Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage.

Von

Eduard Strasburger.

Mit Tafel V bis VII und 1 Textfigur.

Durch experimentelle Eingriffe verschiedener Art können Zellteilungsvorgänge unterbrochen werden, ohne daß eine dauernde Schädigung der Protoplasten damit notwendigerweise verbunden sei. Tochterkernanlagen, die unter solchen Umständen einer noch ungeteilten Mutterzelle zufallen, pflegen weiterhin in einen einzigen Kern zu verschmelzen, der doppelt so viel Chromosomen wie unter normalen Verhältnissen führt. Eine besondere Tragweite schien dieser Vorgang neuerdings zu gewinnen, weil ihm eine autoregulative Reduktion der Chromosomenzahl folgen und die normalen Verhältnisse wieder herstellen sollte. B. Němec glaubte zum mindesten diesen autoregulativen Vorgang als wahrscheinlich hinstellen zu dürfen, und zwar sollte er auf dem Wege einer echten Reduktionsteilung sich vollziehen. Traf das zu, so war es nicht ohne weitgehendere Bedeutung, unter anderem auch für das Problem der mutmaßlichen Pfropfhybriden. Entsprechende Untersuchungen hatten bereits ergeben, daß auch diese Organismen eine normale Chromosomenzahl führen, während man die doppelte der normalen bei ihnen zu erwarten hatte, falls eine vegetative Verschmelzung diploider Kerne ihnen den Ursprung gab. Nunmehr konnte aber, so schien es auch hier, eine autoregulative Herabsetzung der Chromosomenzahl zur Hilfe herangezogen werden.

Daher ich das Bedürfnis empfand, mir über die Vorgänge, die auf künstlich veranlaßte Verschmelzungen diploider Kerne in den Protoplasten folgen, ein eigenes Urteil zu bilden.

Wir haben die von B. Němec in dieser Richtung gemachten Angaben uns vorerst zu vergegenwärtigen.

B. Němec [1]) sah an Keimwurzeln von *Pisum sativum* — und an diese will ich mich hier zunächst halten — nachdem er sie chloralisiert, ausgewaschen und hierauf weiter kultiviert hatte, die durch Kernverschmelzungen veranlaßte Doppelzahl der Chromosomen allmählich weniger häufig werden und schließlich schwinden [2]). Über die Ursache dieser Erscheinung spricht sich Němec nur vorsichtig aus. Er faßt drei Möglichkeiten ins Auge [3]). Es könnte sein, meint er, daß die doppelkernigen Zellen der untersuchten Wurzeln aus dem meristematischen Teil des Vegetationkegels in die hintere Streckungs- und Dauerzone übergetreten seien. Nicht minder wäre es möglich, daß Initialzellen, die den eigentlichen Vegetationspunkt ausmachen, falls sie zweikernig werden, ihre Funktion einbüßen. Endlich könnte eine autoregulative Reduktion der Chromosomenzahl der Doppelkerne auf die Hälfte in Betracht kommen. Daß letzterer Vorgang in den chloralisierten Wurzeln sich vollziehe, würde schwer zu beweisen sein. Denn zur Feststellung einer heterotypischen und homöotypischen Teilung seien die untersuchten Objekte wenig geeignet. Němec vermag nur Fälle für *Pisum* anzuführen, „welche eine stattgehabte Reduktion wahrscheinlich machen können". „In einigen Zellen, in welchen man nach allen sonstigen Anzeichen eine Teilungsfigur mit doppelter Chromosomenzahl erwarten könnte, gab es je eine Figur mit der normalen Chromosomenzahl". „Ich meine", so schließt Němec seine Auseinandersetzung, „diese Fälle machen eine Reduktion der Chromosomen recht wahrscheinlich" [4]). Damit wären aber, meint Němec, im vegetativen Gewebe, in meristematischen Zellen, dieselben Vorgänge gegeben, „welche sonst mit der Entwicklung der Sexualprodukte und mit der Befruchtung zusammenhängen. Man könnte schließen, daß die Fähigkeit zur Kernverschmelzung und zur gesetzmäßigen Modifikation der Chromosomen eigentlich allen normal einkernigen Zellen zukomme, daß aber diese Fähigkeit unter normalen Verhältnissen bloß bei der geschlechtlichen Fortpflanzung sich zu äußern Gelegenheit habe".

Das von Němec befolgte Verfahren bestand darin, 2—3 cm lange Keimwurzeln von *Pisum sativum* bei einer Temperatur von 20° C. 1 cm tief in 0,75%ige Chloralhydratlösung zu tauchen und

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

2) a. a. O., S. 687 u. 689.

3) a. a. O., S. 723.

4) a. a. O. S. 724.

diese 1 Stunde lang einwirken zu lassen. Ein Teil der chloralisierten Wurzelspitzen wurde hierauf fixiert, die übrigen Keimpflanzen in Wasser von 18—21° C. 1 Stunde lang gewaschen. Hierauf folgte wiederum die Fixierung einer Anzahl von Wurzelspitzen, während die anderen Pflänzchen in feuchte Sägespäne kamen, um erst nach 3, 5½, 17, 20, 27 und 41 Stunden ihre Wurzeln an das Fixativ abzugeben. Als solches diente Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure. Die Objekte wurden in toto mit Parakarmin durchgefärbt, in Paraffin eingebettet und geschnitten.

Die Untersuchung der sofort nach der Chloralisierung fixierten Wurzeln lehrte, daß die ruhenden Kerne unverändert waren, in den Teilungsfiguren aber die Spindelfasern und Verbindungsfäden besonders gelitten hatten. Das führte vielfach, wie schon den eine Stunde nach der Chloralisierung fixierten Wurzeln zu entnehmen war, zur Bildung zweikerniger Zellen. In chloralisierten Wurzeln, welche 20 Stunden lang in Sägespänen verweilt hatten, fand man zweikernige Zellen vorwiegend in den der Streckungszone nahe liegenden Teilen; in den jüngeren Partien waren sie seltener. Hingegen wiesen letztere hier und da in besonders langen Zellen je einen großen Kern auf, der sich zuweilen eingeschnürt zeigte und meist schon ein Spirem führte. Es ließ sich kaum bezweifeln, daß ein solcher Kern der Verschmelzung von zwei Kernen, die infolge gestörter Zellteilung derselben Zelle zugefallen waren, seine Entstehung verdankte. — Durch abnorme Rekonstruktion gestörter Kernteilungen bildeten sich in den chloralisierten Wurzelspitzen auch Zellen mit mehreren ungleich großen Kernen. Diese hatten verschieden viel Chromosomen für ihre Wiederherstellung erhalten. Doch traten Němec solche Bilder nur in den ersten Stunden nach der Chloralisierung entgegen; 20 Stunden später waren, allem Anschein nach, auch solche Kerne zu einem einzigen verschmolzen. Im Spindelstadium zeigten die großen Kerne in ihrer Kernplatte 28 Chromosomen statt 14, also die doppelte Zahl der normalen. Sind zwei getrennte Kerne in einer Zelle vertreten, so weist jeder von ihnen die Normalzahl der Chromosomen auf. Teilungen solcher zweikerniger Zellen liefern drei Zellen, von denen die mittlere zweikernig, die beiden andern einkernig sind. Die Scheidewände können dabei abnorme Orientierung erhalten, die beiden Kerne der mittleren Zelle sich auch zu einem einzigen vereinigen. — In Wurzeln, die erst 27 Stunden nach der Chloralisierung fixiert wurden, ließen sich Teilungen mit doppelter

Chromosomenzahl in den Kernen und so auch zweikernige Zellen nur noch recht selten antreffen. In einer ziemlich großen, schon einmal erwähnten Zelle, in der, im Hinblick auf ihre Größe, entweder zwei Kerne oder ein Doppelkern wäre zu erwarten gewesen, fand Němec eine Teilungsfigur mit nur 14 Chromosomen. „Es ist zwar schwierig, auf einen Fall eine kategorische Behauptung aufzustellen, aber mir scheint es", schreibt Němec [1]), „möglich zu sein, daß in dieser Zelle eine Reduktion der Chromosomen vor sich gegangen ist". — In Wurzelspitzen, die er nach 41 Stunden untersuchte, fand Němec in allen Teilungsfiguren nur die Normalzahl der Chromosomen vor. — Schließlich bemerkt Němec noch, daß die chloralisierten Wurzeln, die unter normalen Verhältnissen weiter kultiviert werden, zunächst ein stark herabgesetztes Wachstum zeigen, das erst etwa im Verlaufe von 60 Stunden auf die normale Höhe steigt. In den ersten 24 Stunden erscheint außerdem die Streckungszone der Wurzelspitze bedeutend verdickt, „welche Verdickung jedoch allmählich in den neuen Zuwachszonen verloren geht."

Fig. 125, S. 688. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIX.

Ich schalte nebenan das Bild der Teilungsfigur ein, von der Němec meint, daß sie für eine Reduktion der Chromosomenzahl spreche. In Wirklichkeit läßt sich für eine solche Annahme nur geltend machen, daß sich in der betreffenden Zelle, ihrer Größe entsprechend, eine größere Chromosomenzahl unter den gegebenen Verhältnissen erwarten ließ. Die Chromosomen selbst verraten in nichts, daß sie einer Reduktionsteilung ihren Ursprung verdanken. Etwas anderes wäre es, wenn sie in diesem Stadium der Anaphase Paare bilden möchten, aus denen man auf eine Längsspaltung in den Prophasen des betreffenden Teilungsschrittes, ohne darauf folgende Trennung der Längshälften in den Metaphasen, schließen könnte. Gerade in dem dargestellten Zustand der Anaphase pflegen ja die beiden Längshälften jedes Chromosoms, welche durch die Eigenart einer Reduktionsteilung demselben Tochterkern zugewiesen werden, sich besonders zu markieren. Das beigefügte Bild verrät aber derartige Verhältnisse nicht; es spricht somit weit mehr gegen als für eine stattgehabte Reduktionsteilung. Hätte eine Verminderung der

1) a. a. O., S. 688.

Chromosomenzahl hier also wirklich stattgefunden, so würde das gegebene Bild eher den Gedanken anregen können, daß sie in einer anderen Weise als bei heterotypischer Reduktionsteilung sich vollzogen habe.

B. Němec verfolgte bei der Untersuchung seiner chloralisierten Wurzeln vornehmlich den Zweck, festzustellen, daß es keine Amitosen sind, die durch die Chloralisierung ausgelöst werden. Zu diesem Ziel, das er völlig erreichte, genügte das von ihm angewandte Fixierungsverfahren, sowie auch eine Durchfärbung der Objekte in toto. Seine Bilder zeigen anderseits, daß seine Fixierung und Färbung für das Studium karyokinetischer Einzelheiten durchaus unzureichend war. Da ich nun gerade in diese den Schwerpunkt meiner Untersuchung verlegen wollte, so sorgte ich für entsprechend vollkommene Fixierung und Färbung des Materials. Die Fixierung erfolgte mit Chrom-Osmium-Essigsäure, die Färbung mit Safranin-Gentiana-Orange oder mit Eisenhämatoxylin. Letzteres Verfahren wurde schließlich fast allein angewandt und lieferte im Anschluß an die möglichst sorgfältig ausgeführte Fixierung Bilder, wie sie in diesem Augenblick vollkommener wohl nicht zu erreichen sind. Das zeigte im besonderen der Anblick der gespaltenen Chromosomen, deren Längshälften so scharf gegeneinander absetzten, als wären sie mit Feder und Tinte gezogen.

Als Untersuchungsmaterial dienten die Hauptwurzeln von Erbsenkeimlingen.

Um ganz sichere Vergleiche zu ermöglichen, wurde die Chloralisierung dieser Wurzeln ganz nach der Němecschen Vorschrift ausgeführt; ebenso das darauf folgende Auswaschen der Objekte und deren weitere Kultur. Außer der Fixierung nach 3, $5\,^1/_2$, 17, 20, 27 und 42 Stunden wurde eine solche auch nach 24 und 35 Stunden vorgenommen. Normale Wurzelspitzen aus Parallelkulturen, gleichzeitig fixiert, dienten wiederholt zur Kontrolle. Die Schnitte in den Serien waren 10 Tausendstel Millimeter dick. Von den 27 Stunden nach der Chloralisierung fixierten Wurzeln kamen auch einige Querschnittserien zur Darstellung. Überhaupt erwies sich der letztgenannte Zeitpunkt der Fixierung als der wichtigste für die Lösung der gestellten Aufgabe, so daß entsprechendes Material wiederholt für die Untersuchung vorbereitet wurde.

Negative Ergebnisse wiegen eine positive Angabe nur bei entsprechender Häufung auf. Danach hatten sich meine Beobachtungen zu richten. Ihre Zahl ist so groß, daß ich bestimmt behaupten

kann, daß heterotypische Reduktionsteilungen in chloralisierten Erbsenwurzeln nicht vorkommen. — Wie wir sahen, war die entgegengesetzte Němecsche Behauptung nur auf einen Fall gestützt und die Natur dieses Falles außerdem sehr fraglich. Daher meine ich, daß die Angabe über autoregulative Herabsetzung der Chromosomenzahl in chloralisierten Erbsenwurzeln durch heterotypische Reduktionsteilung endgültig aus der Literatur gestrichen werden darf.

In chloralisierten Wurzeln, deren Fixierung nach 3 und $5\frac{1}{2}$ Stunden erfolgte, fanden sich alle jene Zustände vor, wie sie Němec eingehend und richtig geschildert hat[1]). Ich finde seiner Schilderung nichts Wesentliches hinzuzufügen. Man hat in solchen Wurzeln die Folgen aller Störungen, welche die Chloralisierung auf die im Gang befindlichen Teilungsvorgänge von Kernen und Zellen ausübte, vor Augen. Da sind zweikernige Zellen besonders häufig zu sehen, in welchen die Kerne einander dicht berühren, während sie doch aber auch getrennt bleiben können. Die Zelle zeigt durch ihre Dimensionen an, daß sie zur Teilungsgröße herangewachsen war, sie kann auch den Anfang einer Scheidewandbildung aufweisen. Kerne, die vor Beginn der Metaphasen in ihrem Teilungsvorgang gestört wurden, können unregelmäßig konturierte Körper darstellen, die so aussehen, als wäre ihre amitotische Teilung im Gange. Unter Umständen hat das Chloralhydrat auch den Zerfall solcher Mutterkerne oder der in Rekonstruktion begriffenen Tochterkerne in eine Anzahl ungleich großer Teilkerne veranlaßt. Kerne, welche die Chloralisierung im Ruhestadium antraf, haben sichtbare Veränderungen nicht erfahren, sind aber doch insoweit beeinflußt worden, daß sie erst nach längerer Erholung sich zu teilen vermögen. Daher die nach 3 und $5\frac{1}{2}$ Stunden fixierten Wurzelspitzen durch den Mangel an Teilungsfiguren ausgezeichnet sind. Denn nur ganz vereinzelt trifft man Kerne in Prophasen an, keinesfalls solche, die über das Spindelstadium hinausreichen.

Nach 20 Stunden stellt sich das Bild ganz anders dar. Da sind die mit mehr als einem Kern versehenen Zellen weit seltener geworden, dagegen fallen einzelne Zellen durch ihren großen Kern und gleichzeitig dann meist auch durch bedeutendere Dimensionen auf. Einzelne der großen Kerne trifft man mit vermehrter Chromosomenzahl in Teilung an. Noch ausgeprägter treten solche Erscheinungen nach 27 Stunden hervor.

---

1) a. a. O., S. 671, 672.

Auf die an den zuletzt genannten Wurzeln gemachten Beobachtungen soll nun des näheren eingegangen werden. Da B. Němec angibt[1]), daß in chloralisierten Erbsenwurzeln, die er nach 27 Stunden fixiert hatte, die Zahl der mit doppelter Chromosomenzahl sich teilenden Kerne in starker Abnahme schon begriffen war, so mußten Reduktionsteilungen in noch vorhandenen Doppelkernen hier besonders oft zur Ansicht gelangen. War doch auch die Figur, die Němec für die Anaphase einer Reduktionsteilung halten möchte, einer solchen Wurzel entnommen[2]). Eine heterotypische Reduktionsteilung ist mir nun, trotzdem ich viel hunderte von Doppelkernen in Teilung sah, niemals begegnet. Ich fand sie nicht in den nach 27 Stunden nach der Chloralisierung fixierten Wurzeln, und ebensowenig, wie ich gleich hinzufüge, in denen, die nach 20, 24, 35 und 42 Stunden in die fixierende Flüssigkeit gelangten. Wie Kernplatten und Spindeln aussehen, zeigen unsere Figuren 1, 2 und 3, Taf. V. Die Kernspindel (Fig. 1) lag in genau medianem Längsschnitt vor, und ich habe in sie auch nur jene Chromosomen eingetragen, die bei ganz geringer Veränderung der Einstellung in die Erscheinung traten. Diese Kernplatte war, trotz ihrer hohen Chromosomenzahl, sehr regelmäßig ausgestaltet, und es fiel in ihr schon auf den ersten Blick eine paarweise Gruppierung der längsgespaltenen Elemente auf. Ich habe die bei höherer Einstellung gezeichneten Chromosomen dunkler markiert als die tieferen. Das erste Chromosom links deckt mit seiner (in dem Bilde) unteren Längshälfte die obere Hälfte des tiefer gelegenen. Beide präsentieren sich im Präparat in ihrer ganzen Länge. Das zweite und das dritte Paar von links waren schräg orientiert, auch die beiden Elemente jedes Paares nicht übereinstimmend. Ähnlich verhält es sich mit den letzten beiden Paaren an der rechten Seite, während in dem dritten Paare von rechts die beiden Chromosomen nebeneinander liegen. Von allen den Paaren, ausgenommen dem ersten auf der linken Seite, kamen nur begrenzte Stücke zur Darstellung. Die Schärfe, mit der die beiden Längshälften jedes Chromosoms sich zeichneten, der Mangel jeder irgendwie erkennbaren Quellung an ihnen, zeugte für die vorzügliche Fixierungsart.

Die eben beschriebene Kernplatte sieht keinesfalls wie eine heterotypische Reduktionsplatte aus, doch könnte meine Schilderung

1) a. a. O., S. 687.

2) Fig. 125 S. 688 a. a. O., das von mir zuvor reproduzierte Bild.

immerhin den Gedanken erwecken, daß ihr Bau zu einer Art Reduktionsteilung sich verwenden ließe. Denn die paarweise Gruppierung der Chromosomen ist bisher in typischen Kernplatten nicht aufgefallen, sie könnte somit eine besondere Einrichtung hier vorstellen, durch die erreicht wird, daß, wie bei der heterotypischen Reduktionsteilung, ganze Chromosomen sich voneinander trennen und ihre beiden Längshälften demselben Pol zuführen.

Das ist nun nicht der Fall, vielmehr wandern die Längshälften jedes Chromosoms nach entgegengesetzten Polen. Die paarweise Zusammenfügung der Chromosomen ist in dieser Kernplatte durchaus verschieden von jener in heterotypischen Reduktionsplatten. Wir werden uns weiterhin mit ihr eingehend beschäftigen und nach einer Erklärung für sie suchen. Sind für typische Kernplatten paarweise Lagerungen der Chromosomen bisher nicht angegeben worden, so liegt der Grund nur darin, daß man sie nicht beachtet hat. Man braucht nur die Bilder der Kernplatten typischer Teilungen in früheren Publikationen durchzusehen, um sich zu überzeugen, wie häufig in Wirklichkeit ihre Elemente eine solche Anordnung verraten.

So auffällig wie in unserer Fig. 1 ist freilich die Sache nur selten. Das lehren auch schon unsere Figg. 2 und 3, Taf. V, die gleich Fig. 1 syndiploide Kernplatten — wie ich sie des weiteren nennen will — zeigen. In beide Kernplatten, die in ihrer ganzen Ausdehnung, bei etwas schräger Lage, zur Beobachtung vorlagen, habe ich sämtliche Chromosomen eintragen können, da sie in demselben Schnitt sich befanden. In der Kernplatte Fig. 3 war die Längsspaltung der Chromosomen gegen Fig. 2 etwas weniger weit fortgeschritten. Daß die Längshälften der Chromosomen in Fig. 3 nicht so scharf wie in Fig. 2 voneinander absetzten, war anderseits zum Teil durch die Fixierung bedingt, die in diesem Falle unvollkommener ausfiel. Dessen ungeachtet zeichnete ich diese Kernplatte und nahm sie unter meine Figuren auf, weil sie mir in unmittelbarer Nähe des Vegetationspunktes einer 27 Stunden nach der Chloralisierung fixierten Wurzel entgegentrat. An diese Tatsache werde ich weiterhin zu erinnern haben.

In die aus einem einfach diploiden Kern hervorgegangene Spindel (Fig. 4) habe ich nur die gleichzeitig bei medianer Einstellung sichtbaren Chromosomen eingetragen. Von einer paarigen Anordnung der Chromosomen ist dabei nichts zu bemerken. Diese Figur wurde auch gezeichnet, bevor ich auf die Erscheinung aufmerksam wurde, und sie sollte nur dazu dienen, einen Vergleich der

Durchmesser von diploiden und syndiploiden Kernspindeln meiner Präparate zu gestatten.

In Fig. 5 ist eine syndiploide Kernplatte zu sehen, mit beginnendem Auseinanderrücken der Längshälften der Chromosomen. Nur die gleichzeitig sichtbaren Chromosomen sind eingetragen. Ein weiter fortgeschrittenes Stadium des Auseinanderrückens, bei ebenfalls syndiploider Kernplatte, führt die Fig. 6 vor.

Doch besonders instruktiv sind die Polansichten der diploiden wie der syndiploiden Kernplatten. Solche Ansichten trifft man nur ganz vereinzelt in den Längsschnitten der Wurzeln an. Wenn man ihnen dort aber begegnet, können sie unter Umständen sehr willkommene Bilder liefern. Denn sie pflegen alsdann, wie unsere Fig. 18, Taf. V zeigt, in der Längsrichtung der Zellen gestreckt zu sein. Um Polansichten von Kernplatten in großer Zahl studieren zu können, zog ich aber Querschnitte der Wurzeln zu Hilfe.

Ich weise hier zunächst auf meine Figg. 8 bis 15, Taf. V hin, die eine entsprechende Zahl diploider Kernplatten, also Kernplatten mit der normalen Chromosomenzahl, vorführen. Da stellt man alsbald fest, daß diese Normalzahl, wie auch Němec richtig angibt, 14 beträgt[1]). Diese Zahl erfährt nur ganz selten in den chloralisierten Wurzeln eine Ausnahme, deren Grund später zu nennen sein wird. Untersucht man normale Wurzeln, d. h. Wurzeln, die nicht chloralisiert worden waren, auf diese Verhältnisse, so kann man oft Hunderte von Kernplatten durchmustern, ohne einer anderen Zahl als 14 zu begegnen. Doch wird man darauf zu achten haben, daß die Chromosomen sich gelegentlich gegenseitig decken können oder auch untereinander zusammenhängen, was sich hier aber meist leicht erkennen läßt. Schwieriger war seinerzeit die Sicherstellung der konstanten Zahl der Chromosomen in den diploiden Kernen von *Galtonia* und *Funkia*[2]), weil dort die an sich verschiedene Länge dieser Chromosomen im Einzelfall die Entscheidung darüber, ob nur ein Chromosom vorliegt oder zwei, ja selbst mehr der Chromosomen vereinigt blieben, erschwert. Außerdem schienen bei *Funkia* noch besondere Verhältnisse obzuwalten, auf die ich zurückkommen will.

1) Seinerzeit meinte Dr. Zörnig im hiesigen Institut nur sechs Chromosomenpaare in den Gonotokonten der Erbse zu finden (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLI, 1905, S. 149), während Wm. A. Cannon (The Spermatogenesis of Hybrid Peas (Bull. of the Torrey Bot. Club, Vol. XXX, 1903, S. 519) bereits 7 angab.

2) Vgl. meinen Aufsatz, Typische und allotypische Kernteilung, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII, 1906, H. 17.

Beim Studium nicht chloralisierter Vergleichswurzeln der Erbse fiel es auf, daß auch in diesen, wenn auch nur vereinzelt, syndiploide Zellen, beziehungsweise Zellreihen vorkommen können. Meist trifft man diese Erscheinung in den äußersten Zellschichten der Wurzelspitze an, doch sind sie auch in deren Innern nicht ganz ausgeschlossen. Die untersuchten Wurzeln waren im Gewächshaus in feuchten Sägespänen erzogen worden. Welche störenden Einflüsse, Verwundung durch kleine Tiere oder dergleichen mehr, die Bildung von syndiploiden Kernen im Einzelfall veranlaßten, muß ich dahingestellt lassen. Daß verschiedene Ursachen diese Erscheinung bedingen können, ist besonders durch die Arbeiten von Hugo Miehe[1]) und B. Němec[2]) bekannt.

In den so überaus schön und gleichmäßig ausgebildeten Kernplatten der Erbsenwurzel ist, sobald man erst einmal auf das in Betracht kommende Verhalten aufmerksam wurde, weiterhin gar nicht mehr zu übersehen, daß die Chromosomen Paare bilden. Nicht die Größenunterschiede sind es hier, welche Anknüpfungspunkte für diese Beobachtung schaffen, vielmehr ihre gegenseitige Lagerung. Die Vorstellung, daß dergleichen zu erwarten sei, hatte ich seinerzeit auf Grund theoretischer Erwägungen gefaßt und eben deshalb *Galtonia* und *Funkia* zur Untersuchung gewählt, weil mir deren verschieden große Chromosomen Anknüpfungspunkte für das Bestehen der Paare gewähren konnten. Das Ergebnis lautete bereits dahin: „daß die elterlichen Chromosomen in den Kernen der sporophyten Generation nicht zwei gesonderte Gruppen bilden, daß vielmehr die homologen Chromosomen in gegenseitiger Nähe sich befinden“[3]).

Ich habe mit Absicht eine größere Zahl von Kernplatten der Erbsenwurzel hier gezeichnet, damit sie ein Bild der möglichen Verschiedenheiten gewähren. Ich war bemüht, jedes Chromosom in Lage, Gestalt und Größe genau wiederzugeben und führte jede Zeichnung im Anblick des Präparats gleich fertig zu Ende. Es dürfte auffallen, daß in diesen Polansichten der Kernplatten die Längsspaltung der Chromosomen nicht so sichtbar ist wie in den Seitenansichten, so daß man zunächst meinen könnte, sie sei weniger

1) Über die Wanderung des pflanzlichen Zellkerns. Flora, Bd. 88, 1901, S. 105.

2) Im besonderen die aufeinander folgenden Mitteilungen über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen in den Stzber. d. böhm. Gesellsch. d. Wissenschaften in Prag, 1903 und 1904 und zuletzt in den Studien über die Regeneration, 1905, S. 200.

3) Typische und allotypische Kernteilung. a. a. O. S. 19.

weit fortgeschritten. Tatsächlich hängt das aber nur damit zusammen, daß in dieser Ansicht die beiden Längshälften der Chromosomen einander decken. — In Fig. 8, Taf. V, die wir nunmehr auf die Lagerungsverhältnisse ihrer Chromosomen prüfen wollen, ist an der rechten Seite die Anordnung zu Paaren unverkennbar. In der linken Hälfte fällt sie nicht auf, weil die homologen Chromosomen hier nicht in eine entsprechende, ihre Beziehungen deutlich machende seitliche Lage rückten. An dem obersten Paar links zeigen zwei Chromosomen ihre Zusammengehörigkeit aber dadurch an, daß sie an einem Ende sich berühren. Auch die untersten zwei Chromosomen im Bilde markieren sich noch ziemlich gut als Paar, während das bei den zwei über ihnen befindlichen Chromosomen nicht der Fall ist. Das rechte Chromosom dieses Paares könnte ebenso gut auch dem rechts von ihm gelegenen zugezählt werden, von dem es fast berührt wird. So gibt denn gleich diese erste von uns betrachtete polare Ansicht einer Kernplatte das Maß an, nach dem wir unsere Ansprüche an die Deutlichkeit der Paarenbildung zu richten haben. Tatsächlich folgen die homologen Chromosomen in dem den Knäuel bildenden, aus dem Gerüstwerk eines Kerns herausgesonderten Faden fortlaufend aufeinander (Fig. 41 und 42, Taf. VII) und erst eine später stattfindende Gruppierung bringt sie in eine mehr oder weniger parallele sie als Paare kennzeichnende Lage. Diese Orientierungsbewegung kann aber durch verschiedene Ursachen verhindert werden, und in dem Maße als sie unterbleibt, ist die Zusammengehörigkeit der homologen Chromosomen weniger markiert oder ganz unkenntlich. — Sehr schöne Gruppierung in Paaren zeigt die Fig. 9, Taf. V an ihrer unteren und oberen Seite, hingegen nicht in dem dazwischen liegenden Abschnitt. In letzterem ist das linke Paar gespreizt als solches dennoch deutlich zu erkennen, weil seine beiden Glieder an dem einen Ende zusammenhängen. Die beiden Chromosomen des rechten Paares sind zwar annähernd parallel gelagert, doch ziemlich stark auseinander gerückt und getrennt durch das eine zwischen sie hineinragende Glied des zuvor genannten Paares. — In Fig. 10 lassen sich die zusammengehörigen Glieder auch unschwer erkennen. Zwei Paare zeigen die Verbindung ihrer Chromosomen an den Enden. — Auffallend schön traten fast alle Paare in Fig. 15 hervor. — Weniger gut in Fig. 12, wo die Entscheidung über das, was zusammengehört, zum Teil nicht sicher zu treffen war. Zwei Chromosomen an der rechten Seite dieser Figur hatten eine gleichsinnige

Drehung um ihre Achse ausgeführt, durch welche ihre Längsspaltung in der Polansicht sichtbar wurde. Diese zwei Chromosomen sind einander so ähnlich, daß ich sie für die homologen Glieder eines Paares halten möchte, ungeachtet sie dies durch ihre Lage nicht verraten. — Auch aus der Fig. 15, Taf. V ergibt sich nur für einen Teil der Chromosomen die Zusammengehörigkeit hinreichend deutlich aus der Lage. — Eine peripherische Zelle des Periblems, die im Querschnitt sich ziemlich stark abgeflacht zeigte (Fig. 11), wies an der einen Seite ihrer Kernplatte, der rechten im Bilde, die Paare deutlich auf, während an der anderen Seite die Chromosomen stark zusammengedrängt lagen, wodurch die tatsächlich vorhandene Paarbildung verdeckt wurde. — Die Figg. 12 und 13 führen noch zwei andere Kombinationen vor, die einer weiteren Erläuterung nicht bedürfen. Ein entschieden seltener Fall liegt in Fig. 7 vor, wo die Chromosomen aller Paare, ein Paar nur ausgenommen, sich an dem einen ihrer Enden verbunden zeigen. In einem Teil dieser Paare ist auch die übliche Umbiegung unterblieben, so daß sie nur wenig gekrümmte, ja zum Teil fast gerade, entsprechend lange Stäbchen darstellen. Auch in der Seitenansicht wird durch ein derartiges Verhalten ein eigenes Aussehen der Kernplatte verliehen, diese scheint alsdann nur wenige Chromosomen zu führen. Es können solche Chromosomen zugleich verschiedentlich an den Spindelfasern emporgerichtet sein und den fremdartigen Habitus der Kernplatte noch erhöhen. Unter Umständen sind diese sich so verhaltenden Chromosomen auch dicker, sie sehen wie gequollen aus und dann wird es deutlich, daß sie keinen ganz normalen Zustand darstellen.

In den syndiploiden Kernplatten (Fig. 17 und 18, Taf. V) zählt man, wie auch B. Němec schon festgestellt hat, 28 Chromosomen. Man wird zahlreiche Polansichten solcher Kernplatten durchmustern können, bevor man auf eine Abweichung von der Zahl (Fig. 16) stößt. Da eine solche Ausnahme einen ganz bestimmten Grund hat[1]), der die Regel nur bestätigt, so kann man behaupten, dass in Erbsenwurzeln auch die Verschmelzungsprodukte der Kerne die Zahl der in den Verband eingetretenen Chromosomen festhalten.

Studiert man nun näher den Aufbau solcher syndiploider Kernplatten in Polansichten, so wird man auch in ihnen die paarweise Gruppierung der Chromosomen wiederfinden (Fig. 17 und 18, Taf. V). Die weitere Frage, die sich dann aufwirft, ist die, ob nicht auch

1) Vgl. weiter S. 495.

in einem solchen phylogenetisch nicht vorgesehenen Verschmelzungsprodukt die homologen Paare einander aufsuchen und ob nicht daraus Gruppierungen zu je vier Chromosomen sich ergeben. Da die Chromosomen der Erbsenkerne einander annähernd gleichen und aus ihrem Aussehen sich somit keine Anknüpfungspunkte zu ihrer Unterscheidung ergeben, so werden auch Fälle zur Beobachtung kommen, wo man auf eine nähere Zusammengehörigkeit von vier Chromosomen, die der Zufall annähernd parallel zueinander stellte, schließen könnte. Eine entsprechende Häufung der Beobachtung lehrt aber, daß es sich in solchen Fällen wirklich nur um eine zufällige Erscheinung handelt, welche diese Gruppierung veranlaßte. Im übrigen bekommt man in solchen syndiploiden Kernplatten nur Chromosomenpaare, nicht Doppelpaare zu sehen. Durch die Vereinigung der beiden elterlichen Chromosomen sind augenscheinlich die durch ihre Homologie veranlaßten Anziehungen in diploiden Kernen ausgeglichen, und es bleibt keine ungesättigte Affinität übrig, um die homologen Paare von zwei diploiden Kernen zusammenzuführen. Während die Vereinigung der haploiden Kerne im Geschlechtsakte auf chemotaktischen oder sonstigen Wirkungen beruhen mag, die sich zwischen den Chromosomen geltend machen, ist allem Anschein nach eine sich vollziehende Vereinigung von Kernen in einer durch Zufall mehrkernig gewordenen Zelle, ein Vorgang anderer Art. Ich möchte fast meinen, daß diese Verschmelzung, die ja meist erfolgt, wenn auch nicht immer zu erfolgen braucht, den Kernen aufgezwungen wird durch den Protoplasten, weil dieser normaler Weise nur auf einen Kern zentriert ist. Der Umstand, daß die Verschmelzung der Kerne in bestimmten Fällen auch unterbleiben kann und daß sie dann in gleichen Abständen im Protoplasten, gleichsam auf verschiedene Brennpunkte, sich verteilen, scheint mir meine Ansicht nur zu stützen. Dann zeigt sich eben deutlich, daß eine Anziehung zwischen diesen diploiden Kernen fehlt und daß sie an sich die Neigung haben, sich auf besondere Aktionssphären zu verteilen, falls nicht stärker wirkende zentralistische Bestrebungen des Protoplasten sie daran hindern.

Ich komme nach alledem zu dem Ergebnis, daß die diploiden Kerne, die in chloralisierten Erbsenwurzeln miteinander verschmelzen, sich nicht gegenseitig durchdringen, vielmehr als solche getrennt in dem Synkarion verharren.

Die Kernspindel, die aus einem Synkarion der chloralisierten Erbsenwurzel angelegt wird, ist dessenungeachtet, wie wir das an

unseren Bildern schon konstatieren konnten, regelmäßig ausgebildet (Fig. 1, 2 und 3, Taf. V). Man sieht ihr als solcher nicht an, daß sie aus einem syndiploiden Kern hervorging, und nur ihre Größe und die bedeutende Chromosomenzahl, die sie führt, verraten ihren Ursprung. Das Kinoplasma bestimmte augenscheinlich wieder diese einheitliche Ausgestaltung der ganzen Teilungsfigur, und die Spindelfasern haben für die gleichmäßige Verteilung der Kernplattenelemente gesorgt. Die aus solchen Kernplatten hervorgegangenen Tochterkernanlagen können einen einzigen Tochterkern bilden, der außer seiner Größe und Chromosomenzahl nichts Auffälliges darbietet. Doch oft vollziehen sich während der Abgrenzung der Tochterkernanlagen Trennungen, die den mangelhaften inneren Zusammenhang in ihnen verraten und die häufig zur Entstehung von je zwei Tochterkernen führen, auch die Bildung einer größeren Zahl von Kernen veranlassen können. Es ist, als wenn mit Schwund der Spindelpole der zentrierende Einfluß schwände, der alle die vorhandenen Chromosomen einheitlich zusammenhielt. Besonders häufig erfolgt es dann, daß die zusammengehörenden Chromosomen als je ein Kern abgegrenzt werden, daß aus der syndiploiden Anlage somit zwei normale diploide Kerne hervorgehen. Es kann aber, wenn auch weit seltener, eine größere Anzahl kleinerer unvollwertiger Kerne entstehen oder ein normalwertiger Kern und einige kleine unvollwertige Kerne, oder ein überwertiger und ein unterwertiger Kern. Ich habe den Eindruck gehabt, als wenn diese Erscheinungen nicht sowohl durch Abstoßung unter den Bestandteilen der beiden Kerne, als vielmehr durch Mangel der Anziehung unter ihnen veranlaßt wären. Durch gegenseitige Abstoßung könnte nicht gut ein überwertiger und ein unterwertiger Kern aus der Anlage hervorgehen. Der Mangel an Anziehung läßt aber sekundäre Einflüsse wechselnder Art zur Geltung kommen, die vom Cytoplasma ausgehen. Aus den geschilderten Erscheinungen erklärt es sich also, daß man, wenn auch nur äußerst selten, einer überwertigen Kernplatte begegnet[1]) wie Fig. 16, Taf. V, die mehr als die normale, aber doch nicht ganz die doppelte Zahl an Chromosomen führt. In dem abgebildeten Falle waren 18 Chromosomen vorhanden. Wie ein Teilungsbild aussehen kann, das ungleichwertige Kerne liefert, zeigt unsere bei schwächerer Vergrößerung dargestellte Fig. 19, Taf. V. Da sind in der mittleren Zelle neben den beiden

1) Sie gehörte einer Exodermiszelle an.

breiteren Anlagen für Tochterkerne auch zwei schmälere zu sehen, aus denen kleinere Kerne hervorgehen würden. Ihren Ursprung fand diese Teilungsfigur in einem syndiploiden Kern, wie ihn die nächst tiefere Zelle der Figur führt. In einer Zellreihe (Fig. 21, Taf. V), die ich ebenfalls bei schwächerer Vergrößerung abgebildet habe und die zu oberst einen normal diploiden Kern aufweist, sieht man in der syndiploiden Reihe, die nach abwärts folgt, zwei Zellen, in welchen neben einem größeren Kern ein kleinerer liegt. — Kernplatten mit einer unter der normalen gelegenen Chromosomenzahl, die aus solchen kleinen Kernen hervorgehen müßten, trifft man nur äußerst selten an, was damit zusammenhängt, daß solche kleinen Kerne bei der nächsten Mitose wieder in die größere Teilungsfigur aufgenommen oder, ohne in den Teilungszustand einzutreten, resorbiert oder auch wohl aus dem Protoplasten herausgedrängt werden. Der Fall einer Teilungsfigur mit nur wenigen Chromosomen wird uns durch die Figur 22b, Taf. VI in der Anaphase vorgeführt. In derselben Zelle ist unten, am Rande einer großen Vakuole, ein zweiter im Zerfall begriffener Kern zu sehen. Die Lage, in der sich diese Zelle im Periblem der Wurzel befand, ist aus der Fig. 22a, Taf. VI zu entnehmen. Man bemerkt, daß sie seitlich von einer Zellreihe abgegliedert wurde, die zum Teil noch syndiploide Kerne führt und deren Ursprung auf solche Kerne zurückzuführen ist. In Fig. 20b, Taf. V, hat man ein Beispiel vor Augen, wo ein Kern von der Teilung ausgeschlossen wurde und in Resorption begriffen, in dem Verbindungsfadenkomplex, dem Phragmoplasten, wie ihn einst Errera nannte, der anderen Teilungsfigur liegt. Die Zugehörigkeit dieser Zelle zu einer syndiploiden Zellreihe ergibt sich aus der Fig. 20a, Taf. V. In Fig. 23b, Taf. VI, der wir nunmehr unsere Aufmerksamkeit zuwenden wollen, tritt uns eine Zelle mit syndiploidem, in Prophase befindlichem Kern entgegen. Zwei aus der Teilung eines dem Anschein nach kleineren Kerns hervorgegangene Tochterzellen sind, mitsamt geringer Cytoplasmamassen, von dem großen Protoplasten abgegrenzt worden und bereits in Zerfall begriffen. Die Schrumpfung ist an dem links gelegenen Protoplasten weiter als an dem rechten fortgeschritten. Die Fig. 23a stellt diese Zelle im Verband mit angrenzenden Zellen dar.

Allem Anschein nach fehlt auch vegetativen haploiden Kernen die Neigung, sich zu durchdringen, wenn der Zufall sie in einer

Zelle zusammenführt und der Protoplast sie zwingt, sich zu vereinigen. Ungeachtet jedes Chromosom nur in Einzahl in solchen Kernen vertreten ist, geht, wie ich aus den vorhandenen Angaben schließen möchte, den homologen Chromosomen jener Grad der Affinität ab, der sie zur Paarenbildung veranlassen könnte. Zum mindesten für *Spirogyra* legen die vorhandenen Schilderungen, soweit sie hierzu überhaupt ausreichen, die Vermutung nahe, daß es zu einer innigen Verschmelzung ihrer Kerne bei einer vegetativen Vereinigung nicht kommt[1]). Selbst wo eine Zusammenführung haploider Kerne in vegetativen Zellen an Stelle eines Befruchtungsaktes getreten ist, kann es an jener sexuellen Affinität der Chromosomen und der daraus folgenden gegenseitigen Durchdringung der äußerlich verschmelzenden Kerne fehlen. Ein Beispiel hierfür geben die Uredineen ab, die zwei Teilungsfiguren in den Zellen jener Generation bilden, die aus der vegetativen Vereinigung von zwei haploiden Kernen in derselben Zelle hervorgeht[2]). Recht belehrend wäre die Klarlegung des Verhaltens der Kerne in den Zellen solcher Farnsporophyten, die apogam an haploiden Prothallien entstehen. Sie nehmen, wie durch J. B. Farmer und J. E. S. Moore[3]) bekannt wurde, ihren Ursprung aus haploiden Prothalliumzellen, in welche benachbarte haploide Kerne einwandern, um mit deren Kernen diploide Produkte zu liefern. Die ausführliche Abhandlung, welche diesen Vorgang und andere apogamische Erscheinungen bei Farnen behandelt, ist soeben von J. B. Farmer und L. Digby veröffentlicht worden[4]), doch erteilen die Bilder keine Antwort auf die von mir hier aufgeworfene Frage. Das hängt damit zusammen, daß diese Frage die Autoren selbst nicht beschäftigt hat, sie ihr daher auch eine besondere Aufmerksamkeit nicht zuwenden konnten, daß außerdem die Chromosomen der untersuchten Farne so zahlreich sind und so gedrängt liegen, daß es ihrer paarigen Zusammengehörigkeit nicht eben leicht fallen

1) Ich möchte hierzu im besonderen auf C. van Wisselingh, Über abnormale Kernteilung, Bot. Zeitg., I. Abt., 1903, S. 238 und J. J. Gerassimow, Über die Größe des Zellkerns, Beih. z. bot. Zentralbl., Bd. XVIII, 1904, S. 48 hinweisen.

2) Es genügt, wenn ich an dieser Stelle Vernon H. Blackmans Arbeit, On the Fertilisation, Alternation of Generations and General Cytology of the Uredineae, in Ann. of Bot., Bd. XVIII, 1904, S. 323, anführe.

3) On the Cytology of Apogamy and Apospory, I Preliminary Note on Apogamy, Proceed. of Roy Soc., Bd. LXXI, 1903, S. 457.

4) Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. Ann. of Bot., Bd. XXI, 1907, S 161.

würde, sich in parallelen Anordnungen zu äußern. Anderseits ist in den diesbezüglichen Kernteilungsbildern[1]) auch nichts von irgend einer Sonderung der Chromosomen in zwei gesonderte Gruppen zu bemerken, so daß man aus diesen Bildern weit eher auf eine gegenseitige Durchdringung der haploiden Kerne in dem diploiden Produkt, als auf das Gegenteil schließen möchte.

Doch wir treten nunmehr an das besonders wichtige Ergebnis heran, zu dem B. Němec in seinen Untersuchungen gelangt zu sein meint, daß nämlich in den chloralisierten *Pisum*-Wurzeln jene Kernteilungen, die eine doppelte Chromosomenzahl aufweisen, allmählich verschwinden, so daß man in Wurzelspitzen, „welche 42 Stunden nach der Chloralisierung fixiert wurden, keine Teilungen mit doppelter Chromosomenzahl mehr antrifft“[2]). — Wir haben im vorausgehenden festgestellt, daß es nicht heterotypische Reduktionsteilungen sind, auf welche diese Erscheinung zurückgeführt werden könnte, da solche Teilungen nicht stattfinden. Weiter gelangten wir zu dem Ergebnis, daß von den durch Němec erörterten Möglichkeiten, aus denen sich die beobachtete Verminderung der syndiploiden Teilungsfiguren ergeben kann, jene zutrifft, die mit dem Übertritte der doppelchromosomigen Kerne in die Streckungszone und das Dauergewebe rechnet. Das trifft aber nur für Wurzeln zu, in welchen, nach der Chloralisierung, Doppelkerne nicht im Meristem der Wurzelspitze selbst zustande kamen. Němec meint nun, dort fänden Kern- und Zellteilungen nur ziemlich selten statt; auch ließe sich annehmen, daß Meristemzellen, wenn sie zweikernig wurden, „wegen ihrer geringeren Teilungsfähigkeit nach der Chloralisierung, die Funktion der Initiale verlieren und normale Nachbarzellen dieselbe aufnehmen“. Übrigens treten diese Möglichkeiten bei Němec in seinen weiteren Erörterungen zurück, da ihm Reduktionsteilungen, als Ursache der ganzen Erscheinung, „recht wahrscheinlich“ sind[3]), somit andere Annahmen überflüssig machen.

In Wirklichkeit ergibt sich aus den Beobachtungen, wenn deren Zahl hinreichend groß ist, daß man in den Spitzen chloralisierter Wurzeln syndiploide Teilungsfiguren um so länger nach der Chloralisierung antrifft, je näher solche doppelkernigen Zellen am Vegetationspunkt entstanden. So wurde die in Fig. 3, Taf. V dar-

1) a. a. O., Taf. XIX, Fig. 57 und 60.
2) a. a. O., S. 723.
3) a. a. O., S. 724.

gestellte syndiploide Kernspindel, nur drei Zellen weit vom organischen Scheitel, einer Wurzel entnommen, die 27 Stunden nach der Chloralisierung in das Fixativ gelangte. In dieser Wurzel, wenn sie weiter gewachsen wäre, hätte man jedenfalls lange noch syndiploide Teilungsfiguren nachweisen können. So traf ich denn solche auch in manchen der erst 35 und 42 Stunden nach der Chloralisierung fixierten Wurzeln an. Die Figuren 22 u. 23, Taf. VI führen uns anderseits doppelkernige Zellen aus der Streckungszone von Wurzeln vor, welche wir 27 Stunden nach der Chloralisierung fixiert hatten. Hier waren somit, wie diese Bilder lehren, zahlreiche Zellen dieser Art in das ältere Gewebe übergegangen. Fig. 24, Taf. VI entstammt einer Stelle, die etwa 1,5 mm, Fig. 23 einer anderen, die etwa 2 mm vom Vegetationspunkte entfernt lag. Beide Bilder stellen Rindenzellen dar. Die Größe der doppelkernigen Zellen überwiegt zunächst noch deutlich die der einkernigen, und das bleibt auch weiterhin so, doch mit der Einschränkung, daß die Unterschiede sich immer mehr abschwächen. Die mit der Doppelzahl der Chromosomen ausgestatteten Kerne neigen in steigendem Maße dazu, nachdem sie aus der Sphäre aktiver Teilungstätigkeit getreten sind, gelappte, an Amitosen erinnernde Gestalten anzunehmen, die auch wohl zu einer völligen Trennung der Bestandteile führen können.

Tatsächlich wirken aber auch bestimmte Einflüsse dahin, die Zahl der bei der Chloralisierung zunächst entstandenen doppelkernigen Zellen ein wenig einzuschränken. Nicht alle diese Zellen gelangen somit in ältere Wurzelteile. Wie wir zuvor schon feststellten, daß unterwertige Kerne öfters der Resorption anheimfallen, oder daß sie aus dem ursprünglichen Zelleib herausgedrängt werden und dann zugrunde gehen, so konnten wir unter Umständen konstatieren, daß ähnliche Schicksale übermächtige Zellen zu treffen vermögen. Denn es kommt nicht eben selten vor, daß Zellreihen mit syndiploiden Kernen von einer absterbenden Zelle unterbrochen werden, deren Kern Zeichen der Desorganisation verrät. Diesen Eindruck machte beispielsweise die unterste Zelle der mittleren Zeile in Fig. 26, Taf. VI. Ihr Kern erschien sehr inhaltsarm, während bläschenförmige Gebilde gleichzeitig das ihn umgebende Cytoplasma durchsetzten. Die Zelle war sehr lang, dem Anschein nach unfähig, sich noch zu teilen. Auch die nächst höher gelegene überlange Zelle, mit zwei unsymmetrisch verteilten, etwas ungleichen Kernen, konnte nicht mehr als völlig gesund gelten. Ihre über

einer syndiploiden Zelle stehende Nachbarin zur Linken, war zur Zeit der Fixierung schon tot. Es machte den Eindruck, als hätte ein hypertrophisches Wachstum hier zu Funktionsstörungen geführt. Das Bild war einer 35 Stunden nach der Chloralisierung fixierten Wurzel entnommen. Ebenso zeigt die Fig. 27, Taf. VI unten rechts eine abgestorbene Zelle, die nur noch Inhaltsreste führt. Daß diese Zelle syndiploid war, erkennt man an ihrer Größe und an dem Verbande, in dem sie steht. Die Figuren 28 und 29, Taf. VI aus chloralisierten Wurzeln, die nach 27 Stunden fixiert wurden, weisen je eine abgestorbene, schon geschrumpfte Zelle in den zur Darstellung ausgewählten Längsreihen auf. In Fig. 28 ist die betreffende Zelle zum größten Teil schon resorbiert. Ähnlich in dem durch Fig. 30 vergegenwärtigten Falle. In Fig. 31 ist eine im Beginn der Resorption begriffene, sowie eine andere zur Seite gedrängte und schon fast verschwundene Zelle zu sehen; endlich in Fig. 32 drei aneinander stoßende, abgestorbene Zellen. Auf sie folgt nach unten eine großkernige Zelle. Ob diese abgestorbenen Zellen auch syndiploid gewesen sind, ließ sich freilich nicht mehr entscheiden. Wiederholt fiel mir auf, daß, wenn syndiploide Kerne infolge der Chloralisierung, besonders nahe am Vegetationspunkt entstanden waren, Störungen dort sich besonders häufig einstellten, und unter Umständen das Absterben einer ganzen Anzahl von Zellen veranlaßten. Die Fig. 33, Taf. VI führt uns eine abgestorbene Zelle an der Grenze von Periblem und Plerom, aus einer 27 Stunden nach der Chloralisierung fixierten Wurzel vor.

Doch auch in Wurzelspitzen, die solche extreme Erscheinungen nicht aufweisen, pflegt das Vorhandensein zweikerniger Zellen in den betroffenen Zellreihen zum mindesten Orientierungsstörungen der Scheidewände zu veranlassen. B. Němec hat bereits angegeben, daß, wenn in zweikernig gewordenen Zellen die Kerne, ohne verschmolzen zu sein, in Teilung eintreten, sie dies gleichzeitig tun[1]). Das führt zur Entstehung je einer oberen und unteren einkernigen und einer mittleren zweikernigen Zelle. Von dieser mittleren Zelle können nun die beiden Kerne verschmelzen oder auch getrennt bleiben und den Vorgang ihrer gleichzeitigen Teilung wiederholen. Öfters wurden bei solchen Teilungen die Phragmoplasten schräg zur Längsachse der Zelle gestellt und die Scheidewände entsprechend verschoben. Besonders stark machen sich die Ab-

1) a. a. O., S. 684.

weichungen in der Anordnung der Scheidewände geltend, wenn syndiploide Zellen eine ungewohnte Breite erlangen. Dann wird auch wohl eine diploide Zelle in derselben Längsreihe quer gedehnt und veranlaßt, sich der Quere und nicht der Länge nach zu teilen. Demgemäß sieht man öfters eine breite syndiploide Zellreihe sich in zwei diploide fortsetzen. Übrigens können solche durch syndiploide Kerne erzeugte, im normalen Bau nicht vorgesehenen Zellerweiterungen Spannungen veranlassen, die zu einer Trennung benachbarter Zellreihen und zu seitlichen Verschiebungen innerhalb der einzelnen Reihe selbst führen. Beides ist in unserer Fig. 34, Taf. VI zu sehen. — Wegen sonstiger Unregelmäßigkeiten, Verdopplung der Reihen u. dgl. m. wären die Figuren 21, 24, 25, 32, Taf. VI zu vergleichen. Ein ganz eigenes Bild bot eine Zellreihe dar, die ich einer Wurzel entnahm, die 27 Stunden nach der Chloralisierung fixiert wurde. Zu oberst in dem ihr entnommenen Bilde (Taf. VI, Fig. 35a) ist ein syndiploider Kern im Teilungszustand zu sehen; darunter die verdoppelte Zellreihe mit normal diploiden Kernen, hierauf zu unterst wieder nur eine bedeutend vergrößerte Zelle mit einer großen Zahl kleiner Kerne. Diese Zelle ist in Fig. 35b bei stärkerer Vergrößerung wiederholt. Als Beispiel einer extremen Ablenkung der Teilungsfiguren füge ich noch die Fig. 36, Taf. VI hinzu, während ich für alle sonstige Mannigfaltigkeit möglicher Teilungsvorgänge in den chloralisierten Wurzeln auf die Bilder verweise, die B. Němec in den Text seiner Abhandlung eingeschaltet hat.

Eine überwältigende Summe von Tatsachen, die meiner Ansicht nach eine andere Deutung nicht zulassen, spricht nach dem heutigen Stande unseres Wissens für die Individualität der Chromosomen. Trotz dieser Fülle an Beweismaterial dürfte der hier vorliegende Fall, welcher zeigt, daß auch durch Chloralhydrat veranlaßte, also künstlich erzeugte Synkarionten an der ihnen zugewiesenen Chromosomenzahl festhalten, eine weitere willkommene Bestätigung dieser Vorstellung bilden. Die Chromosomenzahl besteht eben auch unter solchen Verhältnissen fort, weil sie erblich fixiert ist. Der Schwerpunkt der Erscheinung liegt trotzdem eigentlich nicht in dieser Zahl, vielmehr in der Konstanz der jedem Kern zukommenden Erbeinheiten. Ich habe meine Ansichten hierüber in dem Aufsatz über typische und allotypische Kernteilung[1])

1) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905, S. 18, 49.

entwickelt und zu begründen gesucht. Wo die Zahl der Chromosomen stetig oder nur gelegentlich infolge unterbliebener Trennung gegebener Einheiten eine Änderung erfährt, spricht das nicht gegen die Individualität der Chromosomen. Ebensowenig wird die Individualitätslehre dadurch erschüttert, daß in einzelnen Fällen auf bestimmten Entwicklungszuständen eine Segmentierung der Chromosomen sich vollzieht und in einer, ebenfalls erblich fixierten Weise, deren Zahl sich ändert. Das geschieht beispielsweise in einem auf die Synapsis folgenden Stadium in den Pollenmutterzellen von *Funkia Sieboldiana*[1]). Endlich darf gegen die Individualitätslehre der Chromosomen auch nicht jener ganz eigenartige Fall herangezogen werden, der sich bei den Ascariden während der Eifurchung abspielt. Da hat bekanntlich Th. Boveri[2]) nachgewiesen, daß die Chromosomen der somatischen Kerne ihre verdickten Enden abstoßen. Nur die für Urgeschlechtszellen bestimmten Kerne behalten diese Enden bei. Die Chromosomen der somatischen Kerne werden zugleich in eine weit größere Zahl kleinerer Chromosomen zerlegt. Dieser letzte Vorgang gehört der von mir schon erörterten Kategorie von Erscheinungen an[3]). Die angeschwollenen Enden der Chromosomen im Ascaridenei, die aus den somatischen Kernen entfernt werden, sind als Stütze für die qualitative Verschiedenheit in einzelnen Chromosomen angerufen worden. Ich selbst trete auch für die qualitative Verschiedenheit der Teile eines Chromosoms ein, zugleich auch für die Verschiedenheit der einzelnen Chromosomen. Zu letzterer Vorstellung will es nun nicht gut stimmen, daß die Chromosomen im Ascarisei an den beiden Enden eine Verdickung aufweisen und daß allen diesen Chromosomen übereinstimmend eine solche Verdickung zukommt. Nachdem ich nun in den Kernen von *Marsilia*[4]) in extremer Weise erfahren habe, wie viel Substanz, die sicher nicht Erbsubstanz ist, in die Chromosomen vor der Teilung aufgenommen werden kann, darf ich mir die Frage

---

1) Typische und allotypische Kernteilung, a. a. O., S. 19, Kiichi Miyacke, Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1906, S. 90 u. 103.

2) Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse, Festschrift für Carl von Kupffer, 1899, S. 415 ff. und Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, 1904, S. 26.

3) Von M. Nußbaum wird er als Beweis gegen die Individualität der Chromosomen verwertet. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 59, 1902, S. 670.

4) Apogamie bei *Marsilia*. Flora, Bd. 97, 1907, S. 173.

aufwerfen, ob jene Enden, die von den Ascaris-Chromosomen abgestoßen werden, wirklich auch Träger von Erbeinheiten sind, ob sie nicht vielmehr nur spezifische Nahrungsstoffe darstellen, die es im besonderen den Urgeschlechtszellen zu sichern gilt. Die von Th. Boveri gemachte Wahrnehmung, daß die Endanschwellung der Ascaris-Chromosomen in sehr verschiedener Stärke ausgebildet sein können, spricht eher gegen ihre Chromosomennatur, so auch der Umstand, daß sie im ruhenden Kern ihre Selbständigkeit als solche bewahren. Daß sie anfangs, wie der sicherlich echte, den mittleren Teil jedes Chromosoms einnehmende Abschnitt längsgespaltet werden, fällt zunächst für ihre Chromosomennatur in die Wagschale. Doch mit ihrer Ablösung von diesem mittleren Abschnitt verlieren sie ihre Fähigkeit zur Längsspaltung, so daß dann auch Boveri von ihnen meint, sie hätten die Chromosomenqualität eingebüßt[1]). Man könnte aber auch sehr wohl sich vorstellen, daß ihre zu Anfang sich vollziehende Längsspaltung ihnen durch den Teilungsapparat, dessen Einfluß sie unterlagen, aufgezwungen wurde. — Die neuliche Veröffentlichung von S. Gutherz[2]) aus dem O. Hertwigschen Institut, über Heterochromosomen, sowie von Katherine Foot und G. C. Strobelt über das „akzessorische Chromosom“ von *Anasa tristis*[3]), haben in mir auch Zweifel erweckt, ob alles das, was unter dem Namen Chromosom zunächst noch geht, zu den echten Chromosomen gehört und Träger von Erbeinheiten ist. Mir scheint es fast, als wenn bestimmte Abweichungen in dem Verhalten solcher Heterochromosomen sich besser begreifen ließen, wenn man sie in eine andere Kategorie von Gebilden, etwa in jene der Nukleolen verlegen könnte. Fadenförmige Streckung im besonderen ist durchaus noch nicht für die Chromosomennatur von Gebilden, die ein sich teilender Kern aufweisen kann, entscheidend. So nehmen die Nukleolen in den Prophasen der *Marsilia*-Kerne die Gestalt perlschnurförmig gegliederter Chromosomen an[4]). Neuerdings fand Jules Berghs, daß bei

1) Festschrift, S. 418 u. 421.

2) Zur Kenntnis der Heterochromosomen, Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, Bd. 69, 1906, S. 491.

3) The „accessory Chromosome“ of Anasa tristis, Biolog. Bull. Vol. XII, 1907, S. 119. Hinzu kommt noch aus dem R. Hertwigschen Institut die Arbeit von A. Wassillief über die Spermatogenese von *Blatta germanica*. Arch. f. mikr. Anat. usw., Bd. 70, 1907, S. 12 u. a. a. O.

4) Vgl. die verschiedenen Kernbilder auf den Tafeln in dem zuvor zitierten Aufsatz.

Spirogyra außer den Chromosomen ein Bestandteil des Nucleolus in fadenförmiger Differenzierung zur Teilung schreitet[1]).

Immer wieder muß betont werden, daß jenes Festhalten an der Zahl der Chromosomen, das uns so allgemein in der organischen Welt entgegentritt, nur ein sichtbarer Ausdruck ist für die theoretisch zu fordernde Konstanz in der Zahl der Erbeinheiten, die jeder Kern besitzen muß. Diese letzte Voraussetzung wird auch durch eine Änderung der Chromosomenzahl, wo diese sich einstellen kann, nicht erschüttert. Für sie zeugen, meiner Ansicht nach, klar auch die nicht seltenen Beispiele nahe verwandter Arten einer Gattuug, die sich durch ihre Chromosomenzahl unterscheiden. Die als Schlagwort dienende Bezeichnung „Individualität der Chromosomen" ist somit in der Fassung, die ich ihr gebe, nur der Ausdruck für die Theorien, die mit einer beständigen Zahl von Erbeinheiten operieren. Die konstante Zahl der Chromosomen, welche die Beobachtung uns vorführt, ist nur der sichtbar werdende Ausdruck für die Konstanz dieser der direkten Beobachtung sich entziehenden letzten Einheiten.

Unwissenschaftlich wäre es bei alledem, zu behaupten, daß die auf die Zahlenkonstanz der Chromosomen sich stützenden Theorien der Vererbung, sich für alle Zeit behaupten werden, oder daß sie gar die Lösung des Vererbungsproblems bringen. Es ist vielmehr nur daran festzuhalten, daß sie in diesem Augenblick der beste Ausdruck für den Stand unseres Wissens bilden. Daß an unsere morphologischen Feststellungen die physiologischen Befunde der Vererbung so gut sich anschließen lassen, so vor allem die Mendelsche Merkmalspaltung, ist gewiß eine sehr erfreuliche Tatsache. Die entgegengesetzten Anschauungen bauen sich hingegen weit mehr aus negativen Größen auf. Sie weisen auf die schwachen Seiten der Individualitätshypothesen hin, auf etwaige Widersprüche, die sie birgt, endlich auch auf Erscheinungen, die sie nicht zu erklären vermag. Solche auf negative Größen gestützten Anschauungen sind an sich wenig fruchtbar, haben immerhin einen hohen kritischen Wert. Für mich fielen besonders ins Gewicht die von M. Nußbaum gemachten Einwände, weil sie von Beobachtungen ausgehen, die mit der „Individualität der Chromosomen absolut unvereinbar" sein sollen[2]). Da M. Nußbaum selber in hervorragender Weise

1) Le Noyau et la Cinèse chez le Spirogyra „La Cellule", L. XXIII, 1906, S. 55.
2) Befruchtung und Vererbung, Anat. Anz., Bd. XXVIII, 1906, S. 413.

an der Arbeit beteiligt war, dem wir den jetzigen Aufbau unserer Vorstellungen auf dem Gebiete der Vererbung verdanken, so verlangen Anschauungen, die er vertritt, auch volle Beachtung. M. Nußbaum gibt an, daß die Beobachtungen, die er gelegentlich der künstlichen Teilung der Infusorien anstellte, entscheidend in der betreffenden Frage seien. Man könne die *Gastrostyla vorax*, die vier Makro- und vier Mikro-Nuclei besitzt, so zerlegen, daß drei Paare wegfallen, ohne die charakterisierten Eigenschaften des Infusors zu schädigen. Bei der Encystierung von *Stylonychia* und *Gastrostyla* fände anderseits die Vereinigung der einzelnen Makro- und Mikro-Nuclei zu einem Makro- und Mikro-Nucleus statt. Für die Teilungsvorgänge sei es wahrscheinlich, daß eine ähnliche Verschmelzung ihnen vorausgehe. — Kernverschmelzungen sprechen, meiner Auffassung nach, durchaus nicht gegen die Individualität der Chromosomen. Die Vorgänge, die ich hier eingehend für die chloralisierten Wurzeln von *Pisum* geschildert habe, beweisen das auf das Bestimmteste. In M. Nußbaums Abhandlung „über die Teilbarkeit der lebendigen Materie“ [1]) finde ich die Angabe: „Für die Erhaltung eines Infusoriums ist es gleichgültig, ob man es der Länge, der Quere nach oder in schrägen Richtungen zerteilt. Wenn nur dem Teilstück Kernsubstanz erhalten bleibt, so restituiert es, abhängig von der Temperatur, in höchstens 24 Stunden, seine ursprüngliche Form. Schon nach 20 Minuten sind an den Schnitträndern neue Cilien gesproßt und am Tage nach der Verstümmelung des Muttertieres hat jedes der kernhaltigen Teilstücke wiederum vier bis sechs Nuclei und Nucleoli und alle die Art charakterisierenden Wimperanhänge. Die Entscheidung, ob die Erhaltung des Nucleus oder des Nucleolus allein, oder ob das Vorhandensein beider, diesen Erfolg sichert, ist vorläufig eine offene Frage“. Einige Seiten weiter heißt es [2]): „Aus meinen und Grubers Versuchen geht nun mit Evidenz hervor, daß die Restitution eines Bruchstückes von einem geeigneten Infusorium immer erfolgt, sobald nur ein Teil der Kernsubstanz dem abgetrennten Leibesstück erhalten bleibt.“ Die Heranziehung von A. Gruber erfolgt im besondern in Hinblick auf seine mit Stentor angestellten Teilungsversuche [3]). Bei Stentor ist der Kern rosenkranzförmig. Jedes Stück des künstlich zerteilten

1) Archiv für mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. XXVI, 1886, S. 514.

2) a. a. O., S. 519.

3) A. Gruber, Beitr. zur Kenntn. d. Physiol. und Biol. der Protozoen, Ber. d. Naturf.-Gesellsch. zu Freiburg i. B., Bd. I, 1886, Heft 2, S. 12.

Infusors ist regenerationsfähig, sobald es ein Stück des Rosenkranzes erhält. Die der Arbeit beigefügten Bilder zeigen mehrere Glieder des Rosenkranzes in den Teilstücken. — Man braucht nur anzunehmen, daß der rosenkranzförmige Kern in Wirklichkeit eine Reihe von Kernen darstellt, um den Widerspruch mit der Individualitätslehre der Chromosomen aufzuheben. Daß die Glieder des Rosenkranzes vor jeder Kernteilung verschmelzen zu einer bohnenförmigen Masse[1]), kann nicht gegen die Natur des Rosenkranzes als Synkarion entscheiden, da ja auch bei anderen mehrkernigen Infusorien eine Kernverschmelzung dem Teilungsvorgang vorausgeht, den die Kerne somit im Zustande eines Synkarions ausführen. — Als unverträglich mit der Individualitätstheorie der Chromosomen führt M. Nußbaum[2]) auch die Fälle an, in welchen auf Amitosen wieder Mitosen folgen sollen. Es könnten dafür im wesentlichen nur die Angaben von Alexander Nathansohn[3]) über *Spirogyra* in Betracht kommen, für welche die Richtigkeit der Deutung aber von verschiedenen Seiten schon entschieden in Abrede gestellt wurde. In Wirklichkeit handelte es sich in den ätherisierten Spirogyren von A. Nathanson um dieselben Erscheinungen, mit denen sich diese Arbeit in den chloralisierten Erbsenwurzeln zu beschäftigen hatte. Der einzige Fall im Pflanzenreich, den ich als sichergestellt gelten lassen kann, in welchem mitotische Kernteilung auf amitotische folgt, ist der von K. Shibata[4]) in den Knöllchen von *Podocarpus* beobachtete. In den von dem endotrophen Pilz befallenen Wirtszellen vermehrt sich der Kern durch Einschnürung. Während der Pilzverdauung runden sich die so entstandenen Kerne ab und nehmen, wenn das Pilzmycel bis auf Reste geschwunden ist, ein ganz normales Aussehen an. Solche Kerne trifft man weiterhin oft in inniger gegenseitiger Berührung. Ob diese zur Verschmelzung der Kerne führt, blieb unentschieden. Während die meisten Kerne der in Betracht kommenden Zellen sich desorganisieren, trifft man auch „ungemein hypertrophierte Kerne“ an, die in eine typische Mitose eintreten. K. Shibata zählte in diesen Teilungsfiguren 12 Chromosomen, dieselbe Zahl wie im Meristem

1) A. Gruber a. a. O., S. 13.

2) a. a. O., 1906, S. 414.

3) Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXV, 1900, S. 48.

4) Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVII, 1902, S. 646.

von *Podocarpus*-Wurzeln. Die aus der Teilung hervorgegangenen Kerne gehen ebenfalls alsbald zugrunde. Das ändert natürlich nichts an der Tatsache, daß eine mitotische Teilung hier auf eine amitotische folgt. So etwas ist an sich somit möglich. Ich nehme bis auf weiteres an, daß die Teilungsfigur, in der K. Shibata 12 Chromosomen zählte, einem Kern angehörte, der einer Verschmelzung aller zuvor durch Fragmentation in der Zelle entstandenen Teilkerne seine Entstehung verdankte. Es könnten hier möglicherweise auch Teilungsfiguren angetroffen werden, die weniger Chromosomen führen, in Fällen nämlich, wo die Desorganisation des einen oder anderen Teilkerns in der Zelle dem Verschmelzungsvorgang vorausging. Denn es dürften dann, so muß ich annehmen, die zurückgebliebenen Kerne nicht imstande sein, die fehlenden Chromosomen zu ergänzen. Ich hoffe, daß es mir gelingen wird, das nötige Untersuchungsmaterial zu erlangen, um diesen Punkt klarzulegen. — Da schließlich alle Kerne der *Podocarpus*-Knöllchen, also auch die, welche zur Mitose zurückkehren, der Zerstörung anheimfallen, so vermögen auch diese Gebilde nicht, ein sonst sehr erwünschtes Versuchsobjekt abzugeben, an welchem man die Folgen des Fehlens einzelner Chromosomen an dem Entwicklungsprodukt studieren könnte. Mit solchen unvollwertigen Kernen an einem geeigneten Objekt experimentieren zu können, hätte aber mehr Bedeutung, als etwaige Versuche mit überwertigen Kernen, wie sie B. Němec anzustellen und in ihren Wirkungen zu verfolgen hofft[1]). Doppelte Chromosomenzahl, das bemerkt auch B. Němec, „hat an sich keine Bedeutung für die formative Tätigkeit einer embryonalen Zelle“. Wir sehen, daß sie auch in der Erbsenwurzel, sofern nicht etwa die Größenzunahme der betroffenen Zellen Störungen verursacht, nicht abnorm zu wirken braucht. Die synhaploiden Zellen apogamer Pteridophyten-Prothallien bequemen sich der doppelten Chromosomenzahl sehr gut an, ja sie können zur Bildung doppelchromosomiger Geschlechtsprodukte sogar schreiten[2]).

Eine besondere Schwierigkeit sollte der Auffassung, daß die Chromosomen die Träger erblicher Eigenschaften sind, aus einer Anzahl von J. Loeb[3]) angestellter Versuche erwachsen. Denn

1) Über die Bedeutung der Chromosomenzahl. Vorl. Mitt., Bull. intern. de l'Acad. des sc. de Bohême, 1906, Sonderabzug S. 3, 4.

2) Vgl. das weitere in meinem Aufsatz über Apogamie bei *Marsilia*, Flora, Bd. 97, 1907, S. 167, dort die Literatur.

3) J. Loeb, Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserschein., 1906, S. 7, 255.

Loeb kommt zu dem Ergebnis, daß für die ersten Stadien des Embryo das Ei bestimmend sei und daß die Spermatozoiden zunächst, wenn nicht ausschließlich so doch wesentlich, nur entwicklungserregend wirken. Erst auf späteren Stadien soll sich der vererbende Einfluß der Spermatozoiden geltend machen. So auch hat E. Godlewski[1]) kernlose Eibruchstücke eines Seeigels mit Crinoidensperma befruchtet und aus ihnen Larven von rein mütterlichem Charakter erhalten. Im letzten Falle machen sich bestimmende Einflüsse des Cytoplasma auf den Entwicklungsgang in besonders auffälliger Weise geltend. Das beweist aber meiner Ansicht nach nicht, daß die Wirkungssphäre der Spermatozoiden einzuschränken sei, und daß die Chromosomen nicht die einzigen Träger der erblichen Eigenschaften seien, vielmehr zeigt es nur an, welchen Einfluß das Milieu auf die Leistungen dieser Chromosomen auszuüben vermag. Wird doch einer diploiden Nucellarzelle bestimmter Angiospermen bei Adventivkeimbildung, wenn sie in den angrenzenden Embryosack vordringt, also in eine für andere Entwicklungsvorgänge maßgebende Umgebung gelangt, eine Ausbildung nach Keimesart aufgedrungen. Zwingen doch Parasiten bei Gallenbildungen ihrem Wirt ganz spezifische Neubildungen auf. In diesem Sinne habe ich zu der angeregten Frage in der „Ontogonie der Zelle seit 1875“ Stellung genommen[2]) und eine in mancher Beziehung ähnliche Beeinflussung der Tätigkeit der Chromosomen durch das Cytoplasma in dem sie sich befinden, nimmt auch Carl Rabl in seiner Leipziger Antrittsrede über „Organbildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung“ an[3]).

Als eine nicht unwichtige Stütze der Individualität der Chromosomen erscheint mir deren Anordnung zu Paaren, wie ich diese nun eingehend in den Erbsenwurzeln studieren konnte. Es ist klar, daß eine solche Anordnung in haploiden Kernen nicht vorhanden sein kann, da letztere jedes Chromosom nur einmal führen. Würde sie auch dort dem Beobachter entgegentreten, so müßte die Deutung, die ich ihr in diploiden Kernen gebe, sehr fraglich erscheinen. Irgend eine Angabe in der Literatur, aus der sich auf eine paarweise Gruppierung der Chromosomen in haploiden Pflanzenkernen schließen ließe, ist mir aber nicht bekannt. Gäbe es Ur-

1) E. Godlewski jun., Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoiden-Familie. Arch. f. Entwickl.-Mech., Bd. XX, 1906, S. 639.

2) Progressus rei botanicae, 1906, Bd. I, S. 123.

3) Am 21. Juni 1906 in der Aula der Univ. Leipzig gehaltenen Antrittsvorlesung.

sachen, die eine solche Gruppierung dort zu veranlassen vermöchten, so könnten sie sich auch in den Kernplatten der Reduktionsteilung äußern. Denn es pflegen ja im Pflanzenreich die beiden Chromosomen jedes Paares in der Kernplatte der Reduktionsspindel so eng aneinander geschmiegt zu sein, daß sie wie ein einziges Element in die Erscheinung treten. Die Kernplatte wird dadurch in ihrem Aufbau gleichsam haploid und könnte somit auch andere Ursachen für Paarungen, falls solche wirksam sein sollten, außer jenen, die ich auf die Homologie der Chromosomen zurückführe, verraten. Das ist aber nicht der Fall. — Ich zog die Reduktionsplatte als Beleg heran, weil ihr Aussehen an fast unzähligen Bildern geprüft werden kann, die sie in polarer Ansicht vorführen. Für haploide Kerne sind polare Kernplattenansichten nur selten zur Veröffentlichung gelangt, sie werden in Zukunft zu berücksichtigen sein. Paarweise Gruppierungen der Elemente wären aber auch in den Kernplatten der Reduktionsteilung zu erwarten, wenn die Vorstellung zutreffen sollte, die sich O. Rosenberg[1]) neuerdings über das Zahlenverhältnis der Chromosomen in den beiden von ihm untersuchten *Drosera*-Arten bildete. *Drosera rotundifolia* besitzt in ihren haploiden Kernen 10, *Drosera longifolia* 20 Chromosomen. Ich sprach mich seinerzeit dahin aus[2]), daß zwei Chromosomen der *Drosera longifolia* einem Chromosom der *Drosera rotundifolia* entsprechen. Der Bastard zwischen den beiden *Drosera*-Arten führt 30 Chromosomen in seinen diploiden Kernen. Wäre meine Ansicht richtig, meint O. Rosenberg, so müßten bei der Chromosomenpaarung in den Gonotokonten des Bastards, in Vorbereitung der Reduktionsteilung, zwei von *Drosera longifolia* abstammende Chromosomen zu einem von *Drosera rotundifolia* treten. Das sei aber nicht der Fall, vielmehr kopuliere nur ein Chromosom von *Drosera longifolia* mit einem von *Drosera rotundifolia*; zehn Chromosomen von *Drosera longifolia* bleiben ungepaart. Daher O. Rosenberg annehmen möchte, daß ein Chromosom von *Drosera longifolia* einem von *Drosera rotundifolia* entspricht, daß, in einem Worte, die homologen Chromosomen von *Drosera longifolia* in den Gonotokonten doppelt, somit also, wie auch hinzuzufügen wäre, in den somatischen Kernen vierfach vertreten sein. Damit ließe sich aber, im Anschluß an die hier entwickelten Vorstellungen,

1) Erblichkeitsgesetze und Chromosomen. Särtryck ur Bot., Stud. tillägnade F. R. Kjellman, 1906, S. 237.

2) Typische und allotypische Kernteilung, a. a. O., S. 29.

erwarten, daß etwa sichtbar werdende Beziehungen der homologen Chromosomen in den diploiden Kernen einer *Drosera longifolia* sich durch Gruppierungen zu vier in den haploiden Kernen, zu zwei in den Reduktionsplatten, verraten würden. Ich glaube nicht, daß das in diesen oder in anderen entsprechenden Fällen zu erwarten sei, und ich halte an der Annahme fest, daß zwei Chromosomen von *Drosera longifolia* einem Chromosom von *Drosera rotundifolia* entsprechen, und daß man sich somit jedes Chromosom der *Drosera rotundifolia* bei *Drosera longifolia* quer geteilt zu denken habe. Eine soeben erschienene Arbeit des hiesigen Instituts von Fr. Laibach hat ergeben, daß nahe verwandte Cruciferen in der Zahl ihrer Chromosomen bedeutende Verschiedenheiten zeigen[1]). Dabei stellten die nachgewiesenen Zahlen durchaus nicht die Multipla einer einzigen Zahl dar, die man dann etwa als Grundzahl sich vorstellen könnte. In meinem Aufsatz über typische und allotypische Kernteilung habe ich bereits erwähnt, daß Fr. Roth im hiesigen Institut bei *Rumex Acetosella* doppelt soviel Chromosomen als bei *Rumex Acetosa* fand. Ich kann jetzt angeben, daß es sich um die Zahlen 16 und 8 handelt und hinzufügen, daß für *Rumex scutatus* Fr. Roth bei weiterer Untersuchung 16 und für *Rumex cordifolius* nicht weniger als etwa 40 Chromosomen feststellte. O. Rosenberg erörtert die Möglichkeit, ob nicht in *Drosera longifolia* die Verdoppelung der Chromosomenzahl, im Vergleich mit *Drosera rotundifolia* dadurch bedingt worden sei, daß eine Äquationsteilung und Verschmelzung der Tochterkerne erfolgte[2]). Auf solche Gattungen, wo die Verschiedenheiten der Chromosomenzahl nicht Multipla der kleinsten vorkommenden Zahl betragen, ist die Rosenbergsche Vorstellung überhaupt nicht anwendbar. Sie ist auch an sich schon höchst unwahrscheinlich, weil sie eine Vermehrung gleichwertiger Chromosomen bedingen würde, wie sie augenscheinlich durch die Reduktionsteilung verhindert werden soll. Eine Vermehrung gleichwertiger Chromosomen würde auch, unter sonst gleichen Bedingungen, eine bedeutende Anschwellung der Kerne zur Folge haben und solche Größenunterschiede in extremen Fällen veranlassen, wie sie tatsächlich nicht

1) In den diploiden Kernen von *Stenophragma* 10, von *Alyssum, Iberis, Sisymbrium* 16, *Lunaria* 24, *Capsella, Brassica* 32. Die Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich, Beitr. zum Bot. Zentralbl., Bd. XXII, 1907, Abt. I, S. 5.

2) a. a. O., S. 239.

bestehen. Daß im Reduktionskern des *Drosera*-Bastardes ein Chromosom der *Drosera longifolia* mit einem Chromosom der *Drosera rotundifolia* sich vereinigt, und daß nicht zwei Chromosomen dies tun, muß somit einen anderen Grund als den von O. Rosenberg angenommenen haben. Bei Betrachtung der Rosenbergschen Bilder der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen von *Drosera longifolia* und *Drosera rotundifolia* fällt auf[1]), daß, wenn ein vermeintliches *Drosera longifolia*-Chromosom sich einem vermeintlichen *Drosera rotundifolia*-Chromosom angelegt hat, für die Anfügung eines zweiten Chromosoms an der entsprechenden Seite des letzteren kein Raum mehr vorhanden ist. Ein wesentlicher Größenunterschied zwischen den in Betracht kommenden Chromosomen ist in den Rosenbergschen Reduktionsbildern des Bastardes nicht zu sehen. Das könnte als Stütze für die Rosenbergsche Auffassung, daß jedes Chromosom der *Drosera longifolia* zweimal vertreten sei, dienen, wenn nicht die Größe der Chromosomen vornehmlich durch die in sie aufgenommenen Stoffe bestimmt wäre, gegen welche die Masse der Erbeinheiten bedeutend zurücktritt[2]). Es mögen aber, wenn ein Chromosom von *Drosera rotundifolia* sich mit einem annähernd gleich großen, im Verhältnis zu ihm nur halbwertigen Chromosom der *Drosera longifolia* vereinigt hat, die gegebenen Affinitäten zur Heranziehung der zweiten Hälfte nicht mehr ausreichen.

Auch eine andere Angabe enthält die letzte Mitteilung von O. Rosenberg[3]), die noch der Klärung bedarf. Die Pollenkörner von *Drosera rotundifolia* und von *Drosera longifolia* sind nach Form und Größe voneinander zu unterscheiden. Die Nachkommen jeder Pollenmutterzelle bleiben bei der einen wie der anderen Art miteinander vereinigt, bilden somit Tetraden. Die Tetraden des Bastards *Drosera longifolia* und *Drosera rotundifolia* zeigen im allgemeinen vier gleiche Komponenten, welche der *Drosera longifolia* entsprechen. Es kommen aber auch Tetraden vor, welche zwei Pollenzellen von *Drosera rotundifolia* und zwei von *Drosera longifolia* aufweisen. Rosenberg stellt sich vor, daß: „wegen der unregelmäßigen Bindung der Chromosomen in der Synapsis und der folgenden Spindelbildung die Tochterkerne oft Chromosomen von

1) Über die Tetradenteilung eines *Drosera*-Bastardes, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1904, Taf. IV.

2) Vgl. dazu auch meine Angaben bei *Marsilia*. Flora, Bd. 97, 1907, S. 173.

3) Erblichkeitsgesetze und Chromosomen, a. a. O., S. 241 ff.

dem Vater sowohl als auch der Mutter enthalten" und dann die Form der Pollenkörner in der Tetrade übereinstimmend ist. Es könne aber doch vorkommen, daß alle Chromosomen der *Drosera rotundifolia* in einem der Tochterkerne des ersten Teilungsschrittes vereinigt werden „und dann folglich die *Drosera longifolia*-Chromosomen alle, oder wenigstens zum großen Teil, den andern Tochterkern bilden". Die von O. Rosenberg beobachteten Vorgänge der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen des Bastardes hatten ergeben[1]), daß zehn Doppelchromosomen in die Kernplatte der Reduktionsspindel eintreten, zehn ungepaarte Chromosomen zwischen den Spindelfasern zerstreut bleiben. Bei der Teilung gelangt je die Hälfte der Doppelchromosomen der Kernplatte in die Tochterkernanlagen. Einzelne in der Nähe befindliche ungepaarte Chromosomen werden, nach Zufall, in die Tochterkernanlagen mit eingezogen. Die anderen bleiben im Cytoplasma zurück und bilden dort, besonders wenn sie zu zwei oder drei zusammenliegen, Zwergkerne. „Die Chromosomen im Cytoplasma werden bald aufgelöst und in späteren Stadien ist nichts mehr davon zu sehen". Bei diesem Sachverhalt sollte man meinen, daß *Drosera longifolia*, die einen Teil ihrer Chromosomen einbüßt, gegen *Drosera rotundifolia* im Nachteil sein sollte und ist es daher auffällig, „daß die Pollentetraden der Bastarde im allgemeinen denjenigen von *Drosera longifolia* glichen". Ich möchte nun diese Erscheinung unter denselben Gesichtspunkt bringen, von dem aus ich seinerzeit[2]) die von C. Correns festgestellte Tatsache[3]), daß in *Melandrium*- und *Epilobium*-Bastarden die Pollenkörner einander gleichen, ungeachtet sie verschieden bei den Eltern sind, mir zu erklären suchte. Ich sprach dort den entscheidenden Einfluß auf die Gestaltung der Pollenwandung den Tapetenzellen des Bastards zu. In dieser Vorstellung haben mich seitdem gemachte Erfahrungen und weitere Überlegungen nur bekräftigt, wie dies aus meinem soeben veröffentlichten Aufsatz über Apogamie bei *Marsilia* zu entnehmen ist[4]). In dem *Drosera*-Bastard ließe sich auf solche Weise das Dominieren des einen Pollentypus unschwer begreifen, umsomehr

1) Über die Tetradenteilung usw., a. a. O., S. 48, 49.

2) Über Befruchtung, Bot. Ztg., II. Abt., 1901, S. 363.

3) Gregor Mendels „Versuche über Pflanzen-Hybriden" und die Bestätigung ihrer Ergebnisse durch die neuesten Untersuchungen, Bot. Ztg., II. Abt., 1900, S. 232, Anmerk. 1.

4) Flora. Bd. 97, 1907, S. 180 ff.

als wie O. Rosenberg angibt[1]), bei der Mehrzahl der Pollenkörner des Bastardes der Inhalt abzusterben pflegt, und also wohl frühzeitig schon in seiner Lebensäußerung gelähmt wird. Wo letzteres aber nicht zu früh geschah, da gelingt es, wie das Ergebnis zeigt, in diesem Falle der anderen Pollenform, sich, vom inneren Protoplasten aus, Geltung zu verschaffen, und dann werden, so wie es die Spaltung der Erbanlagen bei der Reduktionsteilung verlangt, zwei Pollenkörner nach dem *Drosera rotundifolia*-Typus ausgebildet.

Die in den Kernplatten der diploiden Kerne der Erbsenwurzel nachzuweisende Anordnung der Chromosomen zu Paaren ist nicht nur eine Stütze der Individualität der Chromosomen, sondern auch ihrer Verschiedenheit. Denn die Annahme liegt doch nahe, daß zwei Chromosomen deshalb zueinander halten, weil sie von den anderen verschieden sind, miteinander aber übereinstimmen. Wo die Chromosomen, wie bei *Galtonia* oder *Funkia*, verschieden groß sind, bekräftigen sie diese Voraussetzung dadurch noch, daß sie ihrer Größe entsprechend sich paaren. Wir konnten an unserem Objekt feststellen, daß die homologen Chromosomen, die zu Paaren einander genähert bleiben, im Gerüstwerke des Kerns aufeinander folgen (Taf. VII, Fig. 41 u. 42). Sie müssen sich gegeneinander umlegen, um in die so häufig beobachtete parallele Lage zu gelangen. Diese in gewöhnlichen somatischen diploiden Kernen sich einstellende Erscheinung ist aber geeignet, auch auf die Vorgänge Licht zu verbreiten, die sich vor der Synapsis in den Reduktionskernen der Gonotokonten vollziehen. Wir konnten[2]) dort oft eine mehr oder weniger deutliche Bildung von Paaren wahrnehmen, die auf eine sehr frühzeitige Zusammenfügung der homologen Chromosomen hinwies. Sie vollzieht sich in diesen pflanzlichen Gonotokonten noch vor der erfolgten Sonderung der Chromosomen, und im besonderen auch, bevor letztere durch Aufnahme von Nährsubstanzen an körperlicher Masse gewannen. So vorbereitet treten die Chromosomen in die Synapsis ein, um sich dann aus dem Knäuel zu langen dünnen Doppelfäden auszuspinnen. Wichtige Gründe sprechen für die Annahme, daß in den gestreckten Chromosomen die homologen

1) Über die Tetradenteilung usw., a. a. O., S. 49 und Erblichkeitsgesetze usw., a. a. O., S. 242.

2) E. Strasburger, Charles R. Allen, Kiichi Miyake und James Bertram Overton, Histologische Beiträge zur Vererbungslehre, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII, Heft I, Juli 1905, S. 1—153.

Abschnitte einander gegenüber zu liegen kommen. Damit dies möglich sei, müßten die beiden Chromosomen in dem Doppelgebilde entgegengesetzt orientiert sein. Das mußten wir aber auch schon für die Chromosomenpaare in den Kernplatten der somatischen Kerne annehmen, wo die parallele Lage der beiden Chromosomen durch ihr einseitiges Zusammenklappen bedingt wird. Über die Vorstellung, die ich mir von der Wechselwirkung zwischen den gestreckten Chromosomenpaaren gebildet habe, wie auch von den Vorteilen der Streckung, durch welche diese Wechselwirkung erleichtert werden muß, sind meine früheren Publikationen zu vergleichen[1]). Wie ich sehe, haben A. und K. E. Schreiner sich über die Vorgänge, die sich zwischen den gestreckten, homologen Chromosomen nach der Synapsis abspielen, an den von ihnen untersuchten tierischen Objekten eine ganz ähnliche Vorstellung wie ich gebildet[2]). Es ist ihnen die Übereinstimmung mit meiner Arbeit in den Jahrbüchern, die sie zitieren, nicht aufgefallen.

Die Teilungsfiguren in den Wurzelspitzen meiner Erbsenkeimlinge waren so gut fixiert und zum Teil so gut in der Haematoxylinfärbung differenziert, daß ich nicht umhin konnte, ihnen einige Aufmerksamkeit zu widmen. Ich will hier nicht von neuem die Literatur des Gegenstandes erörtern, verweise vielmehr hierfür auf meinen Aufsatz über typische und allotypische Kerntheilung[3]) und die seitdem von Victor Grégoire veröffentlichte Untersuchung über die Struktur der chromosomatischen Elemente im Ruhezustande und bei der Teilung in Pflanzenzellen[4]). Letztere bringt Bilder aus der Wurzel von *Allium*, die sich im wesentlichen mit jenen decken, die V. Grégoire für die Wurzel von *Trillium* zuvor entworfen hatte[5]). Ich beabsichtige nicht, die schwierige Frage hier wieder aufzurollen, ob distincte Elemente die durch ihre Zusammen-

1) Typische und allotypische Kernteilung, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII, 1906, S. 40. Das Heft im Juli 1905 erschienen. Dann in der populär gehaltenen Schrift: Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich 1905.

2) Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen, Archives de Biologie, T. XXII, 1905. Erschienen 1906, S. 469.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII, 1906, S. 3.

4) La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (Racines d'Allium) in „La Cellule", Bd. XXIII, 1906, S. 313.

5) La reconstruction du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques, I. Racines de Trillium grandiflorum et tèlophase homoeotypique dans le Trillium cernuum, in „La Cellule, B. XXI, 1903, S. 7.

fügung die Grundlage zu jenen „Chromatinscheiben“ abgeben könnten, die man auf späteren Teilungsstadien in den Chromosomen unterschieden hat, im Gerüstwerke des ruhenden Kerns bereits nachweisbar sind, vielmehr will ich nur erörtern, ob solche gesonderte Scheiben auf bestimmten Entwicklungstadien in den Chromosomen überhaupt bestehen. Nach V. Grégoire soll das nicht der Fall sein, die von W. Pfitzner[1]) zuerst, und zwar schon 1880, für die Chromosomen der Epidermiszellen der Salamanderlarve gemachte und durch Abbildungen gestützte Angabe somit nicht zutreffen. V. Grégoire hatte die Güte, mir Präparate von seinen *Trillium*- und *Allium*-Wurzeln zu zeigen, welche seinen Abbildungen durchaus entsprachen. Traf ein solches Verhalten für alle Fälle zu, so müßte auch die neue Figur für Zell- und Kernteilung, die ich kürzlich für unser Lehrbuch der Botanik[2]) entworfen hatte, eine Korrektur erfahren. Das stellte sich aber als nicht notwendig heraus. Die Bilder in der Erbsenwurzel deckten sich mit meiner für das Lehrbuch schematisierten Darstellung. Das kann man meinen Figg. 37, 38a u. b, 39a u. b und 40, Taf. VII, entnehmen, für deren Richtigkeit ich einstehe. Die färbbare Substanz, in den sich zur Längsteilung vorbereitenden Chromosomen, sammelt sich in Abständen zu Scheiben an, in welchen ich die Anwesenheit jener Erbeinheiten vermute, die von der färbbaren Substanz ernährt werden sollen, um sich hierauf zu teilen. Die in Fig. 37 abgebildeten Chromosomenstücke gehören einem Kern an, den das Messer beim Schneiden öffnete. Dabei riß es die Chromosomen zum Teil auseinander und zog einige bis über die Kerngrenze hinaus. In Fig. 38a habe ich mehrere Chromosomen bezw. Chromosomenstücke aus einem anderen Kern zur Darstellung gebracht, in welchen stellenweise eine Verschiebung der stärker färbbaren Massen bei der Fixierung stattgefunden hatte. Eine besonders auffällige Stelle an diesem Bild zeichnete ich in Fig. 38b, bei stärkstmöglicher Vergrößerung, aus freier Hand ab. An dem so dargestellten Chromosom erscheinen einzelne Abschnitte etwas angeschwollen und die färbbare Substanz aus ihnen verdrängt. Dafür kann sie sich nebenan zu größeren zusammenhängenden, sich dunkler färbenden Massen ansammeln. Ich schließe nun nicht etwa daraus,

1) Über den feineren Bau der bei der Zellteilung auftretenden fadenförmigen Differenzierungen des Zellkerns, Morphol. Jahrb. Bd. VII, 1880, S. 289.

2) VIII. Aufl., 1906, S. 70.

daß das Linin des Chromosoms einen hohlen Schlauch bilde, der von geformten Pangenen und einer zähflüssigen Nährsubstanz stellenweise angefüllt ist, vielmehr stelle ich mir das Chromosom als Lininstrang vor, in welchem sich die Einschlüsse so verschieben können, wie die Mikrosomen in einem Hyaloplasmastrang des Cytoplasma. Ja, die Übereinstimmung mit dem Cytoplasma mag noch weiter gehen und auch ein solcher Lininstrang dichter an seiner Oberfläche sein als in seinem Innern. Es kann ein Chromosom so viel färbbare Substanz führen, daß diese alle besonderen Verteilungen seiner Einschlüsse unkenntlich macht, dann wird sich ein solches Chromosom bei der Längsteilung wie ein scheinbar homogenes Band spalten. Das ist aber sicherlich auch in der vegetativen Sphäre nicht immer der Fall. Bei der deutlichen Sonderung der Einschlüsse in Scheiben, die mein Objekt an günstigen Stellen zeigte, war auch die Teilung der sich elliptisch streckenden und hantelförmig einschnürenden dunkler tingierten Abschnitte des Chromosoms sicher zu verfolgen. Das zeigt beispielsweise die Fig. 39a, Taf. VII, die die bei 1600facher Vergrößerung mit der Kamera möglichst genau wiedergab, worauf ich das Bild noch stärker vergrößerte und ein Chromosom aus freier Hand in Fig. 39b wiedergab. Schließlich führt uns noch die Fig. 40, Taf. VII, einige Chromosomen aus einer annähernd fertiggestellten Kernplatte vor, deren Chromatinscheiben ihre Teilung im wesentlichen schon vollendet hatten.

Was mich bestimmt hatte, so eingehend die Kernteilungen in den chloralisierten Erbsenwurzeln zu studieren, war zunächst der Wunsch, festzustellen, ob wirklich die sich dort abspielenden Vorgänge Anknüpfungspunkte zur Klärung der Propfhybridenfrage gewähren würden. Schien es doch in der Tat, als wäre so etwas möglich, nachdem B. Němec eine autoregulative Herabsetzung der aus Kernverschmelzung hervorgegangenen Doppelzahl der Chromosomen auf die normale, als recht wahrscheinlich dort angegeben hatte. Da konnten somit ja auch die einfach diploiden Kerne, die in den für Propfhybriden gehaltenen Pflanzen nachgewiesen waren, autoregulativ aus einem syndiploiden Anfangsstadium zu diesem einfach diploiden Zustand gelangt sein. Daß Reduktionsteilungen nach Art der heterotypischen in den chloralisierten Wurzelspitzen nicht existieren, haben wir nunmehr festgestellt. Wir konnten weiter nachweisen, daß die Mehrzahl der syndiploiden Kerne in

chloralisierten Wurzeln fortbesteht und in ihr Dauergewebe übergeht. Mit jenen sich gelegentlich in chloralisierten Wurzeln vollziehenden Teilungsvorgängen, die zu einer Reduktion der Chromosomenzahl dadurch führen, daß nicht alle Chromosomen in die Tochterkernanlagen aufgenommen werden, ließe sich für das Problem der Propfhybriden nichts anfangen. Denn in den Kernen der für Propfhybriden gehaltenen Pflanzen müssen, ungeachtet dessen, daß sie einfach diploid sind, die sämtlichen Erbeinheiten der beiden Ursprungspflanzen vertreten sein, da sonst diese nicht vollgestaltig aus einzelnen Knospen des Hybrids hervorsprossen könnten. Mit einer ganz unbestimmten Herabsetzung der Chromosomenzahl, wie sie bei Abtrennung beliebiger Kernstücke sich vollzieht, wäre somit hier nicht geholfen, ebensowenig wie durch eine vollständige Trennung der beiden im syndiploiden Kern vereinigten diploiden Kerne voneinander während der Telophasen. Nur eine echte heterotypische Reduktionsteilung könnte zum Ziel führen, weil sie zwei Kerne liefern würde, in welchem jedes der in Betracht kommenden Chromosomen in Einzahl sich befände. Das wären dann Kerne von eben solcher Zusammensetzung wie sie ein echter geschlechtlich erzeugter Bastard aufweist.

Da ich in dem Aufsatz über typische und allotypische Kernteilung meiner Schilderung der Kerne in den Sproßvegetationspunkten von *Laburnum vulgare,* von *Cytisus purpureus* und von *Laburnum Adami,* Figuren nicht beifügte, so lasse ich solche hier folgen. Es führt Fig. 43, Taf. VII einige Zellen vom linken oberen Rande[1]) eines Sproßvegetationskegels von *Laburnum vulgare* vor. Die zur Darstellung gewählte Stelle zeigt, wie verschieden die Größe der Kerne in den Präparaten sein kann. Die Figuren 44 und 45 geben die Ansichten von Kernen in Diakinese aus einem eben solchen Vegetationskegel. Die mit a und b in 44 und so auch die drei mit a, b und c in 45 bezeichneten Bilder gehören zusammen. Sie wurden in verschiedener Tiefe und gleichzeitigen Änderungen der Einstellung gezeichnet, zum Zweck der Feststellung der Chromosomenzahl. Die Figuren 46 u. 47 führen zwei Kernspindeln in Seitenansicht aus einem Vegetationskegel derselben Pflanze vor;

1) Es fehlte auf Taf. VII an Raum, um die in den Figuren 43, 49, 51, 63, 65, 67 und 71 dargestellten Zellen genau in diejenige Lage zu bringen, die sie an den betreffenden Vegetationspunkten innehatten und die zu ihrem gegenseitigen Vergleich erwünscht gewesen wäre. Vgl. darüber die Figuren-Erklärung.

die Fig. 48 mehrere Zellen einer jungen Blattanlage mit hervorwachsendem Haar. Der Nucleolus im Kern solcher Haarzellen zeichnet sich stets durch auffällige Größe aus. — Die Fig. 49 führt einige Zellen vom linken oberen Rande des Vegetationskegels von *Cytisus purpureus* vor. Die Fig. 53 zeigt einen Kern von einer Staubblattanlage derselben Pflanze in Diakinese (a), wobei die zweite angefügte Ansicht (b) die erste ergänzt, um über die Chromosomenzahl zu orientieren. In Fig. 51 sind einige Zellen der obersten Zellschichten des Vegetationskegels von *Laburnum Adami* zu sehen, wobei eine Zelle mit Kernspindel. Die Fig. 52 wurde einem älteren Teile desselben Vegetationskegels entnommen. Ich zeichnete sie, weil sich ihr Kern in Diakinese befand und über die Chromosomenzahl Auskunft erteilte. Die beiden Kernbilder dieser Figur (a u. b) gehören zusammen und ergänzen sich gegenseitig.

Ich schließe auch noch das Bild einer Pollenmutterzelle von *Laburnum vulgare* an, die den Reduktionskern in Diakinese zeigt (Fig. 53, Taf. VII). Die Chromosomenpaare habe ich wieder in zwei zusammengehörende Bilder eingetragen. Ihre Zahl läßt sich auf annähernd 24 bestimmen.

Die Zahl der Chromosomen in den Kernen, sowohl von *Laburnum vulgare* wie von *Cytisus purpureus* und *Laburnum Adami*, schätzte ich seinerzeit schon auf annähernd 48 ab.

Diesmal zog ich auch die Wurzeln von *Laburnum vulgare* und von *Cytisus purpureus* in den Kreis meiner Untersuchungen. Der Bau dieser Wurzeln stimmt im wesentlichen mit jenem der Erbsenwurzeln überein. Auch hier sind am Vegetationspunkt Perom, Periblem, Dermatogen und Calyptrogen nicht deutlich gegeneinander abgesetzt. Die Kerne der Zellen sind mittelgroß, mit durchschnittlich denselben Schwankungen im Durchmesser wie in den Vegetationskegeln der Sprosse. Ähnlich auch zeichnet sich das Kernkörperchen, sowohl in allen meristematischen Zellen als auch in älteren Zellen des Wurzelkörpers durch bedeutende Dimensionen aus (Fig. 54, Taf. VII). In den Kernen der Haubenzellen nimmt es hingegen rasch an Umfang ab (Fig. 55), um schließlich meist völlig zu schwinden (Fig. 56). Im übrigen sind die Kerne nicht inhaltreich. Man kann ganz allgemein in den Präparaten feststellen, daß, je größer das Kernkörperchen ist, um so größer auch der helle Hof erscheint, der es umgibt, durch die zugleich das Kerngerüst gegen die Kernwandung zurückgedrängt wird. Das lehrt deutlich der Vergleich unserer Figuren 54, 55 und 56, Taf. VII.

In Fig. 56, die eine ältere Haubenzelle darstellt, deren Kern ohne Nucleolus ist, fehlt auch ein Hohlraum, der sonst den Nucleolus umgibt und das Gerüstwerk füllt die Kernhöhle gleichmäßig aus. Ich führe demgemäß jene Hohlräume, in denen das Kernkörperchen in den Präparaten liegt, auf die Wirkung des Fixierungsmittels zurück. Daß die Hohlräume sich erst bei Einwirkung des Chromsäuregemisches bilden, habe ich in meinen Studien „über typische und allotypische Kernteilung", für *Phaseolus vulgaris* und *Solanum tuberosum* bereits direkt feststellen können[1]). Die Ausbildung des Hohlraumes kann eine Ausdehnung des ganzen Kernes veranlassen. Doch zeigen auch, abgesehen davon, die Kerne in den *Laburnum*- und *Purpureus*-Wurzeln nicht unbedeutende Größenunterschiede, die sich nicht auf Wirkung des Fixierungsmittels zurückführen lassen. Über die Zahl der Chromosomen geben weder die Seitenansichten der Kernplatten noch deren Flächenbilder eine sichere Auskunft. Denn die zahlreichen Chromosomen sind zu klein und zu dicht aneinander gedrängt, um zweifellose Abzählungen zu gestatten. Nur das Stadium der Diakinese, das die Chromosomen an der Kernwandung verteilt zeigt, läßt einigermaßen zuverlässige Bestimmungen zu. Ich kam hierbei auf die Zahl 48, so wie dies zuvor für die Kerne der Sproßscheitel geschah. Daß diese Zahl sich sehr wohl in Einklang mit Seiten- und Polansichten der Kernplatten bringen läßt, lehren unsere Figuren 57 bis 60, Taf. VII, von denen Fig. 57 eine Kernspindel in Seitenansicht aus der unmittelbaren Nähe des Vegetationskegels der Wurzel von *Laburnum vulgare* bringt, Fig. 61 die Polansicht der Kernplatte aus der Wurzel von *Purpureus*, Fig. 62 die schräge Ansicht einer Kernplatte und Fig. 60 das beginnende Auseinanderweichen der Tochterchromosomen, beide ebenfalls aus *Purpureus*-Wurzeln.

Das Untersuchungsmaterial der Wurzeln von *Laburnum vulgare* und von *Cytisus purpureus* entnahm ich aus Samen erzogenen Keimpflanzen. Für *Laburnum Adami*, der keine Samen bildet, war diese Möglichkeit ausgeschlossen. Von *Laburnum* und von *Purpureus* lassen sich aber auch Wurzeln der Basis von Stecklingen entlocken und ich versuchte daher auf solchem Wege mir Wurzeln von *Adami* zu verschaffen. Doch Versuche mit solchen *Adami*-Stecklingen schlugen bisher fehl. An der Basis dieser Stecklinge wurde zwar ein kräftiger Callus erzeugt, doch es entsprangen ihm

1) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1906, S. 31.

keine Wurzeln. Daß der Callus selbst stärker war als bei *Laburnum* und bei *Purpureus*, hat an sich nichts Auffälliges, da bekanntlich Stecklinge, die keine Wurzeln bilden, vielfach gesteigerte Callusbildung aufweisen.

Es lag mir nahe, Chloralisierungsversuche auch mit *Laburnum*- und *Purpureus*-Wurzeln anzustellen, um in den Erzeugern des *Adami* selbst, das Verhalten der durch die Chloralisierung veranlaßten Kernverschmelzungen zu studieren. Zunächst wurden Keimwurzeln von *Laburnum* und *Purpureus* genau so wie zuvor die Erbsenwurzeln behandelt. Es stellte sich aber heraus, daß die 0,75 %ige Chloralhydratlösung bei einstündiger Behandlung die erwartete Wirkung auf die *Laburnum*- und *Purpureus*-Wurzeln nicht ausübte. Fünf Stunden nach der Chloralisierung fixierte Wurzeln hatten meist schon zahlreiche neue Kernteilungen, hingegen weder doppelkernige Zellen noch Verschmelzungsprodukte von Kernen nachzuweisen. — Wir setzten nun die Chloralisierungsversuche derart fort, daß einerseits die Dauer der Einwirkung bei 0,75 %iger Chloralhydratlösung verlängert, anderseits bei einstündiger Behandlung die Konzentration der Lösung gesteigert wurde. Ich kann mich hier auf den Bericht über den extremsten Fall beschränken, bei welchem 1 ½ %ige Chloralhydratlösung bei einstündiger Wirkung zur Anwendung kam. Die äußerste Grenze der anzustellenden Versuche war damit erreicht, da nur ein geringer Prozentsatz der Wurzeln eine solche Behandlung zu überdauern vermochte. Die nachteilige Wirkung des Reagens ließ sich äußerlich an den Wurzeln erst etwa nach Ablauf eines halben Tages deutlich erkennen. Daher viele Wurzeln, die zuvor fixiert und in Schnittserien verlegt wurden, alle Kerne ihrer jugendlichsten Gewebeteile verändert zeigten. Diese Veränderung veranlaßte eine gleichmäßige Durchfärbung des gesamten Kerninhalts mit Eisenhämatoxylin. Sie war dadurch bedingt, daß die Nucleolarsubstanz sich gleichmäßig durch die ganze Kernhöhle verteilt hatte. Die Kerne älterer Zellen der Wurzelhaube und des Wurzelkörpers zeigten diese Veränderung nicht; ihre Nucleolen waren in gewohnter Weise abgegrenzt und dementsprechend auch nur allein dunkel gefärbt. Kernteilungen, welche die Chloralisierung in der Wurzel angetroffen hatte, blieben sistiert und offenbarten in ihrer Färbung Absterbeerscheinungen. Neue Kernteilungen stellten sich in solchen Wurzeln nicht ein.

Schnittserien durch Wurzeln, welche die Behandlung ohne tödliche Folgen überstanden hatten, zeigten auch an den Vegetationspunkten Kerne mit gut abgegrenzten Nucleolen. Schon in Wurzeln, die fünf Stunden nach der Chloralisierung fixiert worden waren, konnte man eine größere oder geringere Zahl neuer Kernteilungen antreffen. Hingegen suchte man nach zweikernigen Zellen meistens vergeblich. Hieraus ergab sich der sehr wahrscheinliche Schluß, daß die Chloralisierung in diesen Wurzeln eine im Gang befindliche Kernteilung entweder so stark schädigt, daß sie zu irgend welcher Rekonstruktion der Anlagen nicht mehr fähig ist, oder so wenig beeinflußt, daß sie zu Ende geführt werden kann. Die bedeutenden Größenunterschiede, welche die Kerne der *Laburnum*- und *Purpureus*-Wurzeln nach ihrer Fixierung zeigen können, erschweren im Einzelfall die Entscheidung darüber, ob man es mit einer Volumenzunahme infolge von Verschmelzung oder einer Einwirkung des Reagens zu tun habe. Anderseits ist mir nicht eine Kernplatte in den zahlreichen, vornehmlich nach 5 und nach 27 Stunden fixierten Wurzeln entgegengetreten, bei der ich mit Bestimmtheit auf eine syndiploide Chromosomenzahl hätte schließen können. Bemerkt sei anbei, daß die nur einfach diploiden Kernplatten von *Purpureus*, die ich in meinen Figuren 58 bis 60, Taf. VII, zur Darstellung brachte, einer mit 1 ½ % Chloralhydrat eine Stunde lang behandelten und nach 27 Stunden fixierten Wurzel entnommen waren. Auch nach jenen zusammengesetzten, an amitotische Teilungsbilder erinnernden Kernen, wie man sie in der Streckungszone entsprechender Erbsenwurzeln zu sehen bekommt, sucht man in *Laburnum*- und *Purpureus*-Wurzeln, die man 27 Stunden nach der Chloralisierung fixierte, vergebens. Die Verteilung der ganz vereinzelten zweikernigen Zellen in den Zellenzügen dieser Wurzeln ist anderseits eine solche, daß man annehmen muß, es seien in einem gegebenen Zellenzuge aus den zweikernig gewordenen Zellen immer wieder zweikernige Zellen hervorgegangen, so zwar, daß eine zweikernige Zelle bei der Teilung jedesmal wieder eine neue mittlere zweikernige Zelle und zwei terminale einkernige Zellen lieferte. Sicher lehrte aber diese Untersuchung der chloralisierten *Laburnum*- und *Purpureus*-Wurzeln, daß eine Neigung zur Verschmelzung diploider Kerne in diesen Wurzeln nicht vorhanden ist, daß sie somit nicht die Vorstellung fördern, daß man eine besondere Beanlagung zu solchen Verschmelzungen an Orten der Neubildung bei *Laburnum* und *Purpureus* annehmen dürfe.

Daß die Sproßvegetationspunkte von *Laburnum Adami* die Vorstellung nicht stützen, daß diese Pflanze eine Pfropfhybrid sei, hatte ich in meinem Aufsatz über typische und allotypische Kernteilung bereits entwickelt. Die hier beigefügten Kerne aus den Sproßvegetationspunkten dieser Pflanze und ihrer Eltern, des *Laburnum vulgare* und *Cytisus purpureus*, bringen hier dafür die Belege. Gleichzeitig hat die Heranziehung der chloralisierten *Laburnum*- und *Purpureus*-Wurzeln das Gebiet der Vergleichungen noch erweitert, und zwar ebenfalls mit negativem Erfolg für die gestellte Frage.

Das anregende *Laburnum Adami*-Rätsel hatte ich schon im Jahre 1884 in Beziehung zu den Erscheinungen zu bringen gesucht, die mir die Befruchtungsvorgänge darboten. Es geschah das in den „Neuen Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung". In dieser Arbeit kam ich zu Vorstellungen über den Befruchtungsvorgang, die in der Inhaltsübersicht in solche Sätze zusammengefaßt wurden, wie: Der Spermakern und Eikern sind echte Zellkerne . . . Der Spermakern vollzieht allein die Befruchtung . . . Eine Kopulation von Cytoplasmamassen gehört nicht mit zum Befruchtungsvorgang.[1]) . . . Der allgemeine Schluß, daß die Kerne die Träger der erblichen Eigenschaften sind, wurde im nämlichen Jahr unabhängig von mir auch von Oskar Hertwig[2]) ausgesprochen. Bei dem Versuch, die Ergebnisse meiner Untersuchungen zur Beleuchtung des Propfhybridenproblems zu verwerten[3]), erörterte ich die Möglichkeit, daß eine Kopulation von Kernen kambialer Zellen an der Veredlungsstelle erfolgt sei. Ich warf die Frage auf, ob nicht in diesem seltsamen Falle eine Knospe entstand, deren Kerne ihrer Mehrzahl nach von einem Kopulationsvorgang abstammten, der Minderzahl nach reine Kerne von *Laburnum vulgare* und von *Cytisus purpureus* darstellten. Die kopulierten Kerne ließ ich den Charakter der *Laburnum Adami* bestimmen, die reinen die Bildung der *Laburnum vulgare*- und *Cytisus purpureus*-Zweige veranlassen. — Fragen der Chromosomenzahl kamen damals noch nicht in Betracht und konnten nicht als Prüfstein der gemachten Annahme gelten. Anders schon im Jahre 1892 als August Weismann

1) a. a. O., S. VIII u. IX.

2) Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung, 1884.

3) a. a. O., S. 169.

den Versuch machte, das Verhalten der „Pfropfhybriden“ in Einklang mit seiner Theorie der Vererbung zu bringen[1]). Daß die Blüten von *Laburnum Adami*[2]) nicht eine bestimmte, bei ein und derselben Pflanze übereinstimmende Mischung der Eltern-Merkmale aufweisen, spricht nach A. Weismann entschieden dafür, daß *Laburnum Adami* ein echter Pfropfbastard und kein gewöhnlicher Samenbastard ist. A. Weismann hielt damit die Streitfrage, ob es solche Pfropfbastarde überhaupt gebe, für entschieden und erklärte sich die Entstehung des *Laburnum Adami*-Sprosses an der Veredlungsstelle aus der Verschmelzung von Kambiumzellen des Edelreises und der Unterlage. Dann müsse aber, fügt A. Weismann hinzu, die Zahl der Idanten bei *Laburnum Adami* so groß sein „als die der beiden Stammarten zusammengenommen“. Die Richtigkeit seiner Annahme sei also durch Beobachtung kontrollierbar. A. Weismann stellte also bereits 1892 an die Kerne des *Laburnum Adami* dieselben Anforderungen wie ich 1905 in dem Aufsatz über typische und allotypische Kernteilung. Das war mir nicht gegenwärtig, als ich den genannten Aufsatz niederschrieb, daher ich Weismanns Gedankengang hier anzuführen nachhole. So vermutete A. Weismann eine „abnormale Amphimixis“ als Grundlage der seltsamen Erscheinungen bei *Laburnum Adami*. Er meinte weiter, daß häufig ungleiche Verteilung der beiderlei Eltern-Idanten auf die Tochterkerne eintrat und dadurch die Schwankungen in der Mischung der Charaktere hervorgerufen wurden[3]). Dies sei nur so zu verstehen, daß man annimmt, daß die Verbindung der beiderlei Idioplasmen sich hier leicht wieder löst, daß ungleiche Kernteilungen in dem Sinne eintreten, daß zahlreichere *Purpureus*-Idanten in den einen Tochterkern übergehen, zahlreiche *Laburnum*-Idanten in den andern, oder daß wenigstens der eine oder andere Idant ganz in den einen Tochterkern übergeht, anstatt sich längs zu spalten und mit je einer Spalthälfte zu je einem Tochterkern zu stoßen. Das seien freilich zunächst nur Vermutungen, aber wohl nicht ganz ungerechtfertigte, da der Teilungsapparat jeder der beiden Arten doch auf eine geringere Anzahl von Idanten berechnet ist, als nach der Fusion zweier Kerne vorhanden sein müssen.

1) Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung, 1892, S. 445 ff.

2) Ich will hier auch bei Erörterung der älteren Literatur den betreffenden Bastard, was zutreffender ist, als *Laburnum Adami* anführen, ungeachtet er dort als *Cytisus Adami* figuriert.

3) a. a. O., S. 449.

Unordnung bei der Teilung dürfte daher leicht entstehen. Möglicherweise wären unbekannte Anziehungskräfte hierbei auch noch im Spiele. Untersuchungen der Idantenzahl könnten darüber Sicherheit geben. Jedenfalls deuteten die Erscheinungen darauf hin, daß die Idioplasmen der beiden Eltern sich im Laufe der Zellteilungen leicht wieder trennen. Diese Trennung mag etwa, nach Weismann, mit der einseitigen Überwanderung nur eines Idanten beginnen, worauf das Vorwiegen des einen Elters in manchen Merkmalen folgen muß; hat sich aber im Laufe des Wachstums die Trennung gesteigert, so werden größere Zellengruppen scheinbar reines Idioplasma von *Laburnum* oder *Purpureus* enthalten und entsprechende Sprosse bilden. Weismann schließt seine Erörterungen über *Laburnum Adami* damit ab, daß er meint, dieser Fall bilde also keine Schwierigkeit für seine Theorie, sondern zeige im Gegenteil, daß sie imstande ist, auch solche Erscheinungen bis in kleine Einzelheiten hinein zu erklären, für welche sie nicht erdacht worden war[1]).

Die Probe auf die Richtigksit seiner theoretischen Erklärung des *Laburnum Adami* sollte aber, wie August Weismann selber angab, durch den Nachweis erbracht werden, daß die Zahl der Idanten bei diesem Gewächs so groß sei als die der beiden Stammarten zusammengenommen. Das haben die von mir angestellten Untersuchungen der Vegetationspunkte von *Laburnum vulgare*, von *Cytisus purpureus* und von *Laburnum Adami* nicht ergeben. Dabei muß betont werden, daß die Vegetationspunkte von *Laburnum Adami* auch dann nicht die doppelte, vielmehr dieselbe Chromosomenzahl wie die Vegetationspunkte von *Laburnum vulgare* oder von *Cytisus purpureus* aufwiesen, wenn sie ganz typischen Sprossen des Hybrids angehörten. Damit erschien zugleich theoretisch die Annahme ausgeschlossen, daß durch „ungleiche Kernteilungen“ die ursprüngliche Chromosomenzahl der Pfropfhybriden herabgesetzt worden sei.

Gegen solche „ungleiche Kernteilungen“ und dadurch veranlaßte Herabsetzungen der Chromosomenzahl würden heute auch noch andere Bedenken auftauchen, wo die Forschung dahin neigt, jedes Chromosom mit besonderen Erbeinheiten auszustatten.

In pathologischen Geweben sollen hingegen ungleiche Kernteilungen dieser Art, zum mindesten den vorhandenen Angaben

1) a. a. O., S. 450.

nach im Tierreich, möglich sein. Da solche Kernteilungen von bestimmten Forschern der typischen Reduktionsteilung zur Seite gestellt worden sind, so könnten sie für unser Problem immerhin in Betracht kommen. Aus diesem Grunde gehe ich auf sie, wenn auch nur referierend, hier ein. Es fiel J. Bretland Farmer, J. E. S. Moore und C. E. Walker auf[1]), daß in einer großen Zahl bösartiger Geschwülste beim Menschen sich Kernteilungen einstellen, die auffallend ähnlich jenen sind, die man als heterotypische bezeichnet und die den Reifungszustand der Geschlechtsdrüsen charakterisieren. Als bezeichnend für letztere — nach dem Standpunkt, den die Verfasser in Fragen der heterotypischen Kernteilung einnehmen — werden hervorgehoben: 1. der Zustand der Ruhe und des Wachstums; 2. die Bildung der halben Zahl von Chromosomen aus dem ruhenden Kern; 3. die abweichende Gestalt dieser Chromosomen, die Schlingen, Ringe, Vierergruppen und dergleichen bilden; 4. ihre transversale statt der longitudinalen Teilung an der Spindel. Die Nachkommen solcher Zellen beharren bei der reduzierten Chromosomenzahl und verhalten sich den umgebenden Geweben gegenüber gewissermaßen wie ein Neoplasma. Am Grunde fortgeschrittener pathologischer Neoplasmen sollen nun in einer wechselnden Zahl von Zellen die Kerne bedeutend wachsen und ihre Chromosomen in ähnliche Schlingen legen, wie solche in den Prophasen der heterotypischen Teilung sich bilden. Noch wichtiger ist, daß die Zahl der Chromosomen in diesen Kernen auffallend kleiner wird als in den umgebenden normalen somatischen Zellen. In manchen Fällen beträgt sie annähernd die Hälfte und soll, so wie es die Verfasser für die heterotypische Teilung in den Gonotokonten annehmen, an der Spindel einer Querteilung unterliegen. Die weitere Teilung der mit der reduzierten Chromosomenzahl versehenen Kerne vollziehe sich dann ähnlich wie in sonstigen somatischen Zellen und ohne daß die Chromosomenzahl geändert werde. Diese Wahrnehmungen erweckten in den Verfassern die Vorstellung, daß bei dem Auftreten solcher Neoplasmen der normale somatische Verlauf der Entwicklung aufhöre und in jenen übergehe, der für reproduktive oder „gametoide“ Gewebe bezeichnend ist.

1) On the Ressemblances exhibited between the Cells of malignant growths in Man and those of normal reproductive Tissues, Procced. Roy. Soc., Bd. 72, 1903, S. 499. Alle diesbezüglichen Arbeiten haben jetzt J. E. S. Moore und C. E. Walker zusammengestellt in ihrem First Report on the Cytological Invertigation of Cancer. Liverpool, 1907.

Auf die vorläufige Mitteilung, die ohne Figuren erschien, folgten alsbald weitere Abhandlungen, die auch Abbildungen brachten. Zunächst bestätigte E. S. Bashford und J. A. Murray[1]) das Auftreten „heterotypischer" Kernteilung in entsprechenden Tumoren bei der Forelle, der Maus und dem Hunde, nur daß die Verfasser diese sich heterotypisch teilenden Zellen nicht für die Geschwulstbildung verantwortlich machen wollten. Letztere werde durch somatisch sich teilende Zellen hervorgebracht. Die „Reduktionsteilung" stelle eine terminale Phase im Lebenszyklus der Krebszellen vor, so wie das auch der Fall sei „in der Geschichte der tierischen Sexualzellen"[2]). Dem entgegen erklärte alsbald D. von Hansemann[3]), dem auf dem Gebiete der Geschwulstforschung weit zurückreichende Erfahrungen zu Gebote stehen, solche mit heterotypischen Teilungsbildern verglichene Figuren in Tumoren für pathologische Mitosen, wobei er auf seine zahlreichen Arbeiten über diesen Gegenstand verwies. Er hob des weiteren noch hervor, daß die in den Geschwulstzellen häufig vorkommende Herabsetzung der Chromosomenzahl nicht das Ergebnis einer heterotypischen Reduktionsteilung sei, sondern eine Folge asymetrischer Mitosen und des Zugrundegehens einzelner Chromosomen. — In einem zweiten Bericht über ihre Befunde bei der Krebsforschung, die sich auch über Tumoren bei der Katze, dem Pferd und der Kuh erstreckte, meinten nun E. F. Bashford und J. A. Murray zu finden, daß in jungtransplantierten Epitheliomaten ähnliche Kernverschmelzungen sich einstellen, wie bei der Konjugation vieler Protozoen und niederer Gewächse[4]). Doch müßten weitere Untersuchungen erst entscheiden, ob die Konjugation von Zellen oder Kernen im normalen Gewebe, der Ausgangspunkt für die Krebsbildung sei[5]). Ein solcher Nachweis wäre in der Tat nötig, damit die gemachte Annahme mehr als eine bloße Möglichkeit darstelle. Zu den „heterotypischen Teilungsbildern" der malignen Neubildungen äußerte hierauf

1) The Significance of the Zoological distribution, the Nature of the Mitoses, and the Transmissibility of Cancer, Proceedings of the Royal Society, Bd. 73, 1904, S. 66.

2) a. a. O., S. 70.

3) Über Kernteilungsfiguren in bösartigen Geschwülsten, Biol. Zentralbl., 1904, Seite 189.

4) The Zoological distribution, the Limitations in the Transmissibility, and the comparative histological and cytological Characters of malignant new growths. Scientific Reports on the investigations of the Cancer Research Fund Nr. 1, 1904, S. 31.

5) a. a. O., S. 34.

Valentin Häcker[1]) seine Ansicht. Es stehe zunächst, so meint er, zweifellos fest, daß „wirklich eine auffallende Ähnlichkeit zwischen manchen in malignen Neubildungen gefundenen Kernteilungsbildern und den heterotypischen Formen der Reifungsperiode besteht". — Ich kann davon absehen, daß Valentin Häcker den heterotypischen Teilungsmodus „als Ausdruck eines nicht oder nur wenig differenzierten Zustandes der Zelle" auffaßt, diesen Zustand aber sowohl in den unreifen Geschlechtszellen als auch den Geschwülsten herrschen läßt; wichtiger für uns sind andere Analogien, auf die er bei den in Betracht kommenden Vorgängen hinweist[2]). Durch Einwirkung von Äther auf in Furchung begriffene Cyclops-Eier hatte Häcker in diesen „an Stelle der gewöhnlichen somatischen Mitosen mit hufeisenförmigen Chromosomen und dicht aneinander gelagerten Spalthälften, teils echt heterotype Ring- und Tonnenfiguren, teils ausgesprochene diakinetische Bilder" erlangt. „Es wird also", schreibt V. Häcker weiter „durch Ätherisierung des Cyclops-Eies die nämliche Umformung der Chromosomen erreicht, welche auch in malignen Tumoren beobachtet worden ist, nämlich die Umwandlung des somatischen in den heterotypischen Teilungsmodus". Es werde damit die Frage nahe gelegt, „ob nicht das Auftreten der heterotypischen Teilungsformen als eine unmittelbare Reaktion auf bestimmte Klassen von Reizen aufzufassen ist". V. Häcker erinnert auch daran, daß die Ähnlichkeit zwischen den in malignen Neubildungen auftretenden pathologischen Teilungsfiguren und den durch Einwirkung von Reagentien künstlich hervorgerufenen Abnormitäten schon zu wiederholten Malen auch von anderer Seite hervorgehoben worden ist[3]). Die von V. Häcker ätherisierten Cyclops-Eier kehrten nach Aufhebung der Ätherisieruug wieder zum gewöhnlichen Kernteilungstypus zurück.

Ich kann V. Häcker nicht darin folgen, daß eine Mitose, wie er sie an den ätherisierten Cyclops-Eiern beobachtete, nur auf das Merkmal einer gewissen äußeren Ähnlichkeit hin als heterotypisch bezeichnet werde. Ich verbinde mit diesem Begriff ausschließlich die Vorstellung der heterotypischen Reduktionsteilung, die den Generationswechsel einleitet. Anderseits möchte ich zunächst der

1) Über die in malignen Neubildungen auftretenden heterotypischen Teilungsbilder, Biolog. Zentralbl., 1904, S. 787. Vgl. auch V. Häcker, Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anat. Anz., Bd. XVII, 1900, S. 9.

2) a. a. O., S. 794.

3) a. a. O., S. 794.

Auffassung von V. Häcker und damit auch von D. von Hansemann beipflichten, daß die an heterotypische Mitosen erinnernden Teilungsbilder in Tumoren pathologische Abnormitäten sind, die ein gegebener Reiz auslöst.

Daß die „heterotypischen" Kernbilder in Tumoren und die echte Reduktionsteilung nicht die gleichen Dinge seien, behaupten neuerdings auf Grund fortgesetzter Untersuchungen auch E. F. Bashford und J. A. Murray[1]). Zu gleicher Zeit heben sie hervor, daß es sich bei dem in Betracht kommenden Teilungsvorgang nicht um eine genaue, sondern nur um eine unregelmäßige Halbierung der Chromosomenzahl handelt, daß somit tatsächlich eine asymetrische Mitose im Sinne D. von Hansemanns vorliege. Es seien veränderte somatische Mitosen im Spiele, die nur eine äußere Ähnlichkeit mit heterotypischen Teilungen hätten. Dabei wäre im Einzelfall nicht zu entscheiden, ob die Herabsetzung der Chromosomenzahl durch asymmetrische Teilung, Ausfall vom Chromatin, oder unter Umständen auch durch multipolare Mitosen erfolge.

Doch J. Bretland Farmer, J. E. S. Moore und C. E. Walker bleiben bei ihrer Beurteilung des Vorgangs und geben dem in einem weiteren Aufsatz Ausdruck[2]). Auch ihre neuen Figuren der als heterotypische Teilung gedeuteten Vorgänge zeigen Ähnlichkeiten mit einer solchen[3]), doch über diese geht es schließlich nicht hinaus. Die Übereinstimmung wird auch dadurch nicht festgelegt, daß die Verfasser meinen, bestimmte in den betreffenden Geschwulststellen auftretende, bläschenförmige, mit einem dichten Kern im Innern versehenen und als Plimmersche Körperchen bekannte Gebilde, mit „archoplasmatic vesicles"[4]) in den reproduktiven Zellen der Hoden vergleichen zu müssen. Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, auf die verschiedenen Deutungen einzugehen, welche die Plimmerschen Körperchen bereits erfahren haben, es genüge der Hinweis darauf, daß diese Deutung sehr verschieden bisher ausfiel und daß jene Gebilde sogar auch schon für Parasiten

1) On the occurrence of Heterotypical Mitoses in Cancer, Proceedings of the Royal Society, Bd. 77 B, 1906, S. 226.

2) On the Cytology of Malignant Growths, Proceedings of the Royal Society, Bd. 77 B, 1906, S. 336.

3) Die Figuren 6, Taf. X, 7 bis 9, Taf. XI.

4) On the Resemblances existing between the „Plimmers Bodies" of Malignant Growths and Certain Normal Constituents of Reproductive Cells of Animals. Proceedings of the Royal Soc., Bd. 76 B, 1905, S. 230.

gehalten und als solche für die Erreger der Krebsgeschwülste erklärt worden sind[1]). — Die Vorstellung von Farmer-Moore-Walker, daß bei maligner Geschwulstbildung der somatische Entwicklungsgang in den „gametoiden" übergehe, hätte noch eine andere auffällige Seite. Denn ein „gametoides" Gewebe wäre damit bei Tieren gegeben, bei denen der haploide Zustand im normalen Entwicklungsgang auf die Vierteilung beschränkt ist, welche die Geschlechtsprodukte liefert. Weit mehr wird aber auch dem Botaniker die Annahme zusagen, daß es sich bei den Vorgängen, welche die Geschwulstbildung aufweist, um Rückschläge zum meristematischen, d. h. embryonalen Zustande handle, wie er im Pflanzenreich durch die mannigfaltigsten Reizwirkungen als sekundäre Kambiumbildung ausgelöst wird. Der embryonale Ursprung der Tumoren hat auch mehrfach schon in der tierischen Pathologie seine Vertreter gefunden, wenn dabei auch nicht eine Rückkehr zum embryonalen Zustand, sondern ein Zurückbleiben von ursprünglichen embryonalen Anlagen angenommen wurde[2]). — Neuerdings geben auch J. E. S. Moore und C. E. Walker[3]) Kernsverchmelzungen und zwar zwischen den Kernen eingewanderter Leucocyten und somatischen Kernen zu Beginn der Cancerbildung an. Sie wollen es noch dahingestellt lassen, ob der Vorgang sich mit Befruchtung vergleichen lasse. Es könne sich auch, meinen sie, um einen phagocytischen Vorgang handeln, der keinen wirklichen Anteil an der Bildung des „gametoiden Gewebes" habe. Da möchte ich denn auch wieder daran erinnern, daß die Kerne, deren Verschmelzung hier angegeben wird, diploid sind, und daß bei allen sonstigen bis jetzt bekannten Kernverschmelzungen, welche Ersatz für Befruchtung bilden, so bei Uredineen, den Farnprothallien, es haploide Kerne sind, die sich vereinigen, um auf solche Weise dem Verschmelzungsprodukt die für die Ausbildung der diploiden Generation nötige Chromosomenzahl zu verschaffen.

Ich habe auch diese Angaben nicht übergehen wollen, um alle bisher bekannten Kernteilungsvorgänge hier zusammen-

1) Vgl. besonders L. Feinberg, Das Gewebe und die Ursache der Krebsgeschwülste, unter Berücksichtigung des Baues der einzelligen tierischen Organismen, 1903, S. 163 ff. und Über die Erreger der Krebsgeschwülste der Menschen und Säugetiere, Wiener klin. Wochenschr., Nr. 45 u. 46 vom Jahre 1903.

2) Hugo Ribbert, Die Entstehung des Carcinomes. 1905, S. 4.

3) In dem schon zitierten First Report of the cytological investigation of Cancer, 1907, S. 25.

zustellen, die zu einer Herabsetzung der Chromosomenzahl führen sollen. Daran darf ich nun aber auch die Erklärung knüpfen, daß es sich in allen diesen Fällen um Vorgänge handelt, die auf die uns vorliegenden Fragen keine Anwendung finden können. Nicht nur, daß derartige Erscheinungen wie die zuletzt geschilderten bis jetzt im Pflanzenreich unbekannt sind, uns auch nicht in unseren chloralisierten *Pisum*- *Laburnum*- und *Cytisus*-Wurzeln entgegentraten, sondern weil sie außerdem so ungleiche Teilungsprodukte liefern, daß sie für die angestrebte Erklärung der uns beschäftigenden Erscheinungen nicht zu brauchen sind.

Bei alledem ist es klar, daß, wenn auch alle theoretischen Erwägungen, die auf Grund bekannter Tatsachen sich jetzt anstellen lassen, gegen die Annahme von Pfropfhybriden sprechen würden, sie den Tatsachen sich zu fügen hätten, mit dem Augenblick, wo die Existenz derartiger Hybriden erwiesen wäre. Dann läge eben der Beweis vor, daß die vorhandenen Theorien nicht zutreffen, oder nicht für alle Fälle reichen, und daß sie entweder aufgegeben oder erweitert werden müssen.

Einen schwierigen Stand hat nun diejenige Theorie der Vererbung, die ich hier vertrete, den Angaben gegenüber, die sich auf die „Propfbastarde“ von Bronvaux beziehen. An dem genannten, in der Nähe von Metz gelegenen Orte trägt ein mehr als hundertjähriger Stamm von *Mespilus monogyna*, unmittelbar unter der Stelle, wo auf ihm *Mespilus germanica* veredelt ist, zwei, wohl mehrere Jahrzehnte alte Zweige, die eine Mischung der Merkmale von *Mespilus monogyna* und *Mespilus germanica* in verschiedenen Verhältnissen zeigen. Zu diesen Zweigen gesellte sich in gleicher Höhe, doch an der entgegengesetzten Seite des Stammes, im Jahre 1894 ein dritter Trieb, der sich zunächst wie ein reiner Weißdornzweig verhielt, dann aber ebenfalls hybride Merkmale äußerte. Aus dem einen der beiden zuerst genannten Zweige brach endlich im Jahre 1899, in nicht minder auffälliger Weise, ein ganz typischer Mispeltrieb hervor und hierauf aus ihm ein kurzer Sproß, der sich verzweigte, um einerseits Mispelblüten, anderseits Weißdornblüten zu tragen. Der merkwürdige Baum, um den es sich handelt, ist somit an seiner Basis Weißdorn, Bastard in der Mitte und Mispel im oberen Teile.

Auf diesen Baum wurden die Inhaber der Firma Simon-Louis Frères aufmerksam gemacht, lieferten seine erste Schilderung und

brachten ihn in den Handel. Das Nähere darüber ist in Aschers on-Gräbner, Synopsis der Mitteleuropäischen Flora[1]) zu vergleichen. Da wird zu dem hybriden Teile des Baumes bemerkt: „Bei der Fähigkeit vieler *Mespilus*-Formen, namentlich starker Stammteile, aus dem meristematischen Gewebe von vernarbenden oder vernarbten Wunden reichlich Adventivsprosse zu treiben, ist wohl anzunehmen, daß die Entstehung der oben beschriebenen Zwischenformen dadurch zustande gekommen ist, daß von den adventiv an der Veredlungsstelle entstehenden Vegetationskegeln, die zu Knospen und Trieben auswachsen, einige zum Teil dem Bildungsgewebe der *Mespilus monogyna*, zum anderen Teile der *Mespilus germanica* angehörten, eine Annahme, die bei den häufig sehr kompliziert ineinander greifenden Verwachsungszonen besonders an älteren Veredlungen und dem häufig massenhaften Auftreten von Adventivknospen solcher alter Wundmasern nicht wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat.“ Die hier erörterten Möglichkeiten entsprechen bis zu einem gewissen Grade denen, die ich für *Laburnum Adami* 1884 erwogen hatte und über die ich zuvor berichtete, nur greifen sie nicht bis auf die Fragen des Verhaltens der Kerne zurück und erörtern nicht ihre etwaige Verschmelzung. Daß aber ohne Kernverschmelzungen, nur durch das Nebeneinander spezifisch verschiedener Meristemzellen, eine solche Durchdringung der Merkmale zustande kommen sollte, wie sie typische Sprosse der „Pfropfhybriden“, im besonderen solche von *Laburnum Adami* aufweisen, ist zunächst kaum vorstellbar. Daher auch Fr. Noll in seiner den Bronvaux-Bastarden gewidmeten Studie mit der Annahme von Kernverschmelzungen rechnet[2]). Er weist zunächst darauf hin, daß verschiedene Beispiele vegetativer Kernverschmelzungen in der letzten Zeit bekannt wurden[3]). Er beruft sich auf die Arbeiten von „Miehe, Hottes, Schrammen, Körnicke, Farmer, Moore, Digby u. a.“, welche zeigen, „daß Zellkerne verhältnismäßig leicht aus einer vegetativen Zelle in eine andere übertreten können“. Dann hebt Fr. Noll besonders noch hervor, daß „Němec in einer Reihe interessanter Untersuchungen gezeigt“ habe, „daß in auf solche Art zweikernig gewordenen Zellen die Kerne miteinander

1) Bd. VI, 2. Abteilung (Lieferung 44 u. 45), 1906, S. 45.

2) Blütenzweige zweier Bastarde von *Crataegus monogyna* und *Mespilus germanica*, Sitzungsber. d. Niederrh. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn, 1905, A., S. 20.

3) a. a. O., S. 27.

verschmelzen und der zweiwertige Kern sich später regelrecht mitotisch teilt". — Doch bei allen diesen Angaben handelt es sich um die Verschmelzung vegetativer Kerne derselben Art, während für die Entstehung von Propfhybriden verschiedenartige Kerne in Betracht kommen. Eine Vereinigung verschiedenartiger Kerne findet aber tatsächlich bei jeder geschlechtlichen Hybridation statt, so daß Fr. Noll[1]) ihr Zustandekommen auch für verschiedenartige vegetative Kerne für realisierbar hält, angenommen, daß eine ganze Reihe besonders günstiger Bedingungen hierbei zusammenwirken. — Nun haben aber die Kerne in den Vegetationspunkten von *Laburnum Adami* nicht mehr Chromosomen als in jenen von *Laburnum vulgare* oder von *Cytisus purpureus* aufzuweisen. Aus Fr. Nolls Untersuchungen ergibt sich, daß allem Anschein nach auch die Kerne in den Vegetationspunkten der aus Bronvaux stammenden Bastarde von *Mespilus monogyna* und *Mespilus germanica*, „nicht doppelgehaltig" sind[2]). Um diese Erscheinung in Einklang mit der Annahme, daß diese Bastarde dessenungeachtet Pfropfhybriden sind, zu bringen, möchte Fr. Noll einen Reduktionsvorgang in den Kernen zu Hilfe nehmen. Er weist zunächst darauf hin, daß die Untersuchungen auf dem in Betracht kommenden Gebiete durchaus nicht abgeschlossen sind und immer noch neue, zum Teil überraschende Tatsachen fördern. Eine solche Tatsache könnte aber auch hier plötzlich die Schwierigkeiten heben. Außerdem wären aber auch schon Angaben von B. Němec vorhanden, welche „Reduktionsteilungen vegetativ vereinigter, also doppelgehaltiger Kerne zu normalgehaltigen" wahrscheinlich machen.

Fr. Noll hat die in Bronvaux entstandenen „Pfropfhybride", sowie den Stamm, der sie trägt, auf das sorgfältigste untersucht. Wir sind dadurch über die äußeren und inneren Merkmale dieser interessanten Hybride und ihres Erzeugers genau unterrichtet und ebenso auch über alle bisher an den hybriden Produkten beobachteten Rückschläge. Aus Nolls Untersuchung geht, so scheint es, sicher hervor, daß die Unterlage des Baumes von Bronvaux eine reine *Mespilus monogyna*, das Reis eine reine *Mespilus germanica* ist. So bleibt, schließt Noll[3]), „für die spontan aus der Vereinigungsstelle hervorgegangenen Bastardzweige nur die Entstehungsmöglich-

1) a. a. O., S. 30.
2) a. a. O., S. 37.
3) a. a. O., S. 35.

keit offen, daß sie vegetativ entstandene Pfropfbastarde sind". Dieser Folgerung scheint nunmehr, entgegen der früheren Neigung, auch C. Correns sich anschließen zu wollen. Er fügt der Veröffentlichung seines in Meran gehaltenen Vortrags über Vererbungsgesetze nachträglich die Anmerkung hinzu[1]): „Inzwischen sind durch Noll Beobachtungen bekannt gemacht worden, die als die ersten allen kritischen Einwänden standhalten dürften". Ich hingegen kann mich noch nicht entschließen, meine Bedenken gegen das Bestehen von Pfropfhybriden fallen zu lassen. Ich meine, daß diese Zweifel berechtigt bleiben, so lange als für das Zustandekommen von Pfropfhybriden nur nachträglich gemachte Wahrnehmungen angeführt werden können, so lange es in einem Worte nicht gelang, Pfropfhybride willkürlich hervorzubringen und in ihrer Entstehung zu verfolgen. Es läßt sich tatsächlich auf Grund der Nollschen Untersuchungen kaum bezweifeln, daß die Unterlage des Baumes von Bronvaux *Mespilus monogyna* ist, was aber alles im Laufe der Zeiten mit dem auf dieser Unterlage veredelten Reis geschehen konnte, entzieht sich der Kontrolle. So ließe sich vorstellen, daß ursprünglich ein Bastardreis auf der Unterlage veredelt worden sei, und wenn man auch Noll darin beipflichten mag, daß es nicht eben wahrscheinlich erscheint, daß dieser in eine normale Mispel zurückschlug, so könnte immerhin eine solche Mispel einer zweiten Veredlung an der Basis des Bastards, der dann bis auf die Veredlungsstelle zurückgeschnitten worden wäre, ihren Ursprung verdanken. Das mag unwahrscheinlich sein, läßt sich nicht erweisen, ist aber sicherlich nicht ganz ausgeschlossen. Da der Stamm von Bronvaux an der Stelle, welche die Mischzweige trägt, über 100 Jahre alt ist, so bleibt das, was sich an ihnen einst ereignete, für immer der Prüfung entzogen.

Die Erwartung, daß solche Vorgänge, wie sie in chloralisierten Erbsenwurzeln sich abspielen, uns Aufklärung über das Verhalten der „Pfropfhybriden" bringen könnten, hat sich nicht erfüllt. Die Möglichkeit, daß spätere Entdeckungen hier neue Anknüpfungspunkte schaffen, besteht aber fort. Zunächst müssen wir aber uns auf das, was uns bekannt ist, stützen und das bleibt der Annahme von Pfropfhybriden wenig günstig. Um so wertvoller müssen uns

1) Gehalten in der allgemeinen Sitzung der Naturwissenschaftlichen und der Medizinischen Hauptgruppe der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte am 27. September 1905. S. 35, Anm.

so kritisch und sorgfältig durchgeführte Untersuchungen, wie sie Noll für die Bronvaux-Bastarde geliefert hat, erscheinen, denn sie schaffen ein sicheres Material für den weiteren Verfolg der Aufgabe.

Übereinstimmend geht aus allen Schilderungen hervor, daß an dem merkwürdigen Baum von Bronvaux die als Pfropfhybride gedeuteten Zweige an mehreren Stellen, unabhängig voneinander, der Veredlungszone des Stammes entsproßten. Die Anhänger des vegetativen Ursprungs dieser Hybriden haben somit auch mit der Tatsache zu rechnen, daß die vegetative Hybridation sich hier mehrfach vollzogen haben müßte. Daß eine so äußerst seltene Erscheinung sich an demselben Stamm wiederholt eingestellt haben sollte, ist nicht eben wahrscheinlich und würde die Hülfshypothese von ganz besonderen Dispositionen in den Geweben dieses Stammes verlangen.

Ich erinnerte schon einmal daran, daß mich bereits im Jahre 1884[1]) der Gedanke beschäftigte, ob nicht bei etwaiger Entstehung von Pfropfhybriden Kernverschmelzungen zwischen Unterlage und Reis sich vollzogen hätten. Ich stellte mir die Knospen der hypothetischen Pfropfhybriden zusammengesetzt aus Zellen mit doppelgehaltigen, solchen Verschmelzungen entstammenden Kernen und aus Zellen mit einfachen Kernen, die das Reis oder die Unterlage geliefert hätte, vor. Durch das Dominieren von Zellen dieser oder jener Kategorie suchte ich mir das Schwanken der Charaktere und die stattfindenden Rückschläge bei *Laburnum Adami* zurechtzulegen. Denkbar wäre es ja auch gewesen, daß die Vereinigung von nur einer Zelle der Unterlage mit einer Zelle des Reises, beziehungsweise die Vereinigung ihrer Kerne in demselben Protoplasten, den Ausgangspunkt des neuen Entwicklungsvorgangs bildete. Da eine in solcher Weise entstandene Knospe mit ganz gleichwertigen Zellen ausgestattet wäre und Hülfshypothesen für das Auftreten der Rückschläge verlangt hätte, so sah ich von ihr ab. Dagegen war die Annahme der Verschmelzung von nur zwei Zellen, einer der Unterlage und einer des Reises, später der Ausgangspunkt bei A. Weismanns Erörterung des Problems[2]), wobei Weismann ungleiche Verteilung der Idanten bei den Kernteilungen für eintretende Rückschläge verantwortlich machte. „Daß zwei jugendliche Pflanzenzellen, ohne zu verschmelzen", schreibt A. Weismann,

1) Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang usw., S. 169.

2) Das Keimplasma 1892, S. 448.

„den Vegetationspunkt des Mischling-Sprosses gebildet haben sollten, ist schwer denkbar, weil dann doch wohl nur eine dieser Zellen als Scheitelzelle funktioniert haben könnte, mithin der Vererbungs-Einfluß der anderen nicht auf ungezählte Tochtersprossen sich erstrecken könnte, wie dies doch tatsächlich der Fall ist. Jede akrofugal von der Scheitelzelle liegende Zelle der anderen Art müßte notwendig immer weiter von dem Vegetationspunkt abgedrängt worden sein im Laufe des Wachstums. Eine so innige Mischung der Charaktere, wie sie tatsächlich eintrat, könnte auf diesem Wege nicht zustande kommen".

Wir wissen heute, daß die Vegetationspunkte der Angiospermen keine Scheitelzelle besitzen und die Untersuchung der Vegetationspunkte von *Laburnum vulgare* und *Cytisus purpureus* lehrt, daß auch bei ihnen das Dermatogen von dem inneren Gewebe gut abgegrenzt ist. Weniger scharf setzen ihr Periblem und ihr Plerom gegeneinander ab. Auf medianen Längsschnitten durch tätige Knospen kann man durchschnittlich etwa 18 Dermatogenzellen zwischen den jüngsten Blattanlagen zählen. Bei der Anlage von Achselknospen, das lehren dieselben Präparate, tritt eine größere Zahl von Periblemzellen in Teilung ein und das Dermatogen folgt durch Einschaltung antikliner Wände diesem Vorgang. Eine neue Achselknospe läßt sich somit nicht auf eine einzige Zelle zurückführen. Anders liegt aber die Frage nach dem Ausgangspunkt einer im Innern des Gewebes entstehenden Adventivknospe, wo wir mit der Möglichkeit eines solchen einzelligen Ursprungs rechnen müssen. Unsere Kenntnisse sind in dieser Richtung für die scheitelzellosen Pflanzen nur gering, doch wissen wir beispielsweise sicher, daß eine Adventivknospe an gesteckten Begonienblättern aus einer einzigen Zelle, und zwar in diesem Falle einer Epidermiszelle, hervorgehen kann[1]).

In Ascherson-Graebners Synopsis wird ohne weiteres Eingehen auf das histologische Problem angenommen, daß die Entstehung der „Pfropfhybride" *Mespilus germanica* und *Mespilus monogyna* wohl der Vereinigung der Bildungsgewebe der Unterlage und des Reises zuzuschreiben sei[2]). Mit Kernverschmelzungen befaßt sich auch nicht M. W. Beijerinck[3]) in seinem Aufsatz „über

1) Adolph Hansen, Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen, Abhandl. d. Senkenb. naturf. Gesellsch., Bd. XII, 1881, Sonder-Abzug S. 41.

2) a. a. O., Bd. VI, 1906, S. 47.

3) Bot. Ztg., II. Abt., 1901, S. 113.

die Entstehung von Knospen und Knospenvarianten bei *Cytisus Adami*". Er sucht nur zu erweisen, daß die Knospenvarianten an dieser Pflanze durch Variation einer Zellgruppe und nicht einer einzelnen Zelle entstehen. Dabei sind verschiedene der von ihm beobachteten Erscheinungen von Interesse. Eine Anzahl Knospen, die ihm vorlagen, zeigten sich an der Basis mit Schuppen von *Laburnum Adami*, weiter hinauf mit solchen von *Laburnum vulgare* bedeckt. Beide sind unschwer zu unterscheiden, da die Knospenschuppen von *Laburnum vulgare* silberweiße anliegende Haare tragen, die von *Laburnum Adami* nackt und grün sind. Aus diesen Knospen entwickelten sich reine Sprosse von *Laburnum vulgare*, offenbar, erklärt Beijerinck, „weil das Meristem dieser Knospen gänzlich zu *Laburnum vulgare* gehörte". Zwei andere Knospen sind aber Beijerinck begegnet, wo die Trennungslinie zwischen den Schuppen von *Laburnum Adami* und von *Laburnum vulgare* in der Längsrichtung, gerade durch die Mitte, ging. Daß auch im Innern der Knospen die Trennungsfläche das Meristem genau halbierte, ergab sich daraus, daß sich aus diesen Knospen Zweige entwickelten, welche genau zur einen Längshälfte aus *Laburnum Adami*, zur andern aus *Laburnum vulgare* bestanden. Nur der eine der beiden Zweige schloß seine Entwicklung im Herbst mit einer Winterknospe ab, deren Schuppen an den entsprechenden Seiten dem Typus des Zweiges treu blieben und zu *Laburnum Adami*, beziehungsweise zu *Laburnum vulgare* gehörten. Aus dieser Knospe ging dessenungeachtet im nächsten Jahre ein reiner Zweig von *Laburnum vulgare* hervor. An den beiden Zweigen zeigten Blätter, die der Grenzlinie von *Laburnum Adami* und von *Laburnum vulgare* entsprangen, zur Hälfte den einen, zur Hälfte den anderen Bau. Eine ähnliche Halbierung der Merkmale war an den Sprossen zu beobachten, die aus den Achselknospen dieser Blätter im nachfolgenden Jahre hervorgingen. Das alles verwertet Beijerinck vornehmlich zu dem Schlusse, daß es nicht einzelne Zellen, sondern stets mehrere sein müßten, welche den Anlagen den Ursprung gaben. Weiter folgert Beijerinck, daß der Variationsprozeß, welcher die Entstehung der *Laburnum vulgare*-Varianten veranlaßte, in dem ersteren Falle in dem ganzen Meristem zugleich, in den folgenden in der Hälfte dieses Meristems wirksam war. Ebenso müsse die Entstehung von *Cytisus purpureus*-Varianten auf der Variation eines schon konstituierten *Laburnum Adami*-Meristems beruhen, denn es kam ein Fall zur Beobachtung,

wo ein Kurztrieb, der seit mehreren Jahren als *Laburnum Adami* fortgewachsen war, sich hierauf in *Cytisus purpureus* fortsetzte. Während Beijerinck die *Laburnum vulgare*-Varianten immer einzeln entstehen sah, konnte er das gruppenweise Auftreten der *Cytisus purpureus*-Knospen feststellen. So verwandelten sich in einem bestimmten Falle, von sechs selbständigen, seit drei Jahren an der Spitze eines mehrjährigen Längstriebes von *Laburnum Adami* ruhenden, durch kurze Internodien getrennten Knospen, nicht weniger als vier in *Cytisus purpureus*. Es waren das die zwei unteren und zwei oberen Knospen, während die zwei mittleren *Laburnum Adami* blieben. „Hier muß", so schließt Beijerinck, „die Ursache der Variabilität also längere Zeit, jedoch mit Unterbrechungen, während des Wachstums eines Längssprosses wirksam gewesen sein und sich über mehrere Meristeme ausgedehnt haben. Dieses erscheint kaum anders erklärbar, als durch die Voraussetzung, daß die Variabilität auf die Gegenwart eines spezifischen Körpers, welcher eine ganze Zellgruppe durchströmen kann, zurückgeführt werden muß". — Zur Bekräftigung dieser letzten Vorstellung kann Beijerinck hinzufügen[1]), daß er ganz ähnliche Beobachtungen wie die geschilderten auch an einem bunten Exemplar von *Pelargonium zonale* habe anstellen können. An diesen war eine zur Hälfte grüne, zur andern Hälfte bunte Knospe zur Entwicklung gelangt und ein Sproß erzeugt, der während seiner ganzen Vegetationsperiode den gemischten Charakter beibehielt. So könne auch der Albinismus in der einen Hälfte eines Meristems existieren, ohne seine andere Hälfte auch nur im allerwenigsten zu affizieren. Nehme man somit an, daß der Albinismus auf der Gegenwart eines spezifischen Contagiums beruhe, so müsse dieses, wenigstens in dem gegebenen Falle als völlig unlöslich und an der albicaten Zellgruppe des Meristems festgebunden betrachtet werden.

Fragen wir uns, wie sich die Erscheinungen gestalten müßten, wenn unverschmolzene Zellen von *Laburnum vulgare* und *Cytisus purpureus* in die Bildung des ersten Vegetationspunktes von *Laburnum Adami* getreten wären, so ließe sich allenfalls nur vorstellen, daß Mischungen der Merkmale und Rückschläge daraus hervorgehen könnten, nicht aber solche Alternationen, wie sie Beijerinck beobachtet hat. Die Annahme solcher Mischung der sichtbar werdenden Merkmale, wie sie *Laburnum Adami* in seiner

1) a. a. O., S. 118.

typischen Ausbildung aufweist, wären außerdem nur unter der Voraussetzung denkbar, daß gemeinsame Wirkungen spezifisch verschiedener Chromosomen auch dann möglich sind, wenn sie nicht demselben Zellkern, sondern verschiedenen Zellkernen benachbarter Zellen, angehören. Die Übertragung der hierzu nötigen spezifischen Reize müßte dabei den Plasmodesmen zufallen. Man sollte meinen, daß, wenn so etwas möglich wäre, spezifische Beeinflussungen eines Reises durch die Unterlage öfters vorkommen müßten. Doch ist es tatsächlich nur in ganz vereinzelten Fällen bisher gelungen, die Ausbildung von Plasmodesmen zwischen Reis und Unterlage sicher zu stellen. Man könnte somit immerhin einwenden, daß es der Mangel einer solchen Verbindung sei, der ihre gegenseitige Beeinflussung verhindere. Wenn aber, wie in den von Beijerinck studierten Fällen, der Vegetationskegel eines Sprosses, der bisher zur einen Seite als *Laburnum Adami*, zur anderen als *Laburnum vulgare* sich betätigte, weiter als Ganzes in *Laburnum vulgare* übergeht, oder wenn er als Ganzes erst *Laburnum vulgare*, dann *Cytisus purpureus* ist, oder gar erst *Cytisus purpureus*-Knospen, dann höher hinauf solche von *Laburnum vulgare* und dann wieder von *Cytisus purpureus* erzeugt, so ist dabei mit getrennten *Laburnum vulgare*- und *Cytisus purpureus*-Zellen im Meristem des Vegetationspunktes nicht auszukommen. Denn das, was wir über die Teilungsrichtung der Zellen in den Vegetationspunkten wissen, schließt solche Sprünge und die Auswechselung der Seiten aus. Nur solche Fälle könnten zu jener Vorstellung passen, in welchen ein Sproß sich dauernd in seinen Eigenschaften halbiert zeigt, somit sich so verhält, wie die von Beijerinck beobachteten albicaten Pelargonium-Zweige.

Daher bleibt kaum etwas anderes übrig, als die Annahme, daß die Zellen in den Vegetationspunkten von *Laburnum Adami* solche Kerne führen, welche die Chromosomen von *Laburnum vulgare* und von *Cytisus purpureus* vereinigen, sowie auch die weitere Vorstellung, daß bestimmte Einflüsse sich unter gegebenen Umständen geltend machen, die den Chromosomen der einen oder der anderen Art zur Herrschaft verhelfen.

Besonders ungünstig gestalten sich, nach dem jetzigen Stand unseres Wissens, die theoretischen Möglichkeiten für eine pfropfhybride Deutung des Ursprungs der „*Bizzarria*“. Die Erscheinungen, welche dieser merkwürdige Vertreter der Gattung *Citrus* darbietet,

weisen so viel Ähnlichkeiten mit dem Verhalten des *Laburnum Adami* auf, daß man oft schon beiden eine gleiche Entstehungsart zugesprochen hat. Gemeinsam kommen diesen Pflanzen die plötzlichen, unvermittelten Spaltungen der Merkmale an den verschiedenen Auszweigungen des nämlichen Individuums zu, eine Erscheinung, wie sie geschlechtlich erzeugte Bastarde nicht aufzuweisen pflegen. Aus Otto Penzigs Werk über die *Agrumi*[1]) ist die Geschichte der *Bizzarria* in ihren Hauptzügen zu entnehmen. Ich selbst habe einen Aufenthalt in Florenz im letzten Frühjahr dazu benutzt, um einige Quellenstudien über diese Pflanze anzustellen. Zu großem Dank bin ich meinem Kollegen P. Baccarini verpflichtet, der mich nicht nur nach dieser Richtung hin in sehr entgegenkommender Weise unterstützt hat, sondern auch behilflich war, die in Florenz noch vorhandenen Bizzarrien aufzufinden.

Wie in O. Penzigs Werk bereits verzeichnet steht[2]), trat nachweisbar eine *Bizzarria* um das Jahr 1644 im Garten Panciatichi, Torre delli Agli, in Florenz auf und machte bald Aufsehen. Es wurde über sie verbreitet, daß sie dem Geschick eines Gärtners ihre Entstehung verdanke, der es verstanden habe, die Knospen von drei *Citrus*-Arten zu einer einzigen Knospe zu vereinigen. Das regte das Interesse gelehrter Zeitgenossen an und war es der Florentiner Arzt Pietro Nati, der, wie Georges Gallesio[3]) sich später ausdrückte, dem Gärtner das Geständnis des wahren Ursprungs der *Bizzarria* abgewann. Die Pflanze wäre danach, schreibt Gallesio, kein von jenem Gärtner hervorgebrachtes Kunstprodukt gewesen, vielmehr in Wirklichkeit spontan entstanden. Sie sei aus Samen aufgegangen und habe zunächst als Unterlage für eine Veredlung gedient. Glücklicherweise wäre das Edelreis abgestorben und aus der Unterlage seien Wildlinge (sauvageons) hervorgesproßt, welche die merkwürdigen *Bizzarria*-Früchte weiterhin erzeugten. Pietro Nati, schreibt Gallesio, habe eine überaus gelehrte Abhandlung über diese Hybriden veröffentlicht, in welcher er eine sehr eingehende Schilderung von ihnen entwarf. — Ich konnte nun selber das Originalwerk von Nati in Florenz nachschlagen und die in Betracht kommenden Stellen in ihm vergleichen. Das Werk heißt: Petri Nati Florentina phytologica observatio de malo

1) Studi Botanici sugli Agrumi e sulle Piante affini, Annali di Agricoltura, 1887, Seite 112.

2) a. a. O., S. 116.

3) Traité du Citrus, Paris 1811, S. 146.

Limonia citrata-aurantia Florentiae vulgo La Bizzarria. Florentiae MDCLXXIV. Die auf den Ursprung der *Bizzarria* sich beziehende Angabe lautet wörtlich übersetzt in Wirklichkeit so [1]): Der zuverlässige Verwalter jener Pflanzung, die della Torre degli Agli heißt, in der zuerst das Entstehen dieses Baumes beobachtet worden ist, hat seinem erlauchten Herrn mit allem Nachdruck versichert, er habe durch keinerlei Einpfropfen der Fruchtbäume, sondern durch die Einwirkung des Bodens und die Eigenkraft der Natur diesen Baum erzielt. Die langandauernde Beobachtung der Goldfruchtbäume, sowie Überlegung hätten ihm gelehrt, daß aus dem Wulst veralteter Okulierungen durch Ausschlag dieses Gewächs von selbst ans Licht getreten ist. Das werde nur selten beobachtet, da all das, was nicht nur auf Erden, sondern auch im Himmel und im Meer selten ist, erst unter Beistand einer langen Zeit der Ruhe die Ursprünge seines Werdens vollzieht, während das Gemeine, da es eben nur sich leicht einstellende und wenige Mittel verlangt, sehr oft entsteht.

Da Natis Abhandlung wenig Verbreitung fand, und auch heut selten ist, so wiederholten spätere Autoren meist nur die Angaben über die Erzeugung der Bizzarria aus der künstlich vollzogenen Vereinigung heterogener Knospen [2]).

In der Histoire de l'Academie Royal des Sciences in Paris, vom Jahre 1711, wird in einem kleinen Aufsatz: Diverses observations botaniques, unter anderem auch erwähnt [3]), daß man Orangen kenne, welche zugleich Zitronen sind, so zwar, daß eine Anzahl Keile, die sich bis zur Mitte der Frucht fortsetzen, der Orange, andere der Zitrone angehören. Es wird auch hinzugefügt, daß: „M. Homberg à dit que chez M. l'Electeur de Brandenbourg, Grand Père de celui d'aujourd'hui, Prince fort curieux de Jardinage, il a vu des Pommes qui étoient Poires de la méme façon". Die Frage wird aufgeworfen, ob solche Gewächse Ergebnisse der Kunst darstellen, für wahrscheinlicher aber erklärt, daß es sich um besondere Arten handle.

Noch interessanter ist mir eine Mitteilung von Chevalier in derselben Histoire de l'Academie Royale des Sciences vom Jahre 1712 [4]) über Früchte, die er im Garten de Saint Martin de Pontoise sah,

1) a. a. O., S. 17.

2) Die Literatur hierzu bei O. Penzig, a. a. O., S. 117.

3) S. 74 des ersten Teiles.

4) a. a. O., S. 65 des ersten Teiles.

und die zugleich aus Orange, Zitrone und Limette bestanden. Die Zusammensetzung dieser Früchte sei eine ähnliche gewesen wie jene, über die im Jahre 1711 in der Akademie berichtet worden war. Nur die größten dieser Früchte hätten die Bestandteile aller drei Arten gut abgegrenzt gezeigt.

Im Jahre 1708 veröffentlichte Johann Christoph Volckamer ein Werk: Nürnbergische Hesperides, oder gründliche Beschreibung der edlen Zitronat-, Zitronen, und Pomeranzenfrüchte, wie solche in selbiger und benachbarter Gegend recht mögen eingesetzt, gewartet, erhalten und fortgebracht werden, sammt ausführlicher Erzählung der meisten Sorten, welche in Nürnberg wirklich gewachsen, teils von verschiedenen fremden Orten dahin gebracht wurden. In diesem Werke wird auch: „Von der Pizaria und dero unterschiedlichen Früchten" berichtet. Die Schilderung der aus „Pomerantzen" und Zitronen zusammengesetzten Früchte ist auch zutreffend und von den letzten angegeben, daß sie eine Art Florentiner *Cedrate* seien, so daß daraus hervorgeht, daß die Beschreibung sich auf die Florentiner *Bizzarria* bezieht. Wenn man die Frucht aufschneidet, findet man „dessen gantze Schelffen und hat der Pomarantzen Theil bis an das Marck seine rechte Farbe und gewöhnlich-bitteren Geschmack, auch ist sogar das gedachte Marck daran etwas bitterlich: Der Citronen Theil hat auch seine rechte dicke Schelffen und Geschmack, samt seinen annehmlichen Geruch, indem es eine Art des *Cedrato di florenze* ist; das Marck dieses Citronats oder Citronen Theils ist etwas säuerlich und weiß an der Farb . . . ." Solche Bizzarrien wurden damals in Nürnberg selbst geerntet, außerdem erhielt der Verfasser des Werkes solche auch aus Rom und dem „Gard-See" zugesandt. Er illustriert sie auch auf vier Tafeln, von denen die erste die Besonderheiten der Früchte am besten wiedergibt.

Leider verlor man später den Geschmack an dieser Art Sammlungen, und die hochinteressanten Pflanzen gingen verloren.

Daß die Bizzarrien des Panciatichischen Gartens im Jahre 1783 fortbestanden, ist einem aus dem genannten Jahre stammenden Verzeichnis zu entnehmen, das die in diesem Garten kultivierten Pflanzen aufzählt[1]). Als die vom Garten eingenommene Stelle gibt das Verzeichnis eine La Loggia genannte Besitzung des Marchese Niccolò Panciatichi in der Nähe von Florenz an. Die *Bizzarria* ist, so

1) Veröffentlicht von dem Custoden des Gartens Guiseppe Picciuoli.

berichtet das Verzeichnis[1]), wie allen bekannt, eine zu den Agrumi gehörende Pflanze, die in Vasen kultiviert wird und Blätter trägt, die sowohl der Cedrate als auch der Orange angehören und auch alle Mischungen zwischen beiden zeigen. Dem entsprechend verhalten sich auch ihre Früchte. Vermehrt wird sie durch Pfropfreise und Ableger. Den Ursprung dieser Bizzarrien schreibt der Verfasser des Verzeichnisses den „nozze spurie nel fiore", also einer hybriden Befruchtung zu, wie ihm das der P. Arena mitgeteilt habe, der es auch in seinem Trattato degli Agrumi beschrieb. — Nur um zu kennzeichnen, daß der Verfasser des Verzeichnisses über einige botanische Kenntnisse gebot, füge ich hinzu, daß er dort eine *Leguminose*, die er für neu hält, beschreibt und als *Panciatica purpurea* dem Besitzer des Gartens widmet. Heut figuriert der Genusname *Panciatica Picc.* als Synonym bei *Cadia Forsk*[2]).

In seinem Werke von 1726 über die Geschichte und Kultur der Pflanzen berichtete Paolo Bart. Clavici[3]) über eine *Bizzaria*, die er im Garten Papafava zu Padua gesehen habe, die aus Erschöpfung oder anderen Gründen keine gemischten Früchte mehr, sondern nur noch gewöhnliche Orangen produziert habe. Durch Zurückschneiden der Äste wurde an dieser Pflanze das Austreiben der ruhenden Knospen veranlaßt, und die neuen Zweige kehrten zur Bildung von Bizzarrien zurück. Auch A. Risso[4]) gibt an, daß Bizzarien im Alter öfters aufhören zusammengesetzte Früchte zu erzeugen und nur noch einfache tragen.

Im Jahre 1811 veröffentlichte George Gallesio, der damals Sous-Préfet von Savona war, sein inhaltsreiches Werk: Traité du Citrus. Gallesio besaß selber ein Exemplar der *Bizzarria*, das er eingehend beobachtete und das er mit anderen Exemplaren von *Bizzarria* vergleichen konnte, die sich im Garten Durazzo in Genua befanden. Die *Bizzarria*, berichtet er[5]), ist ein Bigaradier *(Citrus Aurantium L. subspec. amara L.)* oder nach unserer Bezeichnungsweise eine Pomaranze, die aber gleichzeitig Pomaranzen, Zitronen *(Limons)* und florentiner Cedraten *(Cédrates de Florence)*

1) a. a. O., S. 11.

2) Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. III, 3, 1894, S. 187.

3) Istoria e coltura delle piante, Venezia 1726. Dell' Arancia detto la *Bizzaria* handelt das vierte Buch im fünften Teile S. 742.

4) A. Risso et Poiteau, Histoire naturelle des Orangers etc., 1818—1822, S. 109.

5) a. a. O., S. 147.

sowie auch aus diesen Arten gemischte Früchte trage. Dem Gewächs komme die Tracht der Pomeranzenbäumchen zu, während seine Blätter entweder der süßen Orange, d. h. Apfelsine gleichen oder die Gestalt der Pomeranzen- und Apfelsinen-Blätter vereinigen. Manche unter diesen Blättern zeichnen sich durch ihre Länge aus, andere durch ihre Streifung, noch andere durch ihre Muschelform. Die meisten weisen einen geflügelten Stiel auf, wie bei der Apfelsinen-Art. Blüten werden im Frühjahr und im Herbst erzeugt. Sie sind untereinander verschieden, so wie die Blätter. Die Petalen der einen sind inwendig weiß, an der Außenseite rötlich getönt, aus ihnen gehen Cedraten hervor; die Petalen der andern sind größer mattweis gefärbt und erzeugen zusammengesetzte Früchte; noch andere haben eine sehr weiße Corolle und produzieren Pomaranzen; endlich gibt es Blüten ohne Fruchtknoten, die demgemäß abortieren. Die Frucht zeigt dieselben Launen wie das ganze Bäumchen. Einzelne Früchte stellen eine Pomaranze in Gestalt einer Zitrone dar, andere sind aus Zitronen und Pomaranzen gemischt, erscheinen dabei entweder rund oder an ihrem Scheitel warzenförmig; noch andere besitzen eine Rinde wie Pomaranzen und ein Fruchtfleisch wie Cedraten. Auch trägt derselbe Baum Cedraten von verschiedener Form, die in einzelnen Fällen Merkmale der Cedrate und der Pomaranze vereinigen. Endlich sieht man Früchte, die in ihrer äußeren und inneren Zusammensetzung vier annähernd gleiche über Kreuz verteilte Portionen aufweisen, von denen zwei der Zitrone und zwei der Pomaranze angehören, während nebenan eine gewöhnliche Pomaranze sich entwickelt haben kann. Was der Orange an diesem Gewächs angehört, ist stets Pomaranze, was als Cedrate auftritt, deren florentiner Abart. Zu letzterer sei bemerkt, daß diese *Citrus medica florentina* von A. Risso geschildert wird[1]) als ein sehr hübsches Bäumchen, das im Departement des Alpes maritimes bis zu $3^1/_2$ m Höhe emporwächst und Früchte trägt von hellgelber Farbe, die am Stiel angeschwollen, sich allmählich nach dem Scheitel zu in eine Spitze verjüngen. Sie sind etwas warzig, besitzen eine dicke Rinde und einen lieblichen Duft.

Den Angaben von G. Gallesio[2]) entnehme ich noch einige andere für uns wichtige Daten. Gallesio berichtet, daß man die

1) Mémoire sur l'histoire naturelle des Orangers, Bigaradiers, Limettiers, Cédratiers, Limoniers ou Citroniers, cultivés dans le Departement des Alpes-Maritimes. Ann. du Muséum d'Histoire nat., Paris 1813, Bd. XX, S. 200.

1) a. a. O., S. 148.

Bizzarria durch Pfropfreise zunächst vermehrte, dabei aber gewahr wurde, daß häufig der Reis nur reine Pomaranzen oder Cedraten lieferte. Es gehöre eben auch zu den merkwürdigen Launen dieses Gewächses, schreibt Gallesio, daß es eine Knospe, aus der später Cedraten hervorgehen, in der Achsel eines Orangenblattes bilden kann und daß es umgekehrt in anderen Fällen eine Orangenknospe in der Achsel eines Cedratenblattes erzeugt. Man habe daher, um bei der Vermehrung dieser Pflanze sicher zu gehen, zu Ablegern *(marcotte)* seine Zuflucht genommen.

G. Gallesio spricht sich an verschiedenen Stellen seines Werkes für den sexuellhybriden Ursprung der *Bizzarria* aus[1]) und bestreitet entschieden ihre Entstehung durch Einfluß der Unterlage auf das Edelreis oder aus einer Verwachsung heterogener Knospen[2]). Das Verhalten der *Bizzarria* sieht er als Beweis dafür an, daß sich an Bastarden eine Spaltung der Merkmale vollziehen könne[3]). Übrigens wollte Gallesio auch durch direkten Versuch prüfen, ob ein ähnliches Gewächs wie die *Bizzarria* sich durch Kreuzung der entsprechenden *Citrus*-Arten würde erlangen lassen. Er säte die von solchen Kreuzungen erhaltenen Samen aus[4]) und sah unter den Pflanzen, die sich aus ihnen entwickelten, eine die ohne Dornen war, eine andere, die durch sehr kräftige Belaubung von gewöhnlichen Orangen abwich. Gallesio veröffentlichte sein Werk, bevor diese Pflanzen zur Fruchtbildung gelangten, spätere Mitteilungen von ihm über diesen Gegenstand vermochte ich aber nicht aufzufinden, sie werden auch nirgends zitiert. Zu dem Werke selbst macht Gallesio bei Besprechung seiner Bastardierungsversuche einige Angaben, die eine Nachprüfung verdienen würden. Er behauptet nämlich, daß er aus den Orangenblüten, die er mit Zitronenpollen bestäubte, auch eine Orangenfrucht erhalten habe, deren Rinde vom Stiel bis zum Scheitel von einem gelben vorspringenden Streifen, der die Merkmale einer Zitrone aufwies, durchsetzt war. Im Innern glich die Frucht aber nur der Orange; sie barg nur wenig Samen und zeigte sich schwach ernährt. Die Bestäubung anderer Orangenblüten mit Pollen abweichender Orangenformen, soll anderseits veranlaßt haben, daß an einzelnen Früchten das Perikarp unregelmäßig ausgestaltet war und daß auch solche ab-

1) a. a. O., S. 7, 44, 48, 54.
2) a. a. O., S. 19.
3) a. a. O., S. 54.
4) a. a. O., S. 41.

weichende Fruchtformen auftraten, wie sie als digitati, corniculati, foetiferi, bekannt sind. Derartige Früchte enthielten entweder überhaupt keinen Samen oder nur wenig Samen, der schwächlich entwickelt war[1]).

Das Bild in Englers Pflanzenfamilien[2]), das zwei aus Orange und Cedrate zusammengesetzte *Bizzarria*-Früchte vorführt, ist dem Werk von A. Risso und A. Poiteau, Histoire Naturelle des Orangers, das in den Jahren 1818 bis 1822 veröffentlicht wurde, entnommen[3]). Die Originaltafel stellt die beiden Früchte an einem beblätterten, blühenden Zweige vor; außerdem eine querdurchschnittene Frucht. Das Gesamtbild war zu groß, um in die Pflanzenfamilien Aufnahme finden zu können, daher nur die beiden großen Früchte ihm entlehnt wurden. Risso-Poiteaus Schilderungen des Bäumchens, seiner Blätter, Blüten und Früchte, stimmen mit denen von Gallesio überein. Sie machen anderseits auf die Verschiedenheiten unter den bis dahin beschriebenen Bizzarrien aufmerksam und fügen hinzu, daß es sehr erwünscht sein würde, daß ein Kultivateur sie einmal zusammenbrächte und einem Vergleich unterzöge[4]).

Sie berichten auch, daß La Pipe, Gärtner des Herzogs von Orleans, Regenten von Frankreich während der Minderjährigkeit von Ludwig XV., in Paris eine reiche Sammlung von Orangenbäumen zusammengebracht hätte, in der man auch Bizzarrien sehen konnte, die aus zwei, drei und fünf Arten zusammengesetzt waren.

Wenige Jahre vor dem Erscheinen des 1887 veröffentlichten Penzigschen Werkes über die Agrumi wurde durch Ed. Heckel in Montpellier bekannt gegeben, daß es einem Baumzüchter in Cannes, namens Tardo, gelungen sei, das erneute Auftreten der *Bizzarria* aus der Veredlungsstelle eines Orangenbaumes zu beobachten. Doch in einem an O. Penzig[5]) gerichteten Briefe äußerte Ed. Heckel alsbald selber Zweifel an der Richtigkeit dieser Angabe, die durch eine weitere Prüfung dann auch als unbegründet erwiesen wurde. So auch sind stets alle direkten Versuche in der einst angegebenen oder anderen Weise, auf dem Wege der Veredlung die Bizzarrien

1) a. a. O., S. 41.

2) Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, III. Teil, 4. Abt., 1896, *Rutaceae* von A. Engler, S. 201, Fig. 117.

3) a. a. O., Taf. 52.

4) a. a. O., S. 108.

5) a. a. O., S. 118.

wieder zu erzeugen, nur von negativen Resultaten begleitet gewesen [1]).

Auch nach Schilderung von O. Penzig, der seinerzeit die *Bizzarria* eingehend studierte, weisen bereits die vegetativen Teile dieser Pflanze ein auffälliges und abnormes Aussehen auf [2]). Es sei öfters schwer zu beurteilen, schreibt Penzig, ob in der Pflanze die Merkmale der Orange, der Cedrate oder der Zitrone vorherrschen. Auch die Blüten zeigen dieselben Verschiedenheiten. Die einen rein weißen scheinen der Orange anzugehören, andere schwach rosenrot angehauchte, möchte man der Cedrate oder der Zitrone zusprechen. Die Fruchtknoten lassen frühzeitig eine fremdartige Zusammenfügung der Charaktere erkennen. Diese prägen sich während der Fruchtbildung immer mehr aus. Einzelne Abschnitte der Frucht werden als Orange, die anderen als Zitrone; oder die einen als Orange, die anderen als Cedrate ausgebildet; oder alle drei Arten sind in den voneinander oft scharf abgesetzten Teilen einer Frucht vertreten.

Über den Ursprung der florentiner *Bizzaria* sind wir infolge des Umstandes, daß sich der Arzt Pietro Nati rechtzeitig für sie interessierte, annähernd unterrichtet. Das heißt, es läßt sich zum mindesten behaupten, daß die ursprünglichen Erzählungen, diese *Bizzarria* sei aus einer künstlich vorgenommenen Vereinigung von Knospen verschiedener Citrusarten hervorgegangen, den Tatsachen nicht entsprach. Es traten die Früchte vielmehr allem Anschein nach an Trieben auf, die einer Unterlage entsproßten, auf der die Veredlung mißglückt war. Es schlösse das somit die Möglichkeit nicht aus, daß sich auch in diesem Falle dasselbe ereignet habe, was später für *Laburnum Adami* behauptet wurde, nämlich, daß an der Veredlungsstelle, nach erfolgtem Absterben des Edelreises, die vegetative Bildung hybrider Knospen erfolgt sei. Hält man einen solchen Vorgang für möglich, so erscheint er durch die Schilderung, die von dem Ursprung der florentiner Pflanze gegeben wird, somit nicht ausgeschlossen, ja weit eher gestützt. Anders liegt die Sache, wenn man die sämtlichen Angaben, die sich auf Bizzarien beziehen, miteinander vergleicht. Die florentiner *Bizzarria* trägt und trug, wie es scheint, auch früher, nur aus der Pomaranze und der florentiner *Cedrate* zusammengesetzte Früchte. Gallesio hingegen gibt anderseits schon von

1) O. Penzig, Pflanzen-Teratologie, Bd. I, 1890, S. 343.

2) Agrumi, S. 113.

seinen Bizzarrien an, daß in ihre Bildung drei verschiedene *Citrus*-Arten eingehen, nämlich die Pomaranze, die florentiner Cedrate und die Zitrone. Daß ein so gründlicher *Citrus*-Kenner wie Gallesio sich in der Bestimmung der Fruchtanteile seiner Bizzarrien geirrt haben sollte, ist nicht anzunehmen. Zu dieser Angabe gesellen sich dann weiter die Berichte von Chevalier über Bizzarrien, die aus Orange, Zitrone und Limette bestehen, und schließlich sogar Mitteilungen über Früchte in dem Garten des Herzogs von Orleans, die fünf verschiedene Arten der Agrumi in sich vereinigten. Es leuchtet ein, daß die Entstehung derartiger Mischungen auf vegetativem Wege nicht vorstellbar ist. Da für die vegetative Vereinigung diploider Kerne zu einem hybriden Produkt, wie man es für *Laburnum Adami* annahm, schon das Zusammenwirken ganz ungewohnter Bedingungen notwendig gewesen wäre, wie sie sich auf Millionen von Veredlungen nur einmal eingestellt hätten, so muß es doch ausgeschlossen erscheinen, daß derselbe Vorgang für dasselbe Objekt sich zweimal, ja selbst häufiger noch gefügt haben sollte, so, wie es eine aus drei und noch mehr Bestandteilen zusammengesetzte *Bizzarria* verlangen würde. Die Übereinstimmungen im Verhalten der Bizzarrien und der *Laburnum Adami* sind aber, wie aus der hier behandelten Literatur sich ergibt, so bedeutend, daß aller Grund vorliegt, die Gesichtspunkte, die sich für die Beurteilung der Bizzarrien ergeben, auch auf *Laburnum Adami* und andere am nämlichen Stamme spaltende Hybriden anzuwenden. — Während die Vorstellung, daß eine mehrfach zusammengesetzte *Bizzarria* durch vegetative Kernverschmelzungen hätte entstehen können, auf fast unüberwindliche Hindernisse stößt, bietet die Annahme, daß eine solche *Bizzarria* ein zusammengesetzter sexueller Bastard sei, keinerlei Schwierigkeiten. Nur muß man sich mit dem Gedanken vertraut machen, daß auch am Körper eines sexuell entstandenen Bastards derartige Entmischungen der Merkmale, wie sie eine *Bizzarria* und auch die anderen für Pfropfhybride gehaltenen Gewächse zeigen, sich vollziehen könne.

Die Art und Weise wie heut noch die Agrumi in Florenz gezogen werden und auch früher gezogen wurden, mußte sexuelle Kreuzungen unter ihnen begünstigen. Die Pflanzen stehen in großen Töpfen und gelangen im Winter, dichtgedrängt, in ein Gewächshaus. In diesem fangen sie im Frühjahr zu blühen an, bevor sie ins Freie gelangen. In der Orangerie der R. Scuola di Pomologia

in Florenz sah ich alle wichtigsten Formen der Agrumi in der Gestalt meist nur kleinerer Bäumchen vereint. Ebenso war es in dem die Agrumi bergenden Gewächshaus des Boboli-Gartens. Werden nun Samen von Früchten, die unter solchen Bedingungen entstehen, zur Anzucht von Stämmchen benutzt, die Unterlagen für Veredlungen abgeben sollen, so können unter ihnen sehr wohl sich auch Bastarde befinden.

Man sagte mir, daß die *Bizzarria* in Florenz auf der Pomaranze veredelt wird. Alle Bizzarrien, die ich sah, hatten nur geringe Höhe, die kaum einen Meter überstieg. Auf die Beschreibung der Pflanze brauche ich nicht einzugehen, da ich die Angaben von Gallesio und Penzig nur wiederholen könnte. Ich bekam in der R. Scuola di Pomologia, in dem Boboli-Garten und dem botanischen Garten im ganzen etwa zehn Exemplare der *Bizzarria* zu sehen, und es traf sich sehr günstig, daß sie im letzten Frühjahr reichlich fruchteten, so daß ich dank dem Entgegenkommen der Professoren Valvasori und Baccarini eine Anzahl verschieden zusammengesetzter Früchte untersuchen konnte. Wie es für die florentiner *Bizzarria* eben gilt, zeigten alle diese Früchte, soweit zusammengesetzt, nur die beiden Bestandteile der Pomaranze und der Cedrate im wechselnden Verhältnis, außerdem waren es reine Pomaranzen und Cedraten, darunter auch eine Frucht mit Pomaranzenfärbung im Innern und gelber Schale. In allen den zusammengesetzten Früchten, die ich zu sehen bekam, zeigte das Innere die Farbe und den Bau der Cedrate. Doch das war nur Zufall, da alle früheren Beobachter auch zusammengesetzte Früchte dieser Art in Händen hatten, wo die Verschiedenheit der Bestandteile sich in den Fächern bis zur Mitte der Frucht fortsetzte. Im Boboli-Garten erhielt ich eine besonders schöne Frucht, die aus zwei gegenüber liegenden, scharf abgesetzten Teilen ihrer Schale als Pomaranze und dazwischen als Cedrate ausgebildet war. Betrachtete man die Frucht vom Scheitel oder von der Basis aus, so hatte man ein orangerot und zitronengelb gefärbtes Kreuz vor Augen. So glich aus einiger Entfernung diese Frucht einem bunten Kinderball. Der Querschnitt dieser Frucht verriet eine gewisse Zugehörigkeit der Fächer zu den entsprechend gefärbten und ausgestatteten Abschnitten der Schale, doch waren Färbung und Geschmack ihres Fleisches übereinstimmend das der Cedrate. Dem Bau und der Färbung der Schale gemäß verbreitete diese stets den ausgeprägten Duft der Pomaranzen oder der florentiner Cedraten.

Zu meiner großen Freude hatten im Gewächshaus des R. Scuola di Pomologia die Agrumi auch schon zu treiben begonnen, so daß ich mich mit wachsenden Sproßenden von Pomaranzen-, Cedraten- und *Bizzarria*-Bäumchen versorgen konnte. Diese Sproßenden wurden von mir sofort in 96%igem Alkohol fixiert, um das Material für Kernuntersuchungen an den Vegetationspunkten abzugeben. Zugleich legte ich auch verschiedene Entwicklungsstadien von Blütenknospen derselben Pflanzen in 96%igen Alkohol ein.

Die zuerst vorgenommene Untersuchung der Blütenknospen ergab, daß die Pollenmutterzellen acht Chromosomenpaare führen. Am besten ließ sich deren Zählung in der Diakinese ausführen. Die Fig. 61, Taf. VII, zeigt uns ein solches Stadium in einer Pollenmutterzelle der Cedrate. Während des Zeichnens wurde die Einstellung geändert um die Eintragung der sämtlichen an der Kernwand verteilten Chromosomenpaare zu ermöglichen. In Fig. 62 wird uns die Reduktionsspindel einer Pollenmutterzelle der Cedrate in Seitenansicht vorgeführt, wobei gleichzeitig meist drei Kernplattenelemente zu sehen sind. Ebenfalls der Cedrate ist die Fig. 63 entnommen und zwar der rechten Außenseite eines in Tätigkeit befindlichen Sproßvegetationskegels. Der durchschnittliche Durchmesser ruhender Kerne, diese kugelrund gedacht, ließ sich auf etwa 0,003 mm abschätzen. Die Zählungen der Chromosomen in Teilungsstadien bereitete bei der geringen Größe der ganzen Figuren Schwierigkeiten, ließ sich aber doch mit großer Wahrscheinlichkeit auf 16 ermitteln. Den Eindruck dieser Zahl gewinnt man schon aus der Seitenansicht einer Kernspindel, wie eine solche durch unsere Fig. 64 in der Zelle einer jungen Blattanlage vorgeführt wird. Die Zahl der Chromosomen, die man bei medianer Einstellung abzählen kann, beträgt meist 5. Das paßt von Anfang an gut zu der theoretischen Annahme, daß man hier doppelt so viel Chromosomen als Chromosomenpaare in der Pollenmutterzelle zu erwarten habe. — Die Fig. 65, Taf. VII, führt die nämliche Stelle aus dem Vegetationskegel eines Pomaranzensprosses vor, wie wir ihn zuvor für die Cedrate dargestellt hatten. Die ruhenden Kerne sind in diesem Bilde etwas größer, ihr Durchmesser etwa 0,004 mm. Die Seitenansicht einer Kernspindel, wiederum in der Zelle einer Blattanlange gelegen, gleicht der zuvor für die Cedrate gegebenen. — Mit besonderem Interesse sah ich den Bildern aus den Sproßvegetationskegeln der *Bizzarria* entgegen. Wie nun die Fig. 67 lehrt, herrschen in diesen Vegetationskegeln durchaus die

gleichen Verhältnisse, die wir zuvor bei der Cedrate und der Pomaranze angetroffen hatten. Ich habe, um den Vergleich zu erleichtern, genau wieder dieselbe Stelle des Vegetationskegels gezeichnet. Die Größe der ruhenden Kerne hielt die Mitte zwischen jenen der Cedrate und der Pomaranze, ihr durchschnittlicher Durchmesser ließ sich auf etwa 0,0033 mm berechnen. Ein Blick auf die Seitenansicht einer Kernspindel (Fig. 68), auch hier in der Zelle eines jungen Blattes, liefert bereits den Nachweis, daß die Chromosomenzahl der *Bizzarria* keine andere als jene der Cedrate und der Pomaranze ist. Diesem Bild füge ich ein übersichtlicheres zweites, aus einer etwas älteren Blattzelle, mit weniger stark zusammengedrängten Chromosomen in der Kernspindel hinzu und auch ein drittes, aus einer jüngeren Blattanlage, das ein auf die Diakinese folgendes Stadium vorführt und die Zählung der Chromosomen zuläßt. Die Kernspindel war in Bildung begriffen, in schräger Polansicht. Die Einreihung der Chromosomen in die Kernplatte hatte begonnen. Man mußte die Einstellung fortdauernd ändern um alle 16 zu Gesicht zu bekommen und sie in die Figur eintragen zu können. — Daß auch die Vegetationspunkte eines Apfelsinenbaumes sich im Hinblick auf die Chromosomenzahl nicht anders verhalten, lehrt unsere Fig. 71, Taf. VII, die einem treibenden Sproß entnommen wurde, den ich schon im Vorjahr in Bordighera in Alkohol eingelegt hatte. Das Bild stammt von der linken Außenseite des Vegetationskegels und zeigt außer ruhenden Kernen zwei Kerne in Diakinese, in denen man die bei verschiedener Einstellung eingetragenen Chromosomen zählen kann. Auch in den somatischen Kernen der Agrumi sind, wie diese Figur lehrt, die Chromosomen vor ihrer Einreihung in die Kernplatte so kurz, daß sie nicht aneinander, sondern nur an der Kernwandung eine Stütze finden können und damit dasselbe Bild der Diakinese bieten, das man bei der Reduktionsteilung sieht und als charakteristisch für sie erachtete.

Für eingehendes Studium der Teilungsbilder war die Alkoholfixierung nicht ganz geeignet, wozu auch noch erschwerend die geringe Kerngröße hinzukam. Anderseits hatte diese Fixierung das Gute, daß sie keine Quellungserscheinungen in den Kernen veranlaßt hatte und daher den Vergleich ihrer relativen Größe erleichterte.

Somit kann ich auf das bestimmteste behaupten, daß die Zahl der Chromosomen in den Kernen der *Bizzarria* keine andere ist

als in jenen der Cedrate, der Pomaranze und der Apfelsine. Das paßt ohne weiteres zu der Vorstellung, daß die *Bizzarria* ein sexuell erzeugter Bastard ist, während Hilfshypothesen notwendig wären, um diesen Befund mit der Annahme ihres Ursprungs aus vegetativen Kernverschmelzungen in Einklang zu bringen. Diese Hilfshypothesen müßten um so gewagter nunmehr erscheinen, da ich zeigen konnte, daß es zunächst noch an der Berechtigung fehlt, mit autoregulativen Reduktionsteilungen auf diesem Gebiet zu operieren.

Ich halte somit auf Grund meiner Untersuchungen die Bizzarrien für Bastarde von sexuellem Ursprung und zwar im Hinblick auf die Verschiedenheiten in der Zusammensetzung ihrer Früchte, die sich aus der Literatur ergibt, für Bastarde, die wiederholt entstanden sind. Die florentiner *Bizzarria*, die heut noch fortbesteht und durch Edelreise und Ableger erhalten wird, kann nur ein Bastard zwischen Pomaranze und florentiner Cedrate sein. Aus der Befruchtung solcher und anderer einfachen Bastarde durch Pollen anderer Citrusarten mögen die Bizzarrien von komplizierterer Zusammensetzung entstanden sein.

Für das wiederholte Auftreten der Bizzarrien läßt sich aus der Literatur ein sehr bestimmter Beweis schöpfen. Denn von der *Bizzarria*, die Pietro Nati schilderte, steht fest, daß sie um 1644 im Panciatichischen Garten auftrat. Pietro Nati veröffentlichte über sie seine Abhandlung im Jahre 1674. Nun ist aber im Jahre 1646 ein großes, mit zahlreichen Tafeln ausgestattetes Werk des Sienenser Giovanni Battista Ferrari, e societate Jesu, in Rom, unter dem Titel Hesperides sive de malorum aureorum cultura et usu, libri quatuor, sumptibus Hermanni Scheus, erschienen, in welchem auch schon eine *Bizzarria* beschrieben und abgebildet ist[1]). Der Verfasser des Werkes hatte sie aus Neapel zugesandt erhalten; sie wird von ihm als *Aurantium callosum multifidum* bezeichnet. Es wäre recht schwer anzunehmen, daß die um das Jahr 1644 in Florenz entstandene *Bizzarria* Edelreise oder Ableger nach Neapel hätte liefern können, von denen die Ferrarischen Früchte stammten. Denn das Ferrarische Werk trägt die Jahreszahl 1646 und dürfte bei seinen reichen Illustrationen geraume Zeit zu seiner Fertigstellung verlangt haben. Doch was die Hauptsache ist, es stimmt die von Ferrari geschilderte und abgebildete

1) a. a. O., S. 407 u. 411.

Frucht nicht mit den florentiner Bizzarrien überein. Zwar scheint sie auch aus Orange und Cedrate zusammengesetzt zu sein, doch handelt es sich allem Anschein nach bei ihr nicht um die florentiner Cedrate, sondern um eine andere Varietät der Cedrate mit weit dickerer und warzigerer Schale, die dementsprechend auch viel stärker an der *Bizzarria* hinausragt; außerdem ist die Orange, welche diese Kombination einging, jedenfalls auch nicht eine Pomaranze, sondern eine Apfelsine: Sapore jucundo vinosoque temperatum resipit[1]). Also muß der Orangeanteil dieser *Bizzarria*, wie das auch schon A. Risso und A. Poiteau bemerkten[2]), süßen Saft der Apfelsine und nicht sauren wie der Pomaranzenanteil der florentiner Bizzarrien enthalten haben. So läßt sich denn wohl mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit behaupten, daß es sich in der florentiner und der neapolitaner *Bizzarria* um zwei unabhängig voneinander entstandene Mischlinge handelt.

Von nicht geringem Interesse war es mir, aus den Beschreibungen und Abbildungen des Ferrarischen Werkes außerdem eine unmittelbare Anschauung davon zu erhalten, wie groß um das Jahr 1646 bereits die Zahl der Formen war, in denen man die Agrumi in Italien kultivierte.

In O. Penzigs Agrumi wird darauf hingewiesen[3]), daß möglicherweise schon Jovianus Pontanus die *Bizzarria* gekannt habe, und daß sie die fremdartige Mischfrucht gewesen sei, auf die er in seinem Gedichte de hortis Hesperidum, das um 1500[4]) verfaßt wurde, hinweist. Aus der in Betracht kommenden Stelle im II. Buch des Gedichtes[5]) scheint mir aber hervorzugehen, daß die gestreckten Citrusfrüchte, die Pontanus sah und die in ihrer Gestalt an einen Phallus erinnerten, nur eine der merkwürdigen Fruchtformen darstellten, denen man auch heut noch unter den in Florenz kultivierten Citrus-Varietäten begegnet.

Auch O. Penzig äußerte sich in seiner Pflanzen-Teratologie[6]) dahin, daß er in der *Bizzarria* einen Hybriden aus Kreuzbefruchtung

1) a. a. O., S. 407.

2) a. a. O., S. 108.

3) a. a. O., S. 116.

4) Nach einer brieflichen Mitteilung von Eberhard Gothein, der sich in seiner Kulturentwicklung Süd-Italiens eingehend mit Pontanus beschäftigt hat.

5) Joannis Joviani Pontani de hortis Hesperidum etc. In der Ausgabe der Gedichte von 1514, die mir vorlag, im II. Bande, S. 153.

6) a. a. O., S. 344.

vermute, während W. O. Focke sie unter die „Pfropfmischlinge“ aufnahm[1]).

Im Jahre 1878 konnte ich den Nachweis führen[2]), daß in den Embryosäcken der Citrusarten Adventivkeime aus hineinwuchernden Nucellarzellen entstehen. Ihrer Bildung geht aber die Befruchtung des Eies voraus, das sich seinerseits zu einem geschlechtlich erzeugten Keim entwickelt. In vereinzelten Fällen ist dieser Keim allein vorhanden, meist teilt er den Raum mit den Adventivkeimen. Nur ausnahmsweise sind Adventivkeime allein da[3]). Aus den geschilderten Erscheinungen, an die ich zu erinnern hatte, geht hervor, daß die Adventivkeimbildung die geschlechtliche Kreuzung bei Citrusarten nicht ausschließt, daß vielmehr ein Keim im Samen diesen Ursprung hat. Also auch, wenn die Citrusarten, wie anzunehmen ist, schon zur Zeit der Entstehung der Bizzarrien polyembryonal waren, konnte das eine geschlechtliche Entstehung dieser Pflanzen nicht verhindern.

Die von mir untersuchten *Bizzarria*-Früchte enthielten nur wenig Samen. Manche unter ihnen waren völlig steril. Weit fertiler fand ich die an den *Bizzarria*-Bäumchen erwachsenen reinen Orangen. Reine Cedraten bekam ich nicht zu sehen. Die Samen aus den gemischten Früchten, die ich untersuchte, konnten polyembryonal sein oder auch nur einen Keim führen. So auch die Samen aus den rein entwickelten Orangen. Im botanischen Garten zu Florenz befindet sich eine ganze Anzahl junger Pflanzen, die Prof. Baccarini aus Samen von Bizzarrien erhielt. Es dürfte aber noch manches Jahr vergehen, bevor diese Pflanzen die Fruchtreife erlangen.

Figuren-Erklärung.

Sämtliche Figuren nach Mikrotomschnitten.

Die Erbsen- und *Cytisus*-Wurzeln wurden mit Chromosmiumessigsäure, die anderen Objekte mit Alkohol fixiert. Als Färbungsmittel für alle Präparate diente Eisenhämatoxylin.

Die Figuren 1—42 stellen Zellen mit Kernen, beziehungsweise letztere allein, aus chloralisierten Wurzeln der Erbse dar. Die Figuren 26 und 27 entstammen Wurzeln, die 35 Stunden nach der Chloralisierung fixiert wurden, alle anderen solchen Wurzeln,

1) Die Pflanzen-Mischlinge, 1881, S. 522.

2) Über Polyembryonie, Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XII, 1878, S. 654.

3) a. a. O., S. 656.

die nach 27 Stunden in das Fixativ gelangten. Die schwächer vergrößerten Figuren wurden bei 400facher, die stärker vergrößerten, mit Ausnahme von 38b und 39b, bei 1600facher Vergrößerung mit der Camera gezeichnet. Die Figuren 38b und 39b stellte ich bei noch stärkerer Vergrößerung aus freier Hand her. Nur die Figuren 7—17 sind Querschnitten durch Wurzeln entnommen, alle anderen nach Längsschnitten durch Wurzeln dargestellt, deren Scheitel in dem mikroskopischen Bilde vom Beobachter abgewendet war. — Es handelt sich im allgemeinen in den Figuren um Zellen des Periblems oder des Pleroms; im einzelnen gebe ich diesen ihren Ursprung, als belanglos in der Figurenerklärung nicht an; wo es nötig erschien, ist er schon im Text verzeichnet worden. Dort sind auch alle eingehenden Angaben über die einzelnen Figuren zu vergleichen.

Tafel V.

Fig. 1—4. Kernspindeln, davon 4 diploid, die anderen syndiploid. Die Fig. 3 aus dem Plerom, nur etwa drei Zellen vom Vegetationspunkt entfernt.

Fig. 5. Beginn des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen.

Fig. 6. Ein weiteres Stadium des Auseinanderweichens des Tochterchromosomen.

Fig. 7—15. Diploide Kernplatten in Polansicht.

Fig. 16—18. Syndiploide Kernplatten in Polansicht.

Fig. 19—21. Trennung der Anlagen während der Anaphase, Ausschaltung von Kernteilen.

Tafel VI.

Fig. 22—36. Verschiedene Beispiele von Störungen in den Zellanordnungen, der Beseitigung einzelner Protoplasten und von Lückenbildung im Gewebe. Die Figuren 24 und 25 sind der Streckungszone, die anderen jüngeren Wurzelteilen entnommen, die Fig. 33 der Vegetationsspitze selbst. Die mit a und b bezeichneten Figuren gehören zusammen und stellt b eine stärker vergrößerte Zelle aus a dar.

Tafel VII.

Fig. 37—39. Chromosomen, bezw. Chromosomenabschnitte aus aufeinander folgenden Stadien der Prophasen in den Wurzelspitzen.

Fig. 40. Einzelne Chromosomen aus einer annähernd fertiggestellten Kernplatte.

Fig. 41 u. 42. Knäuelstadium, welches die Aneinanderfolge der Chromosomen zeigt.

Die Figuren 43—60 beziehen sich auf *Laburnum vulgare, Cytisus purpureus* und *Laburnum Adami.*

Fig. 43. Eine Zellgruppe am Rande des Sproß-Vegetationskegels von *Laburnum vulgare.* Diese Figur wäre nach rechts zu neigen.

Fig. 44a u. b. Eine Zelle aus dem Sproß-Vegetationskegel von *Laburnum vulgare,* in der fünften Schicht von oben. Derselbe Kern bei verschiedenen Einstellungen.

Fig. 45a u. b. Eine Zelle aus der obersten Schicht des Sproß-Vegetationskegels von *Laburnum vulgare;* derselbe Kern in a bei oberster, in b bei mittlerer, in c bei tiefster Einstellung.

Fig. 46 u. 47. Kernspindeln aus dem älteren, bezw. jüngsten Teile des Sproßscheitels von *Laburnum vulgare.*

Fig. 48. Zellen der äußersten Zellschicht einer jungen Blattanlage, die eine Zelle in ein Haar auswachsend, von *Laburnum vulgare.*

Fig. 49. Eine Zellgruppe aus der Oberfläche eines Sproß-Vegetationskegels von *Cytisus purpureus.* Müßte ganz schwach nach links geneigt sein.

Fig. 50a u. b. Eine Zelle aus der Wandung einer Antherenanlage von *Cytisus purpureus*. In a und b derselbe Kern bei verschiedenen Einstellungen.

Fig. 51. Partie aus der Außenseite eines Sproß-Vegetationskegels von *Laburnum Adami*. Eine Zelle mit Kernspindel. Wäre stark nach rechts zu neigen.

Fig. 52a u. b. Eine Zelle aus einem etwas älteren Teile des Sproßscheitels von *Laburnum Adami*. In a und b derselbe Kern bei verschiedenen Einstellungen.

Fig. 53a u. b. Eine Pollenmutterzelle von *Laburnum vulgare* in Diakinese, bei verschiedenen Einstellungen.

Fig. 54. Eine Periblemzelle des Wurzelscheitels von *Laburnum vulgare*.

Fig. 55. Eine ältere Haubenzelle der Wurzel von *Laburnum vulgare*.

Fig. 56. Eine alte Haubenzelle der Wurzel von *Laburnum vulgare*.

Fig. 57. Eine Kernspindel aus dem Vegetationskegel der Wurzel von *Laburnum vulgare* aus nächster Nähe des Vegetationspunktes.

Fig. 58. Eine Kernplatte in Polansicht aus einer Wurzelspitze von *Cytisus purpureus*, die eine Stunde lang mit $1^1/_2$ %iger Chloralhydratlösung behandelt und dann nach 27 Stunden fixiert wurde.

Fig. 59. Kernplatte aus einer ebensolchen Wurzelspitze wie in Fig. 58 in schräger Ansicht.

Fig. 60. Kernspindel im Beginn des Auseinanderweichens der Tochterchromsomen aus einer ebensolchen Wurzelspitze wie die beiden vorhergehenden.

Die Figuren 61—71 beziehen sich auf Cedrate, Pomaranze, Apfelsine und *Bizzarria*.

Fig. 61. Eine Pollenmutterzelle der Cedrate mit Diakinese im Reduktionskern.

Fig. 62. Eine Pollenmutterzelle der Cedrate mit Reduktionsspindel.

Fig. 63. Partie von der Außenseite eines Sproß-Vegetationskegels der Cedrate. Wäre schwach nach rechts zu neigen.

Fig. 64. Kernspindel in der Zelle einer jungen Blattanlage der Cedrate.

Fig. 65. Partie von der Außenseite eines Sproß-Vegetationskegels der Pomaranze. Wäre schwach nach rechts zu neigen.

Fig. 66. Kernspindel in der Zelle einer jungen Blattanlage der Pomaranze.

Fig. 67. Partie von der Außenseite eines Sproß-Vegetationskegels der *Bizzaria*. Wäre stark nach links zu neigen.

Fig. 68. Differenzierung der Spindel und Kernplatte in der Zelle einer jungen Blattanlage der *Bizzarria*.

Fig. 69. Fertige Kernspindel einer ebensolchen Zelle wie in Fig. 68.

Fig. 70. Kernspindel in einer älteren Zelle einer Blattanlage der *Bizzarria*.

Fig. 71. Partie von der Außenseite eines Sproß-Vegetationskegels der Apfelsine. Wäre stark nach rechts zu neigen.

1
2.
3.
7.
8.
11.
12.
16.
13.
17.

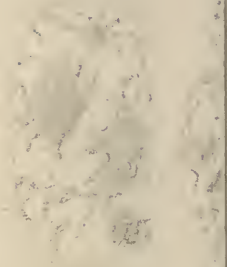
E. Laue, Lith. Inst. Berlin

22a.

22b.

23a.

23b.



26.

28.

31.

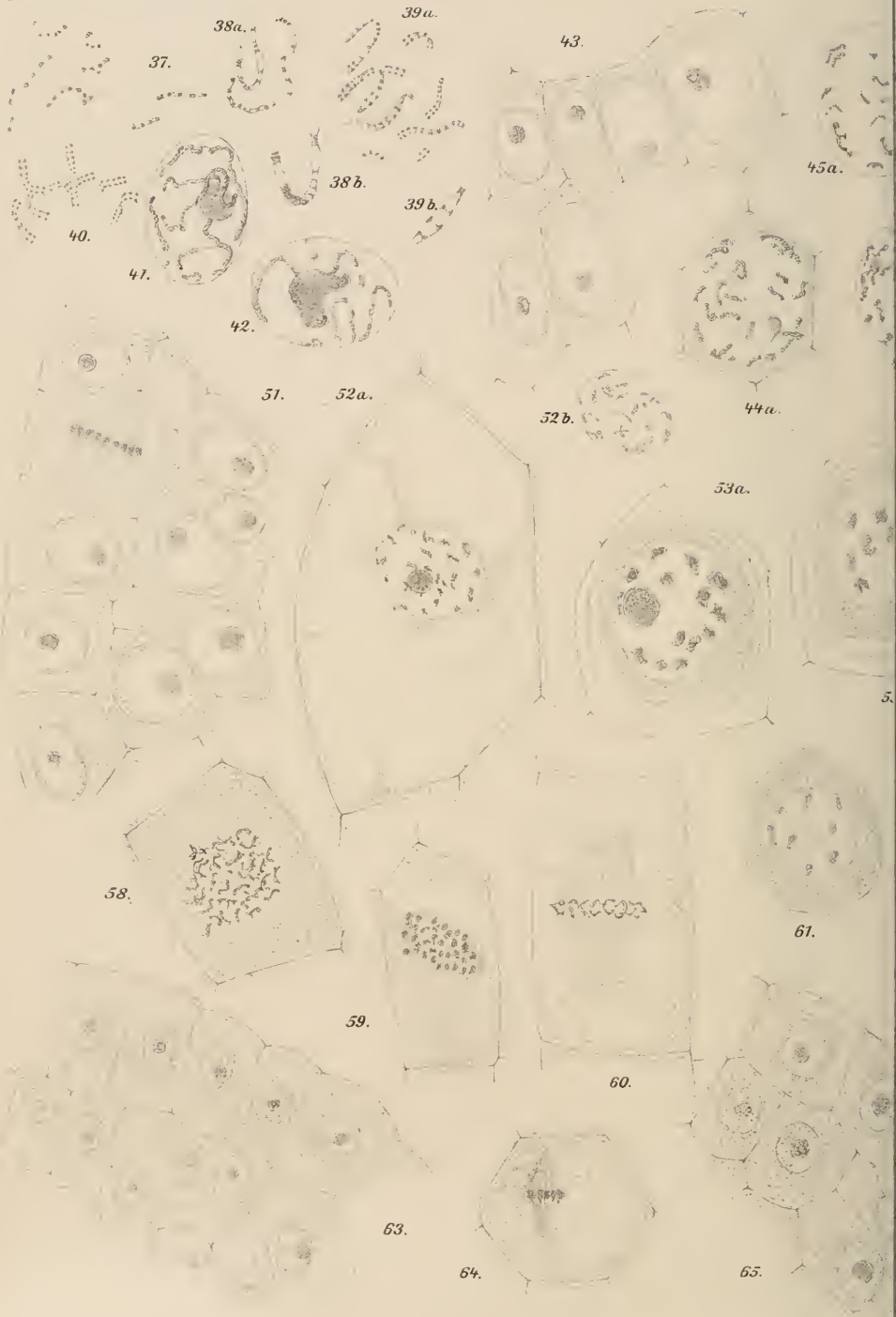
27.

29.

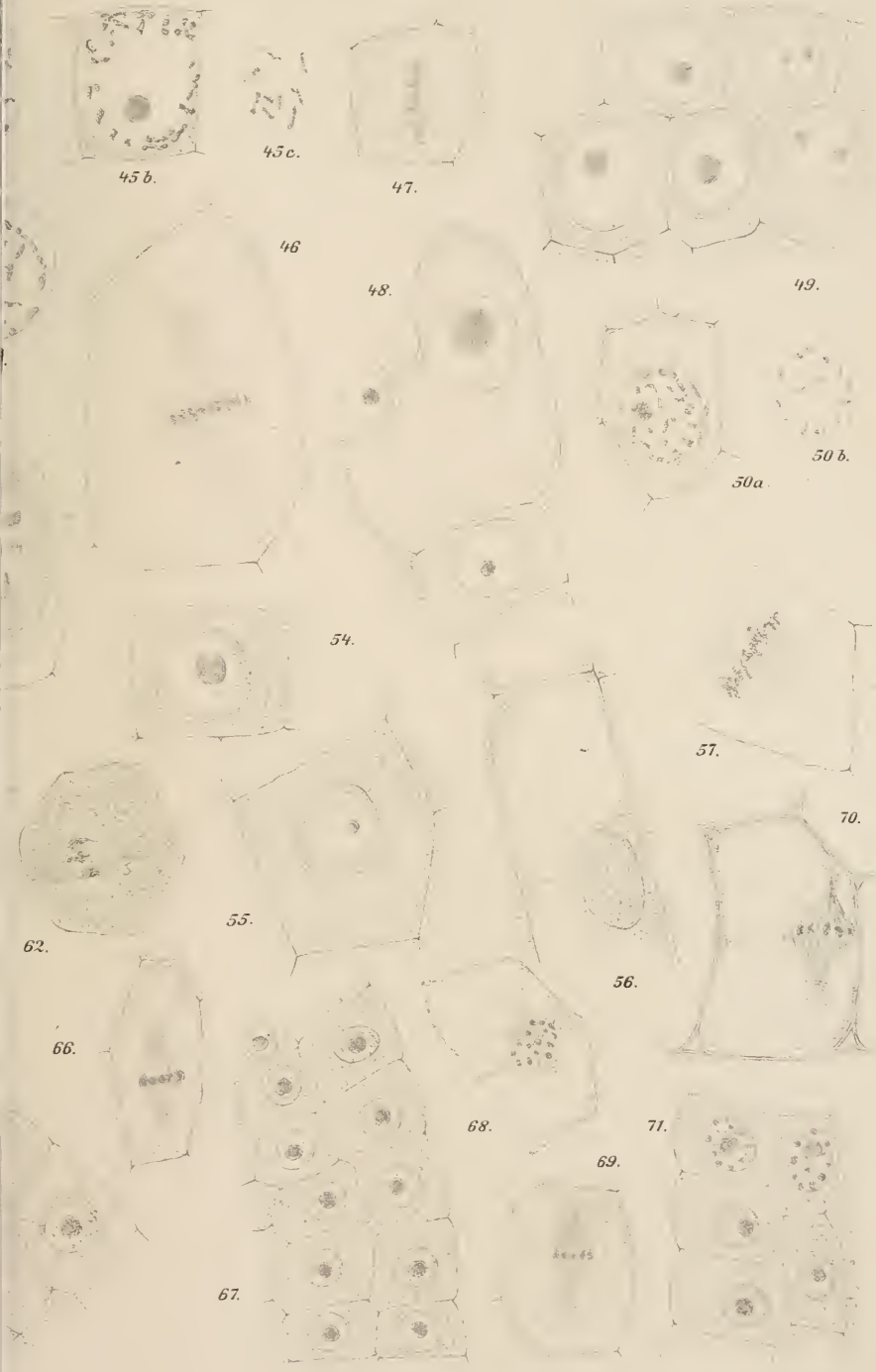
30.

Ed. Strasburger del.

E Laue, Lith Inst Berlin



Ed. Strasburger del.



E. Laue, Lith. Inst. Berlin