

# Chromosomenzahl und Rassenbildung.<sup>1)</sup>

Von

ALFRED ERNST.

(Als Manuskript eingegangen am 14. März 1922.)

Im Mittelpunkt der experimentell genetischen Forschung stehen die beiden Probleme der Vererbung und der Entstehung neuer Lebensformen, der Rassen- und Artbildung.

Vererbung bedeutet das Zustandekommen weitgehender Übereinstimmung zwischen Eltern und Kindern; Formen-Neubildung hat die Möglichkeit der Entstehung von Unterschieden zwischen Eltern und Kindern zur Voraussetzung. Die beiden Probleme stehen also hinsichtlich der Fragestellung in einem gewissen Gegensatz, sind aber durch Forschungsobjekt und Forschungsmethoden aufs engste miteinander verknüpft.

Jedes Individuum ist nach Form und Funktion ein Produkt seiner Veranlagung und der Einwirkung äusserer Faktoren, seiner Lebenslage. Vererbt werden also streng genommen nicht bestimmte Formen, Strukturen und Funktionsweisen, sondern vererbt wird die Fähigkeit, auf die Einflüsse der Umwelt in bestimmter Weise zu reagieren. Vollkommene Übereinstimmung zwischen Eltern und Nachkommen ist, sofern sie überhaupt je vorhanden sein sollte, nur in absolut gleicher Lebenslage zu erwarten. Sie kommt am weitgehendsten zum Ausdruck innerhalb reiner Linien und Klone, d. h. der auf sexuellem resp. auf vegetativem Wege erzeugten Nachkommenschaft sich selbst fortpflanzender Individuen, also bei einelterlicher Fortpflanzung.

Bei zweielterlicher Fortpflanzung wird eine ebenso weitgehende Übereinstimmung zwischen Eltern und Nachkommen deswegen nicht oder nicht häufig zu erwarten sein, weil bei freier Wahl des Fortpflanzungspartners schon die sich paarenden Individuen nicht vollkommen identisch sind, sondern Unterschiede in den verschiedensten morphologischen und physiologischen Merkmalen aufweisen. Tägliche

---

<sup>1)</sup> Vortrag, gehalten vor der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich (Sitzung vom 30. Januar 1922). Auf die Beigabe von Abbildungen des Demonstrationmaterials musste der Kosten wegen verzichtet werden.

Erfahrung und Experimente lehren nun, dass bei zweielterlicher Fortpflanzung die Eltern nicht nur ihre gemeinsamen, arteigenen Merkmale auf die Nachkommenschaft übertragen, sondern dass auch ihre Unterschiede in der Nachkommenschaft in gesetzmässiger Weise zum Ausdruck kommen. Dadurch sorgt auch die zweielterliche Fortpflanzung für das Zustandekommen einer gewissen Konstanz im Laufe aufeinanderfolgender Generationen und für die Erhaltung vorhandener Formen, Strukturen und Reaktionsweisen.

Wie sind diese Formen, Strukturen und Reaktionsweisen aber entstanden, wann und unter welchen Bedingungen setzen Entstehung und Fixierung neuer Eigenschaften und Merkmale ein? Der unübersehbare Formenreichtum der jetzigen Pflanzen- und Tierwelt ist das Resultat eines Entwicklungsganges. Aus einfachen Formen entstanden, wie die Entwicklungslehre annimmt, allmählich kompliziertere und alle heut lebenden Formen sind aus früheren durch Umbildung hervorgegangen. Dass eine solche Entwicklung stattgefunden und wohl immer noch stattfindet, steht ausser Frage. Dagegen gehen die Ansichten über die in der Vergangenheit wirksam gewesenen Faktoren der Entwicklung weit auseinander. Ihre nachträgliche Feststellung ist wohl ausgeschlossen, eine gewisse Klärung der Ansichten dagegen vom Studium der Faktoren und Bedingungen der Formen-Neubildung in der Gegenwart zu erwarten.

Es ist mithin die Frage zu beantworten, ob und unter welchen Einflüssen entstehen bei jetzt lebenden Organismen neue erbliche, d. h. auf die Nachkommen sich übertragende Merkmale?

Nachdem sich der sicheren Beantwortung dieser Kardinalfrage der Entwicklungslehre früher fast unüberwindlich scheinende Schwierigkeiten entgegengestellt hatten, ist in den letzten 20 Jahren durch die experimentelle Vererbungsforschung allmählich das Fundament geschaffen worden, von dem aus einwandfreie Untersuchungen über Formen-Neubildung unternommen werden konnten. Unerlässliches Erfordernis für diese Richtung der genetischen Forschung ist die genaueste Kenntnis des Formenkreises, in welchem experimentiert und die Erzeugung neuer Formen versucht werden soll. Diese Formenkenntnis wird erreicht durch das Studium der Modifizierbarkeit des Versuchsmaterials unter Anwendung der Methoden der experimentellen Morphologie und der auf Messungen aufbauenden Statistik (Biometrie) sowie der Feststellung seiner Erbanlagen durch Kreuzungsversuch und Analyse der Nachkommenschaft. Die durch Modifikations- und Erblichkeits-

lehre geschaffenen Grundlagen sind nun in einer ganzen Reihe von Formenkreisen einwandfrei vorhanden. Diese sind allerdings recht eng und betreffen ausschliesslich reine Linien, Rassen, Unterarten und Arten. Die Erforschung der Entstehung und Vererbung neuer Anlagen ist also vorerst auf dieselben engen Kreise beschränkt, mit denen sich auch die experimentelle Vererbungsforschung beschäftigen muss. Die experimentell hervorzurufenden Änderungen betreffen also nicht die Grundzüge der Organisation und der Funktion, sondern ausschliesslich Merkmale, die im Vergleich zu den Organisationsmerkmalen in der Regel nur geringfügige Abweichungen vom Typus der betreffenden Einheit charakterisieren.

Formen-Neubildung ist, wie die Untersuchungen der letzten Jahre gezeigt haben, möglich

durch plötzliche Änderungen innerhalb reiner Linien,

unter dem Einfluss äusserer Einwirkungen und infolge Kreuzung.

Von allen drei Faktoren der Formen-Neubildung, der Mutation aus inneren, d. h. zur Zeit in ihren Beziehungen zur Umwelt noch nicht erkennbaren Ursachen, der Mutation infolge äusserer Bewirkung und der Formen-Neubildung infolge Kreuzung, wird im Nachfolgenden, unter der durch das Thema „Chromosomenzahl und Rassenbildung“ gebotenen Einschränkung, die Rede sein.

Bei dem grossen Einfluss, den die Einwirkungen der Umwelt auf die Erscheinungsform, den Phänotypus, der Organismen haben, war es naheliegend zu versuchen, Abänderungen der Erbanlagen, des Genotypus, ebenfalls durch äussere Einwirkungen hervorzurufen. Als solche kamen vor allem in Frage: Änderung der Temperatur- und Belichtungsverhältnisse, Einwirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen, Änderung der Ernährungsverhältnisse, Einwirkung von Narcotica, Giften, von Zug- und Druckkräften, grobmechanische Verwundungen etc. Soweit es sich bei den Resultaten solcher an den verschiedensten Pflanzen und Tieren durchgeführten Untersuchungen nicht um blosse Änderungen in der Erscheinungsform, also um Modifikationen der direkt beeinflussten Individuen, sondern um wirklich erbliche Abänderungen handelt, muss sich der Einfluss des Aussenreizes auf das innerste Wesen der lebenden Substanz geltend gemacht haben. Mit der sichtbaren Modifikation des beeinflussten Individuums müssen zunächst vielleicht noch nicht erkennbare, innere Ursachen für das Auftreten von Ab-

änderungen in der Nachkommenschaft geschaffen worden sein.

Die Vererbung einer unter dem Einflusse der Aussenwelt zustande gekommenen Abweichung ist nur möglich, wenn der Lebensträger, das Protoplasma, selbst oder bestimmte Teile desselben, von denen die Vererbung abhängig ist, eine dauernde Veränderung erfahren haben. Man bezeichnet nun denjenigen Teil des Protoplasmas einer Zelle, also auch einer Geschlechtszelle, Gamete, in welcher ihre Art-eigenheit begründet ist, als ihr Keimplasma oder Idioplasma. Der Aufschwung der Plasma- und Kernforschung zu Ende des letzten Jahrhunderts hat die Möglichkeit geschaffen, das zunächst hypothetische Idioplasma mit sichtbaren Strukturen und Organisationsverhältnissen des Protoplasmas zu identifizieren. Immer mehr hat sich die Überzeugung Bahn gebrochen, dass speziell Bestandteile des Zellkerns Träger der Vererbungserscheinungen, also Keimplasma sein müssten. Für diese Bedeutung des Kerns als Träger von Erbgut sprechen neben seiner Mitwirkung bei allen formgestaltenden Prozessen im Zelleben ganz besonders:

der komplizierte Mechanismus der Kern- und Zellteilung,

die Wahrnehmung, dass am Befruchtungsprozess von männlicher Seite, z. B. bei der Mehrzahl der Angiospermen, häufig nur ein Kern, dagegen kein Plasma beteiligt ist und trotzdem die väterlichen Merkmale in den Nachkommen mit derselben Feinheit und Genauigkeit zur Ausbildung gelangen können, wie diejenigen der plasmareiche Eizellen liefernden Mutter,

die eigenartigen Resultate von Kreuzungsversuchen, speziell der Befruchtung künstlich kernlos gemachter Eier einer Spezies mit dem Sperma einer andern Art, Gattung oder Familie, die Erscheinungen der Merogonie.

Ist man also auf Grund der cytologischen Forschung allmählich zur Überzeugung gelangt, dass das Idioplasma im wesentlichen seinen Sitz im Kern haben muss, so haben andererseits experimentelle Vererbungsforschungen ergeben, dass dies nicht ausschliesslich der Fall sein kann. Es steht ganz ausser Zweifel, dass einzelne Rassenunterschiede bei Pflanzen, wie z. B. die partielle Weiss- oder Gelbfärbung von Laubblättern, auf übertragbaren Verschiedenheiten anderer Plasmateile, des Cytoplasmas und der Chromatophoren, beruhen. Von den Organisationsmerkmalen schliesslich, welche grössere systematische Einheiten charakterisieren, müssen wir annehmen, dass sie von dem Zusammenwirken aller Plasmateile oder des im gesamten Zellplasma

verteilten Idioplasmas abhängig sind. Für die Vererbung des Geschlechts, und die bei Kreuzung von Varietäten und Rassen den MENDELSchen Gesetzen folgenden Merkmale und Unterschiede liefert dagegen der Kern die idioplasmatische Grundlage. In den Vorgängen der Kernteilung, der Befruchtung und der Reduktion finden wir die cytologischen Grundlagen der Mendel-Vererbung. In aller Kürze sei an die wesentlichsten Momente dieser Prozesse erinnert:

Die mitotische Kernteilung (Karyokinese) ist dadurch charakterisiert, dass gewisse Substanzen des Kerngerüsts, vor allem das Chromatin, in besonders gleichmässiger Weise auf die Tochterkerne verteilt werden. Sie kontrahieren sich zur Bildung der Chromosomen, d. h. kugeliger, stäbchen- oder bandförmiger Strukturen, die nach Anzahl, Grösse, Gestalt und vielfach auch in der Gruppierung innerhalb eines jeden Verwandtschaftskreises eine gewisse Konstanz zeigen. Die Chromosomen erfahren eine Längsspaltung und die gleichwertigen Tochterchromosomen weichen zur Bildung der Tochterkerne bipolar auseinander.

Der Befruchtungsvorgang besteht in der Vereinigung zweier Geschlechtszellen (Gameten) oder in der Aufnahme eines männlichen Kerns in die weibliche Zelle. Die Verschmelzung der beiden Gametenkerne ist keine vollständige, eine Vermischung der Kernsubstanzen unterbleibt. In Wirklichkeit handelt es sich im Befruchtungsprozess um die Bildung eines Doppelkerns, in welchem die Individualität der beiden Chromatinmassen und der sie zusammensetzenden Chromosomen erhalten bleibt. Der Zygoten- oder Keimkern zeigt daher bei allen nachfolgenden Teilungen nicht nur eine verdoppelte Chromosomenzahl, sondern auch zwei Chromosomensätze, von denen der eine vom väterlichen, der andere vom mütterlichen Gametenkern abstammt. Einander entsprechende Chromosomen der beiden Sätze treten im Verlaufe der Teilungen sehr häufig zu deutlich wahrnehmbaren Paaren zusammen.

Im regelmässigen Wechsel mit den Vorgängen der Befruchtung und der damit verbundenen Verdoppelung der Chromosomenzahl findet ein Reduktionsvorgang, die erneute Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte statt. Diese numerische Reduktion spielt sich im Verlaufe einer Vierteilung (Tetradenteilung) von Mutterzellen, bei den Tieren der Ei- und Samenmutterzellen, bei den höheren Pflanzen bei der Teilung der Sporenmutterzellen ab. Damit ergibt sich im Entwicklungsverlauf ein regelmässiger Wechsel der Chromosomenzahl. Im Befruchtungsprozess

kommen haploide Kerne mit einfachem Chromosomensatz zur Vereinigung. Die doppelte, diploide Anzahl der Zygote wird im Soma und in den Fortpflanzungsorganen der Tiere bis zur Bildung der Sexualzellen beibehalten. Im Pflanzenreich liegen die Verhältnisse etwas komplizierter, weil bei den meisten Pflanzen sich der Wechsel der Chromosomenzahl mit dem Wechsel in zwei äusseren Erscheinungsformen kombiniert (Generationswechsel): Der Gametophyt (Gamophase) ist haploidkernig und pflanzt sich geschlechtlich fort, der Sporophyt (Zygophase) ist diploidkernig und vermehrt sich durch Sporen. Wie nun im einzelnen Falle die morphologischen Verhältnisse auch liegen, so stimmen alle Tetraden- und Reduktionsteilungen darin überein, dass bei den Vorbereitungen zum ersten der dazu notwendigen beiden Teilungsschritte die sich entsprechenden väterlichen und mütterlichen Chromosomen in besonders enge Paarung, zu den Chromosomenpaaren, Gemini, zusammentreten und hernach in der Regel nicht Längshälften aller Chromosomen, sondern ganze väterliche und mütterliche Chromosomen auseinanderweichen. Mit der numerischen Reduktion ist also auch eine qualitative Reduktion, das Zustandekommen von Verschiedenheiten innerhalb der Zellen einer Tetrade verknüpft.

Die Annahme eines Prozesses nach Art der Reduktionsteilung ist für jede Theorie über die stofflichen Grundlagen der Vererbung und ganz speziell der Spaltungserscheinungen in der Nachkommenschaft von Bastarden unerlässlich. Da nun Zellkern und Chromosomen in ihrem ganzen Verhalten dem theoretischen Postulat der Vererbungsforschung in vollkommener Weise entsprechen, ist es ausserordentlich wahrscheinlich, ja wohl als sicher zu betrachten, dass die mendelnden idioplasmatischen Grundunterschiede auf Unterschieden im Bau sich sonst entsprechender Chromosomen beruhen.

Jede spontan entstehende neue Form (Mutation) unterscheidet sich von der Stammform durch eine erbliche Abänderung des Keimplasmas, kann also in Änderungen von Strukturen des Cytoplasmas, der Chromatophoren oder des Kerns begründet sein. Die meisten dieser Änderungen, vor allem diejenigen am Cytoplasma, bleiben unsichtbar. Handelt es sich aber um Änderungen des in den Chromosomen lokalisierten Idioplasmaanteils, so ist die Möglichkeit vorhanden, dass sie mit Änderungen der Chromosomen-Grösse, -Form und -Lagerung und vielleicht auch mit Änderungen der Chromosomenzahl kombiniert auftreten. Umgekehrt werden wir erwarten dürfen, dass

spontane oder experimentelle Veränderungen des Chromatin- und Chromosomenbestandes der Kerne und besonders der Gameten irgend eines Organismus auch Änderungen in den morphologischen und physiologischen Merkmalen, also seines Genotypus, zur Folge haben werden. Am leichtesten feststellbar und daher vorderhand auch am eingehendsten untersucht sind Änderungen der Chromosomenzahl.

Es ist vorauszusehen, dass sich Änderungen im Sinne eines Chromatinverlustes durch das Schwinden einzelner oder ganzer Komplexe von Merkmalen und Fähigkeiten äussern werden und andererseits die Vermehrung des Chromatingehaltes das Auftreten neuer Merkmale zur Folge haben wird. Ein Weg zur Erzeugung neuer Formen, durch Änderung des Chromatinbestandes der Kerne, öffnet sich. Er erscheint vielversprechend, weil schon der natürliche Formenreichtum innerhalb sehr vieler Verwandtschaftskreise mit Änderungen des Chromatinbestandes, Änderungen der Chromosomen nach Grösse, Form und Zahl verbunden ist. Innerhalb der Familien, Gattungen, Arten und selbst innerhalb der Varietäten einer Art sind Kerngrösse und Chromosomenzahl oft auffallend verschieden. So weisen Arten aus den verschiedenen Gattungen der *Liliaceae* die haploiden Chromosomenzahlen 6, 7, 8, 12, 16, 18, 24, 32 auf. Die Arten der Gattung *Primula* haben als Haploidzahlen 9, 12, 18, 24 oder 27; in der Gattung *Crepis* sind die besonders niederen Zahlen 3, 4, 5, 6, 8 und 16 gefunden worden. Als Beispiele auffallender Unterschiede in den Chromosomenzahlen der Rassen einer und derselben Spezies seien erwähnt: *Chrysanthemum indicum* mit 9, 18, 27, 36, 45 Chromosomen in der Gamophase; *Musa sapientum*, von deren zahlreichen Rassen allerdings erst wenige untersucht worden sind, die 8, 11, 12, 16 oder 24 Chromosomen in der Gamophase führen.

In den eben erwähnten wie in zahlreichen anderen Beispielen erscheinen die innerhalb eines Verwandtschaftskreises auftretenden Chromosomenzahlen teils als Vielfache einer kleinsten Grundzahl (*Crepis* 3, *Primula* 9, *Liliaceae* 6); andere Chromosomenzahlen fallen aus der Reihe der Multipla heraus oder liegen zwischen denselben. Irgend welche Gesetzmässigkeiten im Wechsel der Chromosomenzahl, Beziehungen zwischen Zahlenunterschied der Chromosomen und den morphologisch-physiologischen Unterschieden der sie aufweisenden Formen, vor allem aber Anhaltspunkte über das Zustandekommen solcher Abänderungen der Chromosomenzahl waren bis vor einem Jahrzehnt nicht oder nur andeutungsweise vorhanden. Nun beginnt

sich das Dunkel zu lichten und in verhältnismässig kurzer Zeit hat die experimentelle Forschung in Verbindung mit der Cytologie zu wichtigen Ergebnissen geführt. Die Literatur zum Thema „Chromosomenzahl und Rassenbildung“ ist schon jetzt derart weitläufig, das Problem so vielseitig geworden, dass ich von vornherein auf eine erschöpfende Behandlung desselben verzichten und mich in der Hauptsache auf die Darlegung der Resultate einiger neuester Untersuchungen an Pflanzen und die Diskussion ihrer Aufschlüsse hinsichtlich der Probleme der Vererbung und der Formen-Neubildung beschränken muss.

Abänderung des Chromatinbestandes und damit des Keimplasma-gehaltes der Kerne einer systematischen Einheit kann mit einer Verminderung oder Vermehrung der Chromosomenzahl verbunden sein. Nicht jede Verminderung, auch nicht jede Erhöhung der Chromosomenzahl hat eine Änderung des Chromatingehaltes und des Idioplasmas zur Folge. Eine Abnahme der Chromosomenzahl kann, wie in einigen Fällen nachgewiesen oder wahrscheinlich gemacht worden ist, auch durch Verschmelzung ursprünglich selbständiger Chromosomen; eine Vermehrung der Chromosomenzahl durch Querteilung von Chromosomen zustande kommen. In beiden Fällen wird der Chromatin- und damit wohl auch der Keimplasma-Gehalt der Kerne nicht oder nicht wesentlich verändert. Im folgenden trete ich auf solche Veränderungen nicht näher ein und beschränke mich auf die Betrachtung derjenigen Änderungen der Chromosomenzahl, welche jedenfalls auch von einer wirklichen Verminderung oder Vermehrung der gesamten Chromatinmasse begleitet sind. Wesentlich ist natürlich nicht die Änderung der Chromosomenzahl an sich, sondern die Veränderung des an die Chromosomen gebundenen Keimplasmas. Die Feststellung von Veränderungen des Kerndurchmessers, des Kernvolumens und vor allem der Chromosomenzahl sind bis jetzt allerdings die einzigen Möglichkeiten zur cytologischen Feststellung solcher Änderungen des Idioplasmas.

Veränderung des Idioplasmas durch Verminderung der Chromosomenzahl kann erreicht werden durch Elimination einzelner Chromosomen im Verlaufe von Kernteilungen haploid- oder diploidkerniger Stadien von Organismen. Eine Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte der Normalzahl findet statt bei künstlicher Entwicklungserregung unbefruchteter, haploidkerniger Eizellen von Pflanzen und Tieren (natürliche und künstliche haploide Parthenogenesis). Beide Wege sind experimentell gangbar, doch haben



sie bis jetzt weder bei Pflanzen noch bei Tieren zur Entstehung fortpflanzungsfähiger neuer Formen geführt.

Dagegen sind Organismen mit vermehrter Chromosomenzahl schon vielfach erhalten und durch Generationen gezüchtet worden. Am leichtesten fällt die Erzeugung von Zellen, ganzen Individuen und von solchen ausgehend von Rassen mit einem Mehrfachen des einfachen (haploiden) oder des doppelten (diploiden) Chromosomensatzes einer Lebensform. Ausgehend von solchen multiploiden Formen können auch Formen mit anderen abweichenden Chromosomenzahlen gezüchtet werden.

Von der Erzeugung von Zellen und Individuen mit einem Mehrfachen des einfachen oder doppelten Chromosomensatzes einer natürlichen Form soll zunächst die Rede sein. Versuche in dieser Richtung sind an verschiedenen Objekten und unter Anwendung verschiedener Methoden durchgeführt worden.

Zu den ersten erfolgreichen Versuchen experimenteller Veränderung des Chromatinbestandes von Kernen gehören die von J. GERASSIMOW (1897—1904), A. NATHANSOHN (1901) und C. VAN WISSELINGH (1920) angestellten Studien über experimentelle Erzeugung von doppelkernigen Zellen und von einkernigen Zellen mit zwei-, vier-, oder achtfach vergrößerter Kernmasse bei *Spirogyra* und anderen *Zygnemaceae*. Werden Fäden solcher Algen während der nächtlich erfolgenden Kern- und Zellteilungen abgekühlt oder dem Einfluss von Narcotica ausgesetzt, so treten Störungen der Korrelationen zwischen Kern- und Zellteilungsverlauf ein, die zur Entstehung von Zellen mit zwei Kernen oder mit Kernen mit doppelter Kernmasse führen. Auf diesem Wege diploidkernig gewordene Zellen unterscheiden sich von den normal haploidkernigen in Grösse und Gestalt. Ihre besonderen Merkmale werden bei den späteren Teilungen auf Tochter- und Enkelzellen übertragen; bei der Konjugation zwischen gleichartig veränderten Zellen auch auf die Nachkommen aus den Zygoten. Erneute Beeinflussung diploidkerniger Zellen führt zur Tetraploidie und eine dritte Wiederholung des ganzen Vorganges zur Oktoploidie der Kerne.

Die Möglichkeit zur Erzeugung polyploider Rassen ist für diese Algen also schon lange gegeben und es öffnen sich nach Überwindung der Kulturschwierigkeiten viele Möglichkeiten für interessante Vererbungsversuche. Da bei den Spirogyren die geschlechtliche Konjugation zwischen fast völlig gleichwertigen Zellen erfolgt, die Zygote nicht nur die Kerne, sondern auch die Cytoplasma- und Chromato-

phorenmasse der beiden Gametenkerne empfängt, wird durch solche Versuche, in Kombination mit Kreuzung verschiedener Arten, vor allem die Bedeutung des Cytoplasmas und der Chromatophoren bei der Vererbung festzustellen sein.

In den embryonalen Geweben von Vegetationspunkten höherer Pflanzen sind Zellen mit abgeändertem Chromatingehalt der Kerne zuerst von B. NEMEC (1910) erhalten und eingehend studiert worden. Vorübergehende Einwirkung von Äther, Chloroform, Chloralhydrat auf lebhaft tätige Vegetationspunkte von Wurzeln oder Sprossen beeinflusst auch hier den Verlauf der Kern- und Zellteilungsvorgänge und führt zur Erzeugung von tetraploiden (syndiploiden) Zellen. Bei wiederholter Beeinflussung entstehen gelegentlich auch oktoploidkernige Zellen. Alle diese modifizierten Zellen weichen in Form und Grösse beträchtlich von den diploiden Zellen ab. Sie sind nach Wiedereintritt normaler Lebens- und Wachstumsbedingungen gleich diploiden Zellen teilungsfähig, so dass aus ihnen durch wiederholte Teilungen Zellgruppen und kleinere Gewebekomplexe mit erhöhter Chromosomenzahl der Kerne hervorgehen. Nicht ausgeschlossen ist, dass gelegentlich derart veränderte Zellen auch zu Initialzellen ganzer polyploidkerniger Organe werden, deren Isolierung und vegetative Vermehrung eine neue Rasse ergeben würde. Bis jetzt freilich ist auf Grund dieser Versuchsanstellung ein solches Resultat noch nicht erreicht worden. Vielleicht wird es in Zukunft durch Kombination derselben mit nachfolgenden Verwundungs- und Regenerationsversuchen eher zu erzielen sein.

Von allergrösster Bedeutung, allerdings wiederum noch nicht wegen der bis jetzt erreichten Resultate, aber in Hinsicht auf weitere Entwicklungsmöglichkeiten der Methode, ist die direkte Beeinflussung der Geschlechtszellenbildung. Bei den höheren Pflanzen wird es sich dabei praktisch nur um die Abänderung derjenigen Gameten handeln können, welche durch den Pollen geliefert werden. Versuche über Beeinflussung der Pollenentwicklung durch Bestrahlung und durch Narkose sind schon wiederholt angestellt worden. So hat M. KÖRNICKE (1905) über die Wirkung der Radiumbestrahlung auf den Verlauf der Tetraden- und Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen von *Lilium Martagon* berichtet. Je nach Intensität und Dauer der Bestrahlung und je nach dem beeinflussten Entwicklungsstadium sind sehr verschiedenartige Unregelmässigkeiten im Verlaufe von Tetradenteilung und Pollenkornentwicklung aufgetreten. Wichtig ist vor allem die Entstehung von Pollenkörnern mit di- und multiploiden Kernen. Einmalige oder wiederholte Chloroform-

mierung (B. NEMEC 1910) oder entsprechende Behandlung mit Chloralhydrat (T. SAKAMURA 1916) rufen als Abweichungen vom normalen Verlaufe der Tetradenteilung ebenfalls der Entstehung von haploiden, diploiden und tetraploidkernigen Pollenkörnern. Noch näher zu untersuchen bleibt, ob und in welchem Grade derart erhaltener heteroploidkerniger Pollen keimungsfähig ist und befruchtungsfähige Spermakern liefert. Befruchtung normaler haploidkerniger Eizellen mit Kernen beeinflussten Pollens wird sodann zur Entstehung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen führen. Auch dieses Ziel ist noch nicht erreicht. Es bedarf zu seiner Verwirklichung jedenfalls noch einer feineren Ausarbeitung der Beeinflussungsmethoden und vor allem der Vornahme von Bestäubungsversuchen mit modifiziertem Pollen in grösserem Maßstabe. Dass vom Ausbau derartiger Versuche weitgehende Aufschlüsse zu erwarten sind, ist aus den Resultaten anderer Versuche zu schliessen, die zeigen, dass z. B. aus chemisch oder durch Bestrahlung beeinflussten Samen (Versuche von D. T. MAC DOUGAL 1911, J. DEWITZ 1913 und E. STEIN 1922) ausserordentlich stark modifizierte Pflanzen hervorgehen, die oft keine Spur mehr von Ähnlichkeit mit der Stammform haben.

Während bei den eben angeführten drei Gruppen von Versuchen neue Rassen oder heteroploidkernige Individuen als deren Ausgangspunkt noch nicht erhalten worden sind, ist dies in einigen anderen Fällen bereits gelungen. Allerdings auf Grund von Methoden, die leider nicht wie die oben beschriebenen allgemeine Anwendbarkeit besitzen. Erzeugung ganzer Pflanzen, ja eigentlicher neuer Rassen mit experimentell veränderter Chromosomenzahl ist zuerst bei Laubmoosen geglückt. Die von ÉL. und ÉM. MARCHAL (1905—12) ausgeführten Versuche basieren auf einigen Eigentümlichkeiten der Morphologie und Physiologie der Moose, deren Kenntnis zum Verständnis der Versuchsergebnisse notwendig ist.

Die Laubmoose besitzen einen ausgeprägten Generationswechsel, in welchem zwei besonders stark verschiedene Generationen alternieren. Die eine Generation ist das eigentliche Moospflänzchen, das als Gametophyt die Geschlechtsorgane erzeugt und sich durch Eizellen und Spermatozoiden fortpflanzt. Aus der befruchteten Eizelle geht die ungeschlechtliche Generation, der Sporophyt, hervor. Er wächst auf der beblätterten Moospflanze als Parasit und pflanzt sich durch Sporen fort, aus denen unter Einschaltung eines fadenförmigen Vorstadiums, des Protonemas, wieder neue in Achse und Blatt gegliederte Pflänzchen entstehen. Die Zellen des Gametophyten, auch die

Ei- und Spermazellen, haben die einfache, haploide, diejenigen des Sporophyten die verdoppelte, diploide, Chromosomenzahl. Sie wird bei der Tetradenteilung der Sporenmutterzellen wieder auf die Hälfte reduziert.

Den Moosen kommt eine ungewöhnliche Regenerationsfähigkeit zu. Aus den kleinsten Stengel- und Blatteilchen von Gametophyten, ja selbst aus isolierten Zellgruppen und Einzelzellen, können über das Stadium des verzweigt-fädigen Protonemas neue Rasen von Geschlechtssprossen erzeugt werden. Nachdem schon viel früher durch N. PRINGSHEIM (1876, 78) und E. STAHL (1876) festgestellt worden war, dass auch Teile junger Sporogonien unter geeigneten Bedingungen zur Protonemabildung befähigt sind, haben die MARCHAL durch systematischen Ausbau der Regenerations- und Kulturversuche von einer grösseren Anzahl Laubmoose Regenerate aus Sporogonien gezüchtet und die in diesen Kulturen entstandenen Gametophyten mit solchen verglichen, die gleichzeitig und unter gleichen Bedingungen aus Regeneraten von Gametophyten hervorgegangen waren. Dabei ergab sich, dass die sich aus regenerierenden Sporophyten ableitenden Gametophyten ganz allgemein durch bedeutendere Grösse, üppigere Entwicklung der Blätter, intensiveres Grün, grössere Geschlechtsorgane, grössere Zellen und Kerne ausgezeichnet sind. Bei einigen der untersuchten Spezies gelang es, die Chromosomen der Ausgangspflanzen und der aus den Regeneraten von Sporogonien entstandenen Gametophyten zu bestimmen. Es beträgt z. B. die Chromosomenzahl bei

	Gametophyt	Sporophyt
<i>Mnium hornum</i> , Stammform	6	12
„ „ aus Sporogonium-Regenerat	12	—
<i>Bryum argenteum</i> , Stammform	10	20
„ „ aus Sporogonium-Regenerat	20	—
<i>Amblystegium serpens</i> , Stammform	12	24
„ „ aus Sporogonium-Regenerat	24	48

Die cytologische Untersuchung hat also ergeben, dass die aus den Sporogonium-Regeneraten entstehenden Gametophyten mit der normalerweise dem Sporophyten zukommenden Chromosomenzahl versehen sind, im Verhältnis zum normalen, haploidkernigen Gametophyten also diploidkernig sind. Hinsichtlich der Fortpflanzung verhalten sich die diploiden Gametophyten der einzelnen untersuchten Formen verschieden. Diejenigen monözischer Arten (z. B. *Amblystegium serpens*) waren meistens fertil, erzeugten also diploidkernige Eizellen und Spermatozoiden, aus deren Verschmel-

zung tetraploide, Sporogonien entstanden. Diese bildeten durch Reduktionsteilung diploidkernige Sporen, aus denen wieder diploide Gametophyten hervorgingen. Es waren also neue, in der Chromosomenzahl der Kerne und in zahlreichen weiteren morphologischen Merkmalen von der Stammform sich unterscheidende Rassen entstanden, die sich normal fortpflanzten und konstant blieben. In Analogie zu natürlichen Rassen mit ähnlichen Unterschieden in der Chromosomenzahl hat man diese neuen Moos-Rassen im Gegensatz zu ihren univalenten Stammformen als bivalente Rassen bezeichnet.

Durch Regenerationsversuche mit Stücken unreifer tetraploidkerniger Sporogonien wurden sodann tetraploide Gametophyten erhalten. Auch das tetravalente *Amblystegium serpens* bildete normal aussehende Fortpflanzungsorgane, dagegen gelang es nicht, deren Eizellen zur Entwicklung zu veranlassen. Die obere Grenze in der Erzeugung polyploider Rassen war offenbar bei dieser Form erreicht. Es liegen aber in dieser Hinsicht die Verhältnisse in jeder grösseren Gruppe von Moosen verschieden. Neben Formen, bei denen schon die Diploidform des Gametophyten steril ist, gibt es andere, bei denen die Fähigkeit zu normaler geschlechtlicher Fortpflanzung auch noch der Tetraploidform zukommt.

Zu andern Resultaten führten die Versuche bei Verwendung der Sporophyten von gametophytisch diözischen Moosen. Die untersuchten *Bryum*, *Mnium*, *Barbula*arten lieferten apospor ebenfalls diploide, aber nicht mehr eingeschlechtige, sondern hermaphroditische Gametophyten. Die meisten derselben erzeugten auf ihren Sprossen Archegonien und Antheridien in wechselnder Verteilung und wechselndem Mengenverhältnis, in keinem einzigen Falle aber ein Sporogonium. Die diploiden Gametophyten der untersuchten diözischen Formen blieben sämtlich steril, waren aber befähigt, sich auf ungeschlechtlichem Wege reichlich zu vermehren und zu erhalten. Auch hierin liegen in anderen als den von den MARCHAL untersuchten Gattungen die Verhältnisse wenigstens teilweise anders. Von dem ebenfalls rein diözischen *Splachnum sphaericum* hat J. SCHWEIZER nicht nur fertile diploide, sondern auch fertile tetraploide Gametophyten erhalten. Es zeigt dieses streng diözische Moos also noch weitergehende Fertilität als die von den MARCHAL untersuchten monözischen Arten.

Bei den Moosen können also experimentell neue Rassen mit einer ganzen Reihe neuer erblicher Eigenschaften erzeugt werden. Die meisten der neuen Merkmale sind, soweit sie sich auf Grösse, Gestalt

einzelner Organe, anatomische Strukturen etc. beziehen, quantitativer Art. Einzelne wenige dagegen bedeuten qualitative Änderungen, wie vor allem die abweichende Geschlechtsverteilung bei den Diploidformen der Diözisten. Schon die beiden MARCHAL heben hervor, dass vegetative Vermehrung aus Sporogonien (Aposporie) nicht nur im Experiment, sondern auch in der freien Natur zur Bildung von diploiden Rassen Anlass geben kann. Die Regenerationsvorgänge an Sporophyten gehen bei einzelnen der von ihnen untersuchten Arten unter Bedingungen vor sich, die in der Natur sehr wohl gelegentlich realisiert sein können. Denkbar ist z. B. Protonemabildung an Sporogonien, die durch Tierfrass oder anderweitige Schädigung verstümmelt auf den feuchten Boden zu liegen kommen. Als Beleg für die Richtigkeit dieser Anschauung teilen die beiden Forscher mit, dass sie einmal ein *Bryum atropurpureum* gefunden hätten, das im Gegensatz zum Normaltypus der Art nicht diözisch, sondern monözisch und steril war, also ähnliche Eigenschaften aufwies, wie die von ihnen experimentell hergestellten diploidkernigen Rassen diözischer Arten. Sehr wahrscheinlich existieren solche polyploide Rassen auch innerhalb der Arten, für welche in der Literatur eine verminderte oder völlig verschwundene Fertilität, oder ein Schwanken in der Art der Geschlechterverteilung angegeben wird.

Ein Gegenstück zu den experimentell erzeugten, plurivalenten Laubmoosen sind die von H. WINKLER (1916) experimentell erzielten Gigas-Formen von *Solanum*. Wie jene haben auch diese aus vegetativen Zellen des Sporophyten ihren Ursprung genommen. Im einzelnen liegen natürlich die Verhältnisse, entsprechend den so verschiedenartigen Beziehungen zwischen den beiden Generationen bei Moosen und Angiospermen, weitgehend verschieden.

*Solanum lycopersicum gigas* und *S. nigrum gigas* sind bei den WINKLERSchen Versuchen aus Adventivsprossen von Schnittflächen durch Pfropfstellen von *S. nigrum* als Unterlage und *S. lycopersicum* als Pfropfreis gewonnen worden. Ihre Entwicklung hat im Kallusgewebe, das sich nach der Entgipfelung an der Verwachsungsstelle der Pfropfung bildete, ihren Ausgang genommen. In diesem Gewebe muss mindestens eine Zelle mit tetraploidem Kern aufgetreten sein, deren Teilungsprodukte sich sodann am Aufbau des Adventivsprosses beteiligten, aus welchem schliesslich die Gigas-Form isoliert wurde. Zur Erklärung des Vorkommens tetraploidkerniger Zellen in dem regenerierenden Kallusgewebe fasst WINKLER drei verschiedene Möglichkeiten ins Auge, von denen diejenige einer Entstehung infolge Kern-

durchtritt und Kernverschmelzung in benachbarten Zellen des Wundgewebes am meisten Wahrscheinlichkeit hat.

Die kunstvoll isolierten und hernach auf vegetativem Wege vermehrten Gigas-Pflanzen tragen in all ihren Teilen die zu erwartenden Merkmale der Tetraploidie, d. h. sie sind grösser und kräftiger entwickelt als die diploiden Stammarten. Die Entwicklungsgeschichte ihres Pollens und ihrer Embryosäcke ist noch nicht untersucht; Bestäubungsversuche ergaben zunächst eine verminderte Fertilität. Die Chromosomenzahlen der Stamm- und Gigas-Formen sind völlig einwandfrei klargelegt worden. Sie betragen bei

	Gametophyt	Sporophyt
<i>Solanum lycopersicum</i> , Stammform	12	24
"      "      gigas	24	48
<i>Solanum nigrum</i> , Stammform	36	72
"      "      gigas	72	144

Nach WINKLERS Auffassung sind seine Gigas-Formen den diploiden Ausgangsrassen gegenüber durch ihre hochgradige Sterilität und einige andere Eigenschaften in entschiedenem Nachteil, so dass sie trotz ihres Riesenwuchses in der freien Natur kaum dauernd erhaltungsfähig wären. Die Frage, ob ähnliche Vorgänge der Chromosomenverdoppelung auf vegetativem Wege auch in der Natur zur Entstehung neuer Formen von Angiospermen führen könnten, darf wohl verneint werden. Die Entstehung der tetraploiden *Solanum*-Rassen ist wenigstens vorläufig nur unter Bedingungen erfolgt, die in der Natur kaum je realisiert sein dürften. Die zu ihrer Entstehung geeigneten Bedingungen scheinen nur an Pfropfstellen gegeben zu sein. Als Adventivprosse gewöhnlicher Schnittstellen sind sie bis jetzt nicht erhalten worden und in der Natur werden wohl nur der letzteren Versuchsanstellung ungefähr gleichkommende Schädigungen und Neubildungen an regenerierenden Pflanzenteilen zu erwarten sein.

Auf Grund der bis 1916 erschienenen Mitteilungen über die Gigas-Formen von *Solanum* und die Polyploidie bei Laubmoosen musste angenommen werden, dass sich die experimentell erzeugten di- und tetraploiden Rassen von den Stammformen in der Hauptsache durch quantitativ und nur wenige qualitativ abgeänderte Merkmale unterscheiden und konstant bleiben. Neueste Untersuchungen lassen nun erkennen, dass die polyploiden Rassen, ganz unabhängig vom Mechanismus ihrer Entstehung, nach verschiedener Richtung zum Ausgangspunkt für weitere Vorgänge der Formen-Neubildung werden können.

Ein dahingehender Hinweis ist übrigens schon in den MARCHAL'schen Publikationen enthalten. Bei der Regeneration eines der von ihnen untersuchten monözischen Laubmoose, *Phascum cuspidatum*, erhielten sie Rasen einer offenbar bivalenten Form, die sich als völlig steril erwies. Im Gegensatz zu den steril bleibenden tetraploiden Amblystegien unterblieb aber bei dieser sterilen Diploidform nicht nur die erfolgreiche Vereinigung der beiderlei Sexualzellen, sondern schon die Ausbildung der Sexualorgane. An ihrer Stelle traten Neubildungen auf, die in Form und Grösse an Organe der vegetativen Fortpflanzung anderer Moose, wie z. B. die bekannten Brutkörper von *Tetraphis pellucida*, *Aulacomnium androgynum* etc. erinnerten und wie diese imstande waren, unter Protonemabildung neue Geschlechtssprosse zu erzeugen. Es war aus diesen Versuchen also eine neue Rasse hervorgegangen, von der die MARCHAL mit Recht bemerken, dass sie so weitgehend von der Stammpflanze verschieden sei, dass man sie ohne Kenntnis des Ursprunges kaum mit derselben in Beziehung setzen würde. Die auf Grund dieser Feststellung ausgesprochene Vermutung (ERNST 1918, S. 544), es könnte bei einzelnen Moosen schon die Verdoppelung des arteigenen Chromosomensatzes genügen, um in Verbindung mit Änderungen in der Fortpflanzungsweise auch zum Auftreten neuer vegetativer Merkmale zu führen, hat durch die neuesten Untersuchungen über plurivalente Laubmoose und die Gigas-Formen von *Solanum* ihre volle Bestätigung gefunden.

Die von J. SCHWEIZER (1921) in grösserer Anzahl und in absoluter Reinkultur hergestellten Regenerationskulturen eines bisher in dieser Richtung noch nicht untersuchten Laubmooses, *Splachnum sphaericum*, haben zunächst gezeigt, dass das Resultat solcher Regenerationsversuche nicht immer dasselbe ist. Ausser der Entstehung der gewissermassen eine Riesenform des Normaltypus darstellenden diploiden Pflanzen sind auch noch andere Entwicklungsmöglichkeiten vorhanden. Unter 15 erfolgreichen Regenerationen desselben Ausgangsmateriales hat er in 12 Fällen das von vornherein zu erwartende Resultat, d. h. Diplonten erhalten, welche sich hinsichtlich Organ-, Zell- und Kerngrösse von den haploiden Pflanzen in der schon geschilderten Weise unterscheiden. An Stelle dieser gewissermassen „normal-diploiden“ Formen wurden in drei Kulturen Pflänzchen erhalten, die einen ganz anderen, in jeder der drei Kulturen aber verschiedenen Habitus aufwiesen. Mit SCHWEIZER wollen wir diese Formen zunächst als „monströs-diploide“ Formen bezeichnen. Doch erscheint mir persönlich wahrscheinlicher, dass hier gar nicht wirklich diploide Formen vorliegen, sondern ihre Abweichungen vom Normaltypus auf



einem cytologischen Unterschiede, einer Abänderung der theoretisch zu erwartenden Diploidzahl beruhen. Diese Veränderung der Chromosomenzahl selbst geht vielleicht auf irgend eine durch die Vorgänge der Verwundung und der nachfolgenden Regeneration bedingte Anomalie eines Kernteilungsvorganges zurück. Die von SCHWEIZER beschriebenen drei „monströs-diploiden“ Formen sind unter sich nicht nur in vegetativer Hinsicht, sondern auch in bezug auf die Fortpflanzungserscheinungen weitgehend verschieden.

Die eine derselben zeigt bereits im Habitus der Kultur Unterschiede gegenüber der Normalform diploider Regenerate. An Stelle dichtgeschlossener Rasen aufrechter Geschlechtssprosschen weist sie lockere Rasen isoliert stehender Pflänzchen auf. Die Knospenbildung am Protonema erfolgt offenbar nur spärlich. Dagegen zeichnen sich die einzelnen Sprosschen durch besonders kräftigen Wuchs aus und durch unverzweigt bleibende Stämmchen. Ihre Blätter laufen aus einem stark verbreiterten Blattgrund in eine rückwärts gekrümmte Spitze aus. Besonders auffallend ist die unverkennbare Tendenz zu Doppelbildungen. Sie äussert sich am häufigsten im Auftreten einer gegabelten Mittelrippe oder zweier Blattspitzen. Nach der Ausbildung der Sexualorgane sind diese Pflänzchen ausgeprägt weiblich. Während aber in den „weiblichen Blüten“ der Haploid- und der normalen Diploidform 30—40 Archegonien enthalten sind, führen die Stände dieser monströsen Form deren 300 und mehr. Durch Befruchtung der Archegonien entstandene Nachkommen liegen noch nicht vor, dagegen hat sich diese Form bei vegetativer Fortpflanzung in 12 Ablegern durchaus konstant weiblich erhalten, obschon sie wie die anderen Sporogonium-Regenerate genotypisch zwittrig sein sollte.

Die zweite abweichende Regeneration erhielt sich auffallend lange im Protonema-Stadium, ohne zur Sprossbildung zu schreiten. Die schliesslich entstandenen Sprosschen haben mit denjenigen der Normalform nicht mehr viel Ähnlichkeit. Ihr Wuchs ist kräftig. Die Stämmchen und deren zahlreiche Auszweigungen sind derb und fleischig. Die Lamina der Blätter ist stark verbreitert, unregelmässig geformt, mit oft tief zerschlitzztem oder unregelmässig gezähntem Blattrand. Auch bei dieser zweiten „monströs-diploiden“ Form macht sich die Verdoppelungstendenz in starkem Masse geltend und der Mittelnerv divergiert sehr häufig nach zwei besonders stark entwickelten Lappen des vorderen Blattrandes. Alle Sprosschen dieser Kultur fruktifizierten rein weiblich. An Stelle normal geformter weiblicher Blüten zeigten die Sprossenden eine Auflösung des verbreiterten Vegetationspunktes in verschiedene, mit Archegonien besetzte Höcker.

Eine Befruchtung der Archegonien wurde nicht erreicht; auch zeigten zur Regeneration ausgelegte Spross- und Blatteile eine etwas verminderte Regenerationsfähigkeit.

In der dritten abweichenden Kultur blieben, im Gegensatz zu den beiden erstbeschriebenen, die Stämmchen kurz und gedrunken, verzweigten sich dagegen schon frühzeitig. Ihre Beblätterung blieb spärlich, ähnlich derjenigen der männlichen haploiden Pflanzen. Die Blätter waren ganzrandig, aber mit tiefer Einbuchtung in der Spitzzone. Die Geschlechtsorgane waren ausschliesslich männlich, die Antheridien regellos um die Spitze des Stämmchens gruppiert, von unregelmässiger Gestalt und steril.

Alle drei abweichenden Formen haben sich auf vegetativem Wege vermehren lassen. Sie blieben dabei in der Hauptsache konstant, d. h. in jeder Ablegerkultur, die ca. 50–100 Sprösschen erzeugt, zeigen die grosse Mehrzahl derselben wiederum die beschriebenen, von der Stammform abweichenden Merkmale. In jeder Kultur kommen indes auch einzelne Rückschläge zum Typus der bi- und univalenten Form vor. Häufig betreffen diese Rückschläge nicht die Ausbildung der ganzen Sprosse, sondern nur einzelne Partien derselben, ja auch nur Teile von Blättern. So zeigt die Spitze eines Blattes gelegentlich den Zellcharakter der monströs-diploiden Form, während seine Basis aus kleineren Zellen besteht, die dem normalen Typus der haploiden oder diploiden Gametophyten entsprechen. Offenbar liegt hier eine Art vegetativer Reduktion vor.

In der Fähigkeit zur Bildung von Rückschlägen stimmen die monströs-diploiden Formen von *Splachnum sphaericum* mit einigen anderen Pflanzen mit erhöhter Chromosomenzahl und, was von ganz besonderem Interesse ist, auch mit den neuesten Befunden H. WINKLERS (1922) an den tetraploiden *Solana* überein. In einem Vortrag, den H. WINKLER im August vergangenen Jahres in Berlin an der ersten Versammlung der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft gehalten hat, teilte er mit, dass in seinen Kulturen von *Solanum nigrum gigas* fast an allen Stöcken gelegentlich Abweichungen auftreten. Von der typischen tetraploiden Ausprägung der Gigas-Form sollen sie sich zum Teil stark unterscheiden und bei vegetativer Vermehrung ihre spezifische Gestaltungsart durchaus beibehalten. Diese Abweichungen können, wie WINKLER ausführt (vergl. Resumé 1922), fast alle Organe und fast alle ihre Eigenschaften betreffen. So erhielt er z. B. Formen mit langen und schmalen, weidenähnlichen Blättern oder andere mit vollkommen getrenntblättrigen Blüten, während der Typus der diploiden und tetraploiden Solanumblüte be-

kanntlich sympetal ist, d. h. eine radförmig gestaltete, verwachsenblättrige Blumenkrone besitzt. Auch WINKLER hat die Chromosomenzahl dieser von der Tetraploidform abweichenden Typen noch nicht sicher feststellen können, was natürlich bei einer somatischen Chromosomenzahl von 144 der normalen Gigasform eine ungewöhnlich schwierige Sache ist. Er ist aber der Ansicht, dass die meisten dieser abweichenden Typen immer noch mehr oder weniger tetraploid sein dürften.

Die Untersuchungen an *Splachnum* und an *Solanum* sprechen wohl dafür, dass bei solchen Regenerationsversuchen unmittelbar oder nachträglich auch andere als genau verdoppelte und vervierfachte Chromosomenzahlen zustande kommen. Diese kleineren Abänderungen der Chromosomenzahl, die vielleicht auf dem Ausfall einzelner ganzer Chromosomen beruhen, geben sodann Anlass zur veränderten Ausprägung der verschiedensten Merkmale und zur Entstehung von Abnormitäten. Daneben dürften von bivalenten Formen aus auch vollständige Rückschläge auf die Stammform oder auf andere mit dieser wenigstens in der Anzahl der Chromosomen übereinstimmende Formen erfolgen. So hat WINKLER eine schmalblättrige Form von *Solanum nigrum* entstehen sehen, welche die normale Diploidzahl der Chromosomen aufwies, also jedenfalls auf eine im vegetativen Gewebe eingetretene Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte zurückgeht. Mit den SCHWEIZERSCHEN Ergebnissen über abnormale „bivalente“ *Splachnum*-Formen stimmen die neuen Angaben von H. WINKLER auch darin überein, dass die in seinen Kulturen aufgetretenen abnormen Formen ebenfalls steril sind. Der strenge Nachweis war also auch hier noch nicht zu erbringen, dass es sich, was ja allerdings durch Bestimmung der Chromosomenzahl trotzdem noch festzustellen sein wird, wirklich um genotypisch begründete Änderungen handelt.

Diese Ergebnisse sind von grundlegender Bedeutung: An bivalenten Formen treten verschiedenartige, zum Teil recht weit von der Stammform abweichende Eigenschaftsänderungen auf. Durch den Übergang des haploiden Gametophyten von *Splachnum* in den diploiden Zustand, des diploiden *Solanum nigrum* in den tetraploiden Zustand ist zum Keimplasma dieser Formen von aussen nichts hinzugekommen. Wenn also trotzdem Eigenschaftsänderungen erfolgen, so müssen diese auf Fähigkeiten beruhen, die den betreffenden Pflanzen schon im univalenten Zustand zukamen, die aber vielleicht infolge Korrelation an der Auswirkung verhindert waren und erst durch die Versetzung des Chromosomensatzes in den bivalenten Zustand aktiv werden konnten. Die

Beweiskraft der WINKLERSchen Versuche geht in dieser Richtung weit über diejenigen von SCHWEIZER hinaus, der leider seine Untersuchungen krankheitshalber schon im Herbst 1920 unvollendet sistieren musste und seither nicht wieder aufnehmen konnte. SCHWEIZERS Versuche sind auch mit einem genotypisch viel weniger genau bekannten Material, mit unmittelbar der Natur entnommenen oder aus ein- bis zweijährigen Kulturen stammenden Pflanzen, durchgeführt worden. WINKLERS Tetraploidformen dagegen stammen von Individuen einer reinen Linie ab, die sich während mehr als zehnjähriger Kultur und bei Tausenden von beobachteten Individuen im diploiden Zustande im höchsten Grade konstant erhalten hatte.

Spontane oder experimentelle Entstehung von Formen mit verdoppelter Chromosomenzahl kann nun noch in anderer Weise zum Ausgangspunkt für Rassenbildung werden, unter Mitwirkung der Kreuzung.

Man weiss, dass Bastardbildung im Pflanzenreich eine überaus verbreitete Erscheinung ist und Kreuzung zwischen Individuen verschiedener systematischer Einheiten sehr häufig günstigen Erfolg hat. Erfolgreiche Kreuzung ist nun, wie wiederum in den letzten Jahren dargetan worden ist, auch möglich zwischen verschiedenchromosomigen Arten und ebenso zwischen polyploiden Rassen derselben Spezies. Sie gelingt auch zwischen den experimentell erzeugten bivalenten Rassen und ihren univalenten Stammformen. SCHWEIZERS Kreuzungsversuche zwischen diploidem und haploidem *Splachnum sphaericum*, wobei das letztere, um jeden Zweifel am Ergebnis auszuschliessen, ausschliesslich als Mutterpflanze Verwendung fand, haben ziemlich reichlich zur Entstehung von ausreifenden Sporogonien geführt, deren Sporenbildungsprozesse leider noch nicht cytologisch untersucht werden konnten. Da ein solches Sporogonium aus einer triploiden Keimzelle hervorgeht, wird es in all seinen Teilen und auch in den Sporenmutterzellen ebenfalls triploid sein. Das gleiche ist, wie WINKLER ausführt, auch mit dem Kreuzungsprodukt zwischen diploidem und tetraploidem *Solanum* der Fall. Die Kreuzung wurde von ihm durch Bestäubung der tetraploiden Pflanze mit dem Pollen der diploiden Stammform vorgenommen und ergab eine triploide, intermediär gestaltete  $F_1$ -Generation.

Triploide Formen können durch vegetative Vermehrung ebenfalls konstant erhalten werden. Dagegen ist leicht zu ersehen, dass sie bei geschlechtlicher Fortpflanzung verschiedenchromosomige Gameten und damit in bezug auf die Chromosomenzahl der Kerne un-

gleichwertige Nachkommenschaft erzeugen werden. Es ergaben auch die WINKLERSchen Versuche in  $F_2$  eine bunte Mannigfaltigkeit verschiedener morphologischer Typen. Diese wurden, wie weiter ausgeführt wird, in den folgenden Generationen immer einheitlicher und führten schliesslich zu einigermassen konstanten Stämmen. In cytologischer Hinsicht stellte sich dabei heraus, dass die ursprünglich genau triploide Chromosomenzahl der  $F_1$ -Generation in den folgenden Generationen nach und nach zurückging und schliesslich, in den einzelnen Stämmen verschieden rasch, der diploide Zustand wieder erreicht und sodann beibehalten wurde. Auf diese Weise sind neue diploide Linien und zwar von verschiedenem Fertilitätsgrad entstanden. Dabei ist, wie WINKLER treffend hervorhebt, besonders wichtig, dass diese neuen diploiden Linien mit der ursprünglichen reinen Linie, der Stammform der tetraploiden Rasse und dem diploiden Elter der triploiden  $F_1$ -Generation, keineswegs identisch sind.

So zeigen also diese Versuche, dass innerhalb einer reinen, in sich ausserordentlich ausgeglichenen diploiden Linie durch das Zustandekommen der Triploidie die Vorbedingungen zum Auftreten von genotypischen Verschiedenheiten geschaffen wurden, deren Wesen durch weitere cytologische und vererbungstheoretische Analyse zu ergründen sein wird. An der Möglichkeit weiteren Aufschlusses durch die Fortsetzung dieser wichtigen Untersuchungen ist gar nicht zu zweifeln, schon aus dem Grunde nicht, weil das für *Solanum* noch zu Beweisende in einem anderen Verwandtschaftskreise, bei *Oenothera*, bereits gefunden worden ist und zu ganz unerwarteten Aufschlüssen, gewissermassen zu den Schlußsteinen in der Lösung des berühmten Mutationsproblems der *Oenothera Lamarckiana* geführt hat.

Unter den Mutationen von *Oenothera Lamarckiana*, die HUGO DE VRIES 1902 in seiner Mutationstheorie und später wiederum in seinem Werke „Gruppenweise Artbildung“ beschrieben hat, spielt *O. Lamarckiana gigas* eine besonders wichtige Rolle. Sie erschien in seinen Kulturen 1895 zum ersten Male und in einem einzigen Exemplare inmitten einer Gruppe von *O. Lamarckiana*-Pflanzen, welche während drei vorausgegangenen Generationen konstant geblieben waren. Irgendwelche Zwischenstadien zwischen diesem einen stark abweichenden Individuum und den anderen Exemplaren typischer *O. Lamarckiana* waren nicht vorhanden. Die aus Selbstbefruchtung dieser Pflanze erhaltenen Samen lieferten eine konstante Nachkommenschaft und waren ohne jede Ausnahme reine *gigas*. Zum zweiten Male stellte

sich diese Mutation 1898 aus den Samen einer anderen Mutante ein und entstand bis 1909 nicht weniger als insgesamt siebenmal.

*Oenothera Lamarckiana gigas* zeichnet sich gegenüber dem Typus der Art und allen anderen Mutanten derselben durch ihre Gesamtgrösse und die bedeutenderen Dimensionen aller Organe aus. Ganz besonders ist sie von der Stammart durch kräftigere Statur, breitere Blätter von intensiv grüner Farbe, dickere Blütenknospen und grössere Blüten unterschieden. Auch die Samen sind grösser und schwerer als diejenigen der Stammpflanze, ihre Keimpflanzen kräftiger und die Blätter der jungen Pflanzen breiter.

Nachdem von DE VRIES, seinen Schülern und anderen Forschern schon viel mit *O. Lam. gigas* experimentiert und sie u. a. auch zu Kreuzungen verwendet worden war, wurde 1907 von A. M. LUTZ festgestellt, dass *O. Lam.* Typus und *O. Lam. gigas* sich voneinander in ihren Chromosomenzahlen unterscheiden. *O. Lamarckiana* hat wie *O. biennis*, *muricata* und andere Spezies der Gattung im Sporophyten 14, im Gametophyten 7 Chromosomen. *O. Lam. gigas* ist im Vergleich dazu bivalent oder tetraploid, weist also in der Gamophase 14, in der Zygophase 28 Chromosomen auf. Der veränderten Chromosomenzahl entsprechen nun, wie durch Untersuchungen verschiedener Forscher (R. R. GATES 1909, B. M. DAVIS 1911) nachgewiesen worden ist, auch konstante Grössenunterschiede der Zellen und Kerne. Wie bereits angeführt worden ist, gehen damit auch äussere Unterschiede einher, die durchaus denjenigen der bivalenten Moose und der tetraploiden Solana im Vergleich zu deren Stammformen zur Seite zu stellen sind.

*Oenothera Lamarckiana gigas* ist als Mutation von *O. Lamarckiana* plötzlich entstanden. Entsprechende Gigas-Formen sind später von H. DE VRIES von *O. grandiflora* und *O. suaveolens*, von H. H. BARTLETT (1915) von *O. stenomeris* und *pratincola* aufgefunden worden.

Was nun den Entstehungsvorgang der Gigas-Formen in der Gattung *Oenothera*, resp. ihrer verdoppelten Chromosomenzahl anbetrifft, so hat zunächst der Altmeister der botanischen Cytologie, E. STRASBURGER (1910), angenommen, dass diese Verdoppelung als Folge einer unvollendeten Kernteilung und nachfolgender Verschmelzung der Tochterkerne in einer zuvor normal befruchteten Eizelle zustande gekommen sei. Es lehnt diese Hypothese unverkennbar an die zuvor bekannt gewordene Entstehung der diploiden und syndiploiden Zellen von *Spirogyra* und in den Wurzelspitzen höherer Pflanzen an. Sie hat sich später als unrichtig erwiesen. An ihre Stelle ist eine andere getreten, für deren Richtigkeit nun fast absolut sicherstellende Beweise ge-

funden worden sind: Entstehung aus tetraploiden Zygoten, die ihrerseits aus der Vereinigung diploidkerniger statt normalhaploidkerniger Gameten hervorgegangen sind. Diese zuerst von TH. J. STOMPS (1912) geäußerte Vermutung hat zur Voraussetzung, dass bei der Teilung der Embryosack- und Pollenmutterzellen der Stammform gelegentlich die Reduktionsteilung ausbleibt und dadurch vereinzelte diploidkernige Pollenkörner und Embryosäcke entstehen. Von vornherein war zu erwarten, dass solche Pollenkörner und Embryosäcke bei sonst normalgeschlechtlichen Pflanzen, wenn überhaupt, nur in kleiner Anzahl gebildet werden. Die Möglichkeit, dass gerade zwei solche diploidkernige Gameten zur Vereinigung kommen und tetraploide Nachkommen entstehen, ist also gering. Das ist bei *O. Lamarckiana* auch wirklich der Fall. Unter einer Million Pflanzen sind nach Berechnungen auf Grund der bisherigen Versuche, die schon Hunderttausende von kultivierten Pflanzen umfassen, neun *Gigas*-Pflanzen zu erwarten.

Der Annahme, dass die Verdoppelung der Chromosomenzahl der *Gigas*-Form auf dem Zusammentreten von zwei mutierten Sexualzellen mit verdoppelter Chromosomenzahl beruht, kommt nun deswegen eine besonders grosse Wahrscheinlichkeit zu, weil sie gleichzeitig das Auftreten einer anderen Mutation oder einer Halbmutante, wie sie von DE VRIES zuerst benannt worden ist, erklärt, der sog. Hero- oder Semigigas-Formen von *O. Lamarckiana* und *O. biennis*. Ihre Existenz ist unabhängig von einander von A. M. LUTZ (1912) und TH. J. STOMPS (1912) nachgewiesen worden. Sie stimmen mit *O. Lam. gigas* darin überein, dass sie breitblättrig sind und dickere Blütenknospen haben, sonst aber weisen sie einen zwar durchaus kräftigen, aber mit *O. Lamarckiana* übereinstimmenden Habitus auf. Diese Semigigasformen führen in ihren Kernen 21 Chromosomen. Sie können also sehr wohl durch das Zusammentreten einer mutierten Sexualzelle mit 14 Chromosomen und einer normalen Sexualzelle mit 7 Chromosomen entstanden sein. Bei einer solchen Genese ist zu erwarten, dass Semigigas-Pflanzen bedeutend häufiger auftreten als die *Gigas*-Form. Dies ist nach den übereinstimmenden Befunden der Oenothera-Forscher auch der Fall. TH. STOMPS (1912) und H. DE VRIES (1913) geben an, dass in ihren Kulturen von *O. Lamarckiana* die Semigigas-Form zu 0,3 % aufgetreten sei. Daraus lässt sich nach STOMPS schliessen, dass bei *O. Lamarckiana* und einigen ihrer Mutanten unter je 1000 Eizellen deren mindestens drei 14-chromosomig sind. Nimmt man an, dass dasselbe auch bei den Pollenkörnern der Fall ist, so beträgt der Mutationskoeffizient von *O. Lamarckiana* für Entstehung

von *semigigas* ungefähr 0,6 %. Bei *O. biennis* liegen die Verhältnisse noch bedeutend ungünstiger. Unter 8500 Pflanzen traten 4 Individuen, d. h. ca. 0,05 % *semigigas* auf. Eine *Gigas*-Pflanze von *O. biennis* ist überhaupt noch nicht gefunden worden und ist auch nur einmal unter 4 Millionen typischen Individuen zu erwarten. Für die Richtigkeit dieser Vorstellungen über die spontane Entstehung der *O. Lam. semigigas* spricht sodann auch deren völlige Übereinstimmung mit dem experimentell durch Kreuzung von *O. Lam. typus*  $\times$  *O. Lam. gigas* erzeugten triploiden Bastard.

Die anfangs für völlig konstant gehaltenen *Gigas*-Pflanzen und ganz besonders die *semigigas*-Form von *O. Lamarckiana* sind nun ebenfalls als Ausgangspunkte für die Bildung weiterer neuer Rassen erkannt worden. Was zunächst die *Gigas*-Form anbetrifft, so ist sie allerdings, im Gegensatz zu den anderen *Oenothera*-Mutanten, weitgehend konstant. Gelegentlich aber spaltet sie in ihrer Nachkommenschaft doch einzelne Individuen ab, die der Normal- oder der *semigigas*-Form angehören. Sie verdanken ihre Entstehung offenbar der Bildung vereinzelter Gameten mit reduzierter Chromosomenzahl.

Viel wichtigere Aufschlüsse für das Problem der Rassenbildung hat das Studium der Fortpflanzungsvorgänge der triploiden *semigigas*-Formen ergeben. Sie sind von J. M. GEERTS und R. R. GATES in cytologischer Hinsicht, experimentell zuerst von A. M. LUTZ und B. M. DAVIS untersucht worden. Ein methodisches Studium dieser Triploidformen unter Verbindung cytologischer und experimenteller Untersuchungen hat aber erst C. VAN OVEREEM (1920) durchgeführt. Seine experimentellen Arbeiten sind unter H. DE VRIES in Amsterdam, die cytologischen Untersuchungen zum grösseren Teil in unserem Institut durchgeführt und zum Abschluss gebracht worden. Es handelt sich also um Erzeugung und Untersuchung der Nachkommenschaft triploider *semigigas*-Individuen. Weil die somatische Chromosomenzahl der Triploidform 21 beträgt und nach den Ergebnissen von Untersuchungen in anderen Verwandtschaftskreisen (vergl. z. B. die Untersuchungen von O. ROSENBERG über den Bastard *Drosera longifolia*  $\times$  *rotundifolia*, 1909) die Entstehung von Gameten mit verschiedenen Chromosomenzahlen zu erwarten war, musste deren Fortpflanzung nicht nur bei Inzucht, sondern auch bei Kreuzung studiert werden. Als Partner zur Kreuzung waren Formen in Aussicht zu nehmen, welche in den Gameten eine festbestimmte Chromosomenzahl besitzen. Verwendet wurden *O. Lamarckiana Typus* und *O. biennis* mit 7-chromosomigen Gametenkernen und *O. Lam. gigas* mit in der Regel 14-chromosomigen Gameten. Die



Versuchsergebnisse sind ausserordentlich mannigfaltig und interessant, aber leider nicht gerade leicht in gedrängter Form darstellbar. Am übersichtlichsten wird die Darstellung vielleicht, wenn die Ergebnisse der Kreuzungsversuche vorausgeschickt werden. Von sämtlichen Bastardpflanzen aus diesen Kreuzungen wurden die Chromosomenzahlen bestimmt. Das Resultat war, wie die nachfolgende Übersicht zeigt, bei den reziproken Kreuzungen weitgehend verschieden.

Eltern	Chromosomenzahlen der sich ver- einigenden Gameten	Anzahl der Individuen	Individuen der F <sub>1</sub> -Generation Chromosomenzahlen
<i>O. Lam. typ.</i> ♀	× <i>O. Lam.</i> <i>semigigas</i> ♂	30	28J=14 2J=15
<i>O. biennis</i> ♀			
<i>O. Lam.</i> <i>gigas</i> ♀	× <i>O. Lam.</i> <i>semigigas</i> ♂	18	3J=21; 1J=22; 1×27; 10×28; 3×29
<i>O. Lam. sem.</i> ♀			
<i>O. Lam. sem.</i> ♀	× <i>O. Lam. typ.</i> od. <i>O. biennis</i> ♂	20	1J=14; 9×15; 4×16; 2×17; 2×18; 1×20; 1×21
<i>O. Lam. gigas</i> ♂			
<i>O. Lam. sem.</i> ♀	× <i>O. Lam. gigas</i> ♂	87	1×21; 2×22; 12×23; 21×24; 25×25; 19×26; 6×27; 1×28.
<i>O. Lam. gigas</i> ♂			

Die Deutung dieser Ergebnisse ist nicht allzu schwer. Bei diesen Kreuzungen werden von *O. Lamarckiana Typus* und *O. biennis* fast ausnahmslos 7, von *O. Lamarckiana gigas* fast ausnahmslos 14 Chromosomen in die Zygote hereingebracht. Alle anderen Chromosomen müssen von der *semigigas*-Form herkommen. Die Chromosomenzahl der Nachkommen aus diesen Kreuzungen ist nun sehr schwankend, wenn die *semigigas*-Form Mutter ist; viel weniger allerdings, wenn sie Vater ist. Das ist nur möglich, wenn die befruchtenden Pollenkörner von *semigigas* nicht alle möglichen Chromosomenzahlen, sondern in der Regel 7 oder 14 und ausnahmsweise auch 8 Chromosomen übertragen. Aus der grossen Anzahl tauber und unvollkommen entwickelter Pollenkörner kann man den Schluss ziehen, dass alle Pollenkörner, denen andere Chromosomenzahlen zugeteilt worden sind, zu Grunde gehen. Anders liegen die Verhältnisse offenbar hinsichtlich der Eizellen. Jede Chromosomenzahl zwischen 7 und 14 scheint die Entwicklung befruchtungsfähiger Eizellen und nach Aufnahme eines männlichen Kerns mit 7 oder 14 Chromosomen auch die Entstehung

lebensfähiger Zygoten und Pflanzen zu ermöglichen. Bei der Teilung der Embryosackmutterzellen müssen also die 21 Chromosomen derart auf die zwei Tochterkerne verteilt werden, dass denselben  $7 + 14$ ,  $8 + 13$ ,  $9 + 12$ ,  $10 + 11$  Chromosomen zugeteilt werden. Die Häufigkeit des Auftretens der einzelnen Zahlen ist dabei verschieden. Die extremen Zahlen 7, 8 und andererseits 13 und 14 sind selten, die mittleren Zahlen am häufigsten. Die Verteilung der 21 Chromosomen in der Reduktionsteilung findet offenbar nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit statt. So entstehen also bei diesen Kreuzungen Pflanzen, die irgend eine Chromosomenzahl zwischen 14 und 28 oder sogar 29 aufweisen.

Mit diesen Resultaten stimmen auch diejenigen der Versuche über die direkte Nachkommenschaft der *semigigas*-Form bei Selbstbestäubung — abgesehen von der viel geringeren Fertilität — durchaus überein. Auch hier wurden Individuen mit Chromosomenzahlen zwischen 14 und 28 erhalten, wobei die kleinen Chromosomenzahlen 14 bis 16 wieder selten, grössere wie 24 bis 28 häufiger auftraten. Auch bei der Selbstbestäubung werden durch die Eizellen verschiedene Chromosomenzahlen, von den Pollenkörnern im allgemeinen nur 7 oder 14 Chromosomen übertragen.

Die Nachkommenschaft aus diesen Kreuzungs- und Selbstbestäubungsversuchen der *semigigas*-Form ist nicht nur durch die verschiedenen Chromosomenzahlen, sondern auch durch eine ungewöhnliche Mannigfaltigkeit im Habitus ausgezeichnet. Es fiel aber nicht schwer, aus diesen Nachkommenschaften verschiedene, den *Oenothera*-forschern bereits bekannte Typen herauszulesen und immer zeigte sich, dass die Individuen desselben Typus auch immer dieselbe Chromosomenzahl besitzen. Einzelne dieser Typen stimmten durchaus mit DE VRIESschen Mutationen überein. So traten z. B. in der Nachkommenschaft aus der Kreuzung *O. Lamarckiana semigigas* ♀ × *Lamarckiana* ♂ unter den 15 chromosomigen Individuen solche auf, welche den Mutationen *lata*, *cana*, *pallescens* und *liquida* zugerechnet werden konnten und weiterhin wurde gezeigt, dass auch die bekannten Mutationen *oblonga*, *scintillans*, *lactuca* die Chromosomenzahl 15 besitzen. In dieser Zahlenabweichung der Chromosomen liegt nun auch die Erklärung für die schon viel früher von DE VRIES und andern Forschern nachgewiesene Eigentümlichkeit in der Vererbungsweise dieser Mutationen, die in ihrer Nachkommenschaft immer wieder die typische *O. Lamarckiana* zu ca. 50 % enthalten. Das ist nun offenbar damit zu erklären, dass bei diesen 15-chromosomigen Mutanten nur Pollen mit 7 Chromosomen fertil ist, nicht dagegen diejenigen

Körner, denen 8 Chromosomen zugeteilt worden sind. Wenn dagegen alle Eizellen, diejenigen mit 7 und mit 8 Chromosomen entwicklungs-fähig sind, so werden bei Selbstbestäubung ungefähr zur Hälfte Zygoten mit 14 und solche mit 15 Chromosomen gebildet werden. Die 14-chromosomigen Zygoten wachsen zu typischen *O. Lamarckiana*-Pflanzen, die 15-chromosomigen zu der betreffenden Mutation aus.

Für die Bedeutung der Chromosomenzahl bei dieser Typenbildung spricht der Umstand, dass niemals bei einem Typus Individuen mit verschiedener Chromosomenzahl gefunden wurden, dass dagegen manchmal bei sehr verschiedenen Typen dieselbe Chromosomenzahl getroffen wird. Das wird damit in Verbindung zu bringen sein, dass innerhalb des Chromosomensatzes irgend einer Form die Qualität der einzelnen Chromosomen eine sehr verschiedene ist und bei ungerader Chromosomenzahl das bei der Geminibildung ungepaart bleibende Chromosom Träger sehr verschiedener Gene sein kann. So ist also denkbar, dass *O. Lam. semigigas* mindestens 7 verschiedene Arten von Eizellen mit 8 Chromosomen erzeugen kann, welche bei einer Kreuzung mit *O. Lam. gigas* auch ebenso viele Typen mit 22 Chromosomen zu bilden vermögen. Bei 9 chromosomigen Eizellen und den daraus hervorgehenden 23 chromosomigen Kreuzungsprodukten sind schon 21 in ihrem Chromosomenbestand verschiedene Kombinationen möglich. Der Formenreichtum, der bei Ausführung dieser Kreuzungen in grossem Maßstabe zu erwarten wäre, geht weit über das hinaus, was aus allen bisherigen Untersuchungen über die Mutationen von *O. Lamarckiana* geschlossen worden ist und geschlossen werden konnte. Es ist also auch nicht anders zu erwarten, als dass schon bei diesen Versuchen VAN OVEREEMS neben Typen, die mit bereits bekannten identisch sind, auch zahlreiche neue, zum Teil mit viel weitergehenden Abweichungen, gefunden worden sind. So beschreibt VAN OVEREEM z. B. eine in zwei Individuen aufgetretene, als *O. Lam. vivifolia* bezeichnete Form, die ganz den vegetativen Habitus einer grasartigen Liliacee aufwies. Ihre Blattspreiten waren rudimentär und erschienen in Form schmaler Säume zu beiden Seiten des glänzend weissen Mittelnervs. Der Stengel war nur einige Dezimeter hoch und 3—4 mm dick. Er trug eine kleine Inflorescenz mit wenigen Blüten von der Grösse der *biennis*-Blüten, aber von fast glockenförmiger Gestalt.

In der Nachkommenschaft aus der Kreuzung *O. Lamarckiana semigigas*  $\times$  *O. Lam. gigas* zeichnete sich besonders die Gruppe mit 26 Chromosomen durch grosse Unterschiede im Habitus der ihr angehörenden Formen aus. Sie enthielt, um nur auf eine Merkwürdigkeit hinzuweisen, neben grossen *gigas*-ähnlichen Formen auch

2 Typen, welche trotz der hohen Chromosomenzahl im Gesamthabitus schwächlich entwickelt waren und im allgemeinen mit denjenigen Typen übereinstimmten, welche in der Regel eine niedrigere Chromosomenzahl führen. Schliesslich sei noch auf eine 23 chromosomige Form hingewiesen, die aus einer Kreuzung von *O. biennis semigigas* und *O. Lam. gigas* hervorgegangen war. Neben zahlreichen anderen abweichenden Merkmalen in Blatt- und Stengelgrösse, Form und Färbung der Kronblätter, erschien sie infolge einer ausgeprägten Zygomorphie ihrer Blüten, welche etwa an Blüten epiphytischer Orchideen erinnerten, besonders merkwürdig.

Ähnliche Befunde über gleichzeitige Änderung von Chromosomenzahl und Genotypus liegen auch aus anderen Verwandtschaftskreisen höherer Pflanzen vor. Sie sind allerdings zumeist noch weniger genau untersucht als in der Gattung *Oenothera*. Es handelt sich dabei wieder um Feststellungen über das Vorkommen veränderter Chromosomenzahl bei spontan oder in der Kultur aufgetretenen Mutationen, zum Teil auch um die polymorphe Nachkommenschaft aus Kreuzungen verschieden chromosomiger Arten oder Rassen.

Beim Studium der Mutationen von *Datura Stramonium* fand A. F. BLAKESLEE (1921) u. a. deren zwölf, welche sich von der Stammform durch ein überzähliges Chromosom unterscheiden. *D. Stramonium* hat die diploide Chromosomenzahl 24; die zwölf Mutationen wiesen die Chromosomenzahl 25 auf; eine weitere Mutation war tetraploid.

Die tetraploide Mutante hat nach der Beschreibung BLAKESLEES durchaus das Aussehen einer „neuen Spezies“, unterscheidet sich also offenbar in ihrem Verhältnis zur Stammform auffallend von den übrigen, bis jetzt bekannt gewordenen Tetraploid- und Gigas-Formen. Von ganz besonderem Interesse sind sodann auch die zwölf Mutationen mit der Chromosomenzahl 25. Das Auftreten einer grösseren Anzahl von Mutationen mit derselben Abweichung in der Chromosomenzahl macht es wahrscheinlich, dass das Extrachromosom einer jeden dieser Mutationen aus einem anderen Chromosomenpaare stammt. Da nun gerade 12 solcher Mutationen mit je einem Extrachromosom aufgetreten sind, entsprechen dieselben wahrscheinlich der Anzahl der überhaupt möglichen Kombinationen von 12 Chromosomenpaaren mit einem überzähligen Chromosom. Diese hochinteressanten Verhältnisse liefern in Zukunft wohl eine Möglichkeit zur Analyse der Erbfaktoren eines jeden Chromosomenpaares dieser Versuchspflanze.

Zwei weitere Beispiele von gleichzeitiger Änderung von Chro-

mosomenzahl und Genotypus seien den Kulturpflanzen entnommen, über die ebenfalls eine grosse Zahl von Untersuchungen ausgeführt worden sind und auf verschiedener Seite noch im Gange sind.

Nach SAKAMURA (1918) und KIHARA (1921) finden sich bei Arten und Rassen der Gattung *Triticum* (Weizen) die Haploidzahlen: 14, 21, 28, 42, also das zwei-, drei-, vier- und sechsfache einer Grundzahl 7. KIHARA hat nun eine ganze Anzahl von Kreuzungen zwischen verschiedenchromosomigen Arten und Rassen ausgeführt und besonders bei Kreuzungen von 14 und 21 chromosomigen Formen gute Resultate erhalten.

Haploidzahlen der Eltern	Diploidzahl der $F_1$ -Bastarde	Gameten der $F_1$ -Bastarde	Diploidzahlen der Nachkommen in $F_2-F_4$
14 Chr.	21 Chr.		
$Triticum\ durum\ \text{♀} \times T.\ vulgare\ \text{♂}$	} 35 Chr.	14 + $\pm \frac{7}{2}$	28—42
$T.\ turgidum\ \text{♀} \times T.\ compactum\ \text{♂}$			
$T.\ polonicum\ \text{♀} \times T.\ Spelta\ \text{♂}$			
$T.\ polonicum\ \text{♀} \times T.\ compactum\ \text{♂}$			
		(0—7)	

Die Anzahl der bei diesen und anderen Versuchen erhaltenen Exemplare der  $F_1$ -Generation und auch der späteren Generationen ist leider nicht gross. Es war daher auch noch nicht möglich, einen ähnlichen Formenreichtum zu erzielen wie bei den Oenotheren. Immerhin darf als bereits gesichert gelten, dass in der weiteren Nachkommenschaft aus solchen Kreuzungen Individuen mit Chromosomenzahlen zwischen 28 und 42, d. h. den Diploidzahlen der als Vater und Mutter verwendeten Ausgangsformen auftreten. Mit diesen verschiedenen Chromosomenzahlen waren wieder verschiedene Kombinationen der elterlichen Merkmale und auch verschiedene Fertilitätsgrade vereinigt. Formen mit höheren Chromosomenzahlen waren im allgemeinen fertiler; von denjenigen mit niederen Chromosomenzahlen pflanzten sich die mit 28 Chromosomen am besten fort. In den späteren Generationen fand eine immer weitergehende Annäherung der Chromosomenzahlen an 28 und 42 statt. Mit der Erreichung einer der beiden ursprünglichen Chromosomenzahlen ist natürlich nicht immer auch der frühere Chromosomensatz zurückgewonnen worden. Sehr wahrscheinlich hat hier, wie in der Nachkommenschaft der triploiden *Solana* Austausch von Chromosomen und damit Abänderung im Genotypus stattgefunden. Die Weiterführung der Untersuchungen wird auch in diesem Verwandtschaftskreis wahrscheinlich zur Feststellung kon-

stant gewordener Formen mit abgeänderter Chromosomenzahl führen. Dabei ist nicht nur an Typen mit Chromosomenzahlen, zwischen denjenigen der Elternformen, sondern auch solcher bis zur Tetraploidzahl des grösseren der beiden haploiden Sätze, bei den angegebenen Kreuzungen bis zur Tetraploidzahl 84, zu denken. Daraufhin deuten z. B. Resultate, die ebenfalls in neuester Zeit in einem anderen, *Triticum* nicht zu fern stehenden Kreis, bei *Saccharum* (Zuckerrohr) durch Kreuzungsversuche von BREMER (1921) erhalten worden sind. Aus der Kreuzung *S. officinarum* (haploide Chromosomenzahl 40)  $\times$  *S. spontaneum* (haploide Chromosomenzahl 56) ist nämlich neben anderen Bastarden auch eine Form hervorgegangen, die nicht die erwartete Chromosomenzahl  $40 + 56 = 96$ , sondern 136 aufweist. Diese Chromosomenzahl wird am einfachsten durch die Annahme erklärt, dass der betreffende Bastard aus der Vereinigung einer diploiden Gamete (mit unreduziertem Kern) von *S. officinarum* mit einer normal haploiden Gamete von *S. spontaneum* hervorgegangen ist. Dieser Bastard soll trotz des ungewöhnlichen Chromosomenbestandes die eine der beiden Ausgangsformen, nämlich *S. officinarum*, an Fertilität bedeutend übertreffen.

Welche Folgerungen sind aus den zuletzt mitgeteilten Resultaten möglich?

Wenn in der Natur oder in der Pflanzenzüchtung Triploidformen entstehen, sei es infolge spontanen Auftretens diploider Gameten in mehr oder weniger reinen Linien oder infolge Kreuzung zwischen heterovalenten Arten oder Rassen, so werden dieselben stets nach verschiedener Richtung zum Ausgangspunkt für Neubildung von Formen.

Fertile Triploidformen spalten in ihrer Nachkommenschaft auf, in einer Weise allerdings, die mit der Mendelspaltung gar nichts zu tun hat. Sie liefern dabei Nachkommen, die hinsichtlich der Chromosomenzahl zwischen Diploid- und Tetraploidzahl der Stammform stehen und je nach der Anzahl und Qualität ihrer aus der ungleichen Verteilung unpaarer Chromosomensätze herstammenden Chromosomen genotypisch verschieden sind.

Von den in der Natur vorkommenden Triploidformen zeigen viele stark geschwächte Fertilität oder sind völlig steril, pflanzen sich aber auf vegetativem Wege oder apogam fort. In den beiden letzteren Fällen bleiben sie konstant oder spalten in geringem Umfange abweichende Formen ab. Auch in der Pflanzenkultur werden offenbar fertilitätsgeschwächte oder sterile Triploidformen, sowie von den ersten abstammende Heteroploidformen auf vegetativem Wege —

durch Zwiebeln, Knollen, Stecklinge — vielfach fortgepflanzt und vermehrt. Ein instruktives Beispiel bietet in dieser Hinsicht *Hyacinthus orientalis*.

Eine Untersuchung von W. E. DE MOL (1921), die in ihrem cytologischen Teil im Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich durchgeführt worden ist, hat ergeben, dass die in Holland gezüchteten Sorten der genannten Zierpflanze sich in den Chromosomenzahlen ihrer Kerne recht weitgehend von einander unterscheiden. Von den untersuchten 33 Sorten weisen nämlich 19 und darunter namentlich solche, die schon vor 1850 im Handel waren, 16 Chromosomen in den Zellen der Wurzelspitzen auf. Ihre Diploidzahl ist also 16, die Haploidzahl 8. Die gleichen Chromosomenzahlen kommen auch den in Frankreich und in Italien gezogenen Sorten zu. Von den untersuchten holländischen Sorten wiesen deren vier die Chromosomenzahl 24, fünf Sorten Chromosomenzahlen zwischen 16 und 24 und weitere fünf Sorten Zahlen zwischen 24 und 32 auf. Diese heteroploiden Sorten sind also offenbar in der holländischen Kultur und, da sie in den Katalogen vor 1850 noch nicht aufgeführt sind, jedenfalls in der Mehrzahl erst nach 1850 entstanden. Der Modus ihrer Entstehung ist nach den voranstehenden Ausführungen über das Auftreten abweichender Chromosomenzahlen in anderen Verwandtschaftskreisen unschwer zu erschliessen. Ausgehend von den ursprünglichen 16-chromosomigen Varietäten werden wohl zunächst vereinzelte Triploidformen mit 24 Chromosomen entstanden sein, wobei vielleicht die bei den Züchtern schon seit langem betriebene vielfache Kreuzung Hauptanlass zu der Entstehung diploider Gameten gegeben haben könnte. Aus Rückkreuzungen von Triploidformen mit 16-chromosomigen Typen sind neue mit Chromosomenzahlen zwischen 16 und 24 entstanden. Aus Selbstbestäubung oder aus Kreuzungen zwischen verschiedenen triploiden Formen gewonnener Samen hat sodann die neuen Formen mit den Chromosomenzahlen zwischen 24 und 32 geliefert. Da nunmehr die Chromosomenzahlen einer grösseren Anzahl von Hyacinthenrassen und -Formen bekannt sind, wird es leicht sein, sich von der Richtigkeit der eben ausgesprochenen Annahme zu überzeugen und zielbewusst an die Erzeugung weiterer heteroploider Formen heranzutreten.

Von einer solchen Fortsetzung genetischer Studien in der Gattung *Hyacinthus* sind noch nach anderer Richtung wichtige Aufschlüsse zu erwarten. Die Rassen und Sorten von *Hyacinthus* zeigen bekanntlich eine ganz ungewöhnliche Mannigfaltigkeit in der Ausbildung all ihrer Organe: Unterschiede in Grösse, Form und Färbung der Zwiebeln,

in Grösse, Form und Färbung der Laubblätter, in der Grösse, Stellung und im Blütenreichtum des Blütenstandes, namentlich aber in der Grösse, Form, Farbe und im Duft der Blüten. Es handelt sich hier um zahlreiche Merkmale und Merkmalsunterschiede, von denen wir nach den Resultaten der Erbliehkeitsstudien an anderen Pflanzen wissen, dass sie bei Kreuzungen den Mendelschen Gesetzen folgen und dementsprechend ihre cytologische Grundlage in den Kernen, den Chromosomen, besitzen. Ein glücklicher Umstand, der leider im Pflanzenreich nur in wenigen Gruppen realisiert ist, morphologische Verschiedenheit der Chromosomen desselben Chromosomensatzes, kommt hier der Vererbungsanalyse zu Hilfe. Die Chromosomen von *Hyacinthus orientalis* sind von verschiedener Grösse und Gestalt. Diejenigen der 16 chromosomigen Sorten sind sehr häufig deutlich paarweise geordnet und lassen sich unschwer in drei Grössenkatgorien einordnen. In übersichtlichen Kernteilungsbildern sind stets kurze, mittellange und lange Chromosomen im numerischen Verhältnis 4:4:8 zu zählen. Eine künftige genaue Analyse der verschiedenen heteroploiden Formen wird also sehr wahrscheinlich auch die Bedeutung der abgeänderten Chromosomenzahlen für das Zustandekommen bestimmter Merkmalskombinationen erkennen lassen und weiterhin Beiträge zur Lösung der wichtigen Frage zu liefern vermögen, in welchen Chromosomen die einzelnen Erbfaktoren lokalisiert sind. Es werden also an diesem Objekte, wie bei zahlreichen anderen Untersuchungen auch in Zukunft die Probleme der Rassen-Neubildung und der Vererbung überkommener Merkmale aufs neue und engste miteinander verknüpft bleiben.

Die Resultate der vorstehenden Mitteilungen und Erörterungen seien zum Schlusse noch in vier Sätzen zusammengefasst.

1. Änderung der Chromosomenzahl führt am häufigsten zur Verdoppelung oder Vervielfachung eines ursprünglichen Chromosomensatzes. In der Natur und bei Züchtungen kommt Polyploidie, vor allem Triploidie, infolge spontaner Ausbildung einzelner diploider Gameten zu Stande. Experimentell sind di- und tetraploide Rassen bei Moosen durch Regeneration von diploidkernigem Sporophytengewebe entstanden; bei Angiospermen nach vegetativen Kern- und Zellverschmelzungen im Gefolge von Regenerationserscheinungen an Pflropfstellen.

2. Diploid abgeänderte Gametophyten und tetraploid gewordene Sporophyten — Gigas-Formen — unterscheiden sich von ihren Stammformen in den meisten Merkmalen nur quantitativ, doch können auch



qualitative Abänderungen und vor allem Abänderungen im Grade der Fertilität — im positiven oder negativen Sinne — erfolgen.

3. Diploid- und tetraploidgewordene Rassen können auf vegetativem und wohl auch auf generativem Wege auf die Stammform zurückzuschlagen. Durch partielle Reduktion ihres erhöhten Chromosomenbestandes werden sie ferner zum Ausgangspunkt für die Bildung heteroploider Neufornen. Mit den abgeänderten Chromosomenzahlen verbinden diese auch abweichende Merkmalskombinationen, Verlust einzelner Merkmale und Merkmalskomplexe und bilden z. T. dem betreffenden Verwandtschaftskreis ganz fremdartige, vielfach allerdings auch sterile Typen.

4. Die aus der Vereinigung spontan entstandener diploider mit haploiden Gameten oder aus der Kreuzung von polyploiden Rassen und Arten hervorgegangenen Triploidformen sind häufig steril, können sich aber durch Apogamie oder rein vegetativ vermehren und bleiben dabei konstant. Die Nachkommenschaft fertiler Triploidformen ist vielgestaltig. Sie setzt sich aus Individuen zusammen, die infolge der ungleichen Verteilung eines unpaarigen Chromosomensatzes, Chromosomenzahlen zwischen Diploid- und Tetraploidzahl aufweisen.

Die Aufspaltung der Triploidformen ist ein von der Mendelspaltung gänzlich verschiedener Prozess. Die in ihrem Verlaufe entstehenden neuen Formen sind nicht ausschliesslich Neukombinationen mendelnder Merkmale. Sie weisen auch neue Merkmale auf, sind zunächst noch nicht völlig konstant und können unter Ausmerzung unpaariger Chromosomen in konstante Formen, darunter auch in die Elternform oder in andere mit dieser wenigstens in der Chromosomenzahl übereinstimmende Formen abändern.

Die besprochenen Resultate kombinierter cytologischer und experimenteller Forschung sind erst zum Teil in ausführlicher Form, zum Teil in Form vorläufiger Mitteilungen oder überhaupt noch nicht publiziert. Es wäre also verfrüht, ihre Bedeutung für die Erkenntnis der allgemeinen, Pflanzen, Tiere und Mensch umfassenden Entwicklung eingehend erörtern zu wollen. Schon jetzt aber steht fest, dass es sich hier um eine Forschungsrichtung handelt, von deren Weiterentwicklung und Ausbau Ergebnisse von grundlegender Bedeutung für das Gesamtgebiet der Genetik und die verschiedensten Gebiete der angewandten Biologie zu erwarten sind.

### Literaturverzeichnis.

- BLAKESLEE, A. F., Types of Mutation and their possible significance in evolution. Amer. Naturalist. 1921. 55. S. 254—267.

- BREMER, G., Een cytologisch onderzoek aan eenige soorten en soortsbastarden van het Geslacht *Saccharum*. Diss. Wageningen. 1921.
- KIHARA, H., Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. 3. Über die Schwankungen der Chromosomenzahlen bei den Speziesbastarden der *Triticum*-Arten. *The Botanical Magazine Tokyo*. 1921. Vol. 35, No. 410. S. 19—44, 1 Tafel.
- MOL, W. E. DE, De l'existence de variétés hétéroploïdes de l'*Hyacinthus orientalis* L. dans les cultures Hollandaises. Diss. Zürich 1921. Sep.-Abdr. aus: *Arch. Néerl. Sc. Exact. et Nat. Série IIIB*. 1921. 4. 18—117. Pl. 1—13.
- OVEREEM, C. VAN, Über Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei *Oenothera*. Diss. Zürich 1920. Sep.-Abdr. aus: *Beihefte z. Botan. Centralblatt*, Bd. 38, Abt. I (1921), 45 S., 6 Tafeln, und Bd. 39, Abt. I (1922), 80 S., 15 Tafeln.
- SAKAMURA, T., Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die Verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum*-Arten. *Bot. Mag. Tokyo*. Vol. 32. 1918. S. 149—153.
- SCHWEIZER, J., Polyploidie und Geschlechterverteilung bei *Splachnum sphaericum* (Linn. Fil.) Swartz. Diss. Zürich 1921. Erscheint in: *Flora od. Allg. Bot. Zeitung. N. F.* Bd. 15 (1922).
- STEIN, E., Über den Einfluss von Radiumbestrahlung auf *Antirrhinum*. *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre*. Bd. 27. 1922. S. 241.
- WISSELINGH, C. VAN, Über Variabilität und Erblichkeit. *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre*. 1920. Bd. 22. S. 65—126.
- WINKLER, H., Über die Entstehung von genotypischer Verschiedenheit innerhalb einer reinen Linie. *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre*. 1922. 27. S. 244—45.

In der vorstehenden Liste sind nur die besprochenen neueren Arbeiten aufgeführt. Die bibliographischen Angaben über die älteren der im Text durch Angabe von Autor und Jahrzahl zitierten Arbeiten sind enthalten im Literaturverzeichnis zu ERNST, A., Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1918.