufenen Teilungsabnormitäten sehr lehrreich für die Sterilitätserscheinungen. Diese Anomalien sind sehr ähnlich jenen, die von vielen Autoren bei der Bildung der sterilen Pollenkörner gefunden wurden.

Die bisher bekannten Möglichkeiten, denen wenigstens im Pflanzenreiche die Sterilität der Pollenkörner oder Embryosäcke zugeschrieben wird, sind die folgenden :¹⁾

1. Hybridität.
2. Einfluß des Klimas.
3. Länge oder sorgsame Kultur.
4. Mutation.
5. Parthenogenese.

In diesen Fällen finden meistens die Abnormitäten der meiotischen Teilung, besonders der männlichen Gonotokonten, statt²⁾ und es entstehen abnorm große oder kleine untaugliche Pollenkörner, wie bei meinem Versuche.

Es ist schon von einigen Autoren widerlegt und als unwahrscheinlich dargestellt worden, daß die Ursache der Sterilität der Pollenkörner der Hybriden in dem Fehlen der Affinität der

1) In Osawas Arbeit (1912, S. 104-106) ist dies ausführlich geschildert.

2) Daneben findet sich bisweilen Abortion der normal gebildeten Tetraden.

elterlichen Chromosomen liegt. TISCHLER (1908) erwähnt in der Zusammenfassung seines Aufsatzes „Zellstudien an den sterilen Bastardpflanzen,“ daß „die Unregelmäßigkeiten bei der Tetradenteilung nicht als Charakterismus der Bastardnatur betrachtet werden dürfen“ (S. 144, Résumé 1), und daß „durch Modifikation der äußeren Lebensbedingungen es bis zu einem gewissen Grade gelingt, die Sexualzellen der Nichthybriden genau so zu beeinflussen, wie die innere Ursache der Bastardnatur es bei den Hybriden tut“ (S. 140, Résumé 6). Gestützt auf meine Experimente mit somatischen Zellen sowie mit Gonotokonten kann ich die Ansicht teilen, daß die Abnormitäten der meiotischen Teilung, die mit der Erzeugung der abortiven abnorm großen oder kleinen Pollenkörner viel zu tun haben, nicht den Eigentümlichkeiten der Chromosomen, sondern abnormen äußeren Bedingungen oder abnormen extranuklearen Protoplasmatätigkeiten¹⁾ zuzuschreiben sind.

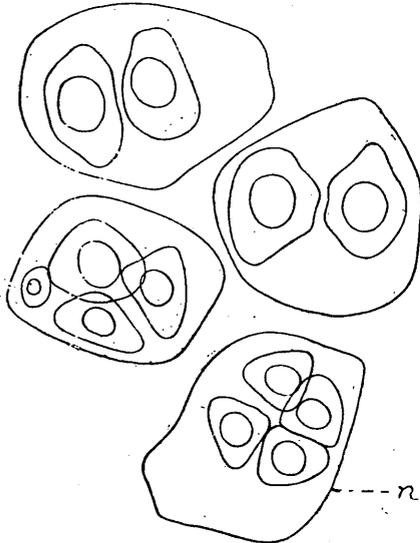
Daß die sexuellen Organe und Zellen am empfindlichsten sind und durch Klima-oder Kulturbedingungen leicht beeinflußt werden, ist seit CH. DARWINS Untersuchungen bekannt,²⁾ und nachher auch wiederholt durch zahlreiche Autoren bestätigt worden. Es ist recht wahrscheinlich, daß durch äußere Faktoren die Tätigkeit des extranuklearen Protoplasmas sistiert wird und dann die Unregelmäßigkeiten der Kern-und Zellteilung hervorgerufen werden. Den Einfluß der natürlichen äußeren Faktoren auf die meiotische Teilung habe ich auch festgestellt. Im Januar und Februar des Jahres 1916 hatten wir in Tokyo Nachfröste und der Schnee bedeckte die Versuchspflanzen (*Vicia Faba*). Damals schon schickten sich die Pollenmutterzellen zur Reduktionsteilung an, ferner waren auch die Tetraden schon ausgebildet. Bisweilen kamen aber abnorme junge Pollenkörner in denselben Antheren zum Vorschein, die einen bis vier Kerne besaßen und hyper-oder

1) Die Tätigkeiten des Protoplasmas, die bei den Teilungsmechanismen die Hauptrollen spielen. Dieser Ausdruck ist auch an anderen Orten im gleichen Sinne gebraucht.

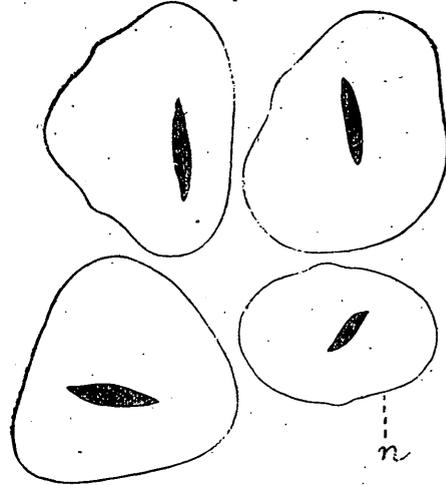
2) Zit. nach DE VRIES (1903), Mutationstheorie Bd. II, S. 58.

hypochromosomig waren (Textfig. 21. 22). In den älteren Antheren gab es, obwohl selten, Riesenpollenkörner, die je eine große spindelförmige generative Zelle besaßen (Textfig. 23).

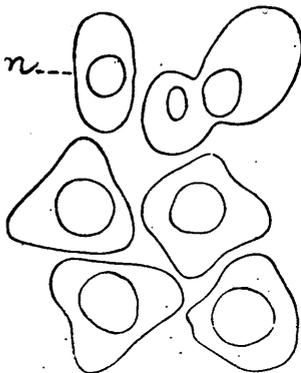
Textfig. 21.



Textfig. 23.



Textfig. 22.



Textfig. 21. Hyper- und hypochromosomigen Tetraden entsprechende Zellen, die in der Natur erzeugt wurden ($DD \times 4$). Am 22. II. 1916 von Schneefall betroffen und am 24. II. in Essigmethylgrün eingebettet und beobachtet. n, normal.

Textfig. 22. Junge hyperchromosomige Pollenkörner ($DD \times 4$). Am 22. II. 1916 von Schneefall betroffen und am 26. II. in Essigmethylgrün eingebettet und beobachtet. n, normal.

Textfig. 23. Reife hyperchromosomige Pollenkörner ($DD \times 4$). Am 22. II. 1916 von Schneefall betroffen und am 3. III. in absolutem Alkohol eingebettet und beobachtet. n, normal.

Auch im hiesigen Laboratorium habe ich in den Antheren einer Küchenzwiebel (*Allium Cepa*), die am Stengel abgeschnitten und etwa 6 Tage lang in einer mit Brunnenwasser gefüllten Vase gelassen worden war, derartige Anomalien bemerkt. Sie sind natürlich durch abnorme homöotypische Kernteilung entstanden;

und dies mußte auch durch Modifikation der äußeren Lebensbedingungen (z. B. niedere Temperatur, Ernährungsmangel usw.) verursacht worden sein, weil es nicht wahrscheinlich ist, daß in diesen Versuchspflanzen solche Unregelmäßigkeiten für gewöhnlich vor sich gehen. Außerdem habe ich in einem Präparate der nicht behandelten Antheren von *Vicia Faba* abnorme homöotypische Teilungen beobachtet (Fig. 166).

Auch bei den hybriden, mutierenden und parthenogenetischen Pflanzen ist die Ungewöhnlichkeit der extranuklearen Protoplasmatätigkeit oder die nicht allzu große Hemmungswirkung der äußeren Faktoren, besonders der Wärme oder des osmotischen Druckes anzunehmen, aber nicht die Eigentümlichkeiten der Chromosomen, da die meisten Teilungsmechanismen sowohl der Gonotokonten als auch der somatischen Zellen hauptsächlich durch die Tätigkeiten des extranuklearen Protoplasmas ausgeführt werden.

Selbst die Abortion der jungen Pollenkörner nach der normal vor sich gegangenen Tetradenbildung bei den hybriden Pflanzen wäre dieser Plasmaschwäche zuzuschreiben.

V. Allgemeine Besprechung der Form, Grösse, Zahl und Individualität der Chromosomen.

Daß es bei den verschiedenen Pflanzen und Tieren in jeder Zelle ungleich große Chromosomen gibt, wobei diese relative Größe bei einer Spezies konstant ist, ist heute eine unangezweifelte Tatsache. Da es nicht meine Aufgabe sein konnte, alle Daten bezüglich der Form und Größe der Chromosomen aus der Riesenliteratur zusammenzusuchen, so möchte ich hier nur auf das umfangreiche Sammelreferat verweisen, das TISCHLER (1916) kürzlich veröffentlicht hat.

Während die Beispiele des konstanten Größenunterschiedes der Chromosomen immer vermehrt werden, sind die Studien über ihre Form weniger zahlreich. Der Begriff der Form der Chromosomen ist von vielen Cytologen so undeutlich verstanden worden, daß einige Forscher oft die Größe auch unter der Kategorie der

Form erörtert haben. Andererseits ist das Verhalten der parallelweise ungenügend verklebten homologen Chromosomen, die in der heterotypischen Kernteilung zeitweilig auftreten, unter „Chromosomenform“ verstanden und erörtert worden. Kann man ein solches Bild als „Form“ eines bestimmten Chromosoms betrachten? Das ist nur ein Gebilde, das zwei homologe Chromosomen in einer unbestimmten Teilungsphase miteinander zufällig darstellen. Dies aber als Form der homologen Chromosomen aufzufassen, ist eine Verquickung der Begriffe. Natürlich ist das Auftreten der morphologischen Eigenschaften der somatischen sowie der meiotischen Chromosomen nichts anderes als eine Reaktion der Fähigkeiten derselben auf die Kräftekonstellationen, die in einer gegebenen Teilungsphase herrschen. Bei Erörterung der Form und Größe der Chromosomen gilt als erste Regel, daß nur gleiche Zellen in einer gegebenen Teilungsphase unter möglichst gleichen Außen- und Innenbedingungen miteinander verglichen werden. Daher können wir verschiedene Formen und Größen der Chromosomen

- in den verschiedenen Zellarten,
- in den verschiedenen Teilungsphasen und
- unter verschiedenen Bedingungen

bekommen. Diese Verhältnisse erinnern wohl an die Modifizierbarkeit der Eigenschaften der Organismen in den verschiedenen Entwicklungsphasen und unter verschiedenen Bedingungen: Unter den heutigen Umständen, wo die Individualität der Chromosomen von den meisten Cytologen so genau festgestellt worden ist,¹⁾ daß alle Chromosomen als individualisierte Elemente betrachtet werden, könnte die Annahme der Modifikation auch für diesen Fall der Chromosomen gelten. LUNDEGÅRDH (1912b) sagt: „Jedenfalls fehlen Angaben über eine durchgehende Form- und Größenkontanz in dem ganzen Individuum“ (S. 438). Wenn das Verhalten unserer M-Chromosomen von *Vicia Faba* aber einmal in Betracht gezogen wird, so muß man sogleich zugeben, daß die morphologischen Eigenschaften derselben als schönstes Beispiel

1) Später an den betreffenden Stellen ausführlicher erörtert.

gegen die von LUNDEGADH geäußerte Meinung genannt werden darf. Natürlich will ich nicht behaupten, daß man eine absolute konstante Form und Größe der Chromosomen in dem ganzen Individuum zu verfolgen vermöchte. Doch haben wir bei den M-Chromosomen die Konstanz der relativen Größe sowie die Einschnürungs- und Insertionsstelle der Zugfasern so sicher kennen gelernt, daß sie den ganzen Lebenskreislauf hindurch immer wieder konstatiert werden können. Als Grund der Kontinuität dieser morphologischen Eigenschaften, besonders der Einschnürung, möchte ich nun die Fähigkeiten nennen, auf verschiedene Bedingungen hin in bestimmter Weise zu reagieren, d. h. Anlagen annehmen, daraus sie sich immer entwickeln. Das Wesen der Anlage selbst ist kontinuierlich und erblich und kann gewöhnlich nicht verändert werden. In dieser Beziehung kommen die erblich fixierte Form und Größe der Chromosomen den Lebenskreislauf hindurch beinahe, obwohl nicht absolut konstant zum Vorschein. Besonders die Einschnürung der Chromosomen kann als sicherste Grundlage zu weiteren Studien über die Chromosomenform dienen, während in den bisherigen Untersuchungen die Aufmerksamkeit nur auf die anaphasische Form oder die unsichere umgebogene Form der metaphasischen Chromosomen gerichtet worden ist. Mit Hilfe der Einschnürung als einem Merkmal der Chromosomen ist es nicht unmöglich, die Kernplatten derselben Gattungen zu unterscheiden, die die gleiche Chromosomenzahl besitzen. Dies ist tatsächlich auch bei *Vicia*-sowie *Muscari*-Arten konstatiert worden. Es ist sehr wichtig, mit Hilfe der Einschnürung einerseits solche naheverwandte Pflanzen und Tiere voneinander unterscheiden und andererseits auch die einzelnen Chromosomen in einer Kernplatte differenzieren zu lernen.

1. Somatische und meiotische Vierergruppen.

Es ist eine allgemein bekannte Tatsache, daß in der ersten Reifungsteilung der tierischen Objekte oft Vierergruppen, beson-

1) In folgenden Zeilen ist der Name „Vierergruppen“ oder „Tetraden“ im Sinne von „Quertetraden“ gebraucht.

ders Quertetraden,¹⁾ auftreten. Auch in der Diakinese der heterotypischen Kernteilung der pflanzlichen Materialien, *Equisetum* (OSTERHAUT, 1897), *Arisaema* (ATKINSON, 1899), *Pteris* (CALKINS, 1897), *Tricyrtis* (IKEDA, 1902), *Pallavicinia* (A. MOORE, 1905), *Spirogyra* (TRÖNDLE, 1910), *Spinacia* (STOMPS, 1911), *Primula* (DIGBY, 1912), *Lopezia* (TÄCKHOLM, 1914) *Sphagnum* (MELIN, 1915) u. a. wurden diese besonders geformten Gemini gefunden; eingehende Untersuchungen darüber sind aber nicht so zahlreich angestellt worden, wie in der tierischen Meiosis.

Es wäre nicht übertrieben zu sagen daß die wichtigste Reduktionsfrage schließlich diejenige ist, auf welche Weise die Gemini entstehen. Auf die Frage, ob die Bildung der Vierergruppen nur auf die allotypische Teilung beschränkt ist, haben schon viele Autoren ihre Aufmerksamkeit, gerichtet, weil, wenn dies nicht der Fall wäre, eventuell die Möglichkeit der Reduktionsteilung in somatischen Zellen wahrscheinlich würde. In dieser Hinsicht wäre es nicht überflüssig, sondern vielmehr erforderlich, daß diese Frage noch eingehender von verschiedenen Seiten her untersucht würde. Da die im vorhergehenden Paragraphen als ein schönes Beispiel der Chromosomenform bezeichnete Einschnürung auch in diesem Falle eine große Rolle spielt, möchte ich hier die Beziehung zwischen der Einschnürung und den Vierergruppen etwas näher erörtern.

Im Jahre 1905 erschien GRÉGOIRES Arbeit über die pflanzliche Sporogenese, in der besonders die pflanzlichen Vierergruppen verhältnismäßig ausführlich erörtert sind. Der Verfasser selbst untersuchte die Gemini bei *Equisetum* und bestritt das Vorhandensein solcher echten Quertetraden, wie OSTERHAUT (1897) sie für diese Pflanze abgebildet hat. Nach GRÉGOIRE ist das Auftreten der pflanzlichen Vierergruppen zwei Fällen zuzuschreiben: erstens „les chromosomes manifestent souvent une tendance à se condenser davantage en leurs extrémités. Il arrive alors que ces dernières se colorent plus intensément ou même renflent quelque peu, donnant ainsi à chaque branche, si elle est assez courte, la forme d'un biscuit.“ Zweitens „les deux branches du chromosome sont rarement droites; le plus souvent elles sont

courbées et affectent, lorsqu'elles sont courtes et trapues, une forme de vibrion. Il en résulte que les quatre extrémités chromosomiques, surtout dans les Chromosomes en X,—arrivent à se trouver sur un même plan, différent du celui où gisent les portions médianes. L'aspect „tétrade“ apparaît ainsi nettement à certain niveau de l'installation microscopique“ (S. 231). Dann kommt er zum Schluß, daß es daher keine chromosomische Tetraden im Pflanzenreiche gebe. Über die in tierischen Spermacyten und Oocyten auftretenden Quertetraden (tétrades à fente transversale) hat er hingegen eingehende Erörterungen angestellt. Er hat zwei Typen der Quertetraden, nämlich Stäbchentetraden (tétrades-bâtonnettes) und Kreuztetraden (tétrades-croix), unterschieden (S. 229). Nach der Annahme einer Metasyndese müssen die Querhälften dieser Tetraden homolog und die Längsstriche die Vorbereitung der nächsten Längsspaltung sein (end to end Verschmelzung der längsgespaltene homologen Chromosomen). Obwohl die Entstehungsweise der Kreuztetraden je nach der Annahme einer Metasyndese oder nach der Annahme einer Parasyndese verschieden sind, so kann die Erklärung der Beziehung zwischen den homologen Chromosomen dieser gebildeten Tetraden je nach den beiden Annahmen ganz gleichdeutig sein.¹⁾ Was die Kreuztetraden betrifft, so wage ich nicht zu behaupten, daß die Einschnürung der Chromosomen mit diesem Gebilde viel zu tun habe, und ich möchte die Erörterung darüber dahingestellt bleiben lassen. Aber es ist sehr bedauerlich, wenn die Einschnürung bei der Diakinese über der Entstehungsweise der Stäbchentetraden ganz vernachlässigt würde, weil es mir scheint, daß die meisten Stäbchentetraden mit der Einschnürung ihrer homologen Chromosomen in enger Beziehung stehen. Wie schon erwähnt, kommt die Einschnürung bei *Vicia Faba* nicht nur in den somatischen, sondern auch in den Pollenmutterzellen vor, und die in der Mitte und am Ende eingeschnürten Gemini dürften als sogen. Hexaden erklärt werden (Fig. 14 und 15). Erst jetzt bemerke ich, daß eine Abbildung, die in meiner früheren Mitteilung über die Kernteilung von *Vicia Cracca* (1914) als Fig. 24b

1) Vgl. GRÉGORRE (1910, Fig. 53 und 54).

bezeichnet ist und als die verzögerte Quersegmentierung des Doppelknäuels in der Diakinese aufgefaßt wurde, nichts anderes als ein Geminus ist, der fast in seiner Mitte die Einschnürung aufweist. Der auf 24a dargestellte Geminus muß aus zwei am Ende eingeschnürten homologen Chromosomen entstanden sein (Textfig. 2e).¹⁾ Wird meine schon geschilderte Erklärung der Einschnürung der somatischen Chromosomen in Betracht gezogen, so ist es selbstverständlich, daß die Quertetraden aus zwei eingeschnürten homologen Chromosomen durch ihre Parallelkonjugation (nach der Annahme einer Parasyndese) entstanden sind, und daß sie mit der Querteilung des Geminus in der Reduktionsteilung nichts zu tun haben. Das ist auch der Fall bei der Spermatogenese von *Lepidosiren*. Würde angenommen, daß die Stäbchentetraden metasyndesisch entstehen, deren Querhälften einander homolog sind, später in der Metaphase aber wieder sich trennen, so muß man sich fragen, wie denn die folgenden Tatsachen einwandfrei erklärt werden könnten:

1. Das Auftreten der Stäbchentetraden in der somatischen, Spermatogonien- und Oogonienteilung.
2. Das Auftreten der meiotischen Stäbchentetraden, ohne daß die Querteilung in der Metaphase stattfindet.
3. Das Auftreten der meiotischen Oktaden und Hexaden, ohne daß die Querteilung in der Metaphase stattfindet.
4. Das gleichzeitige Auftreten der Tetraden und Diaden in der Diakinese.
5. Die Größenverschiedenheit der Tetradenquerhälften.
6. Das Auftreten der Stäbchentetraden nach der heterotypischen Kernteilung.

Diese Tatsachen werden nicht selten bei manchen Objekten angetroffen; zu ihrer Erklärung sind schon verschiedene Lösungen zur Annahme vorgeschlagen worden; einwandfrei ist dies aber noch nicht geschehen.

Außer den früher erwähnten Chromosomen in somatischen Zellen, Spermatogonien und Oogonien lassen sich noch andere

1) Siehe S. 20.

Beispiele anführen, die auch unter normalen Bedingungen auftreten und den Namen Vierergruppen oder Tetraden verdienen. WOLTERECK (1898) beobachtete Vierergruppen in den Ernährungszellen von *Cyclops*,¹⁾ GIARDINA (1902) in den denselben Elementen von *Dytiscus*,²⁾ JÖRGENSEN (1910) fand in der Oogonienteilung von Syconen die Tetraden, welche aber seiner Ansicht nach „keine Längsteilung erfahren, sondern ihrem angedeuteten Querspalt entsprechend geteilt werden“ (S. 172). Es ist nun klar, daß diese Tetraden in den normalen somatischen Zellen nichts anderes als die kurzen eingeschnürten bereits längsgespaltene Chromosomen sind. In dieser Richtung müssen in erster Linie die Copepoden als interessante Materialquelle genannt werden. HÄCKER (1900, S. 12) fand in den durch Aether beeinflussten Zellen der Furchungsteilung von *Cyclops brevicornis* die längsgespaltene, quergeklebten Chromosomen, die den Vierergruppen anderer Objekte entsprechen. Auch SCHILLER (1909, S. 570–571) hat durch Aether und Chloroform und ebenso mechanische Einwirkung 12 Vierergruppen in den sich furchenden Eiern von *Cyclops brevicornis* zum Erscheinen gebracht, die nach seiner Meinung mit einer numerischen Reduktion der Chromosomen direkt nichts zu tun haben. KRIMMEL (1910, S. 789–790) hat auch in den kranken Zellen eines erwachsenen Weibchens von *Diaptomus laciniatus* das zahlreiche Vorkommen der Vierergruppen bemerkt. Diese somatischen Tetraden der Copepoden könnten interessant erörtert werden, wenn man sie mit den meiotischen Tetraden in Verbindung brächte. In einer mir nicht zu Gesicht gekommenen Arbeit DELLA VALLES (1907)³⁾ wurden die Angaben bezüglich der somatischen Vierergruppen ausführlich zusammengestellt. Er selbst hat in den verschiedenen somatischen Zellen der Amphibien das Vorkommen der Tetraden in normaler Anzahl nachgewiesen, und dies als einen pathologischen Zustand der Chromosomen erklärt. In den Leberzellen von *Paludina* hat POPOFF (1908, S. 558–560) bisweilen Tetraden getroffen, deren Zahl in einer Zelle 14 beträgt, was der

1) und 2) Zit. nach GRÉGOIRE (1910, S. 230).

3) Zit. nach POPOFF (1908), NĚMEC (1910) und GRÉGOIRE (1910).

normalen diploiden Zahl entspricht. Er ist, von R. HERTWIGS Depressionshypothese ausgehend, in bezug auf die Tetradenbildung zu denselben Gedanken gekommen wie DELLA VALLA (S. 563). NĚMEC (1904, S. 674 und 715) hat in den chloralisierten Wurzelspitzen von *Pisum sativum* Vierergruppen gefunden, betreffs deren Bedeutung er aber nicht zu einem definitiven Resultate kommen konnte. In seiner die somatische Reduktion ganz eingehend erörternden Arbeit (1910) hatte er häufig Gelegenheit, von den somatischen Tetraden zu sprechen (S. 231, 243–244 und 441–446). Außer in den somatischen Zellen der Keimwurzeln von *Ricinus zanzibariensis* (S. 244–245) hat er auch in den durch äußere Eingriffe beeinflussten Zellen der verschiedenen Pflanzen, nämlich in den verwundeten und chloralisierten Zellen der Wurzelspitzen von *Allium cepa*, *Pisum sativum* und *Vicia Faba* somatische Tetraden bzw. scheinbare Gemini wahrgenommen.

Obwohl die somatischen Vierergruppen von verschiedenen Autoren sowohl in normalen als auch in abnormen Zellen gefunden worden sind, so haben diese Autoren damit noch keine wesentliche Eigenschaft der Chromosomen aufgedeckt, woraus die Tetradenbildung erklärt werden könnte. An diese Beobachtungen reißen sich diejenigen von zwei anderen Autoren, KEMP (1910) auf botanischem, und AGAR (1912) auf zoologischem Gebiete. KEMP hat in den chloralisierten Wurzelzellen von *Pisum sativum*, und AGAR in den normalen Zellen von *Lepidosiren* Vierergruppen beobachtet, und beide haben konstatiert, daß das Auftreten der somatischen Tetraden bei *Pisum* resp. *Lepidosiren* im wesentlichen in der Einschnürung der Chromosomen ihren Grund hat (KEMP, S. 780 und 793–799) (AGAR, S. 293). Wenn AGAR auch der Ansicht ist, daß die Tendenz der Chromosomen sich quer einzuschnüren wahrscheinlich im Tier- und Pflanzenreiche verbreitet ist, so hat er in der Tat diese Einschnürung nur bei diesem von ihm untersuchten Tier gefunden.

Daß in den Zellen der chemisch, physikalisch oder parasitisch beeinflussten Wurzelspitzen von *Pisum sativum*, *Vicia Faba* und *Zea Mays* Vierergruppen beobachtet werden können, wurde bereits in den vorhergehenden Paragraphen ausführlich geschildert.

Zweifellos entstehen sie durch die starke Verkürzung der schon längsgespaltene Chromosomen, die querweise eingeschnürt sind oder wenigstens die schwer sichtbare Einschnürung in sich versteckt halten; mit der Reduktionsteilung haben sie nichts zu tun. Da die Einschnürung der Chromosomen eine allgemein verbreitete Erscheinung zu sein scheint, wäre es richtig so zu schließen, daß alle Quartetraden in den somatischen Zellen die durch Veränderung der äußeren Bedingungen¹⁾ modifizierten Formen der bereits eingeschnürten oder die Einschnürung als Anlage enthaltenden Chromosomen sind, wenn sie auch in normalen Zellen nicht zum Vorschein kommen, und daß es sich dabei nie um die Querteilung der Chromosomen in der Metaphase und die Zahlenreduktion²⁾ handelt. Wenn die Einschnürung näher am Ende der Chromosomen stattfindet, kommen die Vierergruppen nicht in typischer Form zum Vorschein indem die Querhälften derselben ungleiche Größe annehmen, wie diejenigen in den chloralisierten Wurzelzellen von *Pisum sativum* und in den pathologischen Zellen von *Salamandra*.³⁾ Ja, auch in normalen Verhältnissen dürfen die längsgespaltene eingeschnürten kurzen Chromosomen als Vierergruppen bezeichnet werden, wie sie in den Nervenzellen von *Lepidosiren* zu beobachten sind.⁴⁾ Demgemäß darf es uns nicht mehr wundern, wenn in den somatischen Zellen Vierergruppen beobachtet werden. Dieser Gedanke, daß die somatischen Tetraden im wesentlichen auf der Einschnürung der Chromosomen beruhen, soll im Folgenden bei der Erörterung über die meiotischen Vierergruppen weiter festgestellt werden.

1) Sie sind im weiteren Sinne gebraucht. Alle Bedingungen, die die Chromosomen umschließen und direkt oder indirekt auf sie einwirken.

2) Meistens werden in den somatischen Zellen so viele Vierergruppen nachgewiesen als die diploide Zahl beträgt.

3) Siehe DELLA VALLÉS Abbildungen, die in GRÉGOIRES Arbeit (1905) in Fig. 15 abgedruckt sind.

4) Siehe AGARS Fig. 1, 2 und 3, Taf. 12, 1912.

5) McCLUNG (1905) hat in der Kernplatte der Spermatogonien der verschiedenen Arten von Acrididae eine bivalente Tetrade gefunden, die er als ein „multiple Chromosome“ bezeichnet. Obgleich dieses „multiple chromosome“ stark an die eingeschnürten Chromosomen der anderen Organismen erinnert, so ist sein Wesen doch ganz anders als das der letzteren. Nach McCLUNG entsteht ein „multiple chromosome“ durch übereilige Synapsis der homologen Chromosomen im Spermatogonium, worauf diese Teilstücke der Chromosomen sich in der ersten Spermatocytenteilung wieder trennen.

Daß die Einschnürung der somatischen Chromosomen auch in den meiotischen Chromosomen auftritt, hat viel Wahrscheinlichkeit für sich. Wenn sie zwar in der Mitte oder in der Nähe des Endes der Chromosomen stattfindet, so weisen sich die Gemini in der heterotypischen Teilung in diesen Fällen als typische Vierergruppen aus, resp. sie besitzen nebenstehend gezeichnete Form \parallel . In der Tat können wir oft erkennen, daß die als Beispiel der somatischen Vierergruppen oder der Einschnürung der Chromosomen weiter oben genannten Objekte auch in ihrer heterotypischen Teilung ähnliche oder leicht modifizierte Gebilde aufweisen; die Einschnürungspunkte müssen natürlich in beiden Fällen einander entsprechen. Z. B. bei *Euschistus crassus* (FOOT und STROBELL, 1912, S. 58 und 1914, S. 492-493), Lepidosiren (AGAR, 1912, S. 290, Fig. 15 B), Menschen (WIEMAN, 1912, S. 465-468, Fig. 3 und 10), (WINIWARTER, 1912, S. 137, Fig. 27 28 und 29), Syconen (JÖRGENSEN, 1910, S. 202), *Zoogonus mirus* (GRÉGOIRE, 1909, Fig. 19, a, b und c), *Chorthippus curtipennis* (ROBERTSON, 1916, S. 210-215, Fig. 178-183) u. a. werden diese Verhältnisse deutlich konstatiert. In dieser Beziehung dürften die Chromosomen der Copepoden als ein interessantes Beispiel genannt werden. Der Reduktionsmodus der heterotypischen Gemini dieser Tiere wurde je nach den Autoren auf verschiedene Weise aufgefaßt.¹⁾ Obwohl früher allgemein die Annahme einer Postreduktion bei diesen Tieren herrschte, so sprechen zurzeit nur wenige Autoren mehr davon. Statt dessen haben LERAT (1902 und 1905) und auch MATSCHECK (1909), ein Schüler HÄCKERS, bei CYCLOPS das heterohomöotypische Schema beschrieben, HÄCKER (1910) selbst hat die Annahme einer Teleutosyndese vorgeschlagen. In bezug auf den Reduktionsmodus, nach dem die Teilungen erfolgen scheint es mir sicher zu sein, daß in der meiotischen Teilung der Copepoden Vierergruppen vorkommen, und daß die Längsteilung bei beiden Reifungsteilungen stattfindet. Wenn man, wie üblich, so großes Gewicht auf die Querkerbe der Gemini

1) Siehe GRÉGOIRE (1910, S. 257-258), RÜCKERT (1893 und 1894), HÄCKER (1895) und vom BATH (1895).

legt, so muß man sich fragen, was denn die Vierergruppen dieser Tiere bei der Reduktionsteilung bedeuten. Nach der Annahme einer Teleutosyndese findet die endgültige Verschmelzung der beiden in der Querkerbe aneinanderstoßenden elterlichen Chromosomen erst im Verlauf der Embryonalentwicklung oder späteren Ontogenese statt und dadurch wird die diploide Zahl hergestellt.¹⁾ Es ist nun sehr fraglich, daß die Annahme einer Teleutosyndese die einzige für die Erklärung der Vierergruppen der Copepoden in Betracht kommende Lösung ist. Heute, wo es wünschenswert ist, das heterohomöotypische Schema sowohl für das Pflanzen-als auch das Tierreich verallgemeinern zu können, wäre noch eine weitere Erklärung dieses Falles nicht überflüssig. Bei *Cyclops* sagt GREGOIRE (1910): „Was auch immer in diesen Fällen die Bedeutung der Querkerbe sein mag, so ist es doch sicher, daß sie nicht eine Vorbereitung der Tochterchromosomen darstellt“ (S. 301–302).²⁾ Gegen die Richtigkeit der Verallgemeinerung der Annahme einer Teleutosyndese sprechen auch die Umstände, daß außer den Tetraden oft Hexaden vorkommen, ferner daß die angenommene Endenverschmelzung der Chromosomenteile den ganzen Lebenskreislauf hindurch nie stattfindet, und daß die Querhälften des Geminus verschieden groß sein können.³⁾ Wenn auch VEJDOVSK'Y (1911–1912) nichts von der Einschnürung der Chromosomen erfahren hat, so sagt er doch mit Recht: „Soweit die Reifeteilungen der Cyclopiden bekannt sind, gehen sie in üblicher Weise vor sich und die Querkerbe scheint mir nur ein spezifisches Merkmal der Chromosomen zu sein, ohne in beiden Reifeteilungen überhaupt eine Rolle zu spielen“ (S. 146). Nun möchte ich mit GREGOIRE, VEJDOVSK'Y und AGAR behaupten, daß es keine Teleutosyndese der beiden homologen Chromosomen geben kann. Mir liegt die Erklärung am nächsten, daß die meiotischen Tetraden bei den Copepoden durch parallele Konjugation der eingeschnürten homologen Chromosomen entstehen, und daß die Reduktion dem heterohomöotypischen Schema entsprechend erfolgt. Auch die Gemini bei *Paludina* können als typische Tetraden aufgefaßt werden.⁴⁾ Schon im pachytenen Kerne hat er

-
- 1) HÄCKER (1910, S. 194 und 1912, S. 338)
 - 2) Von mir aus dem Französischen übersetzt.
 - 3) Vgl. die Gemini bei *Vicia Faba* und *Lepidosiren*.
 - 4) POPOFF (1907, Fig. 57 und 58).

das Auftreten einer durch achromatische Substanz überbrückten Unterbrechung bei manchen längsgespaltenen Chromosomen bemerkt; nach ihm handelt es sich dabei nicht um eine zufällige Erscheinung (S. 56). Die erste Teilung dieser Vierergruppen geschieht durch Längsteilung, nämlich eine Äquationsteilung im Sinne WEISMANN'S; für die zweite Teilung hat er vermutet, daß die Querteilung an der achromatischen Verbindungsbrücke stattfindet. Daß diese Annahme für die zweite Teilung, die sich nur auf die bis jetzt bekannten Fälle bei anderen Tieren stützt, für die wahrscheinlichste gehalten wird, scheint mir aber zu voreilig. Heutigen Anschauungen nach zu urteilen, möchte ich im Gegensatz zur Ansicht POPOFF'S eher diejenige von MEVES teilen, weil dieser Autor in der Tat schon im Jahre 1903 bei den Studien über die Entwicklung der eupyrenen Spermatozoen von *Paludina* sagte, daß auch diese zweite Teilung fast zweifellos nur eine Äquationsteilung sein könne. Auch GRÉGOIRE (1910, S. 302) hat die Querteilung der Tetraden in der zweiten Teilung bei *Paludina* angezweifelt und dabei hinzugefügt, daß die Form der von POPOFF abgebildeten Tetraden wahrscheinlich dadurch entstanden wäre, daß das Chromatin sich mehr an den Enden des längsgespaltenen Chromosoms aufgehängt hat. Eine solche Annahme ist für die Tetradenbildung nicht immer unentbehrlich, weil die Entstehung der Vierergruppen von *Paludina* ganz in derselben Weise wie diejenige der Copepoden vor sich gehen kann. Daher ist es nutzlos, auch bei diesem Tier die Bedeutung des Querstreifens der Tetraden zu suchen.

Von den Autoren, die irgend eine Beziehung zwischen den meiotischen Tetraden und der Reduktionsfrage finden wollen, sollten betreffs der Reduktion auch die bisweilen auftretenden Oktaden und Hexaden als nicht weniger wichtig als die Tetraden in Betracht gezogen werden. Wie werden dann die Querstreifen der Oktaden und Hexaden durch die Annahme einer Metasyndese erklärt? MARCUS (1906) hat in der Oogenese sowie Spermato-genese von *Ascaris canis*¹⁾ Oktaden wahrgenommen. Nach ihm entstehen diese Körper dadurch,

1) Nach WALTON (1918, S. 528) ist dieses Tier aber *Ascaris triquetra* SCHRANK.

daß je zwei der dicken Spiremenstücke parallel zu liegen kommen, worauf deren jedes einzelne zuerst längsweise und dann querweise gespalten wird. Die Querkerbe hat mit den beiden Reifungsteilungen nichts zu tun; in der ersten Teilung findet die Längstrennung der parallelweise konjugierten Chromosomen statt und in der zweiten Teilung die Äquationsteilung. Aus dem Grunde, daß die tetradenförmigen Chromosomen in den früheren Blastomeren in reduzierter Zahl auftreten, ist er darauf gekommen, zu schließen, daß eine „Synmixie,“ wie bei HÄCKERS *Cyclops*, in den Urgeschlechtszellen stattfinden könnte (S. 446–483). Ähnliche Oktaden wurden auch von ÖTTINGER (1909) bei *Pachyiulus varius* gefunden, und er hat konstatiert, daß alle scheinbaren Diaden der Oktaden nach dem heterohomöotypischen Schema unter die Spermatiden verteilt werden (S. 581–584). Über die direkte Beziehung dieser Oktaden zu der Reduktion hat er aber nichts bemerkt. Wenn MARCUS von der Einschnürung der Chromosomen etwas erfahren hätte, so wäre es nicht erforderlich gewesen, die Annahme einer Synmixie aufzustellen.¹⁾ WALTON (1918) hat kürzlich dieselben Erscheinungen in der Oogenesis von *Ascaris canis* beobachtet und darauf hingewiesen, daß die Querkerbe der Chromosomen bei der Oktadenbildung eine wichtige Rolle spielt, und daß sie weder die syndetische Vereinigungsplatte noch diejenige der Reduktionsteilung andeuten, sondern nur das Anzeichen der Mehrwertigkeit der Chromosomen. Er hat die unreduzierte Chromosomenzahl in den Zygoten festgestellt. Aber nach ihm ist die erste Teilung eine Äquationsteilung und die zweite eine Reduktionsteilung. Ich möchte die Entstehung der Oktaden bei *Ascaris triquetra*, *Ascaris canis* und *Pachyiulus varius* folgendermaßen auffassen. Die schon eingeschnürten homologen Chromosomen können parallelweise konjugieren, worauf dann die Längsspaltung als das Anzeichen der zweiten Äquationsteilung in sämtlichen Homologen stattfindet. Die Oktaden entstehen durch die Längsspaltung der quereingeschnürten Gemini. Daher darf es uns nicht wundern, wenn in der meiotischen

1) Die reduzierte Zahl der Chromosomen bei der Furchungsteilung wäre einem Beobachtungsfehler zuzuschreiben.

Teilung Oktaden beobachtet werden. Man kann dabei dieselben durchaus mit den Tetraden als identisch auffassen. Für das endgültige Resultat der Reduktionsteilung wäre es an sich ganz gleichgültig, ob Diaden oder Tetraden oder Oktaden auftreten. Selbst bei meinen Objekten sind derartige Fälle nicht ausgeschlossen,¹⁾ obwohl dabei keine typischen Oktaden gebildet werden können, weil die Einschnürung sich nicht in der Mitte, sondern in der Nähe des Endes jedes längsgespaltenen homologen Chromosoms befindet. Würden aber bei den Copepoden solch voreilige zweite Längsspaltungen in Tetraden vorkommen, so kämen ebenso typische Oktaden zum Vorschein.

Außer Oktaden gibt es auch Hexaden, der Grund zu deren Bildung liegt aber anderswo; jedenfalls handelt es sich nie um voreilige zweite Längsspaltungen. Die an zwei Stellen eingeschnürten homologen Chromosomen können in der heterotypischen Teilung durch Parallelkonjugation die Form der Hexaden annehmen, wenn die drei Teilstücke auch nicht immer gleich lang sind. Der M-Geminus bei *Vicia Faba* ist ein Beispiel, und ähnliche können wir bei *Notonecta indica* sehen. Wie schon erwähnt, wäre es nicht unmöglich, daß sich die x-Chromosomen der Spermato- sowie Oogonien dieses Insektes in der Nähe der beiden Enden einschnüren²⁾. Da dies von Interesse ist, will ich einige Zeilen der Beschreibungen BROWNE'S hier zitieren. Betreffs des x-Geminus in der Reifungsteilung der Spermatocyten sagt er: „and a third chromosome, largest of all which consists of a main body and usually a small piece on either side, looking like a compound chromosome, made up of one large and two very small parts. This chromosome can be traced through from early prophase of the first division to the telophase of the second by its characteristic shape, and is the larger Component X of the XY pair“ (S. 132). Natürlich ist es selbstverständlich, daß die Querkerbe in den oben genannten oder andern derartigen Beispielen bei der Reduktionsteilung nichts zu schaffen hat.

Das gleichzeitige Auftreten der Tetraden und Diaden in der

1) Bei *Vicia Cracca*. Siehe SAKAMURA (1914, Fig. 24a).

2) Siehe BROWNE (1916, S. 132).

Diakinese und die Größenverschiedenheit der Querhälften der Tetraden vermag man durch das Erkennen der Einschnürung ohne Widerspruch aufzuklären. Da die Form der Tetraden hauptsächlich mit der Querkerbe der homologen Chromosomen in Relation steht, treten die Diaden selbstverständlich in der Diakinese mit den Tetraden zusammen auf, wenn die betreffenden Chromosomen keine auffällige Einschnürung, besonders in der Mitte, aufweisen. Bei einigen Objekten wären Heterozygoten bezüglich der Form der Chromosomen nicht ausgeschlossen. Kürzlich hat CAROTHERS (1917) bei *Acridinae* Homomorphismus und Heteromorphismus der homologen Chromosomen in der ersten Metaphase gefunden; die Form steht dabei hauptsächlich mit der Einschnürung in Beziehung. Solche metaphasische Figuren hat schon WALKER (1911) und AGAR (1912) bei *Lepidosiren*, und ich selbst bei *Secale cereale* (Fig. 39) beobachtet, aber Heteromorphismus der homologen Chromosomen konnte in diesen Fällen nicht konstatiert werden. Wenn bei CAROTHERS Beobachtung keine Fehler im Spiele sind, muß dies ein interessantes Phänomen sein, das mit dem Befunde von S. NAVASHIN (1915) bei *Galtonia* und *Muscari* übereinstimmt.¹⁾ Es scheint mir kein direkter Beweis bisher dafür geführt worden zu sein, daß außer den Idiochromosomen und wenigen Autosomen die atypischen Quertetraden durch die Endenverschmelzung der ungleich großen homologen Chromosomen entstehen. Am meisten Wahrscheinlichkeit hat die Annahme für sich, daß solche Quertetraden ihre atypische Tetradenform nur der Parallelkonjugation der in der Nähe des Endes eingeschnürten homologen Chromosomen verdanken. Bei meiner Untersuchung²⁾ über die abnorme Spermatogenese kryptorcher Hoden der Kaninchen wurden solche atypische Tetraden in nachstehender Form \parallel gefunden (Fig. 168). Daß ihre Entstehung meinem Schema entspricht, kann dadurch deutlich bewiesen werden, indem dabei einige durch abnorme Ursachen auseinander getrennte homologe metaphasische Chromosomen, die mit anderen Gemini ohne Spindelfasern im Cytoplasma zerstreut sind, oft die

1) Siehe S. 30

2) Noch nicht veröffentlicht.

Einschnürung nicht in der Mitte, sondern in der Nähe des Endes aufweisen.

Nun sei es gestattet, anhangsweise hier noch das Auftreten der Tetraden nach der ersten Teilung etwas zu erörtern. JANSSENS (1901b) hat in den Spermatozyten der zweiten Teilung längsgespaltene Chromosomen wahrgenommen, deren beide Schenkel aber sehr kurz und am Scheitelpunkte des V durch ein feines Filament miteinander verbunden sind. Somit wäre es nicht ausgeschlossen, sie scheinbar als Vierergruppen zu betrachten. Bei der Untersuchung über die Entwicklung der eupyrenen Spermien von *Pygaera bucephala* hat MEVES (1903, S. 68) ebenso in der zweiten Teilung wie in der ersten anaphasische Diaden abgebildet, aber unterlassen, darüber etwas zu sagen. GROSS (1904)¹⁾ hat bei *Syromastes* die Tetraden der zweiten Ordnung gefunden. Nach ihm ist diese Querkerbe von neuem entstanden, und es findet die Querteilung an diesem Teile statt. Auch bei *Periplaneta americana* (MORSE, 1909, S. 497, Fig. 39, 40 und 41), *Lepidosiren* (AGAR, 1912, S. 290, Fig. 14), *Ascaris canis* (MARCUS, 1906, S. 450, Fig. 13 und WALTON, 1918, S. 552-554, Fig. 40 und 49) und *Pachyruilus* (ÖTTINGER, 1909, S. 584) kommen die Tetraden in der ersten Anaphase resp. in der Metaphase der zweiten Teilung deutlich zum Vorschein. ROSENBERG (1903) hat in der Interkinese und der zweiten Teilung der Pollenmutterzellen der *Drosera*-Hybride *longifolia* × *rotundifolia* Vierergruppen beobachtet (S. 115-116, Fig. 17, 18 und 20) und vermutet, daß die Tetradenbildung auf die Endenverschmelzung der längsgeteilten Chromosomen zurückzuführen sei, worin ein Ausdruck der Hybridität gesehen werden könnte. Ich selbst habe auch in der Spermatogenese von *Hyla* Vierergruppen in der Interkinese bemerkt (Fig. 167). Zudem ist in der vorliegenden Arbeit festgestellt, daß die gewöhnlich schwer sichtbare Einschnürung der Chromosomen bei *Zea Mays* durch Chloralisierung usw. deutlich gemacht werden kann. Das Anzeichen dieser Einschnürung hat auch KUWADA (1911, Fig. 32 und 33, und 1915, Fig. 2a) schon dann und wann in den homöotypisch-telophasischen und in den diakinetischen Chromosomen dieser

1) Zit. nach GRÉGOIRE (1905, S. 275-277)

Pflanze gefunden. Das Auftreten solcher Vierergruppen nach der ersten Teilung müßte ohne Erkenntnis der Einschnürung der Chromosomen eine ganz unverständliche Tatsache sein. Es ist nun aber überflüssig, die Beziehung zwischen diesen Tatsachen und der Einschnürung hier nochmals zu schildern. Die oben genannten Befunde dürften zur Genüge die Kontinuität der Einschnürung der Chromosomen bestätigen und die Wichtigkeit derselben in bezug auf die verschiedenen Probleme beweisen.

Aus dem oben Gesagten scheint es mir, daß man bisher auf die Quertetraden (*tétrades-bâtonnets*) allzugroßes Gewicht gelegt hat. Die meisten von den angegebenen Quertetraden, welche sich bei der Reifungsteilung nie quer teilen, wie bei *Cyclops* u. a., müssen ihre hoch eingeschätzte Bedeutung verlieren. GRÉGOIRE (1910, S. 328) hat erkannt, daß die *tétrades-bâtonnets* bezüglich der Syndese keine Bedeutung haben. In diesem Punkte hat er ganz Recht. Doch kann ich nicht seine Ansicht teilen, wenn er sagt, daß die meisten der Tetraden immer durch das auffällige Anschwellen der Enden der Chromosomen entstehen. Eher möchte ich noch das häufige Auftreten der echten Stäbchentetraden anerkennen, denn nicht nur wurden Beispiele hierfür sowohl im Tierreiche als auch im Pflanzenreiche in großer Zahl angegeben, sondern nun haben wir auch den vollgültigen Grund dafür. Es wäre etwas übereilt, das Auftreten sämtlicher meiotischer Tetraden, die in verschiedenen pflanzlichen Objekten von verschiedenen Autoren gefunden worden sind, kurzerhand zu verneinen, und diejenigen bei den tierischen Materialien der stärkern Anhäufung des Chromatins an den Enden der Chromosomen zuzuschreiben.¹⁾ Bei den künftigen Untersuchungen über die Syndese und speziell die Tetradenbildung ist es sehr wünschenswert, daß die Einschnürungen der somatischen Chromosomen zuerst genau untersucht und dann die Syndese der Gemini

1) Ja, eine solche Endenanhäufung des Chromatins kann wesentlich auch eine Art Einschnürung sein. Das Auftreten der dadurch entstandenen Tetraden ist nicht ausgeschlossen, z. B. bei *Tomopteris onisciformis* (SCHREINER, 1906-1907, Fig. 61a und b). Die Einschnürungsweise der homologen Chromosomen dieser Tetraden ist in der Spermato- sowie zweiten Teilung sichtbar (Fig. 11).

und die Reduktionsmodi ruhig verfolgt werden. Ich bin davon überzeugt, daß auf diese Art und Weise die richtigere Auffassung auf diesem Gebiete leichter erreicht werden kann.

2. Die Ursache, wodurch die Modifikation der Chromosomen bedingt wird.

Daß einige der schon genannten Autoren das Auftreten der Vierergruppen in somatischen Zellen mit der Anomalie der physiologischen Funktionen in Verbindung gebracht haben, scheint mir richtig. Es ist nun nicht mehr zu bezweifeln, daß die abnormen Bedingungen, die solche Formenveränderungen der somatischen Chromosomen verursachen, nicht spezifische sind, sondern durch mancherlei Faktoren veranlaßt werden können. Daher wird die Modifikation der Chromosomenform, die oft die atypische Mitosis begleitet, durch irgend eine Veränderung der äußeren Bedingungen, die die Chromosomen unschließen, hervorgerufen, während die Anlage zu den verschiedenen Eigentümlichkeiten der Chromosomen ganz intakt bleibt.

In dieser Beziehung kann die Modifikation der Chromosomen in bösartigen Geschwulstzellen als ein interessantes Beispiel genannt werden. Im Jahre 1903 und 1906 haben FARMER, MOORE und WALKER zusammen in den Karzinom-sowie Sarkomzellen des Menschen charakteristische Merkmale von heterotypischer Mitosis gefunden, und dabei darauf hingewiesen, daß die Chromosomen heterotypische Form annehmen, und daß Zahlenreduktion stattfinden kann. Bald nach der Veröffentlichung der vorläufigen Mitteilung dieser Autoren hat HANSEMAN (1905) die Reduktionsteilung in den bösartigen Geschwulstzellen gänzlich widerlegt. Nachdem BASHFORD und MURRAY (1904) die Beobachtung der oben genannten drei englischen Autoren bestätigt hatten, haben sie (1906) wieder die heterotypische Form der Chromosomen in den Krebszellen erörtert und dargetan, daß diese Form dem Übereinanderliegen der somatischen Chromosomen und deren weiterer Differenzierung zuzuschreiben sei.¹⁾ Auch WINIWARTER

1) Zit. nach DETON (1911, S. 28)

(1907) hat in den bösartigen Geschwulstzellen nie die heterotypische Teilung beobachtet, aber er hat in einer Art mitosis, die in den pathologischen Zellen stattfindet, dicke Formen der Chromosomen wahrgenommen.¹⁾ Obwohl DETON (1911) am Ende der Prophase in den Karzinomzellen scheinbare heterotypische Formen der Chromosomen gefunden hat, so sagt er, daß das charakteristische Aussehen der heterotypischen Chromosomen nicht angetroffen worden sei (S. 40 und Schluß). Die Reduktionsteilung in den Geschwulstzellen scheint mir sehr fraglich; aber aus den schon erwähnten Tatsachen unterliegt es keinem Zweifel, daß die pathologische Veränderung der plasmatischen Bedingungen die Modifikation der Chromosomen hervorruft. Meiner Erfahrung nach erscheint es am wahrscheinlichsten, daß Verkürzung und Einschnürung dabei auftreten und Vierergruppen zum Vorschein kommen. Diese Modifikation kann natürlich bei menschlichen Chromosomen, die die Einschnürung oder deren Anlage in den gewöhnlichen Zuständen in sich halten, leichter bemerkt werden.

Wir halten uns danach zu dem Schlusse berechtigt, daß umgekehrt die Innenbedingungen, die die Chromosomen umschließen und auf sie einwirken, für sie als abnorm erklärt werden, sobald einmal diese Veränderung der Chromosomenform auftritt. Dies gilt zumal für solche Fällen, wo die Formenveränderung der Chromosomen auch von Teilungsanomalien begleitet wird.²⁾

Nun erhebt sich die Frage, ob zwischen den abnormen Bedingungen und der Form der meiotischen Gemini eine Beziehung besteht. HANSEMANN, der zahlreiche cytologische Studien an Krebszellen ausgeführt hat, hat eine Erklärung versucht, wonach die Geschlechtszellen sich dadurch von den normalen Körperzellen unterscheiden, daß sie an Differenzierung verloren

1) Zit. nach DETON (1911, S. 28).

2) Es sei aber bemerkt, daß die Modifikation nicht immer von den Teilungsanomalien abhängig ist. Derartige Fälle begegneten uns auch in unseren Versuchen bei der Behandlung der Zellen mit Röntgenstrahlen, elektrischen Funken, Salzsäure, Salzsäure Kokain usw. Trotzdem dabei meistens keine besonderen Teilungsanomalien konstatiert werden konnten, nahmen die regelmäßig auf der Kernplatte liegenden Chromosomen Tetradenform an, oder sie zeigten sich gering verkürzt und dicker.

haben, sie „anaplastisch“ geworden sind. Dies äußert sich in der Herabsetzung des Altruismus und der Steigerung der selbständigen Existenzfähigkeit der Zellen. Auch R. HERTWIG hat die Eigentümlichkeit der Geschwülste in der Weise aufgefaßt, daß dabei die Rückkehr der Zellen von der „organotypen“ zur „cytotypen“ Lebensweise stattfindet.¹⁾ HÄCKER (1904, S. 793 und 1912, S. 104) hat, gestützt auf seine Untersuchungen über die Umformung der somatischen Chromosomen durch die Einwirkung des Ätherwassers und die Tatsache, daß solche Modifikationen auch in malignen Tumoren stattfinden, „das Auftreten des heterotypischen Teilungsmodus als den Ausdruck eines nicht oder nur wenig differenzierten Zustandes der Zelle erklärt. Deshalb muß bei den Gonotokonten (unreifen Geschlechtszellen), in denen die heterotypischen Formen der Chromosomen immer auftreten, der Altruismus gänzlich aufhören und die „Anaplasie“ am vollständigsten erreicht werden. POPOFF (1908) hat in den pathologischen Leberzellen von *Paludina* somatische Vierergruppen gefunden und diese Erscheinung mit R. HERTWIGS Depressionshypothese, wonach die Geschlechtszellen in der letzten Zeit ihres Lebens Zeichen von Depression aufweisen, in Verbindung gebracht. Dann ist er (1908, S. 564) dazu gekommen zu schließen, daß „die Erscheinung der Tetraden in der letzteren Phase der Geschlechtszellenentwicklung sich auch als Frage des abnormen Zustandes, in welchem diese Zellen sich befinden, auffassen läßt.“ LUNDEGÅRDH (1914 b) erwähnt: „Es wäre nicht unwahrscheinlich, daß die auffallende Kürze und Dicke der heterotypischen Chromosomen mit Hemmung zusammen hängen“ (S. 153).

Obschon wir über diese Hemmung heute noch wenig wissen, so kann nicht gelehrt werden, daß die Protoplasmatätigkeit der Gonotokonten ungewöhnlich ist. Wenigstens zeitweilig ist in dieser Lebensperiode die extranukleare Plasmätätigkeit geschwächt oder von unbekanntem Faktoren gehemmt, wie bei der Beeinflussung der somatischen Zellen durch äußere Faktoren²⁾

1) Zit. nach HÄCKER (1904, S. 493-494).

2) Es ist wenigstens für das Pflanzenreich unrichtig, diese Ungewöhnlichkeit der Protoplasmatätigkeit der letzten Periode des Lebens der Geschlechtszellen, die ohne Konjugation nicht mehr leben können, zuzuschreiben. Eine lange haploide Periode (Gametoplyt), wo die Mitosis normal auftritt, folgt im Pflanzenreiche der Meiosis.

Dies kann auch dadurch bewiesen werden, daß die Gonotokonten gegen Narkotika empfindlicher sind als die somatischen Zellen.¹⁾ Die verschiedenen prophasischen Erscheinungen der Gonotokonten, die in somatischen Zellen gewöhnlich fehlen, müssen ihren Grund wesentlich in diesem Verhältnis haben. KUWADA (1910, S. 270 und 1911, S. 164–165) hat in der Synapsis der Pollenmutterzellen von *Oryza sativa* und *Zea Mays* beobachtet, daß zahlreiche kleine chromatische Körperchen in der Kernhöhle auftreten, ein Phänomen, das er mit der Ernährung der Chromosomen in Verbindung gebracht hat. In meinen Versuchen wurde konstatiert, daß solche KUWADAS Körperchen ähnliche Gebilde in den finalspirematischen Kernen der somatischen Zellen mit abnorm verdickten Chromosomen auftreten (Fig. 41). Es ist interessant, meine Befunde in den künstlich behandelten somatischen Zellen mit denjenigen von KUWADA in der meiotischen Synapsis zu vergleichen und die Beziehung zwischen der Ernährungsfunktion dieser Körperchen und der Ausbildung der auffällig verkürzten und verdickten Chromosomen, die in der meiotischen Teilung sowie in künstlich beeinflussten somatischen Zellen auftreten, festzustellen. Für die genaue Bestätigung solcher Verhältnisse bedarf es aber noch zahlreicher und ausführlicher Untersuchungen.

Gestützt auf zahlreiche Tatsachen und Ansichten liegt es nun nahe, folgendermaßen zu schließen. Form und Größe der Chromosomen sind abhängig von den Bedingungen, unter denen sie sich befinden oder befunden haben. Sie sind fähig, wie individualisierte Organismen, auf die verschiedenen Umstände zu reagieren, ohne daß sie ihr Wesen verlieren. Da sie besonders unter ungünstigen Bedingungen sich stark modifizieren, darf man häufig Protoplasmaschwäche oder Hemmungswirkungen der äußeren Faktoren vermuten, wenn ungewöhnliche Kürze und Dicke, also geminiähnliche Gebilde oder Tetradenformen in den somatischen Zellen beobachtet werden.²⁾

1) Siehe S. 140.

2) Verkürzung und Verdickung der Chromosomen sind auch in den Tapeten sowie Endospermzellen beobachtet worden (BONNET, 1912, S. 658 und NĚMEC, 1910, S. 111–112), wo die Schwäche der Protoplasmatätigkeit zur Erklärung angenommen wird.

3. Zahl und Individualität der Chromosomen.

Die Erhaltung der Individualität der Chromosomen ist von größter Wichtigkeit für den Beweis der Richtigkeit der Chromosomenhypothese bei der Vererbung. In dieser Beziehung kommt das Gesetz der Zahlenkonstanz der Chromosomen in erster Linie in Betracht.

Der Grundsatz der Zahlenkonstanz der Chromosomen wurde zuerst von TH. BOVERI (1888) folgendermaßen ausgesprochen: „Die Zahl der aus einem ruhenden Kern hervorgehenden chromatischen Elemente ist direkt und ausschließlich davon abhängig, aus wie vielen Elementen dieser Kern sich aufgebaut hat. Die im allgemeinen herrschende Konstanz der Elementenzahl erklärt sich daraus einfach so, daß im regulären Verlauf von den beiden aus einer Teilung entstehenden Tochterzellen die eine genau die gleiche Zahl von Elementen erhält, wie die andere, nämlich die Zahl, die auch in der Mutterzelle bestanden hat“ (S. 175).

Seitdem sind zahlreiche Arbeiten veröffentlicht worden, in denen die Chromosomenzahl erörtert und über ihre Konstanz gestritten worden ist. Die Riesenliteratur betreffs der Zahlenkonstanz hier durchzusprechen, kann nicht meine Aufgabe sein. Ich möchte nur die ausführlichen Zusammenstellungen hervorheben, die früher von DELLA VALLE (1909) und LUNDEGÅRDH (1912 b, S. 426–427) und neuerdings von TISCHLER (1916) ausgeführt worden sind.¹⁾ Die Forscher, die die Zahlenkonstanz bestreiten, sprechen oft von abweichenden Chromosomenzahlen in derselben Spezies, dem Schwanken der Zahl um die Normalzahl herum in den Zellen desselben Individuums, der unreduzierten Zahl der Gemini in der meiotischen Teilung usw. DELLA VALLE (1909, S. 122–123)²⁾ ist der Meinung, daß eine überaus große Zahl von Hilfsypothesen nötig ist, um die gewünschte Regel der Zahlenkonstanz der Chromosomen abzuleiten, und seine Schlüsse laufen der Individualitätshypothese entgegen. Hier möchte ich aus den

1) Die Zusammenstellung der bei jeder Spezies beschriebenen Chromosomenzahl verdanken wir TISCHLER (1916) und MITSU HARU ISHIKAWA (1916).

2) Zit. nach TISCHLER (1916, S. 221).

von ihm aufgezählten Hilshypothesen als Inkonstanzquelle einige Angabe zitieren. Nach ihm ist die von der normalen Zahl abweichende Variation abhängig von:

- a) errori di osservazione.
- b) presenza di più specie nel materiale studiato.
- c) incroci fra varietà a $2n$ cromosomi.
- d) mitosi asimmetriche.
- e) mitosi pluripolari, amitosi, division pluriploid.

Aber es scheint mir, daß an der Sache nichts geändert wird, wenn die Inkonstanzquelle folgendermaßen gefaßt wird, da die in (c), (d) und (e) genannten Tatsachen mittelbar oder unmittelbar mit den Teilungsanomalien im Zusammenhang stehen:

- a) Verschiedenheit der gebrauchten Materialien.
- b) Beobachtung der abnormen Mitosis oder der Mitosis der Kernes, dessen Vorfahren Teilungsanomalien erfahren haben.
- c) Beobachtungsfehler.

Im Laufe der Zeit ist bestätigt worden, daß es in ein und derselben Spezies auch Varietäten, Rassen oder Individuen gibt, die verschiedene Chromosomenzahlen besitzen. Z. B. *Ascaris megalocephala* var. *univalent* und *bivalent*, Varietäten von *Musa sapientum*, Stärkemais und Zuckermals-Rassen von *Zea Mays*, Individuen von Zuckermals-Rassen, Individuen von *Metapodium* u. a. können hier genannt werden.¹⁾ WILSON (1909) hat bei den Individuen der drei *Metapodium*-Arten folgende Variationen der Chromosomenzahl gefunden, während die Zahl in jedem Individuum immer konstant bleibt:

M. terminalis 21–26.

M. femaratus 22–27 oder 28.

M. granulosa 22–27.

Von Interesse ist, daß auch im Pflanzenreiche ein ganz ähnliches Beispiel gefunden wird. KUWADA (1915 a, S. 84–85 und 1915 b, S. 20) hat bei Zuckermals-Rassen (Sugar corn und Black Mexican) individuelle Variationen der Chromosomenzahl konsta-

1) Siehe auch die Zusammenstellung von TISCHLER (1916, S. 206).

tiert, nämlich 20-22 und 24. Für den Fall, daß das Ausgangsmaterial nicht einheitlich ist, erübrigt es sich, noch mehr über die Unbeständigkeit der Chromosomenzahl zu sagen.

Die abnormen Teilungsvorgänge, durch welche didiploide, hyper-oder hypochromosomige Kerne und zwei-oder mehrkernige Zellen entstehen können, wurden schon zusammengestellt.¹⁾

Einige Forscher wollen die Tatsache der Zahlenkonstanz der Chromosomen, die für die Erhaltung der Individualität der Chromosomen zunächst spricht, widerlegen, indem sie in den verschiedenen Körperteilen eines oder einiger Individuen abweichende Chromosomenzahlen gefunden haben. Es ist aber verdächtig, daß diese Forscher die Laufbahn der Vorfahren dieser Zellkerne, die irgend einen abnormen Teilungsvorgang erfahren haben, nicht in Betracht gezogen haben. In der Natur finden sich diese Teilungsanomalien häufig in verschiedenen Zellen, vorzugsweise in solchen, die etwas abnorm oder pathologisch sich verhalten oder keine lange Lebensdauer mehr haben (Endosperm, Tapeten, Karzinomzellen, Heteroderagallen usw.). Ja selbst in den Zellen, die scheinbar gesund aussehen, treten bisweilen die didiploiden Kernplatten auf. In den Wurzelzellen von *Spinacia* (STOMPS, 1911, S. 259), *Pisum* (STRASBURGER, 1911, S. 10) und *Zea* (KUWADA, 1915 b, S. 259) wurde dies beobachtet. Es fragt sich nun, ob wir, wenn in solchen Geweben abweichende und widersprechende Chromosomenzahlen vorkommen, gestützt auf die Regel der Zahlenkonstanz, die Individualitätshypothese der Chromosomen aufrecht erhalten können. Es ist in den vorliegenden Untersuchungen konstatiert, daß die durch abnorme Teilung gebildeten hyper-oder hypochromosomigen Kerne sich als solche immer wieder teilen, ohne Reduktionsteilung oder andere Regulation zu erfahren. Daher ist der Kern ganz unfähig, die überflüssigen Chromosomen zu beseitigen oder die fehlenden zu ergänzen.²⁾ SALA (1895, S. 482-483) hat auch in den der Kälte ausgesetzten Eiern von *Ascaris* eine derartige Tatsache konstatiert. Dies ist auch in den Fällen,

1) Siehe S. 55-56.

2) Vgl. STRASBURGER (1907, S. 501).

wo natürlich abweichende Chromosomenzahlen in verschiedenen Geweben auftreten, ganz gut möglich. Darin können wir den Beweis der Erhaltung der Individualität und der Zahlenkonstanz der Chromosomen sehen. Es ist heute nicht mehr notwendig, die Annahme der somatischen Reduktionsteilung, die von NĚMEC für die chloralisierten Wurzelspitzen aufgestellt wurde, in Betracht zu ziehen, weil der stichhaltige Beweis dafür nicht geführt werden kann.

Wir wollen BOVERIS Gesetz nochmals genau zu verstehen suchen. Er wollte nicht behaupten, daß die absolute Zahlenkonstanz in allen Zellen eines Individuums nachweisbar ist, sondern er sagt richtig: „Die Zahl...ist...davon abhängig, aus wie vielen Elementen dieser Kern sich aufgebaut hat.“ Nach diesem Gesetz läßt sich schön erklären, daß ein Kern in seiner Teilung unter Umständen in einer abweichenden Zahl Chromosomen bildet, wenn seine Vorfahren bei irgend einer Gelegenheit eine Teilungsanomalie erfahren haben. Demjenigen, der das oben Erwähnte nicht berücksichtigt und die absolute Konstanz der Chromosomenzahl in allen Zellen sucht, kann das rechte Verständnis der Individualität der Chromosomen nie verständlich werden.

Daß die Variation der Chromosomenzahl bei den verschiedenen Autoren hauptsächlich auf falscher Zählung beruht, steht außer Zweifel. Die falsche Zählung ist oft durch künstliche Zerlegung der Chromosomen in Schnitte bedingt, doch möchte ich das Übersehen der konstanten Einschnürung als die hauptsächlichste Fehlerquelle betrachten. Zahlreiche Beispiele der unsicheren Zählung der Chromosomen infolge der Einschnürung sind durch die ganze Literatur verstreut. In den folgenden Zeilen möchte ich einige diesbezügliche Angaben machen.

Arabacia: BALTZER (1910, S. 546) hat bei den meisten Spindeln eines Vierzellen-Stadiums 40 Elemente gezählt. Nach ihm ist die Zählung aber immer etwas unsicher wegen der verschiedenen Chromosomenformen. Die Chromosomen zeigen dabei ein hantelförmiges Bild.

Asterias vulgaris: TENNET (1907, S. 310) hat in den befruchte-

ten Eiern die somatische Chromosomenzahl 36 gezählt, aber infolge der Fragmentierung einiger Chromosomen hat er diese Zahl als nicht sicher angegeben.

Nemateus: DONCASTER (1907, S. 170). Die Chromosomen der Geschlechtszellen „may be compound and consist of a number of smaller units which become separated in somatic cells.“¹⁾ Es ist nicht unmöglich, daß die scheinbare somatische Chromosomenzahl deshalb nicht der meiotischen entsprechen kann.

Ophrystrocha: KORSCHOLT (1895) hat in Blastula neben den mit 4 Chromosomen versehenen Zellen auch solche gefunden, die 8 Chromosomen besitzen. Er ist der Meinung, daß die letztere Anzahl der Querspaltung der vier Chromosomen zuzuschreiben ist.²⁾

Phragmotobia: SEILER (1914). Infolge der Fragmentierung des x und y-Chromosomen findet in den somatischen Zellen eine Variation der Chromosomenzahl statt.

Zoogonus mirus: Dieses Tier ist deshalb berühmt geworden, weil bei der Bestimmung der Chromosomenzahl vier Forscher zu so verschiedenen Resultaten gekommen sind.

	In den somatischen Zellen.	In der ersten Reifungsteilung.
GOLDSCHMIDT (1905)	10 oder 12	10 oder 12
SCHREINERS (1908)	24 — 26	12 oder 12
GOLDSCHMIDT (1908)	10 oder 12	10 oder 12
GRÉGOIRE (1909)	10 — 14	6 — 7
WASSERMANN (1912)	10 — 14	—

Es kann nicht unsere Aufgabe sein, auf die Bestimmung der Chromosomenzahl dieses Tieres näher einzugehen, sondern wir wollen nur die Hauptursache besprechen, die zur Zahlenvariation Anlaß gibt.

Daß die somatischen Chromosomen dieses Tieres in der Nähe des Endes eingeschnürt sind, ist schon aus den Figuren und Beschreibungen der oben genannten Autoren ersichtlich. Jeder, der die Zahl der eingeschnürten Chromosomen gezählt hat, käme ohne weiteres auf den Gedanken, die Zahlenvariation hier auch mit der Einschnürung in Verbindung zu bringen. WASSERMANN

1) und 2) Zit. nach HOY (1916).

(1913), der die Ursache der Variation suchen und die sichere Zahl finden wollte, kam zu keinem sichern Resultat, aber es ist treffend, daß er meint, „ob man nicht vielmehr den gelegentlichen Befund von 14 Chromosomen.....einer Zerschnürung einzelner Chromosomen in scheinbar selbständige Elemente zu Last legen soll“ (S. 18).

Menschen: FLEMMING (1898), DENSBURG (1906), WINIWARTER (1901 und 1912), GUYER (1910) und WIEMAN (1912). Die Chromosomenzahl des Menschen ist von einigen Autoren sehr divergierend angegeben worden. Nach WIEMAN ist die Variation der Chromosomenzahl wesentlich auf die Fragmentierung der großen Chromosomen zurückzuführen. Daß die Chromosomen des Menschen sich deutlich konstant einschnüren, wurde schon erwähnt.

Lepus: Die Chromosomenzahl schwankt nach WINIWARTER (1900) von 40–80 in den somatischen Zellen und von 10–12 in der Oocytenteilung nach HONORÉ.¹⁾ Weil quereingeschnürte Gemini in den Spermatozyten in den kryptorchen Hoden dieses Tieres gefunden werden, ist es deshalb wahrscheinlich, daß die Chromosomen wesentlich eingeschnürt sind.

Felis domestica: WINIWARTER und SAINMONT (1909). Es finden sich 36 Chromosomen in den Oogonien und somatischen Zellen und 12 in der ersten Reifungsteilung. Diese Autoren denken an die Fragmentierung der Chromosomen als die Ursache des Widerspruches in den beiden Fällen.

Primula kewensis (seedling form): DIGBY (1912, S. 375) hat in der Diakinese der Pollenmutterzellen eine Schwankung der Geminizahl (14–18) gefunden. Es scheint ihr daß diese Unbestimmtheit der Lage und dem relativen Maß der beiden Hälften der Vierergruppen zuzuschreiben ist. Doch wäre es nicht unwahrscheinlich, daß die Zahlenschwankung einigermaßen auf die Einschnürung der Chromosomen zurückzuführen ist, da die meiotischen Quertetraden mit der Einschnürung viel zu tun haben.

Oenothera lata: GATES (1912, S. 999) hat in der somatischen

1) Zit. nach HAY (1916).

Mitosis eine Variation der Chromosomenzahl gefunden. Wie schon erwähnt, haben dieser und andere Autoren die Einschnürung bei dieser Pflanze und anderen *Oenothera*-Mutanten beobachtet, deshalb läßt es sich nicht leugnen, daß die Einschnürung auch für die Bestimmung der Zahl der Chromosomen von großer Bedeutung ist.

Allium cepa: Nach MERRIMANS (1904, S. 195) ist die Chromosomenzahl inkonstant, sie schwankt zwischen 10–30 oder mehr. BONNEVIE (1908) hat 24 Chromosomen gezählt. Daß die richtige diploide Zahl bei *Allium cepa* 14 ist, ist heute eine allgemein bekannte Tatsache. Die falschen Zählungen dieser beiden Forscherinnen sind wahrscheinlich durch die Einschnürung verursacht worden, die in der Mitte der meisten Chromosomen zu finden ist.

Najas major: CLEMENS MÜLLER (1912, S. 15) hat im Gegensatz zu GUIGNARDS (1899) Zählung der Haploidzahl 6 als Diploidzahl 14 festgestellt. In meiner Japanisch geschriebenen Arbeit (1915b, S. 400) habe ich darauf hingewiesen,¹⁾ daß GUIGNARDS Haploidzahl 6 nicht fehlerhaft sein kann. Damals habe ich bezweifelt, daß die in CLEMENS MÜLLERS Fig. 17a dargestellten Chromosomen wirklich aus den zwei längsgespaltene kleinen und großen Chromosomen entstanden sind; wie er denkt. Es scheint mir viel richtiger, seine Figur nicht als zwei Chromosomen, sondern als ein einziges in der Nähe des Endes eingeschnürtes Chromosom aufzufassen. Infolgedessen muß die Diploidzahl 12 sein, statt 14. TSCHERNOYAROW (1914) hat die Chromosomenzahl dieser Pflanze untersucht und gefunden, daß beide Autoren Recht haben, da der Widerspruch in ihren Angaben in folgender Weise erklärt werden kann. In den somatischen Zellen gibt es 7 Paar Chromosomen, von denen ein kleines durch feine Fäden mit einem anderen Paar verbunden ist, und das TSCHERNOYAROW „Trabanten“ oder „Satelliten“ nennt. In der Reduktionsteilung verschwinden die Trabanten spurlos, indem sie mit ihren

1) Die nachstehende Arbeit von TSCHERNOYAROW (1914) war mir damals durch die Störung des Verkehrs infolge des Krieges ganz unbekannt. Erst einige Monate nach der Veröffentlichung meiner Arbeit hatte Herr Prof. NAVASHIN die Freundlichkeit, mich auf diese Untersuchung eines seiner Schüler brieflich aufmerksam zu machen. Später entnahm ich dann den Hauptinhalt einem Referat im Bot. Centralbl.

zugehörigen Autochromosomen endenweise ganz verschmelzen, sodaß, wie GUIGNARD festgestellt hat, die reduzierte Geminizahl 6 zum Vorschein kommt. Wenn diese Auffassung richtig wäre, so dürfte die Chromosomenzahl von *Vicia Faba* dementsprechend 14 resp. 6 oder 16 resp. 6 sein, weil der Figur von CLEMENS MÜLLER nach zu urteilen die somatischen sowie meiotischen Verhältnisse der e-Einschnürung der M-Chromosomen von *Vicia Faba* mit denjenigen der Trabanten und ihren zugehörigen Chromosomen von *Najas major* ganz identisch sind. Es liegt nahe zu sagen, daß die als Trabanten und das ihnen zugehörige Chromosom gekennzeichneten Elemente eigentlich nur ein stark eingeschnürtes Chromosom sind. Die echte diploide und haploide Chromosomenzahl von *Najas major* beträgt vielmehr 12 resp. 6.

Wie früher geschildert, haben FRASER und SNELL für *Vicia Faba* die Zahl 14 resp. 7 aufgestellt, während sie nach den meisten andern Autoren 12 resp. 6 ist. In der vorliegenden Arbeit ist die Richtigkeit der Zahl 12 resp. 6 genau konstatiert worden. Die unrichtige Zahl der erst genannten beiden Autoren ist aller Wahrscheinlichkeit nach dem Umstande zuzuschreiben, daß diese Forscher die m-Einschnürung der M-Chromosomen bei der Zählung vernachlässigt haben.¹⁾ Da die Einschnürung der M-Chromosomen von *Vicia Faba* mit der Zählung der Chromosomenzahl in typischer Beziehung steht, so will ich darauf etwas näher eingehen.

LÜNDEGÅRDH (1912b, S. 417–419 und 427–431) hat als die Hauptursache der Schwankung der Chromosomenzahl dieser Pflanze die Segmentierung und Endverklebung hervorgehoben, und aus den Resultaten der Zählungen an etwa 30 Kernplatten hat er geschlossen, „ daß auch, wenn man Endverklebungen und Segmentationen mit in Rechnung zieht, man sicher konstatieren kann, daß die Chromosomenzahl bei *Vicia Faba* nicht völlig konstant ist. Die „ Normalzahl “ scheint 12 zu sein, weil sie in etwa 35% der Fälle unzweifelhaft auftritt, während in anderen Fällen die Zahl 11, 13 und bisweilen sogar etwas höher ausfällt “

1) Verschiedenheit des Ausgangsmaterials wäre bei *Vicia Faba* unwahrscheinlich. In der vorliegenden Arbeit wurden *Vicia Faba major* und *minor* und eine deutsche Sorte unbekanntem Namens gebraucht.

(S. 418). Hätte LUNDEGÅRDH seinerzeit die konstante Einschnürung der M-Chromosomen gekannt, so wäre die Zählung der Chromosomenzahl von *Vicia Faba* nicht so kompliziert gewesen, wie es ihm erschien. Einige seiner Endverklebungen bei dieser Pflanze dürften wesentlich die Einschnürungen der M-Chromosomen sein. Wenn diese Verhältnisse genau berücksichtigt werden, so kann man auch in den 14 (a, b, c, e, g, l, m, p, v, w, x, y und å) unter den 26 Kernplatten, an denen die inkonstante Chromosomenzahl gezählt wurden, und die in seinen Textfig. 6¹ und 7 zusammengestellt sind, die Zahl 12 finden.¹⁾ Freilich läßt es sich nicht leugnen, daß die Endverklebung uns bei der Zählung beträchtlich belästigt, doch scheint es mir wichtiger, daß zuerst die konstante Einschnürung hinreichend in Betracht gezogen wird, um die richtige Zählung zu erreichen. Deshalb sollen sowohl die Einschnürungen als auch die Endverklebungen bei der Zählung der Chromosomen beachtet werden; bei *Vicia Faba* wenigstens macht aber diese Einschnürung fast niemals die Zählung unsicher und sie kann von der Endverklebung, die bei meinem Falle so selten (ca 4%!) auftritt, leicht unterschieden werden.

Hier sei es mir gestattet, noch einige Worte dem Gesetz der Zahlenkonstanz der Chromosomen zu widmen. Gestützt auf die Beobachtungen bei den somatischen Zellen von *Vicia Faba* und *Allium cepa*, von denen die erste auch mein Hauptmaterial ist, hat LUNDEGÅRDH (1912b, S. 430–432) darauf hingewiesen, daß im Gesetz der Zahlenkonstanz ein physiologisches Moment hineingebracht werden muß, und er hat folgende Regel aufgestellt: „In vielen Fällen ist die Zahl der bei vegetativen Kernteilungen in der Prophase herausdifferenzierten morphologisch selbständigen Karyotinelemente (Chromosomen) konstant“ (S. 430). Der Grund, daß er nicht von den metaphasischen Chromosomen, sondern von den prophasischen Chromosomen spricht, liegt in folgendem. Es herrscht ein Bestreben im Karyotin den Stoff zu verteilen und zu gruppieren, um eine bestimmte Chromosomenzahl in der Prophase herauszudifferenzieren. Die Faktoren, die dieses Bestreben stören

1) Die Normalzahl 12 tritt nach meinen Feststellungen in etwa 96% aller Fälle auf. Man vergleiche diesen Prozentsatz mit demjenigen von LUNDEGÅRDH (1912b, S. 418) 35.

und Inkonstanz der Chromosomenzahl hervorrufen, setzen dann ein, wenn die Kernmembran aufgelöst ist und die Chromosomen in der Spindelsubstanz angeordnet werden. Als Beispiel einer solchen Störung hat er die Endverklebung und Segmentierung der Chromosomen bei *Vicia Faba* und *Allium cepa* genannt. Aus dem Grunde, daß betreffs der Ursachen der schwankenden Chromosomenzahl bei *Vicia Faba* ein sicheres Resultat nicht nur durch direkte morphologische Beobachtung, sondern auch unter Berücksichtigung der physiologischen Momente, gesucht werden muß (1912b, 419), hat er (1914a) weiter ein Experiment angestellt. Er beobachtete in den Zellen einer 5 Stunden lang in einer Temperatur von 36.5°C gehaltenen Wurzel von *Vicia Faba* das Auftreten einer starken Segmentation der Chromosomen und zog den Schluß, „daß man durch konsequentes Verwenden hoher Temperaturen eine Abänderung der Chromosomenzahl bewirken könnte“ (S. 170). Es ist aber sehr fraglich, daß die hohen Temperaturen diese Vermehrung der Chromosomenzahl in seinen Figuren verursachen. Da eine derartige Segmentierung ja auch in gewöhnlichen Präparaten dann und wann bemerkt wird, so können wir keinen direkten Beweis dafür führen, daß es sich dabei tatsächlich um hohe Temperaturen handelt. Obwohl in meinem Versuche die gewöhnlich versteckt gehaltene Einschnürung bei *Vicia Faba* auch durch Verwendung hoher Temperatur leicht sichtbar gemacht werden konnte, so wurde doch keine Abänderung der Chromosomenzahl durch besondere Quersegmentierung konstatiert. Einige der Beobachtungen und die daraus resultierenden Schlüsse, die LUNDEGÅRDH bei *Vicia Faba* und *Allium cepa*, ohne die erblich fixierte Einschnürung zu bemerken, gemacht und gezogen hat, sind wohl nicht immer richtig und behalten wohl nur in den wenigsten Fällen ihre Gültigkeit. Die von LUNDEGÅRDH (1912b) aufgestellte Regel der Zahlenkonstanz scheint mir nicht vorteilhaft zu sein, weil die Segmentierung, besser gesagt Einschnürung, und Endverklebung wie bei *Vicia Faba* nicht nur in der Metaphase, sondern auch in der Prophase auftreten kann.¹⁾ Dieses Ver-

1) Bei *Vicia pseudocracca* und *Lens esculenta* (eigene Beobachtung). Bei *Fritillaria tenella* und *Galtonia canticans* (S. NAVASHIN, 1914).

hältnis tritt auch in den künstlich mit chemischen oder physikalischen Reizmitteln behandelten oder den durch *Heterodera* geimpften Zellen von *Vicia*, *Pisum* und *Zea* zu Tage. Wenn auch die Endverklebung und Segmentierung, ja auch die Einschnürung, zusammen die scheinbar abweichenden Zählungsergebnisse verursachen könnten, so brauchte man doch nicht auf die Annahme der Erhaltung der Individualität der Chromosomen zu verzichten. Es handelt sich dabei nur um eine Täuschung, denn die eigentliche Zahl und die Organisation der Chromosomen selbst sind immer dadurch unverändert geblieben. Selbst bei der starken Einschnürung, wie bei den Trabanten von *Najas*, stehen die Teilstücke nie unabhängig voneinander, sondern sind mit einer morphologischen Substanz oder durch irgend eine unsichtbare Affinität verbunden, dies wird auch dadurch bemerkt, daß ihre in der somatischen Mitosis in auffälliger Weise stattfindende Separation in der meiotischen Metaphase neuerdings aber nur schwach auftritt oder ganz verschwindet.¹⁾ Die Teilstücke eines eingeschnürten Chromosoms müssen also erst dann als zwei individualisierte Elemente gezählt werden, wenn sie phylogenetisch ganz auseinander getrennt sind und ganz unabhängig voneinander handeln, sonst sind sie zusammen als ein ganzes einheitliches Chromosom zu betrachten.

Was das Gesetz der Zahlenkonstanz der Chromosomen anbelangt, so möchten wir mit Folgendem zum Schlusse kommen. BOVERIS Gesetz der Zahlenkonstanz der Chromosomen behält auch noch heute seine Geltung. Wenn die Variation der Chromosomenzahl angetroffen wird, so ist sie keine zufällige Fluktuation. Der Kern ist nicht imstande, die überflüssigen Chromosomen zu beseitigen oder die fehlenden zu ergänzen.

Bezüglich der Individualitätshypothese der Chromosomen sagt STRASBURGER.(1907b): „Ich selbst trete auch für die qualitative Verschiedenheit der Teile eines Chromosoms ein, zugleich auch für die Verschiedenheit der einzelnen Chromosomen“ (S. 502). Und weiter: „Die konstante Zahl der Chromosomen, welche die Betrachtung uns vorführt, ist nur der sichtbar werdende

1) Bei *Vicia Faba*, *Vicia Cracca*, *Pisum sativum*, *Morus*-Arten und *Najas major*.

Ausdruck für die Konstanz dieser der direkten Beobachtung sich entziehenden letzten Einheiten“ (S. 504). Eine solche qualitative Organisation der Teile eines Chromosoms wurde auch von anderen Autoren ganz hypothetisch angenommen, doch sei es mir erlaubt, insbesondere mit AGAR (1912, S. 293–295) und S. NAVASHIN (1914) zu betonen, daß die immer an konstanten Punkten auftretenden Einschnürungen darauf hinweisen, daß die Chromosomen der Länge nach eine innere Differenzierung besitzen. Es wurde in der vorliegenden Arbeit außerdem für die Annahme von STRASBURGER noch ein anderer Beweis geleistet. Bisher sind die einzelnen Chromosomen hauptsächlich nach der Größe voneinander unterschieden worden, während einige Chromosomen nur selten sich durch ihre Form oder ihr spezifisches Verhalten auszeichnen. Die konstant eingeschnürten Chromosomen dürfen in dieser Beziehung als vorteilhaft ausgewählt werden. Die M-Chromosomen von *Vicia Faba* z. B. verhalten sich ganz spezifisch unter der Chromosomenkonstellation, und zwar behalten sie mit ihren Einschnürungen den Lebenskreislauf hindurch ihre Individualität.¹⁾ Dies ist auch bei *Crepis virens*, *Morus*-Arten und *Vicia Cracca* konstatiert. Das Vorhandensein dieser speziell differenzierten Chromosomen in einer Kernplatte kann daher gute Dienste leisten, die einzelnen Arten, die in der Chromosomenzahl gleich sind, zu unterscheiden. In der Tat können wir nur durch die Art und Weise der Einschnürung und die Größe der Chromosomen, aber ohne die Blüten, Blätter usw. zu untersuchen, z. B. zwei *Vicia*-Arten mit 12 Chromosomen, *Vicia Faba* und *Vicia Cracca*,²⁾ und fünf *Muscari*-Arten mit 18 Chromosomen, *M. Comosum*, *M. monstrosum*, *M. tenuifolium*, *M. polyanthum* und *M. Argaei*³⁾ voneinander unterscheiden.

Nun ist die Frage zu beantworten, ob die für eine Art so spezifisch auftretende Einschnürung der Chromosomen bei der Bastardierung auch im fremden Plasma erhalten bleiben kann. Wäre dies der Fall, so wird damit für den Beweis der Verteilung der Erbeinheiten auf die einzelnen Chromosomen ein brauchbarer

1) V-Form in der Anaphase und spezifische Größe kommen hier auch in Betracht.

2) Siehe Fig. 9 und Textfig. 2d.

3) Siehe DELAUNAY (1915).

und wertvoller Anhaltspunkt gewonnen. Was die morphologischen Eigenschaften der Chromosomen bei der Bastardierung betrifft, so sind bisher einige experimentelle Untersuchungen gemacht worden, z. B. bei Heterochromosomen im Tierreiche, *Ascaris megalocephala bivalens* × *univalens* (HERLA, 1893),¹⁾ *Fundulus heterochlitus* × *Menidia notata* (MOENKHAUS, 1904), *Echinus* × *Strongylocentrotus* (BALTZER, 1909), Zuckermais- × Stärkemais-Rassen (KUWADA, 1915) u. a., aber diese Autoren haben dabei nicht an die Einschnürung gedacht.

Es ist schon von STRASBURGER (1907b und 1911) behauptet worden, daß auch in den syndiploiden somatischen Zellen die Individualität der Chromosomen erhalten bleibt, indem er das Vorkommen der Reduktionsteilung in diesen Zellen ganz und gar bestritten hat. Das wird auch in unserem Falle, insbesondere dadurch konstatiert, daß bei *Vicia Faba* die Einschnürungen und die auffällige Größe der M-Chromosomen auch in den syndiploiden oder didiploiden Zellen intakt erhalten bleiben, die in den vorhergehenden abnormen Mitosen doppelt so viele Chromosomen wie gewöhnlich besessen haben (Text fig. 4 und 5). Die hyperchromosomigen Kerne mit der betreffenden Anzahl an M-Chromosomen teilen sich als solche immer wieder normal oder können aus der meristematischen in die Streckungszone übertreten. Daher ist es nun bemerkenswert, daß unsere Annahme der Kontinuität der Chromosomen in den didiploiden oder abweichendchromosomigen Zellen dabei sich nicht nur auf die Erhaltung der betreffenden Chromosomenzahl, sondern auch auf das Wiederauftreten der morphologisch ausgezeichneten Chromosomen in der betreffenden Anzahl stützt. Ähnliches wurde von M. NAVASHIN jun. (1915) und ÔSAWA (1916) konstatiert. Der erste hat in den somatischen Zellen zwei und in den Pollenkörnern ein eingeschnürtes Chromosom beobachtet, und dieselben in den triploiden Endospermakernen nicht in geringerer Anzahl gefunden. ÔSAWA hat zwei eingeschnürte große M-Chromosomen bei diploiden

1) Zit. nach HÄCKER (1912, S. 320).

Morus-Arten gefunden, und bei triploiden Arten drei derselben. Als Beispiel der tetraploiden Art möchte ich *Vicia unijuga* mit 24 Chromosomen nennen. Obwohl keine Pflanze, die als ihr diploider Vorfahr betrachtet werden könnte, gefunden worden ist, liegt es nahe zu sagen, daß diese Pflanze tetraploid ist, weil es nicht wenige *Vicia*-Arten mit 12 Chromosomen zu geben scheint. Diese Vermutung wird dadurch bestätigt, daß vier gleich große Chromosomen dort am Ende in gleicher Weise eingeschnürt sind, was mit dem Befunde von ŌSAWA bei triploiden *Morus*-Arten identisch ist.

Aus dem oben Erwähnten geht hervor, daß in den poliploiden Arten, soweit die Chromosomen keine morphologische Abänderung erfahren, jene konstante Einschnürung immer intakt erhalten bleibt und ein schönes phylogenetisches Zeichen darbietet. Wie verhalten sich nun die eingeschnürten Chromosomen bei der Bastardierung? Es scheint mir, daß auch im fremden Plasma die Einschnürung ihre Kontinuität erhält. S. NAVASHIN (1915) hat darauf hingewiesen, daß die Einschnürung in den somatischen Zellen der Bastarde zwischen zwei Formen, deren eine die Einschnürung in einem Paar Chromosomen aufweist, während die andere keine solche Neigung hat, als ein morphologisches Merkmal immer ihre Gültigkeit bewährt. Die Einschnürung der Chromosomen möchte ich als ein treffendes Merkmal bei der Bastardierungsuntersuchung empfehlen, das den Lebenszyklus hindurch, ja auch bei der Reduktionsteilung, morphologisch bemerkbar ist. Es ist sehr wünschenswert, daß die Aufmerksamkeit der genetischen Cytologen in Zukunft auf diesen Punkt gerichtet werde.

VI. Beziehung der Chromosomenzahl unter den nahestehenden Arten.

Eine interessante und wichtige cytologische Tatsache, die in den letzten Jahrzehnten oft bestätigt worden ist, ist die x-ploide Beziehung der Chromosomenzahl unter den nahestehenden Arten oder Varietäten. Zusammenstellungen der bei jeder Spezies festgestellten Chromosomenzahl; die diese Verhältnisse deutlich

zeigen verdanken wir SHIBATA und MIYAKE (1908 b, S. 292-295), MIYAJI (1913, S. 451-453), GATES (1915, S. 197-203), TISCHLER (1916) und M. ISHIKAWA (1916). Auch in Tokyo besitzen wir zwei ausgezeichnete Arbeiten von MIYAJI (1913, bei *Viola*) und von TAHARA (1914-1915, bei *Chrysanthemum*), die diese Beziehung treffend bestätigen.

Andererseits braucht die Beziehung der Chromosomenzahl der naheverwandten Arten nicht immer ein Vielfaches zu sein, die Aufmerksamkeit ist aber bisher noch wenig auf diesen Punkt gerichtet gewesen.

Jedenfalls liegt es nahe anzunehmen, daß diese beiden Beziehungen zu der Mutation in inniger Beziehung stehen, d. h. bei der Auflösung einer Mutation wird von Zeit zu Zeit plötzlich eine andere als die erwartete Chromosomenzahl gefunden. Deshalb wäre es der Mühe wert, die gegenwärtigen Beispiele in dieser Beziehung weiter zu vermehren und die Ursache aufzuklären, die eine derartige Veränderung der Chromosomenzahl hervorrufen kann.

1. X-ploide Beziehung.

Aus einer beiläufigen Untersuchung, die andernorts von mir (1918) veröffentlicht worden ist, geht eine merkwürdige x-ploide Beziehung der Chromosomenzahl hervor. Es sei mir gestattet, die Resultate hier kurz anzuführen.

Aus dem Gedanken, daß x-ploide Beziehungen unter naheverwandten Arten oft vorkommen, habe ich eine Untersuchung angestellt, die bezweckt, die Chromosomenzahl der *Triticum*-Arten festzustellen und dadurch etwas zur Kenntnis des Stammbaumes vom Kulturweizen beizutragen.

Als Versuchsobjekte dienten mir Wurzelspitzen und Pollenmutterzellen von zahlreichen Winter-sowie Sommerrassen von *T. vulgare* und einigen Rassen von *T. compactum*, *T. Spelta*, *T. turgidum*, *T. durum*, *T. polonicum*, *T. dicoccum* und *T. monococcum*.

Die Chromosomenzahlen von *T. vulgare* und *T. compactum* sind bisher von einigen Autoren wie folgt festgestellt worden:

	haploid	diploid	
OVERTON (1893)	8	16	<i>T. vulgare</i>
NAKAO (1911)	8		„
BALLY (1912)	8		„
DUDLEY (?) ¹⁾	8		„
KÖRNICKE (1896) ²⁾	8		<i>T. compactum</i>

Trotzdem die Chromosomenzahlen vom *Triticum vulgare*, wie oben erwähnt, in den Angaben einiger Autoren übereinstimmen; so habe ich zu meinem Erstaunen für diese Arten ganz andere Chromosomenzahlen gefunden und eine interessante Zahlenbeziehung unter den kultivierten *Triticum*-Arten feststellen können.

	haploid	diploid
<i>T. vulgare</i>	21	42.
<i>T. compactum</i>		42.
<i>T. spelta</i>		42.
<i>T. turgidum</i>		28.
<i>T. durum</i>		28.
<i>T. polonicum</i>		28.
<i>T. dicoccum</i>		28.
<i>T. monococcum</i>		14.

Diese Beobachtungsergebnisse zeigen, daß auch unter den *Triticum*-Arten die x-ploide Beziehung vorkommt, und daß bei der primitiven Art *T. monococcum* die geringste Anzahl und bei der differenziertesten *T. vulgare* die höchste Anzahl festgestellt wird. Es sei bemerkt, daß die Chromosomenzahlen auch mit dem Stammbaum in einem interessanten Zusammenhang stehen.

Von SCHULZ (1913),³⁾ der sich in neuerer Zeit viel mit der Geschichte und dem Studium der Abstammung unserer Getreidearten beschäftigt hat, stammt die folgende Zusammenstellung der Verwandtschaftsverhältnisse unter den Arten von Eutriticum.

Es muß sehr auffallen, daß die phytopathologische Prüfung (WAWILOFF, 1913) und ferner die serologische Prüfung (ZADE;

1) Zit. nach E. M. EAST (1915), The chromosome view of heredity and its meaning to plant breeders. Amer. Nat., Vol. XLIX.

2) Zit. nach M. ISHIKAWA (1916).

3) Zit. nach TSCHERMAK (1914, S. 2794).

1914), sowie die Verwendung des Fertilitäts- bzw. Sterilitätsprinzips (TSCHERMAK, 1914) zu ganz denselben verwandtschaftlichen Zusammenhängen gekommen sind, wie sie SCHULZ aufgestellt hat.

	Stammart	Kulturformengruppen		
		Spelzweizen	Nacktweizen	
			normal	missgebildet
Einkornreihe	<i>T. aegilopoides</i>	<i>T. monococcum</i>	wohl nicht gezüchtet	wohl nicht gezüchtet
Emmerreihe	<i>T. dicoccoides</i>	<i>T. dicoccum</i>	<i>T. durum</i> <i>T. turgidum</i>	<i>T. polonicum</i> nicht bekannt
Dinkelreihe	nicht bekannt	<i>T. Spelta</i>	<i>T. compactum</i> <i>T. vulgare</i> <i>T. compactum</i> × <i>vulgare</i> = <i>capitatum</i>	nicht bekannt

Nun sind wir im stande, diese von einigen Autoren von verschiedenen Gesichtspunkten aus bestätigte Gruppierung auch zytologisch zu stützen.

Die Chromosomenzahlen der *Triticum*-Arten stehen mit dem SCHULZSchen Stammbaum im folgenden interessanten Zusammenhang.

	2x	
Kulturarten der Einkornreihe	14	phylogenetisch diploid.
„ „ Emmerreihe	28	„ tetraploid.
„ „ Dinkelreihe	42	„ hexaploid.

Obwohl es natürlich unstatthaft ist, die Abstammung eines Lebewesens nur mit Hinsicht auf seine Chromosomenzahl aufzustellen, so sind wir doch berechtigt, den auf andere Weise aufgestellten Stammbaum dadurch zu bestätigen. Näher auf die Erörterung über die Stammarten einzugehen, möchte ich aber hier unterlassen.

Die Annahme ist also unstreitig richtig, daß eine Multiplikation der Chromosomenzahl bei der Mutation dann und wann stattfindet. GATES (1909, S. 544, 1911, S. 933 und 1913) war früher der Ansicht, daß die Verdoppelung der Chromosomenzahl in der ersten oder zweiten Teilung des befruchteten Eies geschieht. Aber in seinem "The mutation factor in evolution" (1915, S. 215-217) äußert er sich dahin, daß die tetraploide Mutante von *Oenothera* durch Vereinigung von zwei diploiden Gameten entsteht, während

die triploide Mutante der Vereinigung von einem haploiden und einem diploiden Gameten zuzuschreiben ist. Dies ist schon früher von DE VRIES (1912, S. 34-35) behauptet worden. TAHARA (1914-1915, S. 12) hat als die möglichen Wege, wodurch die Multiplikation erfolgt, die folgenden drei Fälle aufgestellt:

1. Durch das Zurückgehen der Teilungsvorgänge wird ein Kern rekonstruiert; die Chromosomenhälften sind dabei bereits längsgetreunt.

2. Durch die von einer Scheidewandbildung unbegleitete mitotische Kernteilung entstehen zwei Kerne in einer Zelle, und nachher verschmelzen diese zwei Kerne.

3. Wiederholte Längsspaltung der Chromosomen (z. B. beim unteren Kerne in der Embryosackanlage von *Lilium*).

Unter diesen Möglichkeiten hat er besonders den dritten Fall, nämlich wiederholte Längsspaltung der Chromosomen in einer Kernteilung vor oder nach der Befruchtung als am möglichsten ausgewählt.

Kürzlich hat TISCHLER (1916, S. 226-227) in dieser Richtung die folgenden Möglichkeiten hervorgehoben.

1. Fälle die TAHARAS Möglichkeiten (1) und (2) gleich sind.

2. Die Reduktionsteilung findet nicht in den Gonotokonten statt (z. B. bei *Houttuynia cordata*¹⁾ und bei *Chondrilla junca*²⁾).

3. Zwei Spermakerne dringen in eine Eizelle ein (dispermatische Befruchtung); hier entsteht eine Triploidie (z. B. bei *Gagea lutea*³⁾).

Gameten mit verdoppelter Chromosomenzahl sind bisher dann und wann beobachtet worden. Bei der berühmten mutierenden Pflanze *Oenothera Lamarckiana* hat zuerst GEERTS (1909)⁴⁾ eine Embryosackmutterzelle mit 28 (2x) Chromosomen ermittelt. Das Vorkommen der diploiden Gameten dieser Pflanze ist durch eine Entdeckung der Triploidie der Mutante *Semi-gigas* von STOMPS

1) SHIBATA und MIYAKE (1908).

2) ROSENBERG (1912).

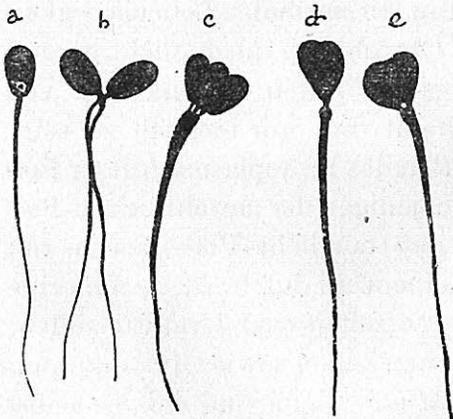
NĚMEC (1912). Auch M. ISHIKAWA (1918) hat eine ähnliche Befruchtung bei der Kreuzung von *Oenothera mutans* × *pycnocarpa* beobachtet.

4) Zit. nach GATES (1915, S. 216).

(1912) und LUTZ (1912) möglich geworden, obwohl die triploiden Mutanten durch eine andere Ursache, d. h. durch die dispermatistische Befruchtung, wie bei *Gagea lutea* und bei der Kreuzung von *Oenothera mutans* × *pyncocarpa*, entstehen könnten. GATES (1915, S. 216-217, Fig. 73 f) hat in der homotypischen Telophase von schwedischer *gigas* einen Kern mit etwa 28 (2x) Chromosomen beobachtet, und er sagt: "It certainly increases the probability that diploid grains may occur in *Lamarckiana*". TAHARA (1910, Fig. 21) und ÔSAWA (1916, S. 232-233 und 277, Fig. 35) haben bei *Morus*-Arten zweikernige Embryosack-bezw. Pollenmutterzellen beobachtet. Auch bei *Vicia Faba* kommen die hyperchromosomigen, wahrscheinlich diploiden Pollenkörner nicht selten vor.

Auch im Tierreiche sind homologe Erscheinungen wahrzunehmen. Daß es atypische Spermatozoen, besonders Riesen- oder zwei- bzw. mehrköpfige Spermatozoen gibt, wurde von BALOWITZ (1895), BROMAN (1902a und 1902b), SCHÖNEBERG (1913) u. a. angegeben. BROMAN hat das Auftreten dieser Spermatozoen den atypischen Teilungsvorgängen in den Spermatozyten zugeschrieben. Was die Bedeutung der einfachen Riesenspermatozoen betrifft, so nimmt er (1902b, S. 517) an, daß sie zu einer gesteigerten Vererbung väterlicher Eigenschaften

führen müssen. G. SMITH (1912) hat in den hybriden Tauben konstatiert, daß die homöotypische Teilung sistiert und dadurch die Riesenspermatozoen entstehen. SALA (1895) und ZUR STRASSEN haben bei *Ascaris megalocephala bivalens* Doppel Eier mit 4 Chromosomen gefunden. Nach diesen Autoren entstehen Doppel Eier durch die Verschmelzung zweier Eier. Aus einer Untersuchung, die ich im Verein mit meinem Freund Dr. J. YAMANE gemacht habe, deren Resultate



Textfig. 24. a-e. Verschiedenartige Spermatozoen von *Lepus cuniculus* (DD × Komp. 12). a normal, b, zweiköpfig, zweisehänzig. c, dre köpfig, dickschwänzig. d und e, riesenköpfig, dickschwänzig.

aber noch nicht veröffentlicht worden sind, geht hervor, daß riesen- und mehrköpfige Spermatozoen auch bei Kaninchen beobachtet werden (Textfig. 24, a-e). Es scheint, daß sie ihre Existenz den Riesen- oder mehrkernigen Spermatiden oder hyperchromosomigen Spermatozyten, die durch die abnorme meiotische oder prämeiotische Teilung entstanden sind, verdanken.

Das Verhalten der Chromosomen dieser riesen- oder mehrköpfigen Spermatozoen nach der Befruchtung ist anders als im Pflanzenreiche, deshalb möchte ich nicht darauf näher eingehen.

Ich weiß heute nicht, wie weit künstlich modifizierte Pollenkörner mit vermehrter Chromosomenzahl sich entwickeln können, und ob sie zur Befruchtung brauchbar gemacht werden können. Aber die Versuchsergebnisse von NĚMEC (1910) sowie die der vorliegenden Arbeit zeigen, daß die Schaffung solcher Riesenpollenkörner durch abnorme Teilungsvorgänge der Gonotokonten nicht unmöglich ist. Bei der Erzeugung der Pollenkörner mit abweichender Chromosomenzahl in den sterilen oder künstlich behandelten Pflanzen, wirken die Faktoren, die die Teilungsanomalien verursachen, zu stark auf das Protoplasma ein und rufen endlich Plasmaschwäche hervor. Dagegen wird das Protoplasma bei den natürlich relativ selten erzeugten Riesenpollenkörnern mäßig beeinflußt und die Wiederherstellung der normalen Lebenstätigkeiten wird dabei leichter erreicht. Obwohl ich noch nicht geprüft habe, ob die natürlich vorkommenden reifen Pollenkörner von *Vicia Faba* auskeimen können, scheint dies mir möglich zu sein, da die morphologischen Eigenschaften des Protoplasmas dieser Pollenkörner ebenso normal sind wie diejenigen der gewöhnlichen Pollenkörner. Es ist leicht möglich, daß taugliche Pollenkörner mit 2x- oder mehr x-ploider Chromosomenzahl durch solche abnorme Teilungsvorgänge in den Pollenmutterzellen oder Urmutterzellen, wie es in den Versuchen mit somatischen Zellen sowie Gonotokonten konstatiert worden ist, in der Natur entstehen, und daß sie selbst durch künstliche Behandlung erzeugt werden können, wenn man nur das Experiment sorgfältig ausführt.

Bei der Konjugation einer diploiden Gamete mit einer haploiden entsteht ein neues triploides Individuum und bei der Konju-

gation von zwei diploiden Gameten zusammen ein neues tetraploides. Daher kann man im ersten Falle das Auftreten der Triploidie der Chromosomenzahl im neuen Individuum in gleicher Weise auffassen, wie bei einer Bastardierung zwischen zwei Individuen, deren Chromosomenzahl sich unterscheidet. Nach ÔSAWA (1916, S. 276–277) ist die Entstehung der Triploidie einiger *Morus*-Arten dieser Erscheinung zuzuschreiben. Die Verdoppelung der Chromosomenzahl nach der Befruchtung und die dispermatistische Befruchtung¹⁾ muß als gleichwertig in Betracht gezogen werden.

Es erhebt sich dann die Frage, warum die Multiplikation der Chromosomenzahl bei der Mutation so oft stattfindet.

TAHARA (1914–1915, S. 12–14), der bei der Verdoppelung der Chromosomenzahl die wiederholte Längsspaltung der Chromosomen annimmt, hat das Hauptgewicht auf die lebhaftere Wachstumstätigkeit der Chromosomen gelegt. Dies wäre möglich, aber ein solcher Fall ist bisher nur in den unteren Kernen der Embryosackanlagen von *Lilium* angetroffen worden. Es scheint mir, daß diese wiederholte Längsspaltung gerade in der Interkinese, deren Verhältnisse in anderen Zellen nicht beobachtet werden, stattfinden kann, und daß, wenn in den anderen Zellen die Chromosomen lebhaftere Wachstumstätigkeit besitzen, die Kerne sich nur karyokinetisch normal teilen. Es wäre noch zu früh, diese Erscheinung der wiederholten Längsspaltung der Chromosomen bei der Erklärung der Multiplikation der Chromosomenzahl zu verallgemeinern. Die Gültigkeit dieser Auffassung muß erst nach weiteren Untersuchungen, besonders über die Interkinese, entschieden werden.

Die Verdoppelung der Chromosomenzahl durch verschiedenartige Teilungsabnormitäten²⁾ muß hier als am möglichsten betrachtet werden. Diese Abnormitäten sind fast immer abhängig von der Schwäche der Plasmataktivität. Es ist äußerst wahrscheinlich, daß bei den mutierenden und den hybriden Pflanzen das Pro-

1) ZUR STRASSEN (1898) hat angegeben, daß die Dopelei von *Ascaris megaloccephala bivulens* von zwei Samenelementen befruchtet werden, und daß in deren Kernen bei der Mitose 8 Chromosomen gezählt werden.

2) Siehe Zusammenfassung der Entstehungsvorgänge der Riesenzellen und Riesenkerne (S. 55).

toplasma der Gonotokonten oder der befruchteten Eizelle aus innerer oder äußerer Ursache mehr oder weniger stark beeinflusst wird, und daß dies die Teilungsabnormitäten hervorruft, um die Gameten oder Proembryonen mit verdoppelter Chromosomenzahl zu erzeugen. Besonders wenn man bei der Mutation einige äußere Faktoren und bei der Hybridation die häufig stattfindenden abnormen Teilungstätigkeiten der Gonotokonten in Betracht zieht, erscheint dies viel wahrscheinlicher. In meinen Versuchen habe ich konstatiert, daß die Teilungsabnormitäten, welche die Verdoppelung der Chromosomenzahl hervorrufen, durch verschiedenartige äußere Faktoren verursacht werden. Unter diesen dürften die Einwirkung der Wärme und der Plasmolyse auch in der Natur als die wahrscheinlichsten angenommen werden. Vielleicht können diese Faktoren zu gleicher Zeit auch die Eigenschaften der Erbsubstanzen verändern. Innere oder äußere Faktoren können auf das Protoplasma einwirken und die Eigenschaften der Erbsubstanzen manchmal verändern. Die Verdoppelung der Chromosomenzahl kann nur eine Begleiterscheinung sein, die durch dieselben Faktoren gleichzeitig und nur beiläufig hervorgerufen wird. Aber auch der Fall ist nicht ausgeschlossen, wo die Chromosomenzahl durch diese Faktoren verdoppelt wird, ohne daß die Eigenschaften der Erbsubstanzen eine Veränderung erfahren. Die Veränderung der Eigenschaften der Erbsubstanzen hat nicht immer die Veränderung der Chromosomenzahl im Gefolge, oder die letztere braucht nicht immer mit der ersteren zusammen stattzufinden. Durch diese Annahme kann man die Erscheinung leicht erklären, daß die tetraploiden Organismen sich von den diploiden morphologisch nicht unterscheiden (z. B. *Ascaris megalocéphala univalens* und *bivalens*), und daß die Mutanten auch die gleiche Chromosomenzahl besitzen, wie die mutierenden (z. B. *Oenothera*-Mutanten).

Gestützt auf meine eigenen Versuchsergebnisse und die Ansichten der vorhergehenden Autoren fasse ich die Möglichkeiten der Verdoppelung der Chromosomenzahl in den neu entstandenen

Organismen, wie folgt, kurz zusammen.¹⁾

- I. Vor der Befruchtung.
 - a) Durch die früher erwähnten Teilungsabnormitäten in den Urmutterzellen oder in den Gonotokonten entstehen die diploiden Gameten.
 - b) Durch die ungewöhnlichen Zustände in der Interkinese spalten sich die Chromosomen wiederholt längsweise, und dies gibt so Anlaß zur Entstehung von diploiden Gameten.
- II. Dispermatische Befruchtung.
- III. Nach der Befruchtung. Durch die früher erwähnten Teilungsabnormitäten in befruchteten Eiern entstehen die tetraploiden Proembryonen.

Daß die vermehrte Chromosomenzahl nicht wieder auf die frühere herabgesetzt wird, kann nicht mehr bezweifelt werden²⁾. Bei den triploiden Mutanten oder bei einigen Hybriden finden aber die Abnormitäten in der meiotischen Teilung statt und es werden sterile Pollenkörner erzeugt; deshalb kommen die Nachkommen mit derselben Chromosomenzahl nicht mehr zum Vorschein. Triploide annuelle Pflanzen sind bisher kaum in der Natur gefunden worden, dagegen kann man oft triploide perennierende Pflanzen oder solche, die sich vegetativ vermehren, antreffen (z. B. bei *Morus*-Arten).

2. Nicht x-ploide Beziehung.

Daß nicht x-ploide Beziehungen unter den naheverwandten Arten ebenso häufig vorkommen, wie die x-ploiden, ist eine bekannte Tatsache. Eine Möglichkeit, wodurch diese Beziehung

1) Die Verdoppelung der Zahl durch Querteilung der Chromosomen wird später erwähnt. Wenn es merkwürdige z. B. eingeschnürte Chromosomen gibt, so ist es leicht zu entscheiden, ob die Verdoppelung der Chromosomenzahl durch Längsspaltung oder Querteilung entstanden ist. Im ersten Falle treten vier der eingeschnürten homologen Chromosomen in der tetraploiden Pflanze und drei in der triploiden auf. Bei *Vicia unijuga* und bei den triploiden *Morus*-Arten kann dies schön nachgewiesen werden.

2) Siehe Frage nach der Reduktionsteilung in den chloralisierten somatischen Zellen und Individualität der Chromosomen.

hervorgerufen wird, ist, daß bei der unregelmäßigen meiotischen Verteilung der Chromosomen die beiden Homologen der Gemini in eine und dieselbe Geschlechtszelle eintreten. Vereinigt sich eine solche überflüssige Chromosomen beherbergende Geschlechtszelle mit einer ebensolchen oder normalen, dann entsteht ein Individuum mit abweichender Chromosomenzahl. Eine solche übermäßige Vermehrung der Chromosomenzahl haben GATES und THOMAS (1914) bei der Entstehung von *Oenothera lata* und *semilata* und E. C. WILSON (1909) bei *Metapodius*-Arten konstatiert. Auch M. ISHIKAWA (1916, S. 423, Fig. 5a und b) hat kürzlich bekannt gegeben, daß in der Anaphase der heterotypischen Teilung einer Pollenmutterzelle von *Adonis dahurica* 13 Chromosomen einen Pol erreichen, während im andern Pol 11 Chromosomen gefunden werden. Nach ihm ist dies der Wanderung der beiden homologen Chromosomen nach demselben Pol zuzuschreiben. Die ungleichmäßige Verteilung der Chromosomen in der hetero- oder homöotypischen Teilung findet auch in unserem Versuche mit Pollenmutterzellen statt, und ich glaube, daß sie auch durch die Störung der Teilungstätigkeiten des extranuklearen Protoplasmas verursacht wird. Der schon bei der x-ploiden Beziehung erwähnte Zusammenhang zwischen der Veränderung der Chromosomenzahl und der Mutation behält auch hier seine Geltung. Wenn die inneren oder äußeren Faktoren die Veränderung der Eigenschaften der Erbsubstanzen nicht hervorrufen, so kann eine derartige Verdoppelung einiger Chromosomen dem neuen Individuum keine neuen Eigenschaften geben. WILSON (1909) hat dies bei *Metapodius* schon früher konstatiert.

Die andere Möglichkeit, die die nicht x-ploide Veränderung der Chromosomenzahl verursacht, ist in der Querteilung der Chromosomen zu suchen.

STRASBURGER (1900, 1905 und 1907a) hat in der meiotischen Teilung von *Hosta* (*Funkia*) verschieden große Chromosomen beobachtet und bemerkt, daß die kleineren Chromosomen durch die Querteilung der größeren erzeugt werden. MIYAKE (1905) und SYKES (1908) haben dieselben Verhältnisse der Chromosomen bei dieser Pflanze beobachtet und dieselbe Ansicht geäußert. Weiter

hat STRASBURGER (1910, S. 436) seine Ansicht auch bei anderen Pflanzen, deren Chromosomen ungleich groß sind, z. B. bei *Yucca* und *Galtonia* verallgemeinert und sich auf die Beobachtung von VON ROTH (1907) gestützt, daß die verdoppelte Chromosomenzahl von *Rumex acetosella* durch die Querteilung der Chromosomen von *Rumex acetosa* entsteht. Wenn die kleineren Chromosomen durch Querteilung aus den größeren erzeugt werden, muß diese Teilung nach ihm (1910, S. 436–437), immer erblich fixiert sein. Er hat dabei auch die Ansicht ausgedrückt, daß die Querteilung fast immer in den großen Chromosomen stattfindet, was für die Anordnung der Chromosomen auf der Kernplatte und für die Teilungsvorgänge zweckmäßig ist. Falls verschiedene Größe der Chromosomen in einer Kernplatte beobachtet wird, so bedeutet dies, daß die erblich fixierte Querteilung im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung bei einigen Chromosomen stattfand, und bei anderen nicht. Die gleichmäßige Größe der Chromosomenkonstellation wäre primär und die ungleichmäßige als sekundär zu betrachten.

KUWADA (1915) hat folgende interessante Tatsache mitgeteilt. Er sagt, daß die Chromosomenzahl von *Zea Mays* durch die Querteilung vermehrt wird. Die primäre Chromosomenzahl von *Zea Mays* beträgt 20 bzw. 10. „Die Zahl der Gemini in den Pollenmutterzellen beträgt 10 bei den Stärkemais-Rassen, und 12 bei den Zuckermais-Rassen. Die letztere schwankt aber bei ein und demselben Individuum innerhalb gewisser Grenzen“ (S. 83). „Die Zahl der Chromosomen in den Wurzelspitzen beträgt immer 20 bei den Stärkemais-Rassen. Sie ist aber bei den Zuckermais-Rassen bei den verschiedenen Individuen verschieden. Sie beträgt bald 20, 21, bald 22, 24. Sie ist jedoch in ein und demselben Individuum gewissermaßen konstant“ (S. 84). Was die Herkunft dieser vermehrten Chromosomen betrifft, sagt er: „Wenn man annimmt, daß die Erscheinung der Querteilung der Chromosomen bei der Geschlechtszellenbildung oder sogleich nach der Befruchtung stattfindet, wobei die morphologischen Eigentümlichkeiten der querteilten Chromosomen erblich fixiert werden, so könnten die individuellen Variationen der Chromosomenzahl bei *Zea Mays* leicht

erklärt werden." (1915b, S. 172).¹⁾ Gestützt auf die Beobachtungen des Verhaltens der Chromosomen in den Bastardformen zwischen Stärkemais- und Zuckermais-Rassen, ferner die Zahlenverhältnisse und die Querteilung einiger diakinetischer Gemini dieser Bastarde, kam er endlich zum Schluß, daß die nicht x-ploide Vermehrung der Chromosomenzahl bei *Zea Mays* der Querteilung bestimmter Chromosomen zuzuschreiben ist (1915b, S. 87-88).

Andererseits wurde auch eine zweite Möglichkeit von einigen Autoren zugegeben. ROSENBERG (1907, S. 72) hat darauf hingewiesen, daß bei *Crepis virens* ein großer Geminus durch die Endenverklebung zweier Gemini entstanden ist. STRASBURGER (1910, S. 438) ist der Ansicht, daß auch der Fall nicht ausgeschlossen ist, wo die Quertrennung der heterotypischen Chromosomen nicht vollzogen wird, und daß die Verklebung erblich fixiert wird, wodurch die Verminderung der Chromosomenzahl im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung der Kormophyten mit solcher Endenverklebung in inniger Beziehung stehen könnte. SHARP (1914, S. 531), der 12 Chromosomen in den somatischen Zellen festgestellt hat, meint, daß die zwei längen Chromosomen von *Vicia Faba* durch die Endenverklebung der zwei gewöhnlichen Chromosomen entstanden seien. Deshalb scheint er zur Auffassung zu neigen, daß 14 die primäre Anzahl sei.

Vor etwa drei Jahren, als ich die Einschnürung der Chromosomen bei *Vicia Faba* bewies, kam ich auf den Gedanken, daß die Einschnürung mit der nicht x-ploiden Veränderung der Chromosomenzahl in enger Beziehung stehen dürfte. Diese Annahme ist durch meine nachherigen Untersuchungen mit verschiedenen *Vicia*-Arten und ihren naheverwandten Gattungen, d. h. in Viceae wahrscheinlicher geworden, wo die Chromosomenzahlen 12 und 14 sich überall finden und die Chromosomen die Einschnürung mehr oder weniger deutlich zeigen.

Es läßt sich nicht leicht entscheiden, wie die Einschnürung phylogenetisch entstanden ist. Doch gibt es folgende Möglichkeiten:

1. Die langen Chromosomen ohne Einschnürung sind pri-

1) Von mir aus dem Japanischen übersetzt.

mär. Die Einschnürung ist unter bestimmten Umständen entstanden.

2. Die kleinen Chromosomen sind primär und durch die Endenverklebung dieser Chromosomen, vielleicht in der meiotischen Prophase, ist das lange Chromosom mit der Einschnürung entstanden.

Wenn die erste Möglichkeit wahrscheinlich wäre, so besäße die Einschnürung bei der nicht x-ploiden Vermehrung der Chromosomenzahl eine große Bedeutung, da man die Einschnürung als die Vorbereitung zur Querteilung betrachten kann.

Aus meinen Untersuchungen geht hervor, daß die Einschnürung der Chromosomen eine im Pflanzen- und Tierreiche sehr verbreitete Erscheinung ist, und daß selbst die gewöhnlich schwer sichtbare Einschnürung durch äußere Eingriffe leicht sichtbar gemacht werden kann. Der Einschnürungspunkt stimmt immer mit der Insertionsstelle der Zugfasern überein.

Wenn die eingeschnürten Chromosomen durch die Endenverklebung von zwei oder drei Chromosomen entstanden wären, so müßten die meisten Chromosomen, die heute beobachtet werden, im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung diese Vorgänge durchgemacht haben, da sie mehr oder weniger stark eingeschnürt sind. Dies scheint mir sehr unwahrscheinlich, da es fraglich ist, daß so viele Gelegenheiten vorhanden sind, wo die Endenverklebung stattfinden könnte. Wenn diese Annahme richtig wäre, so müßte es auch heute zahlreiche Organismen geben, welche einige äußerst kleine Chromosomen besitzen, da viele Chromosomen sich sehr nahe am Ende einschnüren und derartige Chromosomen viel gebildet werden müßten. Wenige Fälle (z. B. *Hosta*) ausgenommen, sind aber solche Kernplatten nicht beobachtet worden. Diese Schwierigkeiten bei der zweiten Möglichkeit können aber nicht leicht widerlegt werden.

Nun möchte ich die erste Möglichkeit annehmen. Es ist unwahrscheinlich, daß die Chromosomen sich aktiv einschnüren ohne irgend eine äußere Einwirkung. Diese Tatsache, worauf wir die Aufmerksamkeit hier richten müssen, ist, daß die Einschnürungsstelle fast immer mit der Ansatzstelle der Zugfasern

übereinstimmt. Man ist berechtigt anzunehmen, daß die Chromosomen, die in einem zähen gelatinösen Aggregatzustand sind, an diesem Angriffspunkt der Tension eine Gestaltabänderung erfahren. Die perlschnurartige Struktur macht diese Ansicht sehr wahrscheinlich. CAROTHERS (1917) sagt mit Recht: „, there is some ground for associating the formation of vesicles with a shifting of the point of fiber attachment and also with a weakening of the chromosome at that point. „, It is conceivable that this weakness might result merely in a constriction such as marks certain homologues” (S. 484–485). Die „pointes de moindre résistance” von Janssens (1909, S. 398) entsprechen dieser Insertionsstelle. Ich kann aber nicht die Ansicht von AGAR (1912, S. 293) teilen, daß die unmittelbare Ursache der Querteilung der physikalischen Tendenz des Chromatins zuzuschreiben sei, von der Mitte der Chromosomen abzufließen, um sich an den Enden zu sammeln. Eine derartige Ansammlung des Chromatins an den Enden der Chromosomen wird nicht immer beobachtet.¹⁾

Die m-Einschnürung der M-Chromosomen von *Vicia Faba* entsteht in dieser Weise durch wiederholte Zugwirkung der Zugfasern. Aber die e-Einschnürung der M-Chromosomen oder die Endeneinschnürung der Chromosomen anderer Pflanzen z. B. bei *Pisum sativum* und *Fritillaria camtschatensis* erfordert eine andere Erklärung, da die Zugfasern hier nicht anhaften.

Als ich zahlreiche Präparate verschiedener Pflanzen und die von einigen Autoren gegebenen Figuren durchsah, kam ich auf die Vermutung, daß die Endeneinschnürung, die mit dem Insertionspunkte der Zugfasern nichts zu tun hat, meistens in den Chromosomen von langem Typus auftritt. Die metakinetischen Teilungs-

1) Es gibt verschiedene Typen der Einschnürung der Chromosomen.

1. Die gewöhnlich schwer sichtbare Einschnürung.
2. *Oenothera*-Typus (Die Querlichtlinie).
3. *Drosophila*-Typus (Die starke Anhäufung des Chromatins an den Enden der Chromosomen. Dann und wann sanduhrförmig).
4. *Vicia*-Typus (Die typische Einschnürung. Bei der stärksten Einschnürung treten die Trabanten auf).

Bei der Chloralisierung der Wurzelspitzen von *Zea Mays* kommt anfangs der *Drosophila*- und dann der *Vicia*-Typus zum Vorschein.

mechanismen der langen Chromosomen in der heterotypischen Teilung sind sehr kompliziert, und diese Phase kann diesen Chromosomen Gelegenheit geben, sich einzuschnüren.¹⁾

Wie früher erwähnt, erfahren die heterotypischen Chromosomen bei *Vicia Faba* in der Metakinese verschiedene Gestaltsabänderungen. Außer der Verlängerung der Chromosomenschenkel muß insbesondere die Gestaltsabänderung an den Umbiegungsstellen hier erwähnt werden. Sie findet zwischen dem noch festhaftenden (Textfig. 1, III a, IVa und Va) und dem schon abgetrennten Teil (Textfig. 1, III b, IVb und Vb) der verschiedenen Chromosomenschenkel der verdoppelten V-förmigen M-Chromosomen statt. In der Anaphase kommt diejenige des M-Chromosoms als e-Einschnürung zum Vorschein. Diese mechanischen Wirkungen werden in jeder Generation wiederholt und die Chromosomen weisen die konstante Einschnürung in sich auf. Wenn die Zugwirkung nicht so stark ist oder die Trennungsvorgänge nicht so konstant stattfinden, so erfahren die Chromosomen nur die gewöhnlich schwer sichtbare Einschnürung oder sie weisen den Lebenskreislauf hindurch kein Anzeichen der konstanten Einschnürung auf.

Es ist sehr wünschenswert, daß eine Untersuchung angestellt wird, die bezweckt, diese Teilungsmechanismen und die Gestaltsabänderung der metakinetischen Chromosomen in der heterotypischen Teilung mit der Entstehung der Einschnürung in Verbindung zu bringen. Zu diesem Zwecke empfehle ich als die geeignetsten Objekte lange Chromosomen, wie von *Lilium*.

Nun ist es wohl möglich, daß die M-Chromosomen durch die stärkere Tension an den Einschnürungsstellen in zwei oder drei Stücke geteilt werden, und daß die nicht x-ploide Veränderung der Chromosomenzahl dadurch entsteht. In *Vicia* sind hauptsächlich die Chromosomenzahlen 12 und 14 verbreitet. Die ungleichmäßige Größe der Chromosomen, die bei *Hosta*, *Yucca*, *Zea Mays* u. a. vorkommt, stellt das Resultat dar, das die Chromosomen im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung durch diese

1) Sie spielen auch bei der Entstehung der Einschnürung am Insertionspunkte eine große Rolle.

Gestaltsabänderung (Einschnürung) erreicht haben. Diese Annahme ist um so wahrscheinlicher, als die großen Chromosomen von *Zea Mays*, deren Querteilung die nicht x-ploide Veränderung der Chromosomenzahl verursacht,¹⁾ tatsächlich fast in der Mitte latent eingeschnürt sind. Auch METZ (1914) hat bei *Drosophila*-Arten die Vermehrung der Chromosomenzahl durch die Querteilung der eingeschnürten Chromosomen bestätigt.²⁾

DELAUNAY (1915) hat bei den vergleichenden cytologischen Untersuchungen der *Muscari*-Arten eine interessante Tatsache gefunden. Im phylogenetischen Entwicklungsverlaufe findet die Einschnürung immer aufs Neue in bestimmten Chromosomen statt. Die durch starke Einschnürung entstandenen Detachments verschwinden nach und nach, was die Verkürzung der Chromosomen verursacht. Mit dieser Reduktion des Chromatins geht die Zahlenverminderung der fruchtbaren Blumen parallel, sodaß *M. monstrosum*, das die kürzesten Chromosomen besitzt, keine fruchtbare Blume besitzt. Wenn diese Reduktion des Chromatins eine im Pflanzen- und Tierreiche verbreitete Erscheinung ist, so ist es auch möglich, daß die kleinen abgelösten Teile der Detachments der Chromosomen nicht mehr als selbständige Elemente am Leben bleiben können, und daß nur die verhältnismäßig großen von den Stammchromosomen abgetrennten Teile oder die unabhängigen Querhälften der Chromosomen überleben können, wobei die Chromosomenzahl vermehrt wird.

Hier beschränke ich mich nur auf die Vermehrungserscheinungen der Chromosomenzahl. Auf die Frage, ob die Mutanten mit verminderter Chromosomenzahl durch die Vereinigung der hypochromosomigen Gameten und durch die Endenverschmelzung der Chromosomen entstehen können, möchte ich nicht eingehen. Es sei nur bemerkt, daß diese Möglichkeiten sehr unwahrscheinlich sind.

1) Siehe KIWADA (1915).

2) Es wäre nicht unmöglich, daß die Einschnürung auch mit der von MORGAN und seinen Schülern (1916) hervorgehobenen Erscheinung „crossing over“ in enger Beziehung steht.

VII. Zusammenfassung.

1. Die Chromosomenzahl von *Vicia Faba* beträgt 12 bzw. 6. Zwei homologe Chromosomen sind besonders lang und schnüren sich am Ende und in der Mitte ein.

2. Diese Einschnürung ist eine im Pflanzen- und Tierreich allgemein verbreitete und erblich fixierte Erscheinung. Sie dient als ein schönes morphologisches Merkmal der Chromosomen. Der Einschnürungspunkt stimmt meistens mit der Insertionsstelle der Zugfasern überein.

3. Die gewöhnlich schwer sichtbare Einschnürung kann durch äußere Eingriffe ermittelt werden.

4. Die konstante Einschnürung oder ihre Anlage wird den ganzen Lebenskreislauf hindurch in den bestimmten Chromosomen konstatiert.

5. Durch verschiedene chemische, physikalische oder parasitische Faktoren werden verschiedene Teilungsanomalien hervorgerufen, und dadurch entstehen didiploide, hyper- oder hypochromosomige Kerne und zwei- oder mehrkernige Zellen.

6. Es gibt keine sogen. autoregulative Reduktion der Chromosomenzahl in den somatischen hyperchromosomigen Zellen.

7. Die Tetradenform der Chromosomen, die sowohl in den künstlich behandelten als auch in den natürlichen Zellen auftritt, deutet keine Reduktion der Chromosomenzahl an, sondern sie ist nichts anderes als die modifizierte Form der eigentlichen eingeschnürten Chromosomen.

8. Die homologen Chromosomen können in den somatischen Zellen sich spalten, ohne Zahlenreduktion zu erfahren.

9. Bei den höheren Organismen bedeutet die Amitose nur eine nekrotische Fragmentierung, nicht aber die Fortpflanzung des Kernes. Die meisten bekannten Fälle der Amitose stellen somit Bilder dar, die durch abnorme mitotische Teilungserscheinungen entstanden sind.

10. Die Störungs- oder Hemmungswirkung auf die mitotischen Vorgänge ist um so stärker und die Nachwirkung um so län-

ger, je stärker die Intensität der äußeren Reize (Chloralisierung usw.) ist oder je länger deren Wirkung dauert.

11. Die einmal hervorgerufenen Teilungsabnormitäten halten bei niedriger Temperatur lange an, während bei höheren Graden die abnormen Figuren das Bestreben zeigen, in das Ruhestadium einzutreten.

12. Durch Behandlung der Gonotokonten mit äußeren Reizen ist es nicht unmöglich, junge Pollenkörner mit abweichender Chromosomenzahl zu schaffen. Aber es ist mir nicht gelungen, diese Pollenkörner bei weiterem gesunden Wachstum zu erhalten.

13. Die Teilungsabnormitäten in den Gonotokonten der hybriden, mutierenden und parthenogenetischen Organismen sind, anstatt den Eigentümlichkeiten der Chromosomen, meistens der Ungewöhnlichkeit der extranuklearen Plasmataktivität oder geringen Störungs- oder Hemmungswirkungen der äußeren Faktoren zuzuschreiben.

14. Die Form und Größe der Chromosomen ist abhängig von den Zellarten, den Teilungsphasen und besonders den Lebensbedingungen des Protoplasmas. Aber ihre Anlagen, die auf diese Umstände immer reagieren können, bleiben den Lebenskreislauf hindurch konstant erhalten.

15. Unter ungünstigen Umständen verkürzen und verdicken sich die Chromosomen, und dabei wird die gewöhnlich schwer sichtbare konstante Einschnürung sichtbar. Die somatischen Vierergruppen kommen in solcher Weise zum Vorschein.

16. Die Möglichkeit, daß die Quertetraden (*tétrades-bâtonnets*) in der Meiosis durch Parallelkonjugation der eingeschnürten homologen Chromosomen entstehen, hat viel für sich. Die meisten von den angegebenen Quertetraden, welche sich bei der Reifungsteilung nie quer teilen, müssen dadurch gebildet werden.

17. Die verschiedenen Chromosomenzahlen, welche bei einer Art oder in einem Individuum festgestellt werden, stehen mit der Einschnürung der Chromosomen, den Teilungsabnormitäten der Vorfahren der betreffenden Zellen und den abweichenden Varietäten oder Individuen in inniger Beziehung.

18. BOVERIS Gesetz der Zahlenkonstanz der Chromosomen behält auch heute wohl noch seine Geltung. Die Individualitätshypothese der Chromosomen wurde in der vorliegenden Arbeit bestätigt.

19. Die x-ploide Beziehung der Chromosomenzahl wird auch unter den naheverwandten *Triticum*-Arten konstatiert, und zwar stimmt sie mit dem Stammbaum von *Eutriticum* überein, den SCHULZ aufgestellt hat.

20. Die Ursache, die die x-ploide und teils nicht x-ploide Veränderung der Chromosomenzahl bei der Mutation hervorruft, liegt vielmehr in den ungewöhnlichen Zuständen des extranuklearen Plasmas der Gonotokonten oder befruchteten Eizellen.

21. Die x-ploide und teils nicht x-ploide Veränderung der Chromosomenzahl bei der Mutation kann nur eine Begleiterscheinung sein, die durch dieselben innern oder äußern Faktoren hervorgerufen wird, die auf das Protoplasma einwirken und die Eigenschaften der Erbsubstanzen bisweilen verändern.

22. Die Veränderung der Erbsubstanzen geht nicht immer mit der Veränderung der Chromosomenzahl einher, oder die letztere braucht nicht immer mit der ersteren zusammen stattzufinden. Die Einschnürung der Chromosomen entsteht durch die Zugwirkung der Zugfasern. Die erblich fixierte Querteilung der Chromosomen an der Einschnürungsstelle verursacht die meisten Fälle der nicht x-ploiden Vermehrung der Chromosomenzahl.

VIII. Literatur-Verzeichnis.

- AGAR, W. E. 1912. Transverse segmentation and internal differentiation of chromosomes. *Quart. Journ. of Microsc. Scien.* vol. 38.
- ATKINSON, G. F. (1899). Studies on reduction in plants. *Bot. Gaz.* vol. 28.
- BALLOWITZ, E. (1895). Die Doppelspermatozoa der Dytisciden. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 60.
- BALLY, W. (1912). Chromosömenzahlen bei *Triticum*-und *Aegilops* arten Ein cytologischer Beitrag zum Weizenproblem. *Ber. d. D. Bot. Gesellsch.* Bd. 30.
- BALTZER, F. (1909). Die Chromosomen von *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus*. *Arch. f. Zellforsch.* Bd. 2.
- BALTZER, F. (1910). Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. *Arch. f. Zellforsch.* Bd. 5.
- BASHFORD and MURRAY (1904). Conjugation of resting nuclei in one epithelioma of the mouse. *Proc. Roy. Soc.* vol. 73. Zit. nach DETON (1911).
- BERTHOLD, A. (1886). Studien zur Protoplasmamechanik.
- BONNET, J. (1912). Recherches sur l'évolution des cellules-nourricières du pollen chez les Angiospermes. *Arch. f. Zellforsch.* Bd. 7.
- BONNEVIE, K. (1908). Chromosomenstudien I. *Arch. f. Zellforsch.* Bd. 1.
- BOVERI, MARCELLA (1903). Über Mitosen bei einseitiger Chromosomenbildung. *Jenaisch. Zeitschr. f. Naturwiss.* Bd. 37.
- BOVERI, TH. (1888). Zellstudien, II. Heft. Zit. nach LUNDEGÅRDH (1912b).
- BOVERI, TH. (1904). Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena.
- BROMAN, T. (1902a). Über Bau und Entwicklung von physiologisch vorkommenden atypischen Spermien. *Anat. Hefte.* Bd. 18.
- BROMAN, T. (1902b). Über atypische Spermien (speziell beim Menschen und ihre mögliche Bedeutung). *Anat. Anz.* Bd. 21.
- BROWNE, E. N. (1913). A study of the germ cells in *Notonecta*. *Journ. of Exper. Zool.* vol. 14.
- BROWNE, E. N. (1916). A comparative study of the chromosomes of six species of *Notonecta*. *Journ. of Morphol.* vol. 27.
- BUCHNER, P. (1909). Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Orogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion. *Arch. f. Zellforsch.* Bd. 3.
- CALKINS, G. N. (1897). Chromatin-reduction and tetrad-formation in Pteridophytes. *Bull. Torrey Bot. Club.* vol. 25.
- CANNON, W. A. (1903). Studies in plant hybrids. The spermatogenesis of hybrid peas. *Bull. Torrey Bot. Club.* vol. 30.
- CAROTHERS, E. E. (1917). The segregation and recombination of homologous chromo-

- somes as found in two genera of Acrididae (Orthoptera). Journ. of Morphol. vol. 28.
- CZAPEK, F. (1918). Biochemie der Pflanzen. Jena.
- DELAUNAY, L. (1915). Etude comparée caryologique de quelques espèces du genre *Muscari* Mill. (Communication préliminaire) (Russisch). Mémoire de la Société des Naturalistes de Kiew. v. 25.
- DEMOOR, J. (1894). Contribut. à l'étude de la physiologie de la cellule. Archiv de Biol. T. 13.
- DETON, W. (1914). Contribution à l'étude cytologique du cancer. La Cellule. T. 27.
- DIGBY, L. (1912). The cytology of *Primula kewensis* and of other related *Primula* hybrids. Ann. of Bot. vol. 26.
- DUESBERG, J. (1906). Sur le nombre des chromosomes chez l'Homme. Anat. Anz. Bd. 14.
- FARMER, J. B., MOORE, J. E. S. and WALKER, C. E. (1903). On the resemblances exhibited between the cells of malignant growths in man and these of normal reproductive tissues. Proc. Roy. Soc. vol. 72. Über die Ähnlichkeiten zwischen den Zellen maligner Neubildung beim Menschen und denen normaler Fortpflanzungsgewebe (übersetzt von K. GOEBEL). Biol. Centralbl. Bd. 24.
- FARMER, J. B., MOORE, J. E. S. and WALKER, C. E. (1906). On the cytology of malignant growths. Proc. Roy. Soc. vol. 77.
- FLEMMING, W. (1882). Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung, Leipzig. Zit. nach LUNDEGARDH (1912b).
- FLEMMING, W. (1898). Über die Chromosomenzahl beim Menschen. Anat. Anz. Bd. 14.
- FOOT, K. and STROBELL, E. C. (1912). Amitosis in the ovary of *Protenor belfragei* and a study of the chromatin nucleolus. Arch. f. Zellforsch. Bd. 7.
- FRASER, H. C. I. (1914). The behaviour of chromatin in the meiotic divisions of *Vicia Faba*. Ann. of Bot. vol. 28.
- FRASER, H. C. I. and SNELL, F. (1911). The vegetative divisions in *Vicia Faba*. Ann. of Bot. vol. 25.
- GALEOTTI, G. (1893). Über experimentelle Erzeugung von Unregelmäßigkeiten des karyokinetischen Prozesses. Beitr. z. path. Anat. u. allg. Path. Bd. 14.
- GATES, R. R. (1911). Mutation in *Oenothera*. Amer. Nat. vol. 45.
- GATES, R. R. (1912). Somatic mitosis in *Oenothera*. Ann. of Bot. vol. 26.
- GATES, R. R. (1913). Tetraploid mutants and chromosome mechanism. Biol. Centralbl. Bd. 33.
- GATES, R. R. (1915). The mutation factor in evolution with particular reference to *Oenothera*. London.
- GATES, R. R. and THOMAS, N. (1914). A cytological study of *Oenothera mut. lata* and *Oe. mut. semilata* in relation to mutation. Quart. Journ. of Microsc. Scien. vol. 59.
- GERASSIMOW, J. J. (1892). Die kernlosen Zellen der Conjugaten. Bull. de la Société impér. des Nat. Moskau.

- GOLDSCHMIDT, R. (1905). Eireifung, Befruchtung, und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus* Lss. Zool. Jahrb. Bd. 21.
- GOLDSCHMIDT, R. (1908). Die Chromatinreifung der Geschlechtszellen des *Zoogonus mirus* Lss. und der Primärtypus der Reduktion. Arch. f. Zellforsch. Bd. 2.
- GRÉGOIRE, V. (1905). Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. (Premier Mémoire) La Cellule. T. 22.
- GRÉGOIRE, V. (1909). La réduction dans le *Zoogonus mirus* Lss. et le «Primärtypus». La Cellule. T. 25.
- GRÉGOIRE, V. (1910). Les cenèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus méiotique. (Second Mémoire). La Cellule. T. 26.
- GRÉGOIRE, V. et WYGAERTS, A. (1904). La reconstruction du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. I. Racines de *Trillium grandiflorum* et télophase homootypique dans le *Trillium cernuum*. La Cellule. T. 21.
- GROß, J. (1904). Die Spermatogenese von *Syromastes marginatus* L. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 20.
- GUIGNARD, L. (1885). Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire. Ann. d. scien. nat. Bot. 6 sér. T. 22.
- GUIGNARD, L. (1891). Nouvelles études sur la fécondation. Ann. d. scien. nat. Bot. 7 sér. T. 14.
- GUIGNARD, L. (1899). Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le *Naias major*. Arch. d'anat. micros. T. 2.
- GUILLIERMOND, A. (1911–1913). Les progrès de la cytologie des champignons. Progr. R. Bot. Bd. 4.
- GUYER, M. F. (1910). Accessory chromosomes in man. Biol. Bull. vol. 11.
- HÄCKER, V. (1895). Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der Embryonalentwicklung von *Cyclops brevicornis*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46.
- HÄCKER, V. (1900). Mitosen im Gefolge amitotischer Vorgänge. Anat. Anz. Bd. 17.
- HÄCKER, V. (1904). Über die in malignen Neubildungen auftretenden heterotypischen Teilungsbilder. Biol. Centralbl. Bd. 24.
- HÄCKER, V. (1910). Ergebnisse und Ausblicke in der Keimzelleforschung. Zeitschr. f. Indukt. Abstamm.—u. Vererbungslehre. Bd. 3.
- HÄCKER, V. (1912). Allgemeine Vererbungslehre. Braunschweig.
- HANSEMANN, VON (1892). Über Anaplasie der Geschwulstzellen und die asymmetrische Mitose. VIRCHOWS Arch. Bd. 129.
- HANSEMANN, VON (1893). Studien über Spezifität, Anaplasie und Altruismus der Zellen. Berlin.
- HANSEMANN, VON (1902). Die mikroskopische Diagnose der bösartigen Geschwülste. Berlin. 2 Aufl.
- HANSEMANN, VON (1905). Einige Bemerkungen über die angeblich heterotypen Zellteilungen in bösartigen Geschwülsten. Biol. Centralbl. Bd. 25.

- HERLA, V. (1898). Études des variations de la mitose chez l'ascaride még. Arch. de Biol. vol. 13.
- HERTWIG, O. (1912). Allgemeine Biologie. Jena.
- HERTWIG, O. und R. (1887). Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jenaisch. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 20.
- HERTWIG, R. (1898). Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium Eichornii*. Abhandl. d. k. bayer. d. Wiss. II. Kl. Bd. 19, Abt. III. Zit. nach KONOPACKI (1912).
- HOY, W. E. (1916). A study of somatic chromosomes. I. The somatic chromosomes in comparison with the chromosomes in the germ of *Anasa tristis*. Bio. Bull. vol. 31.
- IKEDA, T. (1902). Studies on the physiological functions of antipodals and related phenomena of fertilization in Liliaceae. I. *Tricyrtis hirta*. Bull. of Coll. of Agr., Tokyo. vol. 5.
- ISHIKAWA, M. (1916). A list of the number of chromosomes. Bot. Mag., Tokyo. vol. 30.
- ISHIKAWA, M. (1918). Studies on the embryosac and fertilization in *Oenothera*. Ann. of Bot. vol. 32.
- JANSSENS, F. A. (1909). La spermatogénèse chez les tritons. La Cellule. T. 19.
- JANSSENS, F. A. (1909). Spermatogénèse dans les Batraciens. v. La théorie de la Chiasmotypie. Nouvelle interprétation des cinèses de maturation. La Cellule. T. 25.
- JÖRGENSEN, M. (1910). Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen (Syconen). Arch. f. Zellforsch. Bd. 4.
- JUEL, H. O. (1900). Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 35.
- KEMP, H. P. (1910). On the question of the occurrence of heterotypical reduction in somatic cells. Ann. of Bot. vol. 24.
- KONOPACKI, M. (1912). Über den Einfluß hypertotonischer Lösungen auf befruchtete Echinideneier (*Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus*). Arch. f. Zellforsch. Bd. 7.
- KORIBA, K. (1909). Über die individuelle Verschiedenheit in der Entwicklung einiger fortwachsender Pflanzen mit besonderer Rücksicht auf die Außenbedingungen. Journ. of Coll. of Scien., Tokyo. vol. 27.
- KÖRINCKE, M. (1896). Untersuchungen über die Entwicklung der Sexualorgane von *Triticum*, mit besonderer Berücksichtigung der Kernteilung. Verhandl. Nat. Ver. d. Preuss. Rheinl. Westfal. u. d. Regierungsbez. Osnabrück. Jahrg. 53. Zit. nach ISHIKAWA (1916).
- KORSCHULT. (1895). Über Kernteilung, Eireifung u. Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*. Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. 60. Zit. nach Hoy (1916).
- KRIMMEL, O. (1910). Chromosomenverhältnisse in generativen und somatischen Mitosen bei *Diaptomus coeruleus* nebst Bemerkungen über die Entwicklung der

- Geschlechtsorgane. Zool. Anz. Bd. 35.
- KUWADA, Y. (1910). A cytological study of *Oryza sativa* L. Bot. Mag., Tokyo. vol. 24.
- KUWADA, Y. (1911). Meiosis in the pollen mother cells of *Zea Mays* L. Bot. Mag., Tokyo. vol. 25.
- KUWADA, Y. (1915a). Ueber die Chromosomenzahl von *Zea Mays* L. Bot. Mag., Tokyo. vol. 29.
- KUWADA, Y. (1915b). Ueber die Chromosomenzahl von *Zea Mays* L. (Japanisch.) Bot. Mag., Tokyo. vol. 29.
- LERAT, P. (1902). La première cinèse de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du *Cyclops strenuus*. Anat. Anz. vol. 21.
- LERAT, P. (1905). Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du *Cyclops strenuus*. La Cellule. T. 23.
- LUNDEGÅRDH, H. (1912a). Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen an lebendem Material. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 51.
- LUNDEGÅRDH, H. (1912b). Chromosomen, Nukleolen und die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyokinese. COHNS Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. 11.
- LUNDEGRADH, H. (1914a). Zur Mechanik der Kernteilung. Svensk Bot. Tidskr. Bd. 8.
- LUNDEGÅRDH, H. (1914b). Zur Kenntnis der heterotypischen Kernteilung. Arch. f. Zellforsch. Bd. 13.
- LUTZ, A. M. (1912). Triploid mutants in *Oenothera*. Biol. Centralbl. Bd. 22.
- LUTZ, A. M. (1916). *Oenothera* mutants with diminutive chromosomes. Amer. Journ. of Bot. vol. 3.
- MARCUS, H. (1906). Ei- und Samenreifung bei *Ascaris canis* (WERNER) (*Asc. mystax*). Arch. f. mikr. Anat. Bd. 68.
- MATSHECK, H. (1909). Zur Kenntnis der Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Zool. Anz. Bd. 34.
- MCCLUNG, E. E. (1905). The Chromosome complex of Orthopteran spermatocytes. Biol. Bull. vol. 9.
- MCCLUNG, E. E. (1914). A comparative study of the chromosomes in Orthopteran spermatogenesis. Journ. of Morphol. vol. 25.
- MELIN, E. (1915). Die Spermatogenese von *Sphagnum squarrosum* PERS. Nebst einigen Bemerkungen über das Antheridium von *Sphagnum actifolium* EHRD. Svensk Bot. Tidskr. Bd. 9.
- MERRIMAN, M. (1904). Vegetative cell division in *Allium*. Bot. Gaz. Bd. 37.
- METZ, C. W. (1914). Chromosome studies in the Diptera. I. A preliminary survey of five different types of chromosome groups in the genus *Drosophila*. Journ. of Exp. Zool. vol. 17.
- MEVES, F. (1903). Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 61.
- MIJAJI, Y. (1913). Untersuchungen über die Chromosomenzahlen bei einigen *Viola*-Arten (Japanisch). Bot. Mag., Tokyo. vol. 27.
- MIYAKE, K. (1905). Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Mono-

- kotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42.
- MOENKHAUS, W. J. (1904). The chromatin in the development of hybrids. Amer. Journ. of Anat. vol. 3.
- MOORE, A. (1905). Spermatogenesis in *Pallavicinia*. Bot. Gaz. vol. 40.
- MORGAN, STURTEVANT, MULLER, and BRIDGES (1915). Mechanism of mendelian Heredity. New York.
- MORSE, M. (1909). The nuclear components of the sex cells of four species of cockroaches Arch. f. Zellforsch. Bd. 3.
- MOTTIER, D. M. (1895). Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosackes und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 31.
- MÜLLER, C. (1912). Kernstudien in Pflanzen. I u. II. Arch. f. Zellforsch. Bd. 8.
- NAKAO, N. (1911). Cytological studies on the unclear division of the pollen mother-cells of some cereals and their hybrids. Journ. of Coll. of Agr., Sapporo. vol. 4.
- NATHANSOHN, A. (1900). Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 35.
- NAVASHIN, S. (1914). Sur quelques indices de l'organisation interne du chromosome (Russisch).
- NAVASHIN, S. (1915). Über die Hetero- und Idiochromosomen des pflanzlichen Kernes als die Ursache des Kern-Dimorphismus einiger Pflanzenarten, und die Bedeutung des Kern-Dimorphismus beim Prozess der Artbildung (Vorläufige Mitteilung) (Russisch). Bull. d. l'Acad. Imp. d. Scien.
- NAVASHIN, M. (1915). Haploide, diploide und triploide Kerne von *Crepis virens* VILL (Russisch). Mémo. d. l. Soc. d. Nat. d. Kiew. vol. 25.
- NĚMEC, B. (1903). Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen. Sitzungsber. d. kgl. böhm. Gesellsch. d. Wiss. Zit. nach WASIELEWSKI (1904).
- NĚMEC, B. (1904). Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39.
- NĚMEC, B. (1910). Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. Berlin.
- NĚMEC, B. (1912). Über die Befruchtung bei *Gagea*. Bull. internat. Acad. d. sc. d. Bohême. Zit. nach Besprechung in Zeitschr. f. Bot. Bd. 5, 1913, S. 664-665.
- OETTINGER, R. (1909). Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Myriopoden. Samenreifung und Samenbildung bei *Pachyiulus varius* Fabre. Arch. f. Zellforsch. Bd. 3.
- ŌSAWA, J. (1912). Cytological and experimental studies in *Citrus*. Journ. of Coll. of Agr., Tokyo. vol. 4.
- ŌSAWA, J. (1916). Cytological and experimental studies in *Morus* (Japanisch). Bull. of Imp. Sericult. Exp. Stat. Japan. vol. 1. No. 4.
- OSTERHOUT, W. T. V. (1897). Ueber Entstehung der karyokinetischen Spindel bei *Equisetum*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 30.

- OVERTON, E. (1893). Ueber die Reduktion der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen, Viereljährsch. Naturforsch. Gesellsch., Zürich. Bd. 38.
- PFEFFER, W. (1897 und 1904). Pflanzenphysiologie. Bd. I und II. Leipzig.
- POPOFF, M. (1907). Eibildung bei *Paludina vivipara* und Chromidien bei *Paludina* und *Helix*. Mit Anhang: Zur Frage nach dem Spermatozoendimorphismus bei *Paludina vivipara*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70.
- VOM RATH, O. (1891). Über die Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Hoden. Zool. Anz. Bd. 26.
- VOM RATH, O. (1895). Neue Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduction der Samen- und Eireife. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46.
- RITTER, G. (1911). Über Traumatotaxis und Chemotaxis des Zellkernes. Zeitschr. f. Bot. Bd. 3.
- ROBERTSON, W. R. B. (1916). Chromosome studies. I. Taxonomic relationships shown in the chromosomes of Tettigridae and Acridae: V-shaped chromosomes and their significance in Acrididae, Locustidae, and Gryllidae: Chromosome and variation. Journ. of Morphol. vol. 27.
- ROSENBERG, O. (1903). Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. Ber. d. D. Bot. Gesellsch. Bd. 21.
- VON ROTH, F. (1907). Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung *Rumex*. Bonner Inaug.-Dissert.
- RÜCKERT, J. (1893). Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte. Bd. 4.
- RÜCKERT, J. (1894). Die Chromatinreduction bei der Reifung der Sexualzellen. Ergebn. Anat. u. Entw.—Gesellsch. Bd. 3.
- SAKAMURA, T. (1914). Studien über die Kernteilung bei *Vicia Cracca* L. Bot. Mag., Tokyo. vol. 28.
- SAKAMURA, T. (1915a). Ueber die Einschnürung der Chromosomen bei *Vicia Faba* L. (Vorläufige Mitteilung). Bot. Mag., Tokyo. vol. 29.
- SAKAMURA, T. (1915b). Ueber die Einschnürung der Chromosomen bei *Vicia Faba* L. (Japanisch). Bot. Mag., Tokyo. vol. 29.
- SAKAMURA, T. (1916). Über die Beeinflussung der Zell- und Kernteilung durch die Chloralisierung mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen. Bot. Mag., Tokyo. vol. 30.
- SAKAMURA, T. (1918). Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die Verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum*-Arten. Bot. Mag., Tokyo. vol. 32.
- SALA, L. (1895). Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier bei *Ascaris megaloccephala*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44.
- SARGANT, E. (1896). Direct nuclear division in the embryo-sac of *Lilium Martagon*. Ann. of Bot. vol. 10.
- SARGANT, E. (1896). The formation of the sexual nuclei in *Lilium Martagon*. Ann. of Bot. vol. 10.
- SCHILLER, J. (1908). Über künstliche Hervorrufung von Vierergruppen bei *Cyclops*. Zool. Anz. Bd. 32.
- SCHILLER, J. (1909). Über künstliche Erzeugung „primitiver“ Kernteilungsfiguren

- bei *Cyclops*, Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 27.
- SCHÖNEBERG, K. (1913). Die Samenbildung bei den Enten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83.
- SCHREINER, A. und K. E. (1906–1907), Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I.—Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von *Tomopteris onisciformis* ECHSCHOLZ, Arch. d. Biol. T. 22.
- SCHREINER, A. und K. E. (1908). Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. V.—Die Reifung der Geschlechtszellen von *Zoogonus mirus* LSS. Viedensk.—Selsk. Skrifter I. Math—Nat. Kl. Nr. 8. Zit. nach GRÉGOIRE (1909).
- SCHULZ, A. (1913). Die Geschichte der kultivierten Getreide, I. Halle a. S. Neberts Verlag. Zit. nach TSCHERMAK (1914).
- SCHÜRHOFF, P. N. (1915). Amitosen von Riesenkernen im Endosperm von *Ranunculus acer*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 55.
- SCHUSTOW, L. VON (1913). Über Kernteilung in der Wurzelspitze von *Allium cepa*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 11.
- SEILER. (1914). Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Arch. f. Zellforsch. Bd. 13.
- SHARP, L. W. (1913). Somatic chromosomes in *Vicia*. La Cellule. T. 29.
- SHARP, L. W. (1914). Maturation in *Vicia* (preliminary note). Bot. Gaz. vol. 57.
- SHIBATA, K. (1902). Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 37.
- SHIBATA, K. und MIYAKE, K. (1908a). Ueber Parthenogenesis bei *Houttuynia cordata* (Vorläufige Mitteilung). Bot. Mag., Tokyo. vol. 22.
- SHIBATA, K. und MIYAKE, K. (1908b). Studien über Parthenogenesis bei Pflanzen. I. *Houttuynia cordata* (Japanisch). Bot. Mag., Tokyo. vol. 22.
- SMITH, G. (1912). Studies in the experimental analysis of sex. Part. 9. On spermatogenesis and the formation of giant spermatozoa in hybrid pigeons. Quart. Journ. of Micr. Scien. vol. 58.
- STEVENS, N. M. (1910). The chromosomes in the germ cells of *Culex*. Journ. of Exp. Zool. vol. 8.
- STOMPS, TH. J. (1911). Kernteilung und Synapsis bei *Spinacia oleracea* L. Biol. Centralbl. Bd. 31.
- STOMPS, TH. J. (1912). Die Entstehung von *Oenothera gigas*. Ber. d. D. Bot. Gesellsch. Bd. 30.
- STRASBURGER, E. (1882). Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 21.
- STRASBURGER, E. (1900). Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw. Jena.
- STRASBURGER, E. (1905). Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42.
- STRASBURGER, E. (1907a). Die Ontogenie der Zelle seit 1875. Progr. R. Bot. Bd. 1.
- STRASBURGER, E. (1907b). Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 44.

- STRASBURGER, E. (1908a). Chromosomenzahl, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. *Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. 45.
- STRASBURGER, E. (1908b). Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Jena.
- STRASBURGER, E. (1910). Chromosomenzahl. *Flora.* Bd. 100.
- STRASBURGER, E. (1911). Kernteilungsbilder bei der Erbse. *Flora.* Bd. 102.
- SYKES, M. G. (1908). Nuclear division in *Fuukia*. *Arch. f. Zellforsch.* Bd. 1.
- TÖCKHOLM, G. (1914). Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung von *Lopezia coronata* ANDR. *Svensk Bot. Tidskr.* Bd. 8.
- TAHARA, M. (1910). Ueber die Kernteilung bei *Morus*. *Bot. Mag., Tokyo.* vol. 24.
- TAHARA, M. (1914–1915). Cytological studies on *Chrysanthemum* (Japanisch). vol. 28.
- TAHARA, M. (1915). Cytological studies on *Chrysanthemum*. *Bot. Mag., Tokyo.* vol. 29.
- TENNET, D. H. (1907). Further studies on the parthenogenetic development of the starfish egg. *Biol. Bull.* vol. 13.
- TISCHLER, G. (1903). Untersuchungen über die Entwicklung des Endosperms und der Samenanlage von *Corydalis cava*. *Verhand. d. nat. med. Ver. Heidelberg.* N. F. VI. Zit. nach NĚMEC (1910).
- TISCHLER, G. (1901). Über *Heterodera*-Gallen an den Wurzeln von *Circaea lutetiana* L. *Ber. d. D. Bot. Gesellsch.* Bd. 29.
- TISCHLER, G. (1908). Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. *Arch. f. Zellforsch.* Bd. 1.
- TISCHLER, G. (1916). Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreiche. *Progr. R. Bot.* Bd. 5.
- TRÖNDLE, A. (1910). Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von *Spirogyra* und über die Bedeutung der Synapsis. *Zeitschr. f. Bot.* Bd. 3.
- TSCHERNAK, E. VON (1914). Die Verwertung der Bastardierung für phylogenetische Fragen in der Getreidegruppe. *Zeitschr. f. Pflanzenzücht.* Bd. 2.
- TSCHERNOYAROW, M. (1914). Ueber die Chromosomenzahl und besonders beschaffenen Chromosomen von *Najas major*. *Ber. d. D. Bot. Gesellsch.* Bd. 32.
- DELLA VALLE, P. (1907). Osservazioni di tetradi in cellule somatiche. *Contributo alla conoscenza della tetradi.* *Atti d. R. Accad. Sc. fis. e mat. d. Napoli.* 13. Zit. nach NĚMEC (1910).
- DELLA VALLE, P. (1909). L'organizzazione della cromatina studiata mediante il numero di cromosomi. *Arch. Zool.* vol. 5. Zit. nach TISCHLER (1916).
- VAVILOV, N. J. (1915). Immunity of fungous diseases as a physiological test in genetics and systematics, exemplified in cereals. *Journ. of Genet.* vol. 4.
- VEJDOVSK'Y, F. (1911–1912). Zum Problem der Vererbungsträger. *Prag.*
- DE VRIES, H. (1903). Die Mutationstheorie. Bd. II. Leipzig.
- DE VRIES, H. (1912). Die Mutation in der Erblichkeitslehre. Berlin.
- WALDEYER, W. (1888). Über Karyokinese und ihre Beziehung zu den Befruchtungsvorgängen. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 32.
- WALKER, CH. E. (1911). On Variations in Chromosomes. *Arch. f. Zellforsch.* Bd. 6.
- WALTON, A. C. (1918). The oogenesis and early embryology of *Ascaris canis* WERNER.

- Journ. of Morphol. vol. 30.
- WASIELEWSKI, W. VON (1903). Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose. I. Abschnitt. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 38.
- WASIELEWSKI, W. VON (1904). Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose. II. Abschnitt. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39.
- WASSERMANN, F. (1913). Die Oogenese des *Zoogonus mirus* Lss. Arch. f. mikr. Anat. Abt. II. Bd. 83.
- WAWILOFF, N. (1913). Bulletin für angewandte Botanik. Heft 1. St. Petersburg.
- WHITING, P. W. (1917). The chromosomes of the common house mosquito, *Culex pipiens* L. Journ. of Morphol. vol. 28.
- WIEMAN, H. L. (1912). Chromosomes in man. Amer. Journ. of Anat. vol. 14.
- WILSON, E. B. (1909). Studies on chromosomes. V. The chromosomes of *Metapodius*. A contribution to the hypothesis of the genetic continuity of chromosomes. Journ. of Exp. Zool. vol. 6.
- WILSON, E. B. (1911). The cell in development and inheritance. New York.
- WINIWARTER, H. VON (1900). Le corpuscule intermédiaire et le nombre des chromosomes du Lapin. Arch. d. Biol. T. 16.
- WINIWARTER, H. VON (1901). Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères (Lapin et Homme). Arch. d. Biol. T. 17.
- WINIWARTER, H. VON (1907). Ueber Pagetsche Krankheit. Arch. Derm. u. Syph. 85. Zit; nach DETON (1911).
- WINIWARTER, H. VON (1912). Etudes sur la spermatogenèse humaine. I. Cellule de SERTOLI. II. Hétérochromosome et mitoses de l'épithélium séminal. Arch. d. Biol. T. 27.
- WINIWARTER, H. VON et SAINMONT, G. (1909). Nouvelles recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères (chat). Chap. IV. Ovogenèse de la zone corticale primitive. Arch. d. Biol. T. 24.
- WISSELINGH, C. VAN (1903). Ueber abnormale Kernteilung. 5. Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. Bot. Zeit. Bd. 61.
- WALTERECK, R. (1898). Zur Bildung und Entwicklung des Oösteracodeneies. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 64. Zit. nach GRÉGOIRE (1910).
- ZADE. (1914). Serologische Studien an Leguminosen und Gramineen. Zeitschr. f. Pflanzenzücht. Bd. 2.
- ZIEGLER, H. E. und RATH, O. VOM (1891). Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. 9.
- ZUR STRASSEN, O. L. (1898). Über die Riesenbildung bei Ascariseiern, Arch. f. Entw. —Mech. Bd. 7.

Inhaltsverzeichnis.

I.	Einleitung	S. 1
II.	Morphologische Eigenschaften der Chromosomen	S. 3
	1. Einschnürung, Zahl und Größe der Chromosomen bei <i>Vicia</i> <i>Faba</i>	S. 3
	a) Die Chromosomen in der somatischen Kernteilung.	S. 4
	a) Im Meristem der fixierten Wurzelspitzen	S. 5
	β) Im Meristem der frischen Wurzelspitzen	S. 6
	b) Die Chromosomen in der meiotischen Kernteilung der Pollenmutterzellen	S. 7
	a) In der heterotypischen Kernteilung und Interki- nese	S. 7
	β) In der homöotypischen Kernteilung	S. 11
	2. Die Einschnürung als eine normale und konstante Eigen- schaft der Chromosomen	S. 12
	3. V-Form der M-Chromosomen bei der Wanderung nach den Polen	S. 17
	4. Die Einschnürung der Chromosomen im Pflanzen- und Tier- reiche	S. 19
III.	Einwirkung der äußeren Reize auf die somatische Mitosis	S. 32
	1. Chloralisierung	S. 34
	a) Versuch I	S. 36
	b) Versuch II	S. 47
	c) Versuch III	S. 52
	d) Zusammenfassung der Entstehungsvorgänge der Riesenzellen und Riesenkerns	S. 55
	e) Frage nach der Reduktionsteilung in den chlorali- sierten somatischen Zellen	S. 57
	f) Bewegung der Chromosomen ohne Hilfe der Zug- fasern	S. 70
	g) Wert der abnorm großen und kleinen Kerne, die bei der abnormen Zell- und Kernteilung rekonstruiert worden sind	S. 73
	h) Frage nach der Amitose	S. 76
	2. Behandlung mit Benzindämpfen	S. 81
	3. Ätherisierung	S. 86
	4. Behandlung mit Chloroformdämpfen	S. 89
	5. Behandlung mit Salzsäure Kokain (Cocainum hydrochlori- cum)	S. 91
	6. Behandlung mit Kohlendioxyd (CO ₂)	S. 92
	7. Behandlung mit warmem Wasser	S. 93

8.	Funkelung	S. 95
9.	Röntgenbestrahlung	S. 99
10.	Plasmolyse	S. 100
11.	<i>Heterodera</i> -Gallen und achtmalige Chloralisierung	S. 102
12.	Teilungsanomalien der Zelle und des Kernes als Reaktion des Protoplasmas auf äußere Eingriffe	S. 106
13.	Formen- und Größenveränderungen der Chromosomen durch äußere Einflüsse	S. 136
IV.	Chloralisierung der sporogenen Zellen	S. 139
V.	Allgemeine Besprechung der Form, Größe, Zahl und Individualität der Chromosomen	S. 146
	1. Somatische und meiotische Vierergruppen	S. 148
	2. Die Ursache, wodurch die Modifikation der Chromosomen bedingt wird	S. 163
	3. Zahl und Individualität der Chromosomen	S. 167
VI.	Beziehung der Chromosomenzahl unter den naheverwandten Arten	S. 180
	1. x-ploide Beziehung	S. 181
	2. nicht x-ploide Beziehung	S. 189
VII.	Zusammenfassung	S. 197
VIII.	Literatur-Verzeichnis	S. 200

Figurenerklärung.

Sämtliche Abbildungen wurden mit Hilfe eines Abbeschen Zeichenapparates ausgeführt, unter Benutzung des Zeisschen Apochromats-1.5 mm oder Achromat-Objektivs 1.8 mm und Kompensationsokulares 8, 12, Huygenschen Okulares 4 oder 2.

Taf. I. Fig. 1-12. Somatische Kernteilung von *Vicia Faba*.

- Fig. 1 u. 2.** M-Chromosomen im frühen Stadium der Metaphase, mit den m- und e-Einschnürungen, schon längsweise gespalten. Sie werden fast an ihrer Mitte von den Zugfasern erfaßt (Ach. 1.8×Komp. 18).
- Fig. 3.** Gewöhnliche, nicht M-Chromosomen. Die Längshälften sind fast an ihren Enden an den Zugfasern befestigt („).
- Fig. 4-6.** Die Trennung der Längshälften („).
- Fig. 7.** M-Tochterchromosomen in der Anaphase, V-Form und e-Einschnürung zeigend („).
- Fig. 8.** Gewöhnliche, nicht M-Tochterchromosomen in der Anaphase („).
- Fig. 9.** Metaphase in der Polansicht (Ach. 1.8 mm×Komp. 12).
- Fig. 10.** Metaphase in der Seitenansicht („).
- Fig. 11.** Anaphase in der Seitenansicht („).
- Fig. 12.** Anaphase in der Plattenansicht („).

Taf. I. Fig. 13-29. Heterotypische Kernteilung der Pollenmutterzellen von *Vicia Faba*.

- Fig. 13.** Diakinese (Ach. 1.8 mm × Komp. 12).
- Fig. 14 u. 15.** M-Gemini in der Diakinese, die m- und e-Einschnürungen zeigend (Ach. 1.8 mm×Komp. 18).
- Fig. 16.** Metaphase in der Polansicht (Ach. 1.8 mm×Komp. 12).
- Fig. 17-24.** Verschiedene Verhältnisse der metaphasischen Chromosomen am Anfang des Auseinandergehens (Fig. 17-23, Ach. 1.8 mm×Komp. 12) (Fig. 24, Ach. 1.8 mm×Komp. 18).
- Fig. 25.** Anaphase in der Plattenansicht (Ach. 1.8 mm×Komp. 12).
- Fig. 26.** 6 Chromosomenpaare in der Metakinese in einer Pollenmutterzelle. Tochterchromosomen längsgespalten. e, M-Chromosomenpaar (Ach. 1.8 mm×Komp. 12).
- Fig. 27.** M-Chromosomenpaar in der Metakinese. e-Einschnürung und verdoppelte V-Form bemerkbar („).
- Fig. 28.** 6 Chromosomenpaare in der Anaphase in einer Pollenmutterzelle. c, M-Chromosomenpaar, e-Einschnürung deutlich zeigend („).
- Fig. 29.** 6 Chromosomen in der Interkinese. f, M-Chromosom („).

Taf. I. Fig. 30-32. Homöotypische Kernteilung der Pollenmutterzellen.

- Fig. 30.** M-Chromosomen in der homöotypischen Metaphase, m- und e-Einschnürungen zeigend (Ach. 1.8 mm×Komp. 12).

Fig. 31. Metaphase in der Seitenansicht (, ,).

Fig. 32. Anaphase in der Seitenansicht (, ,).

Fig. 33. Anaphase in der Plattenansicht (, ,).

Taf. I. 34-40. Chromosomen von verschiedenen Pflanzen und Tieren.

Fig. 34. Somatische Kernplatte von *Triticum monococcum*, 14 eingeschnürte Chromosomen deutlich bemerkbar (Ach. 1.8 mm×Komp. 12).

Fig. 35. Gewöhnlich eingeschnürtes Chromosom von *Pisum sativum* in der Metaphase (Apoch. 1.5×Komp. 12).

Fig. 36. Dasselbe in der Anaphase (, ,).

Fig. 37. Einige eingeschnürte Chromosomen von *Rana temporaria* in der Metaphase der Spermatogonien (Ach. 1.8 mm×Komp. 12).

Fig. 38. Eingeschnürte Chromosomen von *Rana temporaria* in der Prophase der Spermatogonien.

Fig. 39. Ein Paar der heterotypischen eingeschnürten Chromosomen von *Secale cereale* in der Seitenansicht der Metaphase (Apoch. 1.5 mm×Komp. 12).

Fig. 40. Ein eingeschnürter Geminus in der Diakinese von *Secale cereale* (, ,).

Taf. II. Fig. 41-63. Einstündige Chloralisierung der Wurzelspitzen von *Vicia Faba* mit 0.75 %iger Lösung.

Fig. 41. Aus einer sofort nach der Chloralisierung fixierten Wurzel. Finalspirematischer Kern mit übermäßig verdickten Knäueln, kleine chromatische Körperchen anhaftend (Ach. 1.8 mm×Komp. 8).

Fig. 42. Aus einer Wurzel wie in Fig. 41. Die längsgespaltene Chromosomen drängen sich zusammen (Ach. 1.8 mm×Komp. 8).

Fig. 43. Aus einer Wurzel wie in Fig. 41. Abnorme Telophase mit Chromosomenbrücken (, ,).

Fig. 44. Aus einer Wurzel wie in Fig. 41. Die metaphasischen Chromosomen drängen sich zusammen, und es wird ein Haufen gebildet, um den herum ein hyaliner Hof sichtbar ist (, ,).

Fig. 45. Aus einer nach einstündigem Auswaschen fixierten Wurzel. Die gering verkürzten und die sonst latente Einschnürung zeigenden Chromosomen finden sich auf relativ engem Gebiete unregelmäßig zusammen (, ,).

Fig. 46. Aus einer sofort nach der Chloralisierung fixierten Wurzel. Gleiche Verhältnisse wie in Fig. 45. Längshälften auseinander getrennt (, ,).

Fig. 47. Aus einer nach einstündigem Auswaschen fixierten Wurzel. Eingruppige Rekonstruktion aus dem zusammengedrängten Chromosomenhaufen (, ,).

Fig. 48. Aus einer Wurzel wie in Fig. 47. Telophase ohne Scheidewandbildung (, ,).

Fig. 49. Aus einer nach 3 stündigem Verweilen in Sägespänen fixierten Wurzel. Die längsgespaltene verkürzten Chromosomen unregelmäßig zerstreut. Außer zwei M-Chromosomen weisen acht Chromosomen an ihren Enden die Einschnürung auf (, ,).

Fig. 50 u. 51. Aus zwei Wurzeln wie in Fig. 49. Die stark verkürzten und sonst die

latente Einschnürung zeigenden Chromosomen sind zweifach gruppiert. In einer Gruppe 7 und in der anderen 5 Chromosomen („).

In Fig. 50 sind die M-Chromosomen in beide Gruppen verteilt, während sie in Fig. 51 in dieselbe Gruppe eingetreten sind („).

- Fig. 52.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 49. Die stark verkürzten und die sonst latente Einschnürung zeigenden Chromosomen unregelmäßig im Cytoplasma zerstreut („).
- Fig. 55.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 49. Die Kernrekonstruktion findet aus den stark verkürzten und längsgetrenten Längshälften der Chromosomen statt. Längshälften anastomosiert („).
- Fig. 56.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 49. Eingruppige Rekonstruktion eines hantelförmigen Kernes aus den stark verkürzten und längsgetrenten Chromosomenhälften („).
- Fig. 57.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 49. Dreigruppige unregelmäßige Rekonstruktion. Rekonstruierende Gruppen durch Chromosomenbrücken verbunden („).
- Fig. 58.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 49. Dreigruppige unregelmäßige Rekonstruktion. Längshälften vakuolisiert und anastomosiert („).
- Fig. 59.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 49. Eingruppige Rekonstruktion aus den auf einem relativ engen Gebiete zerstreuten Chromosomen („).
- Fig. 60.** Aus einer nach 5 stündigem Verweilen in Sägespänen fixierten Wurzel. Zweigruppige Ansammlung der schon getrennten Längshälften der Chromosomen („).
- Fig. 61.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 60. Zwei ungleichwertige Kerne in einer Zelle, die durch zweigruppige Rekonstruktion erzeugt worden sind („).
- Fig. 62.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 60. Eingruppig rekonstruierter eingeschnürter didiploider Kern („).
- Fig. 63.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 60. Zwei diploide und eine didiploide Zelle („).
- Fig. 64.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 60. 12 stark verkürzte Chromosomen, unter denen zehn eingeschnürt sind (Ach. 1.8 mm×Komp. 12.)

Taf. III. Fig. 65–85. Einstündige Chloralisierung der Wurzelspitzen von *Vicia Faba* mit 0.75%iger Lösung.

- Fig. 65.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 60. Zweigruppige Ansammlung. Zwei Gruppen mit einer Chromosomenbrücke verbunden. Längshälfte getrennt (Ach. 1.8 mm×Komp. 8).
- Fig. 66.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 60. Viergruppige ungleichwertige Rekonstruktion („).
- Fig. 67.** Aus einer nach 7 stündigem Verweilen in Sägespänen fixierten Wurzel. Neue abnorme Mitosis in der didiploiden Zelle. 24 stark verkürzte eingeschnürte Chromosomen bemerkbar. Achromatische Fasern schwach entwickelt („).

- Fig. 68.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 67. Neue abnorme Anaphase in den didiploiden Zellen. 48 stark verkürzte und eingeschnürte Längshälften bemerkbar. Polzentrum strahlt Tochterchromosomen mit achromatischen Fasern zusammen aus (Zwei Sonnen) („).
- Fig. 69.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 60. Echte tripolare Telophase („).
- Fig. 70.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 67. Scheinbare tripolare Telophase („).
- Fig. 71.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 67. Neue Metaphase; ein Zentrum strahlt stark verkürzte eingeschnürte Chromosomen mit schwach entwickelten achromatischen Fasern aus („).
- Fig. 72.** Aus einer nach 8 stündigem Verweilen in Sägespänen fixierten Wurzel. Abnorme Anaphase („).
- Fig. 73.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 72. Etwas abnorme Anaphase, zwei Sonnen bemerkbar („).
- Fig. 74.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 72. Abnorme Anaphase („).
- Fig. 75.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 67. Unregelmäßige Verteilung der Chromosomen in den Tochterzellen. In der rechten Zelle zwei Kerne rekonstruiert („).
- Fig. 76.** Aus einer Wurzel (wie in Fig. 67) mit aus einem Chromosom rekonstruiertem Karyomer („).
- Fig. 77.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 67. Drei ungleichwertig gebildete Tochterzellen. Die kleinste Zelle enthält drei Chromosomen („).
- Fig. 78.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 67. Drei ungleichwertig gebildete Tochterzellen („).
- Fig. 79.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 67. Zwei ungleichwertig gebildete Tochterzellen. Eine Zelle enthält drei Kerne („).
- Fig. 80.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 72. Zwei ungleichwertig gebildete Tochterzellen. Zwischen beiden Zellen eine Chromatinbrücke bemerkbar („).
- Fig. 81.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 72. Zwei sich berührende Kerne („).
- Fig. 82.** Aus einer nach 17 stündigem Verweilen in Sägespänen fixierten Wurzel. Zwei miteinander verschmelzende ungleichwertige Kerne („).
- Fig. 83.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 82. Amitosenähnlich rekonstruierter didiploider Kern. Scheidewandbildung unvollständig („).
- Fig. 84.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 82. Ungleichwertige Verteilung der Chromosomen in den Tochterzellen. Die untere Zelle erhält nur ein Chromosom. Es kann kein Karyomer rekonstruieren („).
- Fig. 85.** Aus einer nach 24 stündigem Verweilen in Sägespänen fixierten Wurzel. Prophase eines amitosenähnlich gebilderten didiploiden Kernes („).
- Taf. IV. Fig. 86–90. Einstündige Chloralisierung der Wurzelspitzen von *Vicia Faba* mit 0.75%iger Lösung. Fig. 91–102. Einstündige Chloralisierung der Wurzelspitzen von *Pisum sativum* mit 0.75%iger Lösung.
- Fig. 86.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 85. Metaphase einer simultanen Teilung von zwei ungleichwertigen Kernen (Ach. 1.8. mm×Komp. 8).
- Fig. 87.** Aus einer nach 27stündigem Verweilen in Sägespänen fixierten Wurzel.

- Anaphase einer simultanen Teilung von zwei ungleichwertigen Kernen („).
- Fig. 88.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 85. Abnorme Telophase eines hyperchromosomigen Kernes. In der hypochromosomigen Schwesterzelle findet die Mitosis nicht statt („).
- Fig. 89.** Aus einer nach 22stündigem Verweilen in Sägespänen fixierten Wurzel. Telophase der simultanen Teilung in einer zweikernigen Zelle. Phragmoplast schön entwickelt („).
- Fig. 90.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 82. Eine seckskernige und eine didiploid einkernige pleromatische Zelle („).
- Fig. 91.** Aus einer nach einstündigem Auswaschen fixierten Wurzel. Die metaphasischen Chromosomen drängen sich zusammen, und es wird ein Haufen gebildet, um den herum ein hyaliner Hof sichtbar ist (Ach. 1.8 mm×Komp. 12).
- Fig. 92 u. 93.** Aus den Wurzeln wie in Fig. 91. Eingruppige Rekonstruktion aus dem zusammengedrängten Chromosomenhaufen. Chromosomen vakuolisiert („).
- Fig. 94.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 91. Abnorme Telophase, eine große Chromosomenbrücke sichtbar. Kümmerlich entwickelter Phragmoplast übriggeblieben („).
- Fig. 95.** Aus einer nach 3 stündigem Verweilen in Sägespänen fixierten Wurzel. 4 ungleichwertig gebildete Tochterzellen. Die kleinste Zelle ist kernlos („).
- Fig. 96.** Aus einer nach 4 stündigem Verweilen in Sägespänen fixierten Wurzel. Eingruppige Rekonstruktion eines hantelförmigen Kernes aus den zerstreuten stark verkürzten und getrennten Längshälften („).
- Fig. 97.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 96. Zweigruppige Kernrekonstruktion („).
- Fig. 98.** Aus einer nach 5 stündigem Verweilen in Sägespänen fixierten Wurzel. Zweigruppige Ansammlung der längsgespaltenen stark verkürzten, den Vierergruppen ähnlichen Chromosomen. Beide Gruppen besitzen je 7 Chromosomen („).
- Fig. 99.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 98. Zweigruppige ungleichmäßige Ansammlung („).
- Fig. 100.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 98. Ungleichmäßige Zerstreuung der getrennten Längshälften der stark verkürzten eingeschnürten Chromosomen („).
- Fig. 101.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 98. Zweigruppige ungleichmäßige Ansammlung („).
- Fig. 102.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 98. Eingruppige Rekonstruktion aus den getrennten Längshälften („).
- Fig. 103.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 98. Eine aus unregelmäßig zerstreuten Chromosomen unregelmäßig gebildeter didiploider Kern.

Taf. V. Fig. 104–113. Einstündige Chloralisierung der Wurzelspitzen von *Pisum sativum* mit 0.75%iger Lösung. Fig. 114–119. Einstündige Chloralisierung von *Zea Mays* (Stärkemais-Rasse) mit 0.75%iger Lösung.

- Fig. 104.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 98. Zweikernige Zelle („).
- Fig. 105.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 98. Zwei ungleichwertige rekonstruierte Kerne in einer Zelle („).
- Fig. 106.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 98. Uuvollständig geteilte Zelle („).
- Fig. 107.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 98: Zahlreiche aus den unregelmäßig zerstreuten Chromosomen rekonstruierte Kerne in einer Zelle („).
- Fig. 108.** Aus einer nach 27stündigem Verweilen in Sägespänen fixierten Wurzel. Neues Spiremstadium von drei ungleichwertigen Kernen in einer Zelle („).
- Fig. 109.** Aus einer nach 50 stündigem Verweilen in Sägespänen fixierten Wurzel. Neues Spiremstadium aus einem amitosenähnlich rekonstruierten Kern wie in Fig. 106 („).
- Fig. 110.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 108. Metaphase einer simultanen Teilung von zwei ungleichwertigen Kernen („).
- Fig. 111.** Aus einer nach 14 stündigem Verweilen in Sägespänen fixierten Wurzel. Metaphasen einer simultanen Teilung von zwei fast gleichwertigen Kernen („).
- Fig. 112.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 108. Anaphase einer simultanen Teilung von zwei fast gleichwertigen Kernen („).
- Fig. 113.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 108. Telophase einer simultanen Teilung von vier hypochromosomigen Kernen („).
- Fig. 114.** Aus einer sofort nach der Chloralisierung fixierten Wurzel. Gestörte Anordnung der metaphasischen Chromosomen. Die Spindelfasern verschmelzen sich zu dicken Strängen (Apoch. 1.5 mm × Komp. 12).
- Fig. 115.** Aus einer nach 3 stündigem Verweilen in Sägespänen fixierten Wurzel. Finalspirem mit eingeschnürten Chromosomen („).
- Fig. 116.** Aus einer nach 4 stündigem Verweilen in Sägespänen fixierten Wurzel. Finalspirem. Die die sonst latente Einschnürung zeigenden Chromosomen nehmen Tetradenform an („).
- Fig. 117.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 115. Zweigruppige Ansammlung der tetradenförmigen Chromosomen („).
- Fig. 118.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 116. Dreigruppige Rekonstruktion. Kleiner chromatischer Klumpen, vielleicht ein Chromosom, unfähig einen Kern zu rekonstruieren („).
- Fig. 119.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 116. Eingruppige Rekonstruktion. Kleiner chromatischer Klumpen. Vielleicht ein Chromosom unfähig einen Kern zu rekonstruieren („).

Taf. VI. Fig. 120–127, 138 und 139. *Pisum sativum*. Fig. 128–130, 132 und 137. *Vicia Faba*. Fig. 131. *Zae Mays*.

- Fig. 120.** Aus der zweimal chloralisierten Wurzel von *Pisum sativum* (Versuch IVA). Zweikernige Zelle. Zwei zugrundegehende chromatische Klumpen bemerkbar (Ach. 1.8 mm × Komp. 12).

- Fig. 121.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 120. Zwei Kernplatten in einer simultanen Teilung. In einer Kernplatte 3 und in der andern 25 tetradenförmige Chromosomen sichtbar. Achromatische Fasern schwer nachweisbar („).
- Fig. 122.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 120. Die Längshälften der tetradenförmigen Chromosomen wandern nach zwei Zentren. Achromatische Fasern nicht nachweisbar („).
- Fig. 123.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 120. Anaphase des didiploiden Kernes. Chromosomen noch verkürzt und die sonst latente Einschnürung zeigend („).
- Fig. 124.** Aus einer zweimal chloralisierten Wurzel von *Pisum sativum* (Versuch V). Die 28 tetradenförmigen Chromosomen des didiploiden Kernes sind unregelmäßig im Cytoplasma zerstreut, achromatische Fasern unsichtbar („).
- Fig. 125.** Aus einer mit 1.5%iger Lösung einstündig chloralisierten und nach 23 stündigem Verweilen in Sägespänen fixierten Wurzel (Versuch VII). Neue Metaphase des hyperchromosomigen Kernes. Ein Chromosom und drei chromatische Klumpen zerstreut im Cytoplasma. Die Zerstreung noch aus der vorhergehenden Teilungsabnormität herstammend („).
- Fig. 126.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 125. Neue Metaphase des diploiden Kernes mit 14 tetradenförmigen Chromosomen und den kümmerlich entwickelten achromatischen Fasern („).
- Fig. 127a und b.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 125. Zwei Kernplatten einer simultanen Teilung. In b zugrundegehende chromatische Klumpen sichtbar („).
- Fig. 128.** Aus einer sofort nach 2stündiger Behandlung mit Benzindämpfen fixierten Wurzel von *Vicia Faba* (Versuch VIII). Abnorme Metaphase ohne achromatische Fasern. Die stark verkürzten eingeschnürten Chromosomen sind strahlig angeordnet und von einem hyalinen Hof umgeben („).
- Fig. 129.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 128. Ein metaphasisches Zentrum strahlt stark verkürzte, sonst latente Einschnürung zeigende Chromosomen zusammen mit achromatischen Fasern aus („).
- Fig. 130.** Ein M-Chromosomen aus einer sofort nach 1½ stündiger Behandlung mit Benzindämpfen fixierten Wurzel. Das Innere des Chromosoms mit Hämatoxylin tingierbar, während das Äußere nur mit Lichtgrün gefärbt ist („).
- Fig. 131.** Aus einer sofort nach 1½ stündiger Behandlung mit Benzindämpfen fixierten Wurzel von *Zea Mays* (Stärkemais-Rasse) (Versuch IX). Die tetradenförmigen metaphasischen Chromosomen mit achromatischen Fasern, unregelmäßig zerstreut (Apoch, 1.5 mm×Komp. 12).
- Fig. 132.** Aus einer sofort nach einstündiger Behandlung mit Kohlendioxyd fixierten Wurzel von *Vicia Faba* (Versuch XIV). Eine in Verwirrung gebrachte metaphasische Figur mit verkürzten, die sonst latente Einschnürung zeigenden Chromosomen zusammen mit unregelmäßig angeordneten Spindelfasern (Ach, 1.8 mm×Komp. 12).

- Fig. 133.** Aus einer sofort nach 5 Sekunden langer Funkelung fixierten Wurzel von *Vicia Faba* (Versuch XVIII). Gering verkürzte, die sonst latente Einschnürung zeigende metaphasische Chromosomen („ „).
- Fig. 134 und 135.** Aus den sofort nach 15 Minuten langer Plasmolyse fixierten Wurzeln von *Vicia Faba* (Versuch XXIII). Geschrumpfte ruhende und prophasische Kernsubstanzen. Nukleolen schwach gefärbt (Ach. 1.8 mm×Komp. 12).
- Fig. 136.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 134. Metaphase in Seitenansicht. Chromosomen dünner als normal und etwas vakuolisiert („ „).
- Fig. 137.** Aus einer Wurzel wie in Fig. 134. Eingruppige Rekonstruktion aus metaphasischen oder metakinetischen Chromosomen („ „).
- Fig. 138.** Aus einer sofort nach 5 Minuten langer Plasmolyse fixierten Wurzel von *Pisum sativum* (Versuch XXIV). Ruhende Kernsubstanzen geschrumpft (Ach. 1.8 mm×Komp. 12).
- Fig. 139.** Tetradenförmige Chromosomen aus einer hyperchromosomigen Kernplatte einer mit *Heterodera radiculicola* infizierten Zelle von *Pisum sativum* (Apoch. 1.5 mm×Komp. 12).

Taf. VII. Fig. 140, *Vicia Faba*. Fig. 141, *Pisum sativum*. Fig. 142-164, aus den einmal chloralisierten Pollenmutterzellen von *Vicia Faba*. Fig. 167, *Hyla* sp. Fig. 168, *Lepus cuniculus*.

- Fig. 140.** Stark verkürzte, die sonst latente Einschnürung zeigende Chromosomen einer hyperchromosomigen Kernplatte aus einer von *Heterodera radiculicola* infizierten Wurzel von *Vicia Faba* (Ach. 1.8 mm×Komp. 12).
- Fig. 141.** Ein prophasischer Kern mit einigen tetradenförmigen Chromosomen in einer zweikernigen Zelle aus einer mit *Heterodera radiculicola* infizierten Wurzel von *Pisum sativum* („ „).
- Fig. 142.** Aus den Pollenmutterzellen, die 40 Minuten lang mit einer 0.3%igen Lösung chloralisiert und nach 6 Stunden fixiert wurden („ „).
- Fig. 143.** Aus den Pollenmutterzellen wie in Fig. 142. Zwei prophasische Kerne durch Knospung entstanden („ „).
- Fig. 144.** Aus den Pollenmutterzellen, die 40 Minuten lang mit 0.2%iger Lösung chloralisiert und nach 24 Stunden fixiert wurden. Sogen. „Cytomyxis“, Übertreten der Kernsubstanzen durch die Zellmembran in die Nachbarzellen (Ach. 1.8 mm×Huyg. 2).
- Fig. 145.** Aus den Pollenmutterzellen wie in Fig. 142. Der Kern strahlt achromatische Substanzen aus (Ach. 1.8 mm×Huyg. 4).
- Fig. 146.** Aus den Pollenmutterzellen wie in Fig. 144. Eingruppige Rekonstruktion aus den metaphasischen Chromosomen in der heterotypischen Teilung. Cytoplasma etwas vakuolisiert („ „).
- Fig. 147.** Aus den Pollenmutterzellen wie in Fig. 142. Eingruppige Rekonstruktion aus den metaphasischen Chromosomen in der heterotypischen Teilung („ „).

- Fig. 143.** Aus den Pollenmutterzellen wie in Fig. 142. Chromosomenbrücke und Isolierung einiger Chromosomen in der heterotypischen Teilung („).
- Fig. 149.** Aus den Pollenmutterzellen, die $1\frac{1}{2}$ Stunden lang mit 0.75%iger Lösung chloralisiert und nach 49 Stunden fixiert wurden. Anomalien in der heterotypischen Teilung. Achromatische Fasern mehr oder weniger verschwunden und ein Chromosom isoliert („).
- Fig. 150 und 151.** Aus den Pollenmutterzellen wie in Fig. 142. Gestörte (multipolare) homöotypische Kernteilung. Cytoplasma etwas vakuolisiert und Chromosomen verkürzt („).
- Fig. 152.** Aus den Pollenmutterzellen wie in Fig. 142. Abnorme homöotypische Telophase. Zwei diploide Kerne rekonstruiert. Nicht Interkinese! („).
- Fig. 153.** Aus den Pollenmutterzellen, die $1\frac{1}{2}$ Stunden lang mit 0.2%iger Lösung chloralisiert und nach 48 Stunden fixiert wurden. 12 Chromosomen in einen Kern eingetreten, dabei zwei M-Chromosomen deutlich bemerkbar (Ach. 1.8 mm \times Komp. 12).
- Fig. 154.** Aus den Pollenmutterzellen wie in Fig. 142. Abnorme homöotypische Telophase, woraus vielleicht zwei zweikernige Zellen entstehen werden (Ach. 1.8. mm \times Hux. 4).
- Fig. 155.** Aus den Pollenmutterzellen wie in Fig. 142. Abnorme homöotypische Telophase. Fünf ungleichwertige Kerne in Bildung begriffen. Stützfasern schön entwickelt („).
- Fig. 156.** Aus den Pollenmutterzellen wie in Fig. 142. Abnorme homöotypische Telophase. Weiter fortgeschrittener Zustand der Rekonstruktion des Kernes wie in Fig. 152. Scheidewandanlage schön sichtbar („).
- Fig. 157 und 158.** Aus den Pollenmutterzellen wie in Fig. 142. Durch abnorme homöotypische Teilung sind drei Tochterzellen entstanden. In einer Zelle ein diploider resp. zwei haploide Kerne rekonstruiert („).
- Fig. 159.** Aus den Pollenmutterzellen wie in Fig. 144. Ein durch abnorme homöotypische Teilung entstandenes amitosenähnliches Bild eines Kernes („).
- Fig. 160.** Aus den Pollenmutterzellen, die 1 Stunde lang mit 0.3%iger Lösung chloralisiert und nach 30 Stunden fixiert wurden. Durch abnorme homöotypische Teilung sind junge zweikernige Pollenkörner entstanden („).
- Fig. 161.** Aus den Pollenmutterzellen wie in Fig. 160. Durch abnorme homöotypische Kernteilung sind junge hyperchromosomige Pollenkörner entstanden („).
- Fig. 162.** Ein junges normales Pollenkorn („).
- Fig. 163 und 164.** Aus den Pollenmutterzellen wie in Fig. 149. Hyperchromosomige, wahrscheinlich diploide Pollenkörner. Cytoplasma gesund („).
- Fig. 165.** Aus den Pollenmutterzellen wie in Fig. 149. Ein hypochromosomiges kleines junges Pollenkorn. Cytoplasma gesund („).
- Fig. 166.** Aus den künstlich nicht behandelten und in gewöhnlicher Weise fixierten Pollenmutterzellen. Abnorme homöotypische Telophase. Ungleichmäßige Verteilung der Chromosomen („).

Fig. 167. Tetraden in der Interkinese der Spermatocyten von *Hyla* sp. (Ach. 1.8 mm
×Komp. 12).

Fig. 168. Tetraden und ein Diad in den Spermatocyten kryptorcher Hoden von *Lepus
cuniculus* (Apoch. 1.5 mm×Komp. 12).

Published March 20th, 1920.

