

Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen.

Von

Hans Winkler.

Mit Tafel IV—VI und 17 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Die Mutation der *Oenothera*-Arten ist seit den grundlegenden Arbeiten von de Vries so eingehend und nach so verschiedenen Gesichtspunkten untersucht worden, daß eine gewisse, wenn auch noch nicht eine endgültige Klärung der Ansichten darüber eingetreten ist. Sie besteht im wesentlichen in der Erkenntnis, daß es sich dabei nicht, wie de Vries ursprünglich wollte, einheitlich um das sprunghafte Auftreten neuer Typen handelt, sondern daß verschiedene Kategorien von Mutationen zu unterscheiden sind, die verschieden aufzufassen und zu erklären sind.

Von diesen verschiedenen Mutationsformen interessiert uns in der vorliegenden Arbeit einzig und allein diejenige, bei der die Änderung in den morphologischen Merkmalen verknüpft ist mit einer Änderung der Chromosomenzahl. Das ist, soweit wir bis jetzt wissen, der Fall bei *Oenothera gigas* und *semi-gigas*, sowie bei *Oenothera lata*, *semilata* und *incurvata*. In einem soeben erschienenen Buche hat Gates (1915a) das darüber Bekannte übersichtlich zusammengestellt. Unter Hinweis darauf sei hier nur dasjenige kurz erwähnt, was zum Verständnis unserer Versuche und Erörterungen zu wissen nötig ist.

Eine mut. *gigas* ist innerhalb der Gattung *Oenothera* bis jetzt bei *Oenothera Lamarckiana* (de Vries 1913, S. 175 ff., woselbst weitere Angaben) und bei *Oenothera pratincola* und *stenomeres* (Bartlett 1915a, p. 104; 1915b, p. 143) aufgetreten. Sie ist in allen

Teilen kräftiger entwickelt als die jeweilige Mutterart, hat z. B. breitere Blätter, dickere Stengel usw. und behält ihre Eigenschaften bei Selbstbestäubung in den Tochtergenerationen konstant bei. De Vries hält sie für eine »gute, von ihrer Mutterart durchaus verschiedene Spezies« (1913, S. 177). Mit diesen Abänderungen der äußeren Merkmale geht Hand in Hand eine Verdoppelung der Chromosomenzahl. Bei allen drei Mutterarten beträgt die haploide Chromosomenzahl 7, die diploide 14; bei den drei gigas-Mutanten sind die entsprechenden Zahlen 14 und 28. Sie führen also in den Kernen ihrer somatischen Zellen die tetraploide Chromosomenzahl.

Die mut. semi-gigas ist bis jetzt bei *Oenothera Lamarckiana* und *biennis* entstanden (Stomps 1912 und 1914). Sie ist habituell der gigas-Form sehr ähnlich, hat aber in den somatischen Zellen Kerne mit 21 Chromosomen, also mit der triploiden Chromosomenzahl (vgl. auch Lutz 1912).

Die mut. lata ist bisher von *Oenothera Lamarckiana* und *biennis* bekannt; aus ersterer ist sie öfters, aus letzterer nur einmal entstanden (Lutz 1912, Gates und Thomas 1914). Sie ist besonders gekennzeichnet durch die an der Spitze breiten und abgerundeten Blattspreiten. Ihre diploide Chromosomenzahl beträgt 15, sie ist also um eine Einheit gegenüber der entsprechenden Zahl der Mutterart erhöht.

Das gleiche gilt für die aus *Oenothera Lamarckiana* entstandene mut. semilata, die der mut. lata sehr ähnlich ist, aber die lata-Merkmale in weniger stark ausgeprägter Form besitzt. Auch sie hat die diploide Chromosomenzahl 15 (Gates und Thomas 1914).

Die mut. incurvata endlich wurde von Gates (1915a, p. 146f.) aus *Oenothera Lamarckiana* erhalten; sie hat abgerundete Blattspitzen wie mut. lata, aber nicht so breite Blätter wie diese. Ihre diploide Chromosomenzahl beträgt 15.

Andere *Oenothera*-Mutationen, wie z. B. *Oenothera rubrinervis* de Vries, *Oenothera rubricalyx* Gates, *Oenothera nanella* de Vries und andere, unterscheiden sich in ihren Chromosomenzahlen nicht von den Mutterarten. Wieder andere sind daraufhin noch nicht untersucht worden.

Eine eingehendere Darlegung der morphologischen Unterschiede der erwähnten Mutanten unter sich und mit ihren Mutter-

arten ist an dieser Stelle nicht nötig, ebensowenig eine Erörterung über ihre mutmaßliche Entstehung und das Zustandekommen der abgeänderten Chromosomenzahlen. Es genügt die Feststellung, daß bei einer ganzen Anzahl der *Oenothera*-Mutanten sich neben Veränderungen der morphologischen Eigenschaften konstante Änderungen in den Chromosomenzahlen nachweisen lassen. Unter diesen Mutanten befindet sich eine der wichtigsten von allen, die *Oenothera gigas*, der de Vries mit großer Sicherheit den Charakter einer neuen elementaren Art glaubt zuschreiben zu können.

Wie aber ist nun dieser Parallelismus zwischen den Änderungen der äußeren Merkmale und der Chromosomenzahlen aufzufassen? Zwei Deutungen sind möglich, und beide haben ihre Vertreter gefunden.

Erstens ist denkbar, daß zuerst die Veränderung der Chromosomenzahl vor sich ging, wobei zunächst dahingestellt bleiben kann, wie und wodurch sie erfolgte, und daß die geänderte Chromosomenzahl Ursache für die Änderung der morphologischen Eigenschaften wurde. Die Mutation beruht also nach dieser Auffassung auf der Änderung der Chromosomenzahl. Sie wird vor allem von Gates (z. B. 1915a, p. 297) vertreten. »The various correlated changes exhibited by the mutations are merely external expressions of an alteration in cellular structure of the fertilised egg, which was propagated by mitosis to all the cells of the organism. The difference between *lata* and *Lamarckiana*, for example, appears to result from the duplication of one chromosome, or in other words, from an original nuclear complex of 15 instead of 14 chromosomes, the fact that parallel effects are produced when the extra chromosome occurs in *Lamarckiana*, *biennis*, or in *grandiflora* hybrids, seems to justify this point of view.«

Zweitens ist aber die Auffassung möglich, daß die geänderte Chromosomenzahl nur eine Eigenschaftsänderung ist, die gleichwertig den anderen bei der Mutation zu beobachtenden Eigenschaftsänderungen ist. Darnach wäre nicht die Veränderung der Chromosomenzahl Ursache der Mutation, sondern die Mutation Ursache für die Änderung der Chromosomenzahl.

Diese zweite Auffassung hat zunächst de Vries selber (z. B. 1913, S. 177). Auch Goldschmidt (1913, S. 426) erörtert die Möglichkeit, »daß das zufällige Zusammentreffen all der quantitativen Faktoren, die zusammen den Charakter der Mutante gigas hervorrufen sollen, eine physiologische Konstellation schafft, die die Chromosomenverdoppelung als Folgeerscheinung zeitigt.« Ferner teilen Johannsen (1913, S. 648) und Lotsy (1915, S. 223) diese Anschauung. Besonders scharf spricht sie Lotsy aus: »Auch die Tatsache, daß verschiedene abnormale Chromosomenzahlen bei den sogenannten Mutanten von *Oenothera Lamarckiana* vorkommen, gibt nicht den geringsten Grund für die Annahme, diese seien durch Mutation entstanden. Zunächst ist es gar nicht sicher, daß die Zahl der Chromosomen etwas mit der Form eines Organismus auszustehen hat¹. Direkt dagegen spricht sogar beim *Lamarckiana*-Falle die Tatsache, daß die gigas-Typen, welche meistens 28 Chromosomen besitzen, wie Geerts nachwies, auch mit 14 Chromosomen bekannt sind«. Die von Lotsy hier erwähnte Geertssche Feststellung ist die Tatsache, auf die sich auch die anderen Gegner der Gatesschen Auffassung berufen.

Wiederholt hat sich ferner Heribert-Nilson (1912, S. 211; 1914, S. 62) in demselben Sinne ausgesprochen. Noch ganz neuerdings in einer Besprechung der Arbeit von Gates und Thomas erklärt er (*Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* 1916, Bd. 15, S. 304) es für »wahrscheinlicher, daß der Genotypus die Chromosomenzahl bedingt, als daß die Chromosomenzahl den Typus bestimmt. Die Chromosomenzahl 15« — bei den Formen der *lata*-Gruppe von *Oenothera* — »ist wahrscheinlich ein innerer morphologischer Ausdruck eines bestimmten Genotypus, ebenso wie die dicken, blassen Knospen, die breiten, buckeligen Blätter, und der schmale, niedrige Stengel die äußere Manifestation desselben Genotypus sind«.

Und endlich versucht Stomps (1916) in einer soeben erschienenen Arbeit² ausführlich nachzuweisen, daß ein ursächlicher Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl

¹) Von mir gesperrt. W.

²) Die Abhandlung erschien erst, nachdem das Manuskript der vorliegenden Arbeit im wesentlichen abgeschlossen war. Wo es möglich und erforderlich war, habe ich sie noch berücksichtigt.

nicht bestehe, daß vielmehr »eine veränderte Chromosomenzahl angesehen werden muß als Folge der nämlichen Mutationerscheinung, die zu gleicher Zeit die anderen Merkmale des neu aufgetretenen Individuums hervorrief« (S. 132).

Um zu entscheiden, welche von diesen beiden Auffassungen richtig ist, erscheinen verschiedene Wege gangbar. Gates (1915a p. 238) versucht, durch das Verhalten der Kreuzungsprodukte von *Oenothera gigas* mit anderen Arten und durch ihre zytologische Untersuchung zur Entscheidung zu kommen und meint: »It is to such series of secondary crosses, that we may look for an ultimate solution of the question as to the precise relation between chromosome-number and the external features in *Oenothera*«.

Sicherer ließe sich die Frage aber auf einem anderen Wege beantworten. Man müßte versuchen, experimentell eine Änderung der Chromosomenzahl herbeizuführen und die Zellen, in denen das gelingt, zum Ausgangspunkt für die Entstehung eines neuen Individuums zu machen. Nun sagt allerdings Bartlett (1915b, p. 142), der diese Möglichkeit kürzlich erörterte: »among the flowering plants we do not know of any way in which the number of chromosomes may be experimentally modified«, und auch Gates (1915a, p. VI) meint im Vorwort zu seinem Buche: »With greater understanding of mutations and the processes and agencies by means of which these changes take place, it is by no means chimerical to anticipate that they will ultimately be brought under control, so that they may be experimentally produced«.

In der vorliegenden Abhandlung soll eine Methode aufgezeigt werden, durch die es gelingt, experimentell bei höheren Pflanzen Individuen mit abweichenden Chromosomenzahlen zu erzeugen, und es sollen zwei solche aus *Solanum nigrum* und *Solanum lycopersicum* hergestellte tetraploide »gigas-Mutanten« beschrieben werden.

II. Nomenklatorische Vorbemerkungen.

Bei der Abfassung dieser Arbeit stellte es sich als notwendig heraus, für gewisse Abweichungen von den typischen Chromosomenzahlen, von denen immer wieder die Rede sein

muß, kurze Bezeichnungen zu haben, denen entsprechend, wie sie für die Chromosomenzahlen der Gametophyten und der Sporophyten geschaffen wurden. Erstere nennt man bekanntlich die haploide, letztere die diploide Chromosomenzahl, und man spricht dann kurzweg von haploiden und diploiden Kernen, Zellen, Arten, Pflanzen usw.

Im Anschluß an diese Ausdrucksweise sollen hier die folgenden Bezeichnungen gebraucht werden:

Chromosomenzahlen, die von der diploiden abweichen, sind heteroploid. Betragen sie genau ein Drei- bis Vielfaches der haploiden Zahl, so heißen sie allgemein polyploid, im einzelnen triploid, tetraploid, dekaploid usw. Weicht die Chromosomenzahl von einer haploiden, diploiden oder polyploiden um eine oder einige Einheiten ab, so wird das durch Zusatz der Vorsilben hyper- oder hypo- an die haploide, diploide, oder die nächststehende polyploide Chromosomenzahl gekennzeichnet, je nachdem eine Abweichung nach oben oder nach unten, also eine Vermehrung oder eine Verminderung der Zahl vorliegt. Hypodiploid sind also Chromosomenzahlen, die eine oder einige Einheiten weniger als die diploide Chromosomenzahl führen, hypertriploid solche, bei denen die triploide Chromosomenzahl um eine oder einige Einheiten vermehrt ist, ohne natürlich die Mitte zwischen der triploiden und der tetraploiden zu erreichen. Gerade Chromosomenzahlen sollen orthoploide, ungerade anorthoploide genannt werden.

In demselben Sinne wird von orthoploiden, polyploiden, heteroploiden Kernen, Zellen, Formen, Pflanzen usw. gesprochen. Pflanzen z. B., die eine gerade Chromosomenzahl besitzen, heißen allgemein orthoploide Pflanzen, im einzelnen orthohaploid, orthodiploid usw. Pflanzen, die, wie z. B. *Oenothera lutea*, eine um eine Einheit erhöhte diploide Chromosomenzahl besitzen, sind anorthodiploid und zugleich hyperdiploid.

III. Methode.

Versuche, bei höheren Pflanzen experimentell Mutationen zu erzeugen, sind in größerem Umfange vor allem von Mac Dougal (1911) und seinen Schülern angestellt worden. Seine Methode

besteht darin, daß er durch Einspritzung gewisser chemischer Stoffe in den Fruchtknoten die Eizelle oder den zur Eizelle hinwachsenden Pollenschlauch zu beeinflussen sucht. Wie ich früher (Winkler 1912, S. 154ff.) gezeigt habe, sind die Versuche bis jetzt indessen noch nicht beweisend dafür, daß die von Mac Dougal tatsächlich unter den Nachkommen der in der angegebenen Weise vorbehandelten Pflanzen beobachteten Mutationen in ursächlichem Zusammenhange mit der Chemikalien-Injektion in den Fruchtknoten stehen.

Eine andere Möglichkeit, die Chromosomenzahl in der befruchteten Eizelle zu erhöhen, hat Němec (1912) angedeutet und ihre experimentelle Behandlung in Angriff genommen. Es handelt sich um dispermatische Befruchtung des Eies, wodurch in diesem statt der diploiden die triploide Chromosomenzahl sich ergeben müßte. Über den Erfolg seiner Versuche hat Němec bisher noch nichts berichtet.

Die von mir angewendete Methode unterscheidet sich von der Mac Dougalschen und der Němecschen grundsätzlich dadurch, daß ich es mir zum Ziele setzte, die Veränderung der Chromosomenzahl nicht in Keimzellen, sondern in somatischen Zellen zu bewirken und diese dann zur Erzeugung eines neuen Individuums auf dem Wege der Adventivsproßbildung zu veranlassen.

In der normalen Pflanze kommt die haploide Chromosomenzahl in dem Eiapparat und den Antipoden, die diploide in den somatischen Zellen, die triploide in den Endospermzellen vor. Ein Weg, triploide Individuen zu erzielen, wäre daher zunächst dann gegeben, wenn es gelänge, Endospermzellen zur Sproßbildung zu bringen. Alle meine Versuche, das zu veranlassen, sind aber bisher ohne Erfolg geblieben. Immerhin verdient die Möglichkeit im Auge behalten zu werden, daß eine spontan auftretende triploide Mutante auf der Embryobildung aus einer Endospermzelle beruht.

Wenn es also auch offenbar sehr schwer möglich ist, Endospermgewebe zur Erzeugung von Adventivsprossen zu veranlassen, so gelingt das bekanntlich um so leichter bei sehr vielen Pflanzen mit den somatischen Geweben. Sie stellen daher das gegebene Versuchsmaterial dar, und es gilt zunächst, die Chromosomen-

zahlen in ihren Kernen zu verändern, ohne daß dadurch die Regenerationsfähigkeit der Zellen leidet.

Nun sind ja geringe Schwankungen der Chromosomenzahl in den Kernen somatischer Gewebe bei vielen Pflanzen festgestellt worden. Man hat sie im allgemeinen wenig beachtet, und daher sind die Angaben darüber nur verstreut und erlauben es noch nicht, die Erscheinung in ihrer ganzen Tragweite zu würdigen. Ich werde in einem späteren Kapitel auf sie zurückkommen. Hier genüge zunächst die Feststellung, daß nach der allgemeinen Annahme in den somatischen Zellen der Pflanzen, von geringfügigen Schwankungen abgesehen, genau die diploide Chromosomenzahl vorkommt.

So formuliert noch O. Hertwig in seinem soeben erschienenen Buche (1916, S. 119) das »Zählengesetz der Chromosomen« dahin, »daß die Zahl der Chromosomen in allen Zellen einer Pflanzen- oder Tierart beim Auftreten einer Kernteilung immer genau die gleiche ist, mag es sich nun um eine Epidermis-, eine Knorpel-, eine Muskel-, Drüsenzelle usw. handeln.«

Um Zellen mit heteroploiden Chromosomenzahlen zu erhalten, gibt es zwei Möglichkeiten: einmal die Anwendung gewisser äußerer Faktoren, zweitens die Herbeiführung einer Zellverschmelzung oder wenigstens einer Kernverschmelzung. Beide Wege erscheinen gangbar, beide habe ich beschritten, mit Erfolg allerdings bisher nur den zweiten. Daher sei auf die erste Methode nur kurz eingegangen.

1. Die Beeinflussung der Chromosomenzahl durch äußere Faktoren.

Daß unter dem Einfluß gewisser äußerer Faktoren hyperchromatische Kerne entstehen können, ist für eine ganze Reihe von Fällen sichergestellt. Dagegen fehlt in den meisten Fällen noch der genaue zytologische Nachweis dafür, wie die Chromatinvermehrung zustande kommt. Doch ist sicher, daß sie auf zweierlei Weise erreicht werden kann. Einmal durch unmittelbare Hypertrophie des Kernes, und zweitens dadurch, daß sich an die Kernteilung keine Zellteilung anschließt, so daß zunächst zweikernige Zellen entstehen, in denen dann die beiden Kerne zu einem Riesenkern verschmelzen.

So finden sich nach Prillieux (1880) im Stengelparenchym von Bohnen- und Gurkenkeimlingen, die in heißem Boden gezogen werden, mehrkernige Zellen und solche mit Riesenkernen. Schrammen (1902, S. 17) erzielte durch Temperatureinwirkung zweikernige Zellen namentlich im Periblem und Plerom der Vegetationspunkte von *Vicia faba*; auch entstehen Schwesterzellen mit verschiedenen großen Kernen, was »darauf beruht, daß zu einem Pole mehr Chromosomen als zum andern befördert worden sind« (S. 24). Dasselbe fand für das gleiche Objekt Sabline (1903) nach Behandlung wachsender Wurzeln mit Chininsulfat, oder durch Erhitzung auf 40° C oder vorübergehende Abkühlung auf 0 Grad. Vor allem aber sind hier die wichtigen Untersuchungen von Němec (1903; 1904a und b; 1910, S. 11 ff.) über das Verhalten der Kerne in chloralisierten Wurzelspitzen zu nennen. Němec studierte das Verhalten der Verschmelzungkerne bei ihren weiteren Teilungen und stellt fest, daß die hyperchromatischen Kerne normalen Kernen gegenüber eine erhöhte Chromosomenzahl aufweisen, die in vielen Fällen nachweisbar das Doppelte beträgt, so daß die Kerne tetraploid sind. Das wurde dann im wesentlichen von Strasburger (1907), Kemp (1910) und Lundegårdh (1914) bestätigt. Nehmen wir ferner dazu, daß auch in hyperhydrischen Gewebezellen, in Verwundungskallus und in Mykorrhiza- und Gallenzellen vergrößerte und hyperchromatische Kerne vorkommen können, so ergibt es sich, daß Einflüsse sehr verschiedener Art unter Umständen Änderungen im Chromatinbestand somatischer Zellen bewirken können.

Damit aber eröffnet sich eine Möglichkeit, denjenigen Zellen, die man zum Ausgangspunkt der Adventivsproßbildung machen will, eine veränderte Chromosomenzahl zu geben. Es ist dazu nur erforderlich, daß man die regenerierenden Gewebe im Stadium der beginnenden Regeneration dem äußeren Faktor, also etwa einer geeigneten Chloralhydratlösung, genügend lange Zeit hindurch aussetzt. Wenn Intensität und Einwirkungsdauer des Außenfaktors richtig bemessen sind, werden sich in dem Kallus, aus dem dann die Adventivsprosse sich bilden, neben normalen Zellen solche mit geändertem Chromatinbestand befinden, und es muß bei genügend großem Umfang der Versuche gelingen,

solche Zellen zu veranlassen, sich am Aufbau eines Vegetationspunktes von Adventivsprossen mit zu beteiligen. Ist aber erst einmal ein Sproß vorhanden, in dem, sei es als sektorialer Streifen, sei es als periklinale Schicht, das gewünschte Gewebe vorhanden ist, so gelingt es unschwer, aus ihm einen Trieb herauszulocken, der ausschließlich aus dem gewünschten Gewebe besteht.

Man könnte hier vielleicht annehmen, daß es einfacher sei, wachsende Sproßvegetationspunkte selber unmittelbar der Wirkung des betreffenden Faktors auszusetzen. Doch würde dieses Verfahren vermutlich nicht so leicht zum gewünschten Ziele führen, da aus den Angaben von Schrammen, Némec u. a. sich ergibt, daß immer nur vereinzelte Kerne hyperchromatisch werden, nicht aber die Kerne sämtlicher Zellen des Vegetationspunktes. Raschen Erfolg würde diese Methode allerdings dann ergeben, wenn es gelänge, die Initialzellen hyperchromatisch zu machen; doch scheint das mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden zu sein. Und so könnte dieser Weg wohl nur indirekt zum Ziele führen: man müßte das Mittel auf den Vegetationspunkt einwirken und dann den Sproß unter normalen Bedingungen weiter wachsen lassen. Wenn einige embryonale Zellen hyperchromatische Kerne bekommen hätten, so müßte aus ihnen ein Gewebe von Riesenzellen hervorgehen, das dann nach Entgipfelung des Sprosses zur Regeneration zu veranlassen wäre.

Meine mit *Solanum nigrum* und *Solanum lycopersicum* nach den eben angedeuteten Gesichtspunkten angestellten Versuche haben bisher noch keine eindeutigen Ergebnisse gezeitigt. Sie wurden allerdings noch nicht in großem Umfange angestellt, werden aber fortgesetzt werden. Die Tomate ist jedenfalls gegenüber Chloralhydrat äußerst empfindlich.

2. Die Verdoppelung der Chromosomenzahl durch Zellverschmelzung.

Die zweite Möglichkeit, Zellen mit erhöhter Kernmasse zu erhalten, besteht darin, daß man zwei normale somatische Zellen oder ihre Kerne miteinander zur Verschmelzung bringt. Um zwei diploide Zellen miteinander verschmelzen zu lassen, bediente ich mich der Methode, die ich benutzt habe, um experimentell Pfropfbastarde zu erzeugen (Winkler 1907; 1908b). Sie besteht darin, zwei

Sprosse verschiedener Arten aufeinanderzupfropfen und nach geschehener Verwachsung eine apikale Schnittfläche durch die Verwachsungsstelle zu legen. Es bildet sich dann ein regenerierendes Gewebe, das aus Zellen der beiden verschiedenen aufeinandergepfropften Arten besteht, und aus dem als Adventivsprosse Pfropfbastarde in den beiden möglichen Formen, d. h. als Chimären oder Burdonen entstehen können (Winkler 1912, S. 10).

Die Burdonenbildung, d. h. der Umstand, daß in den Aufbau des Adventivsproß-Vegetationspunktes eine Zelle mit einbezogen wird, die ein Verschmelzungsprodukt von zwei Körperzellen der beiden verschiedenen Arten darstellt, tritt offenbar sehr selten ein, ist aber nicht unmöglich. Ich überlegte mir nun, daß leichter als die Verschmelzung zweier artverschiedener Zellen die Verschmelzung von zwei Zellen derselben Art zu erreichen sein müßte. Das Verschmelzungsprodukt wäre aber dann eine tetraploide Zelle, und wenn es gelänge, sie mit zur Regeneration heranzuziehen, so müßte es auf diesem Wege möglich sein, aus der diploiden Form eine tetraploide zu erzeugen.

Ich habe nun, von dieser Überlegung ausgehend, in den letzten Jahren systematisch Versuche zur Herstellung einer solchen tetraploiden Form angestellt. Als Versuchsobjekte wählte ich *Solanum nigrum*, den Nachtschatten, und *Solanum lycopersicum*, die Tomate, in der Rasse »König Humbert gelbfrüchtig«, da mir diese beiden Pflanzen in ihrem ganzen Verhalten und nach ihrer außerordentlich großen Regenerationskraft genau bekannt waren, und ich sehr konstante reine Linien davon seit 10 Jahren in Kultur und Beobachtung habe.

Die Versuchsanstellung war sehr einfach: es wurden Keimlinge der beiden Arten, wenn sie etwa 6 bis 7 Blätter ausgebildet hatten und genügend kräftig entwickelt waren, entgipfelt und der abgeschnittene Gipferteil unmittelbar darauf durch Keilpfropfung an seine ursprüngliche Stelle wieder eingesetzt. Die Verwachsung ist schon nach wenigen Tagen vollendet, und etwa 10 bis 14 Tage nach der Operation wird die Versuchspflanze wieder dekapitiert, und zwar natürlich an der Verwachsungsstelle. Wenige Tage später setzt die Bildung von Adventivsprossen ein, und es gilt nun nur noch, etwa ent-

stehende abweichende Formen herauszufinden, abzuschneiden und sich bewurzeln zu lassen.

Außerdem aber benutzte ich zu den Versuchen auch die zahlreichen Pfropfungen von *Solanum lycopersicum* auf *Solanum nigrum*, die ich alljährlich in Fortsetzung meiner Pfropfbastardversuche zu machen hatte. Bei ihnen ist die Kallus- und Wundgewebebildung stärker als bei den artreinen Pfropfungen, und es war wohl möglich, daß damit bessere Bedingungen für das Stattfinden der erhofften Zellverschmelzung gegeben sein konnten.

In der Tat sind die drei bisher erhaltenen sicher tetraploiden Individuen und die Mehrzahl der vielleicht tetraploiden an solchen regenerierenden Pfropfungen von Tomate auf Nachtschatten entstanden.

IV. Die Entstehung der tetraploiden Formen als Adventivsprosse.

Zwei von den tetraploiden Formen sind als Bestandteile von Periklinalchimären entstanden, die eine als tetraploide Form von *Solanum lycopersicum*, die andere als tetraploide Form von *Solanum nigrum*.

1. *Solanum lycopersicum* gigas.

Die erste Form erhielt ich von der Pfropfung 15126 im Juli 1915. Es war das *Solanum nigrum* als Unterlage, auf das am 15. Mai 1915 *Solanum lycopersicum*, Sorte »König Humbert gelbfrüchtig« durch Keilpfropfung aufgesetzt worden war. Am 27. Mai war die Entgipfelung vorgenommen worden, und es begann am Anfang Juni die Bildung der Regenerationssprosse. Von diesen interessiert uns hier nur einer, der am 2. Juli abgenommen und zur Bewurzelung gebracht wurde.

Er stellte ein *Solanum Koelreuterianum* dar, d. h. war eine Periklinalchimäre, die unter einer Epidermis von *Solanum nigrum* einen Gewebekern von *Solanum lycopersicum* besitzt. Dieses *Solanum Koelreuterianum* ist in meinen Pfropfbastardversuchen sehr häufig entstanden. Alle Individuen glichen einander in allen wesentlichen Eigenschaften vollständig. Das am 2. Juli von der Pfropfung 15126 abgenommene *Solanum Koelreuterianum* aber unterschied sich von Anfang an von den

anderen bisher beobachteten Individuen von *Solanum Koelreuterianum* auffällig dadurch, daß die Blätter dunkler grün-gefärbt und auch anders geformt waren als bei dem normalen *Solanum Koelreuterianum*. Sie waren nämlich größer, kräftiger und länger, und vor allem waren die einzelnen Blattfiedern im Verhältnis zu ihrer Länge erheblich breiter. Dazu kam, daß auch die Stengel an entsprechenden Stellen stärker waren, und daß der ganze Sproß, nachdem er gut bewurzelt war und ordentlich ins Wachsen kam, sich unter sonst gleichen Bedingungen noch üppiger und kräftiger entwickelte als das normale *Solanum Koelreuterianum*. All das ließ die Vermutung als berechtigt erscheinen, daß die unter der Nachtschatten-Epidermis liegende Tomaten-Komponente dieser Periklinalchimäre nicht normale diploide Tomate, sondern daß es die gesuchte tetraploide Form sei, deren Einfluß der Riesenwuchs des Pfropfbastardes zuzuschreiben wäre. Die anatomische und zytologische Untersuchung ergab die volle Bestätigung dieser Vermutung.

Um die tetraploide Form rein zu erhalten, war es nun nur noch nötig, sie aus der Nachtschattenhaut herauszuholen. Das bietet an sich gar keine Schwierigkeiten. Es ist dazu nur ein gut bewurzelter Steckling von *Solanum Koelreuterianum* erforderlich, den man entgipfelt und vollständig entknospt. Er fängt dann, unter günstige Regenerationsbedingungen gebracht, sehr bald an, Ersatzsprosse zu bilden, die sich zum größten Teile ohne Mitbeteiligung der Epidermis des Muttersprosses aufbauen, d. h. ausschließlich aus dem Gewebeinneren entstehen. Da dieses bei *Solanum Koelreuterianum* Tomate ist, so sind die Regenerationstrieb des normalen *Solanum Koelreuterianum* in der großen Mehrzahl »Rückschläge« zu dem *lycopersicum*-Elter. Nach demselben Verfahren mußte es natürlich auch möglich sein, die tetraploide Tomate aus dem *Solanum Koelreuterianum* von 15126 herauszuholen.

Das war indessen im vorliegenden Falle nicht so rasch zu erreichen, und zwar deswegen nicht, weil weder die reine Tomate, noch der reine Nachtschatten, noch auch die zwischen beiden Arten vorhandenen Chimären in dem lichtarmen Hamburger Winter zum Regenerieren zu bringen sind. Es gelingt

im allgemeinen gerade, sie während des Winters am Leben und in spärlichem Wachstum zu erhalten, und auch das ist nur bei sehr sorgfältiger Behandlung möglich.

So mußte die Zeit abgewartet werden, wo mit dem Wiedereintritt besserer Lichtverhältnisse auch die Wachstums- und Regenerationswilligkeit der *Solanum*-Arten wiederkehrt. Das war in diesem ganz besonders ungünstigen Winter 1915/1916 erst Anfang April der Fall. Dann gelang es ohne Schwierigkeiten, die tetraploide Form von *Solanum lycopersicum*, die als Innenkomponente in dem *Solanum Koelreuterianum* darinsteckte, von der Nachtschatten-Epidermis zu befreien. Jetzt, Mitte Mai, ist die tetraploide Tomate in bestem Gedeihen, blüht und beginnt, Früchte anzusetzen.

2. *Solanum nigrum* gigas Nr. 1.

Die Entstehungsgeschichte der ersten tetraploiden Form von *Solanum nigrum* ist noch etwas komplizierter. Ich erhielt sie von der Pfropfung 15170; auch hier war, am 4. Juni 1915, ein Keimling der Tomatensorte »König Humbert gelbfrüchtig« auf *Solanum nigrum* durch Keilpfropfung zum Anwachsen gebracht worden. Am 14. Juni wurde entgipfelt, und am 8. Juli ein Adventivsproß abgenommen, der eine aus zwei Komponenten bestehende Sektorialchimäre darstellte. Beide Komponenten waren etwa zur Hälfte am Aufbau der Chimäre beteiligt, die eine war reines *Solanum lycopersicum*, die andere war *Solanum tübingense*, d. h. eine Periklinalchimäre, bei der das Nachtschatteninnere von einer Tomaten-Epidermis überzogen ist.

Die beiden Bestandteile einer Sektorialchimäre voneinander zu trennen, bietet bei den beiden *Solanum*arten, mit denen die Versuche angestellt wurden, gar keine Schwierigkeiten; man erhält sie einfach durch Isolierung der beiderseitigen Achselsprosse. So wurde auch das am Aufbau der Sektorialchimäre von 15170 beteiligte *Solanum tübingense* gewonnen.

Solanum tübingense ist in meinen Pfropfbastardversuchen sehr oft entstanden, es ist die am leichtesten entstehende Periklinalchimäre. Von unwesentlichen Unterschieden abgesehen, waren alle von mir beobachteten Individuen einander gleich.

Das aus der Sektorialchimäre 15170 herausisolierte *Solanum tübingense* aber unterschied sich von den anderen tübingense-Individuen von vornherein in einigen Punkten: es war sehr viel dunkler grün gefärbt und hatte wesentlich breitere Blätter als die normalen *Solanum tübingense*. Während *Solanum Koelreuterianum* nur wenig reichlich und erst geraume Zeit nach seiner Entstehung als Adventivsproß zu blühen pflegt, blüht *Solanum tübingense* bald nach seiner Entstehung und sehr reichlich. Auch die Blüten des Individuums von 15170 zeigten Unterschiede gegenüber den Blüten der normalen tübingense-Individuen; sie waren nicht unerheblich größer und sehr oft polymer.

Alle diese Besonderheiten, die in einem späteren Kapitel ausführlicher dargelegt werden sollen, legten wieder die Annahme nahe, daß in diesem *Solanum tübingense* unter der Haut von *Solanum lycopersicum* nicht ein normales diploides, sondern ein tetraploides *Solanum nigrum* stecke. Wiederum ergab die anatomische und zytologische Untersuchung die volle Bestätigung dieser Annahme.

Auch in diesem Falle mußte die tetraploide Nachtschattenform aus der Periklinalchimäre *Solanum tübingense* herausgeholt und von der Tomaten-Epidermis befreit werden. Während das bei *Solanum lycopersicum gigas* im Herbst 1915 nicht mehr möglich war, gelang es bei *Solanum nigrum gigas*, entsprechend seiner größeren Wachstumskraft bei abgeschwächtem Lichte, noch im September 1915. Aber die Sprosse blieben infolge der sehr ungünstigen Vegetationsbedingungen in spärlichem Wachstum und waren nur sehr schwer durch den Winter zu bringen. Erst Ende März 1916 begannen sie, kräftig zu gedeihen. Neue von *Solanum tübingense* 15170 gelieferte Adventivsprosse kamen hinzu, und jetzt ist ein ganzer, üppig gedeihender Bestand der Pflanze in Kultur, so daß ihre Erhaltung gesichert ist, zumal sie jetzt auch Samen hervorbringt, die nicht zurückschlagen.

3. *Solanum nigrum gigas* Nr. 2.

Ein zweites Mal trat die tetraploide Form von *Solanum nigrum* an der Pfropfung 15150 auf. Auch das war eine Pfropfung der

Tomate »König Humbert gelbfrüchtig« auf den Nachtschatten, am 29. Mai 1915 hergestellt und am 10. Juni entgipfelt. Die Pfropfung hatte zahlreiche normale *nigrum*- und *lycopersicum*-Adventivsprosse, aber keinen Pfropfbastard geliefert, als gegen Ende ihrer Regenerationstätigkeit ein abweichend gestalteter *nigrum*-Sproß erschien, der am 2. August abgenommen und zur Bewurzelung gebracht wurde.

Die reine Linie (»Linie B«) von *Solanum nigrum*, die ich ausschließlich zu allen meinen Versuchen seit zehn Jahren benutze, wurde im Jahre 1905 aus der Population herausisoliert, die im Tübinger botanischen Garten in Kultur war. Ich habe sie seitdem rein weitergezüchtet, und sie ist vollständig konstant. Die bei der Regeneration entstehenden Adventivsprosse zeigen fast ausnahmslos in der Gestaltung ihrer ersten Blätter und manchmal, wenn sie nämlich ganz frühzeitig zur Blüte kommen, auch in ihren ersten Blüten gewisse Abweichungen von der normalen Ausbildung, die beim Weiterwachsen sehr bald wieder verschwinden, um der normalen Gestaltung Platz zu machen. Es ist das eine Erscheinung, die wohl bei allen regenerativ entstehenden Sprossen auftritt, und die schon wegen ihres vorübergehenden Charakters natürlich in keinerlei Weise mit einer spezifischen Änderung zu verwechseln ist.

Die Abweichungen, die sich an dem Adventivtrieb von 15150 zeigten, waren von vornherein anderer Art. Es waren dieselben, die sich an dem *Solanum tübingense* von 15170 hatten beobachten lassen. Die Blätter waren tiefdunkelgrün gefärbt und breiter als bei den Individuen der Linie B, und die Blüten waren größer und zeigten auffallende Neigung zu allerhand Anomalien. Der ganze Sproß war dicker als die Normalform und entwickelte verhältnismäßig längere Internodien.

Auch er wuchs während des Herbstes und Winters nur äußerst langsam. Es gelang aber, ihn zu erhalten und beim Eintritt helleren Wetters reichlich zu vermehren.

Außer diesen drei Formen, bei denen die Vermutung, daß es sich um tetraploide Pflanzen handelte, durch die zytologische Untersuchung bestätigt wurde, entstanden noch eine Reihe weiterer Sprosse, für die der gleiche Verdacht auf Tetraploidie oder jedenfalls auf Heteroploidie vorliegt. Endgültiges läßt sich

vorerst darüber noch nicht mitteilen. Sie bleiben natürlich in Kultur und unter Beobachtung.

V. Zytologie der tetraploiden Formen von *Solanum nigrum* und *lycopersicum*.

Da die drei im vorangegangenen Abschnitte nach ihrer Entstehungsgeschichte beschriebenen Formen sich von der zugehörigen Normalform durch Riesenwuchs und Vergrößerung der einzelnen Organe unterschieden, so wurde vermutet, daß sie tetraploide Kerne in ihren somatischen Zellen führten. Sie mußten also vor allem zytologisch untersucht und ihre Chromosomenzahlen genau festgestellt werden. Dafür reichte zunächst das Material, das noch im Herbst und während des Winters gewonnen werden konnte, vollständig aus. Denn zur Feststellung der Chromosomenzahl konnten natürlich die Periklinalchimären ebenso gut verwendet werden, als die aus ihnen herausisolierten reinen Formen, da in der subepidermalen Schicht die karyokinetischen Vorgänge in den Periklinalchimären ganz genau so verlaufen, wie in den reinen Arten. Es läßt sich daher die Pollenentwicklung z. B. von *Solanum nigrum* an der Periklinalchimäre *Solanum tübingense* gerade so gut untersuchen wie bei *Solanum nigrum* selbst.

Natürlich wurde die Chromosomenzahl zunächst bei der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen festgestellt. Da sowohl *Solanum lycopersicum gigas* als *Solanum nigrum gigas* Nr. 1 als Innenkomponenten von Chimären vorhanden waren, deren Mantel aus einer einzigen Zellschicht artfremden Gewebes bestand, so mußte die Untersuchung der Pollenentwicklung dieser Chimären unmittelbar Aufschluß über die Chromosomenzahlen der *gigas*-Formen liefern. Für die tetraploide Nachtschattenform konnte gleichzeitig die Chromosomenzahl bei der von vornherein rein erhaltenen Form Nr. 2 untersucht werden.

Es mußten aber auch, aus Gründen, die später angeführt werden sollen, möglichst viele somatische Mitosen geprüft und durchgezählt werden. Auch das war ohne weiteres an den Periklinalchimären möglich, bei denen ja lediglich die Epidermis nicht von der tetraploiden Form stammte. Und auch Wurzeln

konnten zur Untersuchung herangezogen werden, da sie an den Stecklingen endogen entstehen.

Nachdem die gigas-Formen nun rein vorhanden sind, wird natürlich alles an den reinen Individuen nachgeprüft, und das reichlich vorhandene Material in großer Menge fixiert.

Sowohl von *Solanum nigrum* wie *Solanum lycopersicum* und ihren tetraploiden Formen lassen sich unschwer ganz hervorragend klare und schöne Präparate herstellen, die eine vollkommen genaue und sichere Feststellung der Chromosomenzahl selbst in den Fällen gestattet, wo sie die bis jetzt bei höheren Pflanzen bekannte Höchstzahl bei weitem übersteigt. Ein Blick auf die dieser Arbeit beigegebenen Tafeln wird davon überzeugen.

Bei der Herstellung der Präparate ist folgendes zu beachten:

Fixiert wird immer, sei es, daß es sich um Blüten oder Blütenteile, sei es, daß es sich um Sproßspitze, Stengelteile, Blattstücke oder Wurzeln handelt, in stärkerer Flemmingscher Lösung. Bei Blütenknospen ist eine gute Fixierung nur dann zu erzielen, wenn jede einzelne Knospe basal und apikal angeschnitten wird. Und zwar muß die obere Schnittfläche so gelegt werden, daß die Antheren an der Spitze angeschnitten werden. Die Fixierungsflüssigkeit dringt dann schnell und gleichmäßig ein. Die Fixierungsdauer soll nicht unter 24 Stunden betragen.

Wichtig ist, daß gut ausgewaschen und langsam und schrittweise entwässert wird.

Gefärbt wurde mit Saffranin, und zwar nach zwei verschiedenen Methoden. Das eine Mal nach der gewöhnlichen Vorschrift, nach der die Schnitte mindestens 24 und nicht länger als 48 Stunden in der Farbstofflösung bleiben sollen. Daneben wurde eine „Schnellmethode“ angewandt, nach der die Farbstofflösung nur 20 Minuten bis eine halbe Stunde einwirkte. Die letztere Methode hat abgesehen von der großen Zeitersparnis, die mit ihr verknüpft ist, den Vorteil, daß die nichtchromatischen Zellbestandteile bei der Differenzierung den Farbstoff fast vollständig wieder abgeben, so daß die Chromosomen in beinahe farbloser Umgebung liegen. Aber sie hat den Nachteil, daß die Präparate nicht sehr lange haltbar sind. Doch können ver-

blaßte Präparate jederzeit wieder nach der Schnellmethode nachgefärbt werden.

Der schwierigste Teil des ganzen Färbeprozesses ist die Differenzierung, die mit Säurealkohol vorgenommen werden muß. Da es bei den meisten Präparaten vor allem darauf ankam, die Chromosomen im Stadium der Äquatorialplatte möglichst deutlich hervortreten zu lassen, so erwies es sich als zweckmäßig, sehr scharf auszudifferenzieren. Stete Kontrolle unter dem Mikroskop ist, bis man das Objekt genau kennt, unbedingt notwendig. Bei den nach der Schnellmethode gefärbten Schnitten ist begrifflicherweise die Differenzierung mit besonderen Schwierigkeiten verbunden und gelingt nur nach einiger Übung. Der Säurealkohol darf dabei nur ganz kurz einwirken, und es kommt darauf an, die richtige Zeitdauer herauszufinden und die Einwirkung gleichmäßig über das ganze Präparat vor sich gehen zu lassen.

Die Schnittdicke betrug gewöhnlich 10 μ , nur bei den Wurzelspitzen 5 bis 7 μ .

Im folgenden soll nun nicht eine eingehende zytologische Beschreibung der Mitosen und der Keimzellentwicklung der tetraploiden Formen im Vergleich zu den Stammarten gegeben werden. Das wird an anderer Stelle geschehen, und dabei sollen auch die wichtigen zytologischen Sonderfragen berücksichtigt werden, zu deren Behandlung das Vorhandensein tetraploider Pflanzen einläßt. Hier soll von der Zytologie der gigas-Formen zunächst nur das angeführt werden, was ihre Tetraploidie beweist, d. h. es soll nachgewiesen werden, daß in den Kernen ihrer Zellen sich doppelt so viel Chromosomen vorfinden als in denen der Normalformen.

1. *Solanum lycopersicum gigas*.

Wie ich früher angegeben habe (Winkler 1909, S. 25), beträgt bei *Solanum lycopersicum* die haploide Chromosomenzahl 12, die diploide 24; das gilt für die hier allein in Betracht kommende Tomatensorte „König Humbert, gelbfrüchtig“, scheint aber für alle Tomatensorten Geltung zu haben. Ich fand wenigstens bei allen von mir daraufhin untersuchten, zum Teil unter sich sehr verschiedenen Sorten, immer dieselben Zahlen wieder.

Die haploide Chromosomenzahl wurde bei der Mikrosporenentwicklung untersucht, wo sie sich sehr leicht feststellen läßt. Die Untersuchung der Makrosporenbildung ist schwieriger wegen der unregelmäßigen gegenseitigen Lagerung der Samenknospen.

Wie bei den meisten von mir untersuchten Solanaceen sind auch bei *Solanum lycopersicum* die Chromosomen in den somatischen Karyokinesen als verhältnismäßig kurze Stäbchen ausgebildet; dem allgemeinen Verhalten der höheren Pflanzen entsprechend werden sie bei den Reduktionsmitosen noch erheblich kürzer und dabei dicker, so daß sie bei *Solanum lycopersicum* fast Würfelform erhalten. Dadurch wird vermieden, daß die einzelnen Chromosomen sich gegenseitig überdecken; sie liegen vielmehr einzeln scharf abgegrenzt und durch deutliche Zwischenräume getrennt nebeneinander, wodurch sich besonders bei den Äquatorialplatten der ersten Teilung in den Pollenmutterzellen außerordentlich klare Bilder ergeben.

In Fig. 1 und 2, Tafel IV sind zwei solche Kernplatten wiedergegeben. Beide lassen die Zahl 12 mit der größten Deutlichkeit erkennen. Ich habe eine sehr große Anzahl Kernplatten der ersten wie der zweiten Reduktionsmitose durchgezählt, und zwar sowohl von der reinen Tomate, als von denjenigen meiner Periklinalchimären, bei denen die subepidermale Schicht, aus der die Keimzellen hervorgehen, von *Solanum lycopersicum* geliefert wird. Stets ergab sich die Zahl 12 mit vollster Sicherheit. Nur ein einziges Mal fand ich die Zahl 13, und zwar in einer Anthere, bei der alle sonst zählbaren Kernplatten die Zahl 12 aufwiesen. Es wird also bei der Tomate die Zahl 12 als haploide Chromosomenzahl mit fast absoluter Konstanz festgehalten.

Auch im Diakinese-Stadium der Kerne lassen die Chromosomen sich zählen. Sie sind hier in sehr deutlicher Weise zu Paaren vereinigt und der Kernwandung angelagert. Immer ließen sich genau 12 gemini feststellen.

Daraus ergibt sich als somatische Chromosomenzahl für *Solanum lycopersicum* die Zahl 24. Sie mußte aber natürlich auch durch unmittelbare Zählungen sichergestellt werden. Das geschah an Karyokinesen aus verschiedenen Teilen der Pflanze: Blüten, wachsenden Stengeln und Wurzeln. Drei solcher Mitosen im Stadium der Kernplatte sind in Fig. 5, 6 und 7, Tafel IV

abgebildet. Fig. 5 gibt die Rindenzelle einer Adventivwurzel von *S. lycopersicum* wieder, Fig. 6 eine subepidermale Zelle in einer Samenknospe von *Solanum proteus* und Fig. 7 eine Zelle der untersten Mesophyllschicht eines Blütenblattes von *Solanum proteus*. Die Zahl 24 ergibt sich aus allen drei Bildern mit Sicherheit. Deutlich springt bei einem Vergleich der somatischen Karyokinesen mit den Reduktionsmitosen der Unterschied in der Form der Chromosomen in die Augen. Sie sind in den Körperzellen viel länger als in den Keimzellen und haben die Form von Stäbchen, die oft nicht gerade, sondern gekrümmt, manchmal sogar in der Mitte so weit eingeknickt sind, daß die beiden Hälften einen spitzen Winkel miteinander bilden. Das zeigt z. B. ein Chromosoma der in Fig. 5 wiedergegebenen Mitose sehr deutlich. Dadurch können natürlich leicht Irrtümer bei der Zählung entstehen.

Die drei abgebildeten Kernplatten sind selbstverständlich nicht die einzigen, die genau durchgezählt wurden. Eine geringere Chromosomenzahl als 24 wurde dabei überhaupt nicht gefunden, wohl aber nicht selten die Zahlen 26 und 27. Ähnliche Schwankungen sind bekanntlich auch bei anderen Pflanzen sehr häufig festgestellt worden (vgl. die Zusammenstellung bei Tischler 1915). Da wir in einem späteren Kapitel dieser Arbeit ausführlicher auf diese Schwankungen in der somatischen Chromosomenzahl und ihre Bedeutung für die Entstehung heteroploider Formen zurückkommen müssen, so sei hier die Tatsache nur erwähnt. Sie ändert jedenfalls nichts daran, daß die Normalzahl der diploiden Chromosomen bei der Tomate 24 beträgt, wie es die reduzierte Zahl 12 erwarten ließ.

Vergleichen wir nun mit diesen Chromosomenverhältnissen der normalen Tomate die der *gigas*-Form, so finden wir, wie erwartet, sowohl in den Keimzellen wie in den Körperzellen je das Doppelte der normalen Zahlen.

In Fig. 3 und 4 Tafel IV sind zwei Pollenmutterzellen der *gigas*-Form abgebildet, die eine während der ersten, die andere während der zweiten Teilung, beide im Stadium der Äquatorialplatte. In allen drei Platten sind mit Sicherheit je 24 Chromosomen zu zählen. Auch hier sind natürlich die drei abgebil-

deten Mitosen bei weitem nicht die einzigen, die durchgezählt wurden. Abweichungen von der Zahl 24 wurden dabei nicht beobachtet.

Bei der Vergleichung der Fig. 1 und 2 mit 3 und 4 fällt sofort auf, daß bei der gigas-Form nicht nur die Chromosomenzahl verdoppelt ist, sondern daß auch die ganzen Pollenmutterzellen erheblich größer als bei der Normalform sind. Wir werden später sehen, daß das für alle Zellen der tetraploiden Form im Vergleich zu den entsprechenden Zellen der normalen Form gilt, wie es ja auch nach den bekannten Regeln der Kernplasmarelation vorauszusetzen war.

Sonst unterscheiden sich die Vorgänge der Reduktionsteilung im einzelnen bei den beiden Formen nicht voneinander. Nur ist auffällig, daß die Chromosomen bei *Solanum lycopersicum* gigas die Neigung haben, miteinander zu verkleben, und daß die Zwischenräume zwischen ihnen wesentlich geringer zu sein pflegen als bei der Normalform. Das hat zur Folge, daß so klare und deutliche Kernplatten, wie sie in den Fig. 3 und 4 wiedergegeben sind, nicht so leicht aufzufinden sind. Doch sind die allermeisten Karyokinesen in diesem Stadium noch durchaus normal, wie sich am besten daraus ergibt, daß auch die zweite Teilung in den Pollenmutterzellen noch ohne Störung abläuft (Fig. 4 Tafel IV).

Dennoch kommt es offenbar nur selten einmal zur Ausbildung einiger normaler Pollenkörner. Man findet in reifen Antheren oft nur eine Anhäufung von leeren Pollenkornhüllen, die sehr verschieden groß sind, und zwischen denen nur ganz wenige anscheinend normale und sehr große Körner liegen. Es liegt nicht im Rahmen dieser Arbeit, die zytologischen Einzelheiten dieser Degenerationsvorgänge im einzelnen zu beschreiben, so interessant sie an sich sind. Es sei nur erwähnt, daß die Störungen auf verschiedenen Stadien der Pollenentwicklung eintreten können. Die beiden Kernteilungen gehen meist noch durchaus normal vor sich, dann aber treten Unregelmäßigkeiten auf, die zum Schwund einer, mehrerer oder aller Zellen der Tetrade, zum Auftreten überzähliger Tetradenzellen usw. führen. Es kann aber auch vorkommen, daß die Pollenmutterzellen schon degenerieren, ehe sie sich zum ersten Male teilen; gelegentlich

kann in einzelnen Antheren das ganze sporogene Gewebe schon bald nach seiner Entstehung zurückgebildet werden und kollabieren.

Seit mit dem Eintritt hellerer Witterung sich die Vegetationsbedingungen für unsere Pflanzen wesentlich gebessert haben, sind nun aber auch diese Pollendegenerationsercheinungen nicht mehr so stark vorhanden. Es kommt öfters zur Ausbildung von — immerhin vereinzelt — Pollenkörnern, die normal zu sein scheinen. Über ihre Form und Größe wird in einem späteren Kapitel berichtet werden.

Da also die haploide Chromosomenzahl der gigas-Form von *Solanum lycopersicum* 24 ist, so muß die diploide 48 betragen. Das ist denn in der Tat auch der Fall, wie die Fig. 10, 11 und 12, Tafel IV beweisen. Die darin abgebildeten Karyokinetesen stammen aus der Gefäßbündelregion zweier Antheren (Fig. 10 und 11) und aus der Rinde einer Adventivwurzel der gigas-Form. Ein Zweifel über das Vorhandensein der Zahl 48 ist nicht möglich. Auch hier wurden natürlich weit mehr als drei Mitosen mit demselben Ergebnis durchgezählt, daß 48 die Normalzahl für die diploiden Chromosomen des *Solanum lycopersicum* gigas ist. Aber auch bei der gigas-Form lassen sich Schwankungen dieser Normalzahl feststellen; geringere Zahlen als 48 wurden nie gefunden, nicht selten aber traten die Zahlen 50, 51 und 52 auf.

Aus alledem ergibt sich mit vollkommener Sicherheit, daß *Solanum lycopersicum* gigas sich von dem normalen *Solanum lycopersicum*, aus dem es in meinen Versuchen entstanden ist, zytologisch durch das Vorhandensein der diploiden Chromosomenzahl in den Keimzellen, der tetraploiden in den somatischen Zellen unterscheidet.

2. *Solanum nigrum* gigas.

Die Untersuchung der Chromosomenzahlen und sonstigen zytologischen Verhältnisse ist bei dem Nachtschatten mit etwas mehr Schwierigkeiten verknüpft als bei der Tomate, da die Chromosomenzahl von *Solanum nigrum* dreimal so groß ist, als die von *Solanum lycopersicum*. Sie beträgt, wie ich früher (Winkler 1909, S. 26) angegeben habe, 36 für die Keimzellen,

72 für die somatischen Zellen. Das sind Zahlen, die nur wenig hinter den bei Angiospermen bis jetzt überhaupt gefundenen Höchstzahlen zurückbleiben: in der von Tischler (1915, S. 188ff.) neuerdings gegebenen Zusammenstellung finde ich als Pflanzen, bei denen sicher eine höhere Chromosomenzahl als bei *Solanum nigrum* angegeben wurde, nur angeführt einige Magnolien-Arten mit mehr als 50 haploiden Chromosomen, *Gentiana procera* mit etwa 40 und *Carex acuta* mit etwa 52. Trotz der verhältnismäßig hohen Chromosomenzahl aber sind die Kernplatten unserer Pflanze bei richtiger Fixierung und Färbung so außerordentlich klar, daß die Chromosomen sich selbst bei der tetraploiden Form mit vollkommener Sicherheit zählen lassen, obwohl hier die bisher bei höheren Pflanzen beobachtete Höchstzahl von Chromosomen weit überschritten wird.

Auch bei *Solanum nigrum* eignen sich wie bei *Solanum lycopersicum* besonders die Mikrosporenmutterzellen zur Untersuchung. Zwei in der ersten Teilung begriffene sind im Stadium der Kernplatte in Fig. 1 und 2 Tafel VI abgebildet. Beide lassen deutlich und sicher die Zahl 36 erkennen. Eine andere Zahl wurde nie gefunden, obwohl eine sehr große Anzahl von Reduktionsmitosen von *Solanum nigrum* und denjenigen Periklinalchimären, deren subepidermale Komponente *Solanum nigrum* ist, genau durchgezählt worden ist.

Daraus läßt sich das Vorhandensein der Chromosomenzahl 72 in den somatischen Zellen erschließen; sie wurde in der Tat auch bei der unmittelbaren Zählung gefunden. Bei der großen Chromosomenzahl ist eine ganz einwandfreie Zählung allerdings nur an denjenigen Mitosen durchführbar, bei denen die Chromosomen möglichst genau in einer Ebene und möglichst weit voneinander entfernt liegen. Das ist besonders in den großen Rindenzellen der Wurzeln nicht selten der Fall, wie Fig. 6 Tafel VI zeigt. Doch finden sich bei einigem Suchen auch in den anderen somatischen Geweben genug Kernplatten, die ein genaues Zählen der Chromosomen ermöglichen. In Fig. 7 und 8 Tafel VI sind zwei Kernplatten abgebildet, die sich in Mesophyllzellen des Kelchblattes von *Solanum Gaertnerianum*-Blüten fanden. Alle drei Mitosen lassen die Chromosomenzahl 72 erkennen. Abweichungen von dieser Zahl wurden nicht gefunden;

es muß freilich bemerkt werden, daß bei der Schwierigkeit der genauen Zählung die Zahl der mit Sicherheit durchgeprüften Mitosen lange nicht so groß ist wie die entsprechende Zahl bei der Tomate. Immerhin genügen die Zählungen, um den tatsächlichen Nachweis zu erbringen, daß die somatische Chromosomenzahl 72, die nach dem Befunde in den Keimzellen zu erwarten war, in den Geweben von *Solanum nigrum* wirklich vorhanden ist.

Wenn also die Deutung der gigas-Form von *Solanum nigrum* als tetraploider Form richtig war, dann war in ihren Keimzellen die Chromosomenzahl 72, in ihren somatischen Zellen die Chromosomenzahl 144 zu erwarten. Die Untersuchung bestätigte diese Erwartung. Es ist selbstverständlich, daß sich mit der Verdoppelung der Chromosomenzahlen auch die Schwierigkeiten einer genauen Feststellung der Zahl vermehren, und die Zahl 72 übertrifft ja die bisher bei Angiospermen sicher festgestellte Höchstzahl reduzierter Chromosomen (etwa 50) noch sehr erheblich. Trotzdem läßt unser Objekt noch eine sichere Zählung zu.

In Fig. 3 und 4 Tafel VI sind zwei Pollenmutterzellen von *Solanum nigrum* gigas im Stadium der Äquatorialplatte abgebildet; beide sind vollkommen klar und lassen je 72 Chromosomen zweifelsfrei feststellen. Natürlich wurden noch zahlreiche andere Mitosen des gleichen Stadiums genau durchgezählt; es ergaben sich keine Abweichungen von der Zahl 72. Beide Reduktionsmitosen pflegen im allgemeinen anscheinend durchaus normal zu verlaufen, wenn sich auch gelegentlich Abnormitäten zeigen. Eine solche ist in Fig. 5 Tafel VI abgebildet. Es handelt sich um eine Pollenmutterzelle, die in der zweiten Teilung begriffen ist, bei der aber die beiden Kernplatten anstatt je 72 eine sehr verschiedene Anzahl von Chromosomen erhalten haben: die eine umfaßt nur 7 Chromosomen, die andere enthält den ganzen Rest der 144 Chromosomen.

Solche und ähnliche Degenerationerscheinungen sind in den Antheren des *Solanum nigrum* gigas außerordentlich häufig, und zu einer völlig normalen Ausbildung des gesamten Pollens kommt es überhaupt nicht. Nur als gelegentliche Ausnahme findet sich einmal ein fertig ausgebildetes Pollenkorn mit anscheinend normalem Plasmahalt. Wenigstens war das während des ganzen Winters der Fall. Seit Beginn des lebhaften Wachstums in

diesem Frühjahr finden sich viel häufiger normal aussehende Pollenkörner vor. Über ihre Form und Größe soll im folgenden Kapitel berichtet werden.

Nach diesen Befunden in den Keimzellen war in den Kernen der somatischen Zellen die Chromosomenzahl 144 zu erwarten. Begreiflicherweise stößt ihre genaue Feststellung auf erhebliche Schwierigkeiten. Sie ist nur an Kernplatten-Stadien durchführbar; diese werden aber bei der großen Chromosomenzahl selbst so groß, daß es schwer ist, einmal eine zu finden, die genau mit allen ihren Chromosomen in einer Ebene liegt, und zwar in einer Ebene, die genau der Schnittebene des ganzen Präparates parallel verläuft. Eine solche Mitose ist in Fig. 9 Tafel VI abgebildet; sie stammt aus der innersten Rindenschicht des Griffels und erlaubt die Chromosomenzahl 144 mit Sicherheit zu zählen. Das ist bisher der einzige Fall geblieben, in dem die Feststellung der Zahl 144 mit einwandfreier Genauigkeit gelungen ist. Aber es konnten doch sehr zahlreiche Mitosen gefunden und genau untersucht werden, die eine annähernde Schätzung der Chromosomenzahl zuließen. Alle Schätzungen führten übereinstimmend zu dem Ergebnis, daß alles für, und nichts gegen das Vorhandensein der Zahl 144 sprach. Wichtig für die ganze Untersuchung war ja vor allem der Nachweis, daß in den somatischen Kernen des *Solanum nigrum gigas* nicht die Chromosomenzahl 72 der Normalform vorkommt. Das ist denn auch unbezweifelbar sichergestellt, und es ist darüber hinaus der Nachweis erbracht, daß in einem Falle sicher, in zahlreichen anderen Fällen mit großer Wahrscheinlichkeit die somatischen Zellen der *gigas*-Form eine genau doppelt so große Chromosomenzahl in ihren Kernen führen, wie die entsprechenden Zellen der Normalform.

Auch für die Riesenform von *Solanum nigrum* ist also bewiesen, daß sie als tetraploide Form anzusehen ist. Denn in ihren Keimzellen besitzt sie dieselbe Chromosomenzahl, die in den somatischen Zellen der Stammform vorhanden ist, und in ihren somatischen Zellen das Doppelte davon. —

Ich kann die Darlegung der zytologischen Verhältnisse der tetraploiden *Solanum*-Formen nicht abschließen, ohne mit einigen

Worten einer theoretisch sehr wichtigen und viel erörterten Frage (Němec 1904; 1910; Strasburger 1907; Kemp 1910; Lundegårdh 1914 u. A.) zu gedenken, die sich mit meinem Material endgültig beantworten läßt. Es ist die Frage, ob die tetraploiden Kerne in somatischen Geweben eine Reduktionsteilung durchführen können, die wieder Diploidie herstellt.

Němec (1904; 1910) hatte angegeben, daß die tetraploiden Kerne, die in chloralisierten Wurzeln aus Kernverschmelzungen hervorgehen, die übernormale Zahl der Chromosomen durch Reduktionsteilung wieder auf die normale zurückzuführen vermöchten. Strasburger (1907; 1911) hat das wiederholt bestritten und bemerkt ganz allgemein (1911, S. 21): „daß eine Verdoppelung des Chromosomensatzes, die sich in der Phylogenie einer gegebenen Pflanze einstellte, nur dann Aussicht hatte fortzubestehen, wenn sie in einer Keimzelle sich vollzog, von der die gesamte Gewebebildung ausging, also bei den Metaphyten von der befruchteten Eizelle. Verdopplung des Chromosomensatzes in einzelnen Gewebezellen hat nicht Bestand. Auch Kemp (1910) und Lundegårdh (1914) bestreiten das Vorkommen echter Reduktion durch heterotypische Teilungen in chloralisierten Wurzeln. Doch behauptet Kemp den Zerfall in kleinere Kerne und multipolare Spindelbildung, wodurch annähernd die normale Chromosomenzahl wieder hergestellt werden soll. Das wäre also ein ähnlicher Regulationsvorgang, wie er nach Yamanouchi (1909, p. 185) in polysperm befruchteten Eiern von *Fucus vesiculosus* stattfinden soll.

Unsere tetraploiden Formen erlauben nun zunächst die Ansicht Strasburgers zu widerlegen, daß eine Verdoppelung des Chromosomensatzes nur Bestand haben könne, wenn sie in einer Keimzelle sich vollziehe. Denn sie sind ja nicht aus einer befruchteten Eizelle entstanden wie *Oenothera gigas*, sondern aus somatischen Zellen, und die Erhöhung der diploiden Chromosomenzahl auf das Doppelte wird durch ungezählte Teilungsschritte hindurch beibehalten.

Das Verhalten der *gigas*-Formen liefert aber auch den bündigen Beweis dafür, daß gelegentlich doch in ganz großen Gewebekomplexen die diploide Chromosomenzahl

wieder auftreten kann, was natürlich nur durch einen Reduktionsvorgang erreichbar ist. Es zeigen sich nämlich hin und wieder an ihnen Rückschläge zur normalen Form. Wenigstens habe ich das bei *Solanum nigrum gigas* mehrmals beobachten können. Bis jetzt sind nur Rückschläge vorgekommen, die sich nur auf einzelne Blatteile (vgl. Textfig. 2, Blatt A), im höchsten Falle auf eine Blatthälfte (vgl. Textfig. 3) erstrecken, die aber als Rückkehr zur Normalform an ihrer Gestaltung und Färbung und vor allem an ihrem anatomischen Bau mit Sicherheit zu erkennen sind. Es wird zweifellos gelingen, vielleicht aus der Achselknospe eines halb zurückgeschlagenen Blattes, den Rückschlag rein zu erhalten, und dann wird es möglich sein, die Chromosomenzahl in ihm ausdrücklich festzustellen. Ich habe das bisher noch nicht tun können, bezweifle aber nicht, daß die Sprosse diploid sind, wie ihre Gestaltung es anzeigt.

Damit solche Rückschläge zur diploiden Normalform aus der tetraploiden *gigas*-Form entstehen können, muß in denjenigen Zellen, aus denen der zurückgeschlagene Gewebekomplex hervorgegangen ist, eine Reduktionsteilung stattgefunden haben. An der Möglichkeit, daß Reduktionsteilungen auch in somatischen Zellen vor sich gehen können, kann also nicht mehr gezweifelt werden. Wodurch sie ausgelöst werden, muß freilich noch durchaus unbestimmt bleiben. Daß der tetraploide Zustand des Kernes an sich in ihm das Bestreben hervorriefe, die übergroße Chromosomenzahl herabzusetzen, kann nicht angenommen werden, da eben tetraploide Formen bestehen und im allgemeinen durchaus beständig sind.

Ebenso muß es vorläufig unklar bleiben, ob die Halbierung der Chromosomenzahl durch eine typische Reduktionsmitose oder sonstwie erfolgt. Es wird überhaupt ziemlich schwierig sein, eine solche Reduktionsteilung zu finden, da die Rückschläge — bis jetzt wenigstens — nur selten und durchaus unregelmäßig, also an nicht vorher bestimmbar Stellen auftreten. Bei den beiden Teilungen der Pollenmutterzellen, von denen ich sehr viele durchgesehen habe, ließen sich jedenfalls niemals Anzeichen einer etwa vor sich gehenden doppelten Reduktion finden, obwohl ich auf diesen Punkt genau achtete. Trotzdem ist es natürlich denkbar, daß Rückschläge auch innerhalb einer

Blüte auftreten könnten, daß etwa eine Anthere zur diploiden Form gehörte. Diese müßte dann auch Mikrosporen mit der haploiden Chromosomenzahl ausbilden, während die Pollenkörner der anderen vier Staubgefäße derselben Blüte diploid wären. Solche Möglichkeiten sind bei der Untersuchung der Nachkommenschaft von gigas-Formen natürlich sehr genau zu berücksichtigen.

Bei der weiteren Untersuchung der Rückschläge wird besonders die Frage zu beachten sein, ob die Reduktionsteilung so erfolgt ist, daß die beiden im tetraploiden Kern vereinigten diploiden Chromosomensätze wieder genau voneinander getrennt werden, oder ob die Halbierung der Gesamtchromosomenzahl 144 in anderer Weise vor sich geht. Qualitative Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Chromosomen vorausgesetzt würden die Rückschläge nur im ersteren Falle dem normalen diploiden Nachschatten genotypisch gleichen. Im letzteren Falle ergäben sich genotypische Abweichungen, die sich wohl in der Gestaltung und dem Verhalten der Nachkommen widerspiegeln müßten. Ob das der Fall ist, muß die weitere Beobachtung lehren.

VI. Morphologie der tetraploiden Formen von *Solanum nigrum* und *lycopersicum*.

Eine eingehende Beschreibung von *Solanum nigrum gigas* und *Solanum lycopersicum gigas* kann ich erst später geben. Denn dazu sind genaue Maßangaben über die Größenverhältnisse der Blätter, Blüten usw. nötig, die sich erst gewinnen lassen, wenn das Material durch reichliche Stecklingsvermehrung groß genug geworden ist. Hier soll also nur eine kurze morphologische Kennzeichnung der tetraploiden Formen gegeben werden.

de Vries (1901, S. 158) nennt seine *Oenothera gigas* im Vergleich zu ihrer Stammart „eine kräftige, breitblättrige, großblütige und kurzfrüchtige Pflanze.“ Wenn man das „kurzfrüchtig“ wegläßt, paßt diese Charakterisierung auch auf die gigas-Formen von *Solanum*. Sie sind in allen ihren Teilen kräftiger und größer entwickelt als die diploiden Stammarten. Dabei aber, und das ist besonders wichtig, handelt es sich keineswegs etwa um eine genau proportionale Vergrößerung, dergestalt etwa, daß die gigas-Formen ungewöhnlich stark und üppig entwickelten Mastexemplaren der Normalformen glichen, sondern

sie haben, ebenso wie *Oenothera gigas* im Vergleich zu *Oenothera Lamarckiana*, ihre besondere spezifische Gestaltung.

Das zeigt sich an allen Teilen der Pflanze, zunächst und hauptsächlich an den Blättern und Stengeln, aber auch an den Blüten.

1. *Solanum nigrum gigas*.

Die Blattform der reinen Linie („B“) von *Solanum nigrum*, die ich seit Jahren in Kultur habe und aus der auch die *gigas*-



Textfig. 1.

Teile je einer Pflanze von *Solanum nigrum* Linie B (links) und von *Solanum nigrum gigas* Nr. 1 (rechts). Beide Pflanzen waren nebeneinander im Gewächshaus ausgepflanzt. Bei A in Fig. 2 ein Blatt, das an



Textfig. 2.

der nicht punktierten Stelle zurückgeschlagen ist. Die Zeichnungen wurden von Herrn Professor Stuhr nach der Natur in natürlicher Größe hergestellt und für die Wiedergabe verkleinert.

Formen hervorgegangen sind, ergibt sich aus Textfig. 1, s. S. 446. Die Blätter sind durchaus ganzrandig, ziemlich lang gestielt, symmetrisch, hellgrün gefärbt, und ihre Spreite verjüngt sich sowohl nach der Spitze wie nach dem Blattstiel zu ganz allmählich. Dadurch kommt ein ziemlich schlankes, spitzes, zierlich geformtes Blatt zustande, bei dem die Breite zur Länge sich durchschnittlich wie 1 zu 2,5 verhält.

Demgegenüber weist das Blatt der gigas-Formen wesentliche Unterschiede auf. Zunächst sind die absoluten Größenverhältnisse andere, und zwar in dem Sinne, daß die größten Blätter, die bei der gigas-Form vorkommen, größer sind als die größten Blätter, die sich an einem unter genau gleichen Bedingungen wachsenden Individuum der Normalform finden. Nach vorläufigen Messungen erfolgt die Vergrößerung etwa im Verhältnis 5 zu 4. Dazu kommt nun aber, daß auch die relativen Maßverhältnisse typisch geändert sind, und zwar in dem Sinne, daß bei der gigas-Form die Blätter relativ breiter sind als bei der Stammform. Während für diese das Verhältnis 1 zu 2,5 gilt, ist bei den beiden gigas-Formen das Verhältnis 1 zu 1,97 vorhanden. Während also die Blätter der Normalform durchschnittlich zweieinhalbmals so lang als breit sind, sind die der gigas-Formen nur knapp zweimal so lang als breit. Sie erscheinen daher weniger schlank, und der Übergang vom Stiel zur Spreite sowie das Auslaufen in die Blattspitze erfolgt merklich schroffer. Dazu kommt ferner als unterscheidendes Merkmal die Form des Blattrandes, der bei der Normalform durchaus ganz ist und in stetiger schön geschwungener Kurve vom Spreitenansatz bis zur Blattspitze läuft. Der Blattrand der gigas-Form dagegen besitzt das deutliche Bestreben, unregelmäßig zu verlaufen und Zähne, Kerben und Buchten zu bilden (vgl. z. B. Textfig. 2, s. S. 447, das Blatt A und das oberste Blatt des Hauptsprosses). Es kommt dabei niemals zu einer regelmäßigen Einkerbung des ganzen Randes, sondern es ergibt sich ein unregelmäßiger Umriß des Blattes, der in starkem Gegensatz zu dem glatten Blattrand der Normalform steht.

Zu diesen Unterschieden in der äußeren Form der Blätter tritt weiter hinzu, daß bei der Stammart das Blatt meist in einer Ebene ausgebreitet liegt, aber doch gewöhnlich eine schwache

Aufwölbung nach den Rändern hin aufweist, so daß der Mittelnerv am Grunde einer ganz flachen Mulde verläuft. Bei den Blättern der gigas-Form ist das gerade umgekehrt. Sie besitzen fast immer eine nach oben aufgewölbte Spreite, so daß der Mittelnerv firstartig über die nach den Seiten hin abfallenden Blatthälften emporragt.

Endlich sind die gigas-Blätter wesentlich dicker und lederartiger als die dünnen, weichen Blätter der Stammform, und außerdem sehr viel dunkler grün gefärbt.

Aus alledem ergeben sich ziemlich erhebliche konstante Unterschiede zwischen den Blättern der Stammarten und der gigas-Formen, die es erlauben, auch gleichgroße Blätter von Beiden stets auf den ersten Blick in ihrer Zugehörigkeit zur gigas- oder zur Normalform richtig zu erkennen. Besonders deutlich treten die Unterschiede an solchen gigas-Blättern hervor, die halbseitig zur Normalform zurückgeschlagen sind. Bis jetzt ist nur ein solches aufgetreten, das in Textfig. 3 wiedergegeben ist. Die gigas-Hälfte ist schraffiert. (Dabei muß zunächst allerdings unentschieden bleiben, ob der Rückschlag genau zur Normalform erfolgt ist; vgl. die Ausführungen auf S. 445). Wenn es gelingt, aus der Achselknospe des Blattes den Rückschlag herauszuziehen¹⁾, wird es sich vielleicht entscheiden lassen).



Textfig. 3. Halb zurückgeschlagenes Blatt. Die gigas-Hälfte ist punktiert. Auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

Ähnliche Unterschiede wie im Bau der Blätter finden sich auch in dem der Stengel. Sie sind bei der gigas-Form an vergleichbaren Stellen dicker und kräftiger und dunkler grün gefärbt als bei der Normalform. Die Kantigkeit des Stengels tritt deutlicher hervor, und, was für den ganzen Habitus der Riesenformen besonders wichtig ist, die Internodien werden nicht unerheblich länger. In Textfig. 4 ist eine Photographie von zwei nebeneinander unter genau gleichen Bedingungen erzeugten, im Gewächshaus ausgepflanzten Vertretern beider

¹⁾ Das ist inzwischen geschehen. Zusatz bei der Korrektur.

Formen wiedergegeben. Die Stecklinge waren beim Auspflanzen genau gleich groß, besaßen die gleiche Anzahl von Blättern und waren am gleichen Tage zur Bewurzelung ausgesetzt worden.



Textfig. 4. Photographie von *Solanum nigrum gigas* (rechts) neben *Solanum nigrum* Linie B (links). Beide Pflanzen sind nebeneinander im Gewächshaus ausgepflanzt. Das Bild zeigt den Riesenwuchs der gigas-Form.

Wie man sieht, hat der gigas-Sproß in derselben Zeit sich wesentlich kräftiger entwickelt und größere Höhe erreicht, als der daneben gedeihende Trieb der Stammart.

Endlich die Blüten. Auch für sie gilt, daß alle Maße bei den gigas-Formen vergrößert sind (vgl. Textfig. 5). Die Infloreszenz- und Blütenstiele sind dicker, die Kelch- und Kronenzipfel breiter, die Filamente der Staubgefäße etwas länger, die Antheren breiter; die Narbe ist breiter und zeigt oft Neigung zur Zweispaltigkeit. Besonders im Knospenzustand tritt der Unterschied sehr deutlich hervor, da die gigas-Blütenknospen viel dicker sind als die der Stammart. Genaue Maßangaben über die Größenverhältnisse der einzelnen Blütenteile und die durchschnittliche Zahl der Blüten



Textfig. 5. Blütenstände von *Solanum nigrum* Linie B (n) und *Solanum nigrum* gigas (g). Natürliche GröÙe.

in den Infloreszenzen müssen natürlich auf einer großen Zahl von Messungen beruhen und sollen später gegeben werden.

Wichtig ist nun aber vor allem, daß die gigas-Blüten eine sehr auffällige Neigung haben, sich überzählig auszubilden, halbpetaloiden StaubgefäÙe zu erzeugen und sonstige Anomalien, wie mehr oder weniger vollständige Verwachsung zweier Blüten, Ausbildung zweier Griffel in der Blüte usw. zu zeigen. Diese Neigung, von der vielleicht die Hälfte aller Blüten ergriffen ist, muß irgendwie mit der Tetraploidie zusammenhängen, denn sie steckt an sich in der Stammart nicht drin. Es sind überhaupt von *Solanum nigrum* nicht viel Blütenanomalien bekannt, und die reine Linie, zu der meine Versuchspflanzen gehören, bringt nur äußerst selten einmal eine 6-zählige oder 4-zählige Blüte. Andre Abweichungen im Bau habe ich bei den vielen Tausenden von Blüten, die ich genau beobachtet habe, überhaupt nicht gesehen. Um so bemerkenswerter ist die große Häufigkeit solcher Abweichungen bei der gigas-Form. Ich werde auch darauf später zurückkommen.

Früchte haben sich bis jetzt nur wenige an der *gigas*-Form entwickelt. Soweit sie reif geworden sind, hatten sie die typische Form und Farbe der Nachtschattenfrüchte, waren aber kleiner als diese. Auch darin also verhält sich *Solanum nigrum gigas* zu seiner Stammart genau so wie *Oenothera gigas* de Vries zu *Oenothera Lamarckiana*. Die Früchte von *Oenothera gigas* sind nämlich, obwohl sie aus verhältnismäßig längeren und dickeren Fruchtknoten hervorgehen, viel kürzer als die von *Oenothera Lamarckiana*. Das ist aber, wie Gates (1915 a, S. 211) mit Recht bemerkt, nicht etwa der Ausdruck für das Vorhandensein eines neuen spezifischen Merkmals, der Kurzfrüchtigkeit, sondern eine unmittelbare Bewirkung der Tatsache, daß *Oenothera gigas* viel weniger Samen gibt als die Stammart. Und die Länge der Frucht ist eben abhängig von der Zahl der Samen, die in ihr zur Ausbildung kommen.

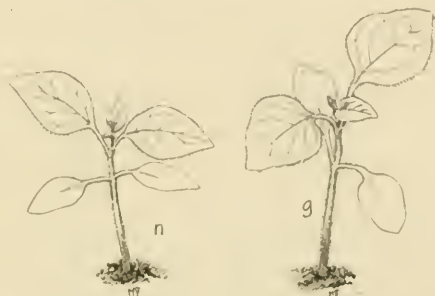
Genau dasselbe gilt für *Solanum nigrum gigas*. Während die Stammart vollkommen fertil ist, so daß sich infolge der regelmäßig eintretenden Selbstbestäubung fast jede Blüte zu einer zahlreiche Samen bergenden Frucht ausbildet, ist die *gigas*-Form — bis jetzt wenigstens — beinahe völlig steril. Das hängt in erster Linie mit der schon kurz erwähnten (vgl. S. 441) und im nächsten Abschnitt nochmals zu besprechenden Beschaffenheit des Pollens zusammen. So sind denn auch die meisten Früchte, die zur Entwicklung kommen, taub, oder sie enthalten nur einige wenige halbverkümmerte Samen. Die Fruchtgröße hängt nun bei dem Nachtschatten nachweislich von der Samenanzahl ab. Und so ist es verständlich daß die *gigas*-Früchte kleiner bleiben als die der Normalform.

Bis jetzt ist nur einmal in einer Frucht von *Solanum nigrum gigas* Nr. 1 ein Same zur fertigen Ausbildung gekommen. Er war etwas größer als die Samen der Stammform und erwies sich als keimfähig. Der Keimling ist in Textfig. 6 neben einem Keimling der Normalform abgebildet. Chromosomenzählungen habe ich natürlich noch nicht vornehmen können. Aber aus der ganzen Gestaltung des Keimlings ist mit Sicherheit zu schließen, daß er zur tetraploiden Form gehört, die demnach samenbeständig ist. Schon die Keimblätter sind breiter und dicker, das Hypokotyl ist kräftiger, die ersten Blätter sind breiter, un-

regelmäßiger im Umriß und dunkler grün gefärbt wie bei dem typischen Nachtschatten. Besonders auffällig ist die sehr viel stärkere Behaarung des gigas-Keimlings.

Jetzt, Anfang Juni 1916, sind an allen gigas-Pflanzen, die ich in Kultur habe, zahlreiche Früchte in jungen Entwicklungsstadien vorhanden, zumeist hervorgegangen aus Blüten, die ich mit gigas-Pollen bestäubt habe¹. Auch bei Rückkreuzung mit dem typischen *Solanum nigrum* setzen die gigas-Blüten rasch an. Sollten sich in diesen Früchten keimfähige Samen ausbilden, so müßten sie die triploide Form mit 108 Chromosomen liefern.

Diese Formverschiedenheiten zwischen dem diploiden und dem tetraploiden Nachtschatten treten natürlich auch dann zutage, wenn die beiden *nigrum*-Formen als der Pfropfbastard *Solanum* tübingense von Tomaten-Epidermis überzogen sind. Trat ja



Textfig. 6. Keimlinge von *Solanum nigrum* Linie B (*n*) und *Solanum nigrum gigas* (*g*).
Natürliche Größe.

doch der eine gigas-Sproß als Partner eines *Solanum* tübingense auf und wurde wegen der abweichenden Gestaltung des Pfropfbastardes als tetraploid erkannt. Die Unterschiede zwischen zwei *Solanum* tübingense, von denen das eine den diploiden, das andre den tetraploiden Nachtschatten als Kern besitzt, entsprechen den eben geschilderten zwischen den reinen *nigrum*-Formen so genau, daß ich an dieser Stelle nicht weiter darauf einzugehen brauche.

2. *Solanum lycopersicum gigas*.

Solanum lycopersicum gigas erschien, wie schon angeführt wurde (vgl. S. 428), als Innenkomponente eines *Solanum* Koel-

¹) Zusatz bei der Korrektur: Bis jetzt, Ende Juni, sind 20 Früchte reif geworden. Eine enthielt 3 Samen, 5 enthielten 1 Samen, die übrigen je 2. Alle Samen waren keimfähig. Alle Keimlinge gehören der gigas-Form an. Es setzt ungefähr der dritte Teil aller Blüten an, auch wenn sie nicht künstlich bestäubt werden.

reuterianum, und es gelang erst vor wenigen Wochen, die tetraploide Tomate rein aus der Periklinalchimäre herauszuziehen. Sie ist seitdem gut gediehen und reichlich durch Stecklinge vermehrt worden. Doch muß zu einem genauen morphologischen Vergleich mit der Stammform noch mehr Material vorhanden sein und die Zeit abgewartet werden, wo auch die gigas-Form in voller typischer Ausbildung vorhanden ist. Ich muß mich vorerst mit einigen vorläufigen Angaben begnügen.

Die Unterschiede zwischen der tetraploiden Form und der diploiden Form sind bei *Solanum lycopersicum* im wesentlichen durchaus dieselben wie bei *Solanum nigrum*. Die gigas-Form ist in allen Teilen kräftiger und meist auch größer.

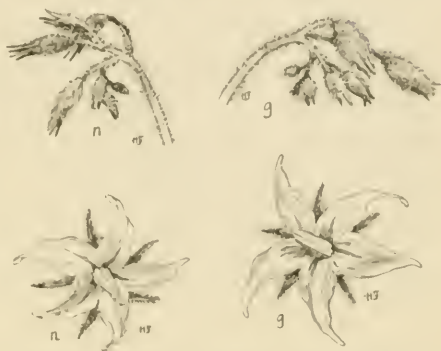
Die Blätter sind gegenüber denen der Normalform vor allem charakterisiert durch die wesentlich dunklere Grünfärbung und die sehr viel breiteren Fiedern und Fiederchen. Die stiel-förmigen Blatteile sind stärker, die spreitenförmigen dicker und lederiger. Die Blätter der Tomate sind an sich auch innerhalb derselben Sorte sehr vielgestaltig und wandelbar. An den eben angeführten Merkmalen aber kann man die Blätter der gigas-Form stets sofort von Blättern der diploiden Tomate unterscheiden.

Die Stengel sind sehr kräftig und an vergleichbaren Stellen dicker als die der Stammform, scheinen auch zur Ausbildung längerer Internodien zu neigen, wodurch der eigentliche Riesenwuchs bedingt wird. Doch schließe ich das zunächst nur aus dem Verhalten des *Solanum Koelreuterianum* von 15 126, dessen Innenpartner die tetraploide Tomate ist. Dieses *Solanum Koelreuterianum* zeigt gegenüber anderen *Solanum Koelreuterianum* mit diploider Tomate als Kern starken Riesenwuchs. Es ist anzunehmen, daß er auch bei der herausisolierten tetraploiden Tomate vorhanden sein wird.

Die Blüten sind in allen Gliedern größer, die Knospen auffällig dicker und die Blütenblätter intensiver gelb gefärbt als bei der diploiden Form. Die Textfig. 7 gibt je eine Blüte und je einen Knospenstand von beiden Formen in natürlicher Größe wieder. Die bei *Solanum nigrum* gigas so auffällige Neigung zu Mehrzähligkeit und anderen Abweichungen habe ich bei *Solanum lycopersicum* gigas noch nicht beobachtet, wenigstens

nicht in einem Maße, das über das hier schon bei der diploiden Form vorhandene hinausginge. Bekanntlich liefern alle Tomatensorten sehr häufig pleiomere Blüten.

Früchte sind bisher noch nicht reif geworden, aber in verschiedenen Entwicklungsstadien vorhanden. Alle Blüten wurden von mir mit gigas-Pollen bestäubt. Es kommen jetzt Blüten vor, bei denen bis zu etwa 5% der Pollenkörner gut entwickelt sind, so daß zu hoffen ist, daß sich auch von der tetraploiden Tomate die F₁-Generation erziehen lassen wird. Auch bei Rückbestäubung mit dem Pollen der diploiden Form erfolgt rascher Fruchtausatz, so daß sich vielleicht auch die triploide Form mit 36 Chromosomen herstellen läßt.



Textfig. 7. Blüten und Knospenstände von *Solanum lycopersicum* »König Humbert, gelbfrüchtig« (n) und *Solanum lycopersicum gigas* (g). Natürliche Größe.

VII. Anatomie der tetraploiden Formen von *Solanum nigrum* und *lycopersicum*.

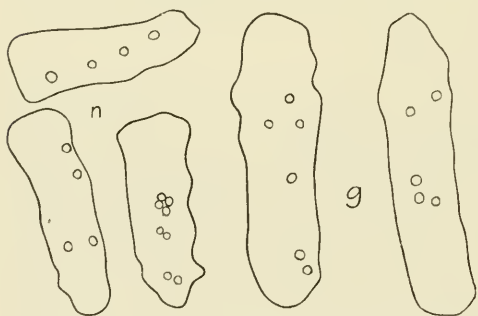
Durchgreifende und wesentliche Unterschiede im anatomischen Bau zwischen den gigas-Formen und ihren Stammarten sind natürlich nicht zu erwarten und sind auch nicht vorhanden. Das ist so bei *Oenothera gigas* de Vries im Vergleich zu *Oenothera Lamarckiana* (vgl. Gates 1915 a, p. 209 ff.) und gilt in genau entsprechender Weise für die gigas-Formen von *Solanum*. In beiden Fällen entspricht der tatsächliche Befund durchaus dem, was theoretisch zu erwarten ist: anatomisch in allem Wesentlichen Übereinstimmung zwischen den diploiden und den tetraploiden Pflanzen, histologisch Abweichungen in dem Sinne, daß die Zellen bei den gigas-Formen größer sind als bei den Stammarten. Natürlich beruht diese durchschnittliche Steigerung der Zellengröße unmittelbar auf dem Vorhandensein der doppelten Chromosomenmenge. Es bedarf keines Hinweises darauf,

daß durch die Zellenvergrößerung manche von den morphologischen Besonderheiten der tetraploiden Formen bedingt sind, so die größere Breite und Dicke der Blätter, der Stengel, der Knospen usw.

Es würde zu weit führen, an dieser Stelle die durchschnittlichen Größenunterschiede für die verschiedenen Gewebeformen im einzelnen nachzuweisen. Das wird später geschehen im Zusammenhang mit genauen Angaben über die absoluten Größenverhältnisse. Hier soll nur an der Hand einiger Zeichnungen die Tatsache dargelegt werden, daß die Zellen der gigas-Formen durchschnittlich größer sind als vergleichbare Zellen der Stammarten, und nur auf einige Punkte, die besonderes Interesse verdienen, soll näher eingegangen werden.

1. *Solanum nigrum* gigas.

Die Zellen und Gewebe wurden an Quer- und Längsschnitten sowie an mazeriertem Material untersucht. Für die Mazeration der Blatt- und Stengelgewebe benutzte ich die von O. Richter



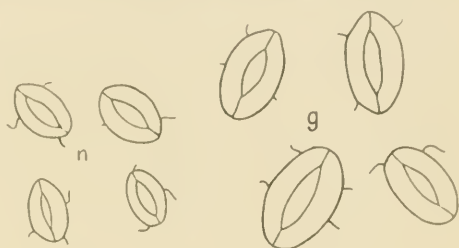
Textfig. 8. Isolierte Palissadenparenchymzellen von *Solanum nigrum* Linie B (*n*) und *Solanum nigrum* gigas (*g*). Vergr. etwa 200.

(1900) angegebene Methode, die sich trefflich bewährte. Man stellt darnach grobe Querschnitte durch Blätter, Stengel oder Wurzeln her und bringt sie in konzentrierte Ammoniaklösung. Nach ungefähr 48 Stunden werden die Schnitte auf den Objektträger in Wasser gebracht und können durch leises Beklopfen

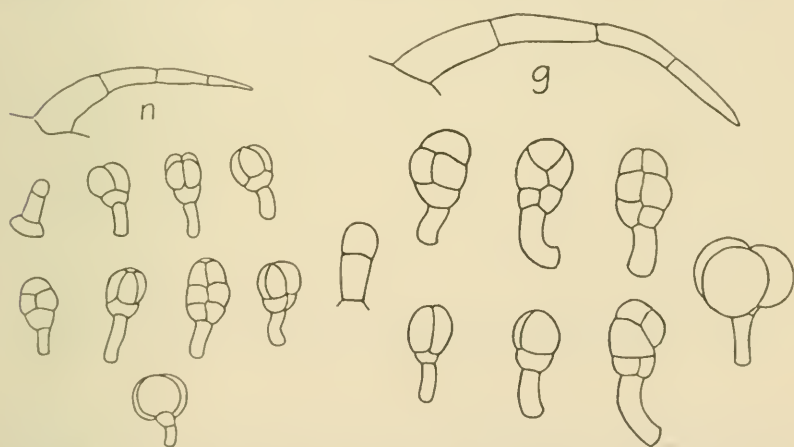
des Deckgläschens oder durch Zerzupfen leicht und rasch in ihre Zellen zerlegt werden. Bei längerer Einwirkung des Mazerationsmittels lösen sich sogar die Zellen der Epidermis mit ihren stark gewellten Zellwänden voneinander. Nur die Schließzellen der Spaltöffnungen scheinen dauernd aneinander haften zu bleiben.

In Textfig. 8 sind auf die beschriebene Weise isolierte Zellen

aus dem Palissadenparenchym eines Blattes von *Solanum nigrum* (n) solchen von *Solanum nigrum* gigas (g) gegenübergestellt. In jede Zelle sind einige Chlorophyllkörner eingezeichnet, die gerade mit ihrer Breitseite der Zeichenebene genau parallel lagen. Die Zellen stammen in beiden Fällen aus dem Mesophyll zwischen dem 2. und 3. Seitennerven der linken Blathälfte. Die Größenunterschiede springen auf den ersten Blick in die Augen. Das gleiche gilt für die Spaltöffnungen (Textfig. 9), die von der Blattunterseite aus derselben Blattgegend genommen sind. Der anatomische Bau des Blattes ist sonst bei



Textfig. 9. Spaltöffnungen von *Solanum nigrum* Linie B (n) und *Solanum nigrum* gigas (g). Vergr. etwa 200.



Textfig. 10. Haare von *Solanum nigrum* Linie B (n) und *Solanum nigrum* gigas (g). Oben je ein vierzelliges Haar vom Blattrand, unten verschiedene Formen von Köpfchenhaaren vom Kelchblatt einer Blütenknospe. Verg. etwa 100.

beiden Formen gleich, es sind also nicht etwa bei der gigas-Form mehr Gewebeschichten vorhanden. Die größere Blattdicke kommt also nur dadurch zustande, daß die einzelnen Gewebe-

schichten aus größeren Elementen zusammengesetzt sind und dadurch größere Mächtigkeit erlangen.

Die Haare, die an den Blättern von *Solanum nigrum* vorkommen, sind verhältnismäßig kurz, so daß sie bei der Betrachtung mit dem bloßen Auge kaum auffallen, abgesehen von den jugendlichen Teilen, wo sie dichtgedrängt stehen. Auch am Hypokotyl des Keimlings treten sie sehr deutlich hervor (vgl. Textfig. 6). Sie sind alle mehrzellig und entweder als Gliederhaare oder als Köpfchenhaare ausgebildet. Beide Typen sind bei der gigas-Form, wie Textfig. 10 (s. S. 457) zeigt, deutlich größer als bei dem diploiden Nachtschatten. Doch wird auch durch diese



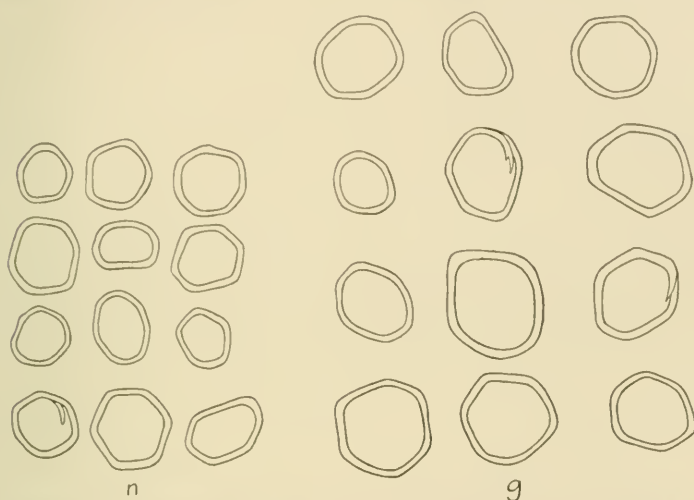
Textfig. 11. Markzellen von *Solanum nigrum* Linie B (*n*) und *Solanum nigrum* gigas (*g*). Vergr. etwa 160.

Vergrößerung die Behaarung der tetraploiden Pflanzen noch nicht so auffällig, daß sie bei der Betrachtung mit dem bloßen Auge deutlich hervorträte. Nur die stärkere Behaarung des in Textfig. 6 abgebildeten Keimlings am Hypokotyl ist sehr auffällig. Mikroskopisch habe ich sie noch nicht untersuchen können.

Aus dem Stengel seien zunächst einige Markzellen der beiden Formen einander gegenübergestellt (Textfig. 11). In beiden Fällen ist Mark aus dem Stengel oberhalb des vierten Blattes,

vom Scheitel aus gerechnet, gezeichnet. Die Markzellen sind auch auf demselben Querschnitt keineswegs alle gleich groß, was (vgl. S. 477 ff.) wahrscheinlich mit dem verschiedenen Chromosomenbestand ihrer Kerne zusammenhängt. Aber auch schon an einem kleineren Gewebekomplex, wie er in der Figur wiedergegeben ist, tritt die durchschnittliche Vergrößerung der gigas-Zellen deutlich hervor.

Das gilt für alle Elemente des Stengels. Es mag aber genügen, nur noch ein Bild von den Gefäßen im Querschnitt zu



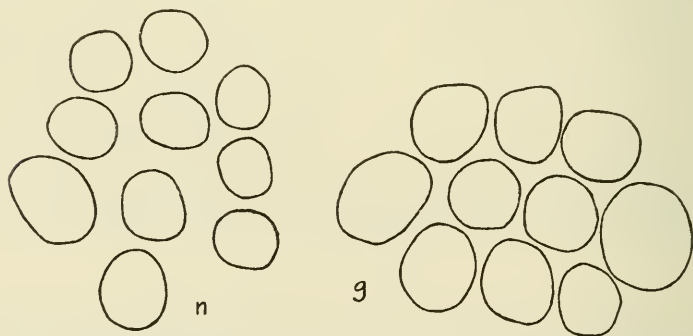
Textfig. 12. Gefäßquerschnitte von *Solanum nigrum* Linie B (*n*) und *Solanum nigrum* gigas (*g*). Die Querschnitte entstammen vergleichbaren Stellen des Stengels. Es wurden jedesmal die zwölf größten Gefäße des Schnittes zum Zeichnen herausgesucht.

Vergr. etwa 340.

geben (Textfig. 12). Für jede der beiden Formen sind aus einem in gleicher Entfernung vom Scheitel gelegenen Stengelquerschnitt die 12 größten in dem betreffenden Schnitt vorhandenen Gefäße herausgesucht und gezeichnet worden. Durchmesser und Zellwanddicke sind bei der gigas-Form größer.

Besonderer Hervorhebung bedürfen nun noch zwei Punkte: die Größe der Chlorophyllkörner und die Gestaltung des Pollens.

Die Chlorophyllkörner und auch die Leukoplasten sind nämlich in den Zellen der gigas-Form größer als in entsprechenden Zellen der Stammform. Man gewinnt bei sorgsamer mikroskopischer Betrachtung z. B. der Palissadenparenchymzellen sehr bald den Eindruck, daß dem so ist. Der genaue Nachweis ist indessen nicht so einfach zu führen. Bekanntlich schwankt die Größe der Chlorophyllkörner auch innerhalb derselben Zelle nicht unerheblich. Sie hängt von der Lichtintensität und anderen äußeren Faktoren, von dem Alter der Chloroplasten, ihrem Stärkegehalt usw. ab. Um vergleichbare Werte für Größenbestimmungen zu gewinnen, muß man also nach Möglichkeit Blätter wählen, die nebeneinander unter gleichen Bedingungen gediehen sind, und Zellen aus einander genau entsprechenden Teilen der Blätter. Und man muß eine große Zahl von Körnern messen und zeichnen. Bei fixiertem Material ist darauf zu achten, daß die Blattstücke gleichzeitig in ein- und derselben Flüssigkeit fixiert und weiterbehandelt werden. Beachtet man all das, so bekommt man gut vergleichbares Material, muß nun aber wegen der Kleinheit der Objekte und der starken Schwankungen innerhalb desselben Blattes zahlreiche



Textfig. 13. Chlorophyllkörner aus dem Palissadenparenchym von *Solanum nigrum* Linie B (*n*) und *Solanum nigrum* gigas (*g*).
Fixiertes Material. Vergr. etwa 1900.

Messungen durchführen. Dann aber ergibt sich die Tatsache, daß die Chlorophyllkörner der gigas-Formen durchschnittlich größer sind als die der diploiden Form, mit Sicherheit. In Textfig. 13 sind bei gleicher Vergrößerung gezeichnete Chloroplasten

aus Palissadenparenchymzellen fixierter Blätter von beiden Formen nebeneinander gestellt. Man gewinnt schon daraus den Eindruck, daß bei aller Schwankung in der individuellen Größe, die gigas-Chloroplasten größer und dichter aneinander gelagert sind.

Die dunklere Grünfärbung der gigas-Blätter, die ein so wichtiges Merkmal der tetraploiden Formen ist, beruht also nicht allein darauf, daß die Mesophyllzellen größer sind und mehr Chlorophyllkörner enthalten, sondern auch darauf, daß die Chloroplasten selber größer sind und dichter liegen.

Über die Chloroplasten anderer tetraploider Pflanzen habe ich keine Angaben finden können. de Vries (1906, S. 328) gibt einmal für seine *Oenothera gigas* an, sie sei »von tieferem Grün« in ihren Blättern als *Oenothera Lamarckiana*. Es scheint aber nie untersucht worden zu sein, worauf die dunklere Grünfärbung beruht. Ich habe augenblicklich kein Material zur Verfügung, um die Chloroplastengröße beider Formen zu vergleichen. Es wird aber wohl gestattet sein, zu vermuten, daß auch hier die gigas-Chlorophyllkörner größer sind. Auch für die tetraploide *Primula kewensis* und die tetraploiden Moose der Marchals fehlen entsprechende Angaben. Für die Spirogyra-Zellen mit vergrößertem Kern oder mit Doppelkernen bemerkt Gerassimow (1902, S. 248), ihre Chlorophyllbänder seien »um die Kerne herum breiter, stärker geschlängelt, mit einem mehr lappigen Rand, an den Enden der Zellen aber sind sie schmaler, und ihr Rand ist einfacher. Daraus folgt mit Sicherheit, daß der Kern einen Einfluß auch auf die Entwicklung der Chlorophyllbänder ausübt. Nach einjähriger Lebensdauer der Zellen mit vergrößerter Kernmasse erwies sich die Zahl der Chlorophyllbänder als erhöht: während in normalen Zellen durchschnittlich 8 vorhanden sind, fanden sich in Zellen mit einem vergrößerten Kern durchschnittlich 12 und in Zellen mit zwei normalgroßen Kernen durchschnittlich 13 Bänder. Und bei *Zygnema* mit vergrößerten Kernen scheint es ähnlich zu sein (Gerassimow 1905, S. 51).

Wie wir sehen werden, sind auch bei der tetraploiden Tomate die Chromatophoren größer als bei der diploiden.

All das läßt wohl den Schluß zu, daß hier eine allgemeinere Gesetzlichkeit zugrunde liegt. Offenbar ist die spezifische

Größe der Chromatophoren in einer pflanzlichen Zelle abhängig von der Chromosomenzahl ihres Kernes. Die Regeln der Kernplasmarelation, nach denen die Größe des Kernes unmittelbar, die in ihr enthaltene Protoplasmamenge und die Zellgröße mittelbar von der Chromosomenzahl abhängt, wären also dahin zu erweitern, daß auch die Größe der Zellorgane durch die Chromosomenzahl bedingt wird. Das wird für die Zellwanddicke, die Stärkekörner usw. weiter zu prüfen sein. An dieser Stelle möchte ich nur auf einen Punkt aufmerksam machen, auf den in einem späteren Kapitel zurückzukommen sein wird.

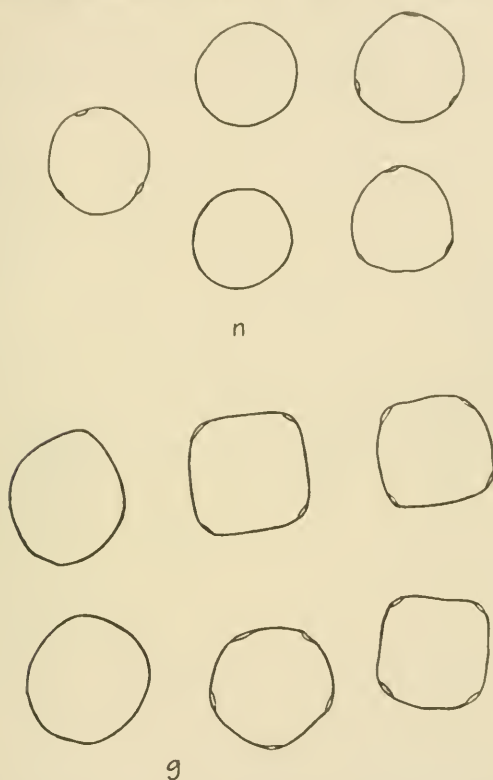
Offenbar ist es sehr wichtig, daß die Chlorophyllkörner in der Pflanze ihre spezifische Größe nicht überschreiten. Aus der allgemeinen Verbreitung des kleinkörnigen Chloroplastentypus bei den höheren Pflanzen scheint hervorzugehen, daß in ihnen der Assimilationsvorgang am besten stattfinden kann, wenn das Chlorophyll auf zahlreiche winzig kleine Organe verteilt ist. Werden diese zu groß, so wird vielleicht das Verhältnis von Oberfläche zu Inhalt zu ungünstig. Die Größe der Chloroplasten muß also durch irgend etwas in der Zelle reguliert werden. Wenn sie nun abhängig ist von der Chromosomenzahl des Zellkerns, so gewinnt für die grünen Pflanzen die Konstanz der Chromosomenzahl eine ganz neue Bedeutung: es wird durch sie die Konstanz der spezifischen Chloroplastengröße gewährleistet. Wie ich früher (Winkler 1906, S. 269) dargelegt habe, ist für die Organismen die Konstanz der Chromosomenzahl auch deswegen von großer Wichtigkeit, weil durch sie die Konstanz der spezifischen Zellgröße bedingt ist. Dieser Satz ist also in dem eben auseinandergesetzten Sinne zu erweitern.

Festzustellen, wie es sich mit der Assimilationsenergie der größeren Chlorophyllkörner, den osmotischen Druckverhältnissen in den gigas-Zellen usw. verhält, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. —

Was endlich den Bau der Pollenkörner anbelangt, so zeigt sich auch darin wieder eine besonders bemerkenswerte Übereinstimmung zwischen *Solanum nigrum gigas* und *Oenothera gigas*. Gates (1915 a, p. 212) sagt: »Perhaps the most striking change

of all in gigas is in the pollen grains. While all other species of *Oenothera*, so far as known, have triangular or 3-lobed discoid grains, in the giant races the pollen grains are quadrangular or 4-lobed. (Vgl. auch Gates 1913, S. 126 ff).

Die Pollenkörner von *Solanum nigrum* sind ziemlich genau kugelförmig und lassen im mikroskopischen Bilde meistens drei zarte Verdickungsstellen erkennen (vgl. Textfig. 14 oben). Die



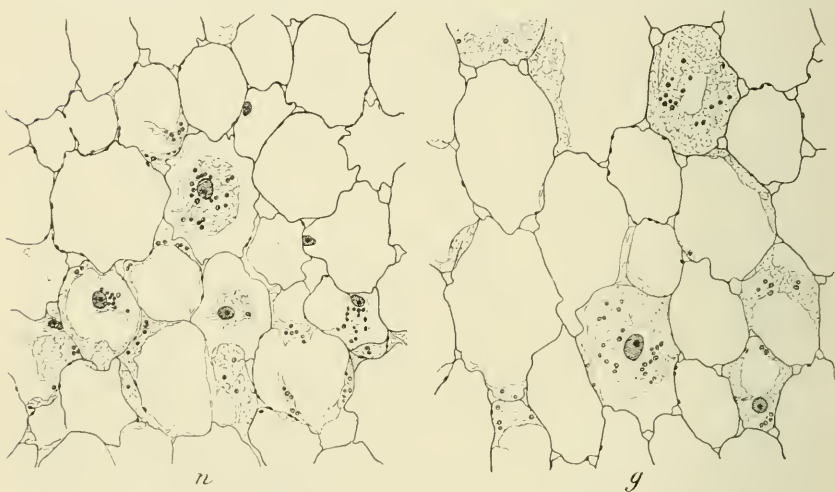
Textfig. 14. Pollenkörner von *Solanum nigrum* Linie B (n) und *Solanum nigrum gigas* (g). Vergr. etwa 400.

Pollenkörner der gigas-Form sind zunächst absolut größer, soweit sie sich überhaupt ausbilden und nicht kollabieren, was, wie schon erwähnt wurde, bei der Mehrzahl der Fall ist. Nicht nur die reifen Pollenkörner sind größer (vgl. Textfig. 14 unten), sondern auch die Pollenmutterzellen (vgl. Tafel VI, Fig. 3 und 4

im Vergleich zu Fig. 1 und 2). Wie bei der Normalform ist auch bei der gigas-Form oft von den Verdickungsstellen der Mikrosporen nichts zu sehen. Wo sie aber deutlich ausgebildet sind, pflegen es meistens vier, seltener drei oder fünf zu sein. Offenbar handelt es sich um genau dieselbe Erscheinung wie bei *Oenothera gigas*. Wodurch sie bedingt ist, muß vorläufig unerörtert bleiben.

2. *Solanum lycopersicum* gigas.

Die anatomischen und histologischen Unterschiede zwischen der tetraploiden und der diploiden Tomate sind im wesentlichen



Textfig. 15. Markzellen von *Solanum lycopersicum* »König Humbert, gelbfrüchtig« (*n*) und *Solanum lycopersicum* gigas (*g*). Vergr. etwa 160.

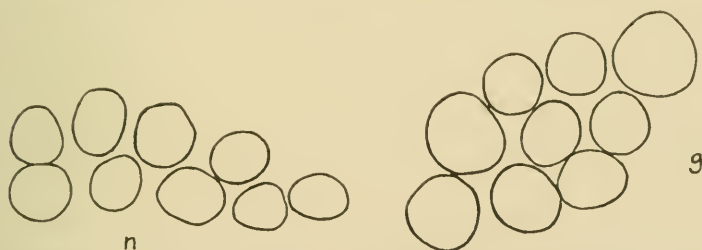
durchaus dieselben wie die eben geschilderten zwischen *Solanum nigrum* gigas und seiner Stammform. Es ist daher an dieser Stelle nicht erforderlich, ausführlich darauf einzugehen. Es sei daher nur erwähnt, daß sowohl die Kerne wie die Zellen bei der gigas-Form größer sind, und zum Beweis auf die Fig. 12 und 13 der Tafel V sowie auf Textfig. 15 verwiesen.

Wie in einem früheren Abschnitt berichtet wurde (vgl. S. 428), entstand das *Solanum lycopersicum* als Innenkomponente einer Periklinalchimäre vom Typus des *Solanum Koelreuterianum*. Der Kern besteht hier aus Tomatengewebe, die Epidermis ist

Nachtschatten. In den Fig. 12 und 13 der Tafel V sind nun einige Zellen vom Vegetationspunkte eines normalen *Solanum Koelreuterianum* (Fig. 12) mit der diploiden Tomate als Kern gegenübergestellt einem entsprechenden Gewebekomplex aus dem Scheitel des *Solanum Koelreuterianum* von 15126, dessen Innenkomponente die tetraploide Tomate ist. In Fig. 12 ist der Größenunterschied zwischen den Nachtschattenkernen im Dermatogen und den Tomatenkernen der inneren Zellschichten sehr auffallend, in Fig. 13 sehr viel weniger, da eben die tetraploiden Kerne größer als die diploiden sind.

Zur Illustration der Größenunterschiede in den Geweben sind in Textfig. 15 zwei einander genau entsprechende Teile des Stengelmарkes abgebildet. In jedem treten die mit der Heteroploidie der Kerne im Mark zusammenhängenden Verschiedenheiten in der Größe nebeneinanderliegender Zellen deutlich hervor, ebenso aber die Steigerung der absoluten Maßverhältnisse bei der gigas-Form.

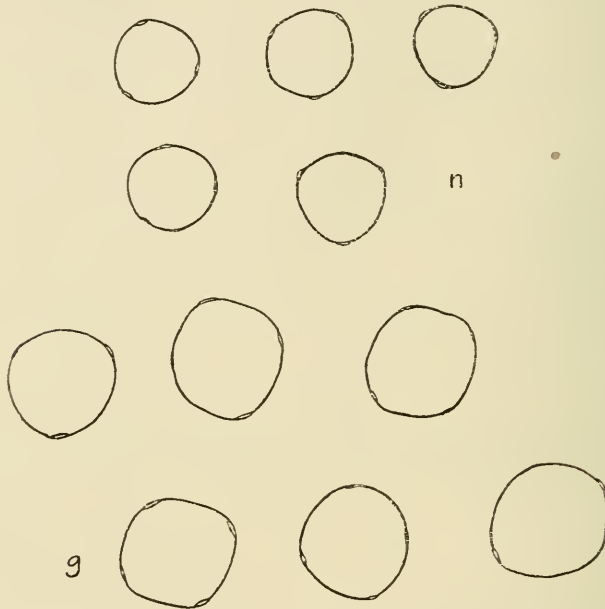
Daß auch die Chlorophyllkörner der tetraploiden Tomate größer sind als die der diploiden, wurde schon kurz erwähnt. In Textfig. 16 sind Chloroplasten von beiden Formen bei gleicher



Textfig. 16. Chlorophyllkörner aus dem Palissadenparenchym von *Solanum lycopersicum* »König Humbert, gelbfrüchtig« (n) und *Solanum lycopersicum gigas* (g). Fixiertes Material. Vergr. etwa 1900.

Vergrößerung abgebildet nach einem fixierten und gefärbten Präparat. Dazu ist nun zu vergleichen Fig. 15 auf Tafel IV, in der zwei nebeneinanderliegende verschieden große Markzellen abgebildet sind. Die verschiedene Größe der beiden Zellen beruht darauf, daß sie verschieden große Kerne besitzen, wie aus der Abbildung auch ersichtlich ist. Es ist nun be-

merkwürdig, daß auch die Leukoplasten der Zellen verschieden groß sind und die größeren in der größeren Zelle vorkommen. Die Abhängigkeit der spezifischen Größe von der Chromosomenzahl des Kernes gilt also nicht nur für die Chlorophyllkörner, sondern für die Chromatophoren überhaupt. Die tetraploiden Zellen treten damit in bemerkenswerten Gegensatz zu den



Textfig. 17. Pollenkörner von *Solanum lycopersicum* »König Humbert, gelbfrüchtig« (*n*) und *Solanum lycopersicum* *gigas* (*g*). Vergr. etwa 400.

hypertrophischen Zellen, bei denen (Küster 1916, S. 258) »die Chromatophoren im allgemeinen nur einen bescheidenen Grad der Entwicklung erfahren oder sogar zurückgehen«. Es ist eben nicht die Zellgröße, sondern die Kerngröße, durch die sich die Größe der Chromatophoren reguliert. Wie sich die Chromoplasten in den Früchten verhalten, soll noch untersucht werden.

Endlich sei noch die Gestaltung der Pollenkörner erwähnt. Sie sind, soweit sie sich überhaupt voll ausbilden, was allmählich in steigendem Prozentsatz geschieht, wesentlich größer als die Pollenkörner der diploiden Form (Textfig. 17), und für die

Pollenmutterzellen gilt dasselbe (Fig. 3 und 4, Tafel IV im Vergleich zu Fig. 1 und 2 derselben Tafel). Die reifen Mikrosporen haben annähernd Kugelform und lassen wie die des Nachtschattens drei Verdickungsstellen erkennen, die mehr oder weniger deutlich ausgebildet sind. Bei den Pollen der gigas-Form aber sind wieder wie bei *Oenothera gigas* und *Solanum nigrum gigas* sehr häufig vier solcher Stellen erkennbar.

VIII. Die Entstehung der Tetraploidie.

Im vorstehenden ist nachgewiesen worden, daß die in meinen Versuchen entstandenen gigas-Formen von *Solanum nigrum* und *Solanum lycopersicum* tetraploid sind, d. h. in ihren Kernen genau doppelt so viel Chromosomen besitzen wie die Arten, aus denen sie entsprungen sind. Mit diesen zytologischen Unterschieden sind solche morphologischer und anatomischer Art verknüpft, die in jeder Hinsicht denen gleichen, durch die sich *Oenothera gigas* de Vries von ihrer Stammart *Oenothera Lamarckiana* unterscheidet. Ebenso wie für *Oenothera gigas* erhebt sich nun für die tetraploiden *Solanum*-Arten die Frage, wie die Tetraploidie zustandegekommen ist.

Jeder Versuch, sie zu erklären, muß natürlich von der Tatsache ausgehen, daß sowohl *Solanum nigrum gigas* wie *Solanum lycopersicum gigas* als Adventivsprosse entstanden sind. Damit fallen sofort verschiedene Möglichkeiten fort, die zur Erklärung der Tetraploidie von *Oenothera gigas* herangezogen werden können und herangezogen worden sind. Dafür treten neue Möglichkeiten auf.

Darüber kann kein Zweifel herrschen, daß in dem Kallus, der sich an der Verwachsungsstelle der Pfropfungen nach der Entgipfelung bildet, mindestens eine Zelle mit tetraploidem Kern aufgetreten sein muß, deren Teilungsprodukte sich am Aufbau der Adventivsproß-Vegetationspunkte beteiligten. Denn es muß als ganz ausgeschlossen gelten, daß etwa zunächst ein normaler Nachtschatten- und Tomatensproß entstand, in dem später die Zellen des Scheitels aus dem diploiden in den tetraploiden Zustand übergingen. Es bleibt also zu erklären, woher in dem regenerierenden Kallusgewebe die tetraploidkernigen Zellen gekommen sind.

So viel ich sehe, liegen dafür drei Möglichkeiten vor:

Erstens wäre denkbar, daß unter dem Einflusse der in dem Kallusgewebe herrschenden Verhältnisse in einer normal diploiden Zelle eine Chromosomenverdoppelung veranlaßt worden wäre;

zweitens wäre denkbar, daß schon in der normalen Pflanze einzelne heteroploide Zellen vorhanden wären, von denen eine tetraploide zum Aufbau des Kallusgewebes mit herangezogen wurde;

drittens wäre denkbar, daß die beiden Kerne zweier normal diploider Zellen miteinander zu einem tetraploiden Kern verschmolzen wären.

Ich hielt von vornherein die dritte Möglichkeit für die wahrscheinlichste, und die Überlegung, daß es möglich sein müsse, an Pfropfstellen zwei somatische Zellen zur Verschmelzung zu veranlassen, war ja überhaupt der Ausgangspunkt für die Versuche, die schließlich zur Entstehung der beiden gigas-Formen führten. Im Verlauf der Untersuchung aber erwies es sich als unerläßlich, die beiden anderen Möglichkeiten genauer zu prüfen.

1.

Daß die Kerne in Wundgeweben sich vergrößern können, wurde von Nestler (1898, S. 724) für *Tradescantia zebrina* und *Tradescantia viridis* angegeben. Aber Schuerhoff (1906 S. 373) hat nachgewiesen, daß es sich dabei nicht um eine wirkliche Vergrößerung der Kerne handelt. Sondern Nestler hat Kerne in verschiedenen Stadien der Teilung und der Ruhe miteinander verglichen, und die von ihm beobachteten größeren Kerne waren nur solche, die sich im Stadium der Prophase befanden, in dem sie stets eine Vergrößerung gegenüber dem Ruhestand erfahren. Schuerhoff (1906) selbst hat das Verhalten des Kernes in Wundgeweben eingehend untersucht und keinerlei Unregelmäßigkeiten finden können. Er hat auch das Kallusgewebe verschiedener Pflanzen berücksichtigt, und gibt z. B. für den Kallus von *Populus*-Stecklingen ausdrücklich an, »die Kerne sind im Verhältnis zur Größe der Zellen klein« (S. 368). Auch Ritter (1911, S. 6ff.) fand keine dauernde Kernvergrößerung in der verwundeten Epidermis von *Allium cepa*.

Neuerdings hat Němec (1905 und 1910) das Verhalten sich teilender Kerne in regenerierenden dekapitierten Wurzelspitzen näher untersucht. Er fand in den dekapitierten Wurzeln von *Asplenium decussatum* »meist normale Kern- und Zellteilungen« (Němec 1905, S. 200). Eine einzige Wurzel machte eine Ausnahme, in ihr fanden sich in der Teilungszone ungewöhnlich große plasmareiche Zellen mit ungewöhnlich großen Kernen, die bei der Karyokinese einer abnorm großen Chromosomenzahl Ursprung gaben. Genau ließ diese sich nicht feststellen, sie war aber in manchen Fällen sicher größer als das Doppelte der normalen Anzahl (S. 207). Häufiger ließen sich entsprechende Anomalien in dekapitierten Wurzeln von *Allium cepa* finden (Němec 1910, S. 223 ff.); aber auch bei dieser Pflanze waren sie keineswegs regelmäßig in allen untersuchten Wurzeln vorhanden. Immerhin zeigen die Beobachtungen von Němec, daß in Wundgeweben Kerne mit abnorm großer Chromosomenzahl auftreten können.

Zur Erklärung des Vorkommens solcher hyperchromatischer Kerne zieht Němec die Möglichkeit einer einfachen durch den Wundreiz irgendwie bewirkten Hypertrophie des Kernes in Betracht, neigt aber (1910, S. 233 ff.) mehr zu der Annahme, daß Kernübertritte und Kernverschmelzungen zugrunde liegen. Nach seinen Darlegungen muß das in der Tat als sehr viel wahrscheinlicher angesehen werden. Es scheint, als ob die von Němec beobachteten heteroploiden Kerne auf verschiedenem Wege zustande gekommen sind. Einmal dürfte es sich um Abkömmlinge von Kernen handeln, die schon in der normalen Wurzel im heteroploiden Zustand vorhanden sind. Daß solches möglich ist, soll im zweiten Abschnitte dieses Kapitels eingehend erörtert werden. Zweitens aber dürften in der Tat, wie Němec es annimmt, Kernverschmelzungen stattgefunden haben, worauf im dritten Abschnitt dieses Kapitels eingegangen werden soll. Wenn der Wundreiz selbst eine unmittelbare Hypertrophie des Kernes, die mit Chromosomenvermehrung verbunden ist, bewirken könnte, dann müßte man annehmen, daß im Wundgewebe solche hypertrophierte Kerne nicht nur als vereinzelte Ausnahmen vorkämen. Da aber im allgemeinen die Kerne der Zellen im Wundgewebe durchaus normal bleiben, so ist es wahr-

scheinlich, daß das vereinzelte Auftreten chromatinreicherer Kerne auf Ursachen beruht, die mit dem Wundreiz als solchem unmittelbar nichts zu tun haben. Soweit es sich dabei nicht um Kerne handelt, die von vornherein heteroploid waren, kommt nur die Möglichkeit einer Kernverschmelzung in Betracht.

Auch in den regenerierenden Geweben von *Solanum nigrum* und *Solanum lycopersicum* habe ich niemals auch nur die geringsten Anhaltspunkte dafür finden können, daß die Kerne unter dem Einflusse des Wundreizes hypertrophierten und ihre Chromosomenzahl verdoppelten oder sonstwie vermehrten. Daß die regenerierenden Zellen normale diploide Kerne enthalten müssen, ergibt sich ja auch aus der Tatsache, daß die regenerierten Adventivsprosse ohne Ausnahme durchaus normale, der Mutterpflanze in jeder Hinsicht gleichende Individuen waren. Auf diesen Punkt wird noch zurückzukommen sein.

Nach alledem muß es als sehr unwahrscheinlich gelten, daß die Tetraploidie in den Mutterzellen unserer gigas-Formen durch einfache Chromosomenverdoppelung infolge des Wundreizes in normal diploiden Zellen zustande gekommen ist.

2.

Die zweite Möglichkeit, die zur Erklärung des Vorkommens tetraploider Zellen in dem regenerierenden Gewebe der Pflropfungen von *Solanum lycopersicum* auf *Solanum nigrum* herangezogen werden kann, besteht darin, daß schon in der normalen Pflanze heteroploide Zellen und unter diesen tetraploide vorhanden wären. Eine solche tetraploide Zelle müßte sich am Aufbau des Kallusgewebes beteiligt haben, an dem die Vegetationspunkte der gigas-Formen sich bildeten.

Ich hatte mit dieser Möglichkeit von vornherein nicht gerechnet, da ich die allgemeine Ansicht teilte, daß sämtliche somatische Zellen eines normalen Sporophyten die diploide Chromosomenzahl in ihren Kernen führten. Es war daher eine Überraschung, als es sich im Verlaufe der Untersuchung herausstellte, daß dieser Satz, so allgemein ausgesprochen, wenigstens für *Solanum nigrum* und *Solanum lycopersicum* nicht gilt. Vielmehr finden sich im Körper dieser beiden Pflanzen — und sehr wahrscheinlich ist es bei den anderen höheren Pflanzen

auch so — regelmäßig und normaler Weise zahlreiche Zellen, die in ihren Kernen mehr Chromosomen besitzen als der diploiden Zahl entspricht. Und zwar kann die diploide Chromosomenzahl um nur wenige Einheiten vermehrt auftreten, sie kann aber auch verdoppelt und sogar vervierfacht vorkommen, so daß sich hyperdiploide, tetraploide und oktoploide Zellen am Aufbau des Körpers der normalen Pflanze beteiligen.

Offenbar ist zwischen der Vermehrung der Chromosomenzahl um einige Einheiten (Hyperdiploidie) und ihrer Vervielfachung (Polyploidie) wesentlich zu unterscheiden.

a) Die Zellen mit einzelnen überzähligen Chromosomen.

Daß geringe Abweichungen von der normalen diploiden Chromosomenzahl in den somatischen Zellen der Pflanzen und der Tiere häufig vorkommen, ist oft betont worden. Besonders della Valle (1909) hat die bisherigen Beobachtungen darüber zusammengestellt und zu einer scharfen Kritik der herrschenden Lehre von der absoluten Zahlenkonstanz der Chromosomen benutzt. Tischler (1915, S. 221 ff.) hat kürzlich seine Darlegungen eingehend kritisch erörtert. Er kommt zu dem Ergebnis, trotz der vielfach angegebenen Schwankungen sei die Annahme sicher begründet, daß die Chromosomenzahl tatsächlich innerhalb eines Organismus konstant sei. »Ausnahmen konnten bisher noch überall aufgeklärt oder der Aufklärung nahegeführt werden« (S. 229).

Die Schwankungen können sowohl darin zum Ausdruck kommen, daß weniger Chromosomen erkennbar sind als die erwartete diploide Zahl beträgt, als auch darin, daß etwas mehr auftreten. Die hypodiploiden Zahlen werden gewöhnlich damit erklärt, daß einzelne Chromosomen miteinander verkleben oder sich nicht völlig voneinander trennen. Das soll nach Strasburger in besonders ausgeprägter Weise bei Wikstroemia indica vorkommen.

Bei *Solanum nigrum* und *Solanum lycopersicum* findet sich Hypodiploidie nicht. Ich habe bei der erstgenannten Pflanze niemals eine somatische Mitose gezählt, die weniger als 72 Chromosomen gehabt hätte, bei der Tomate niemals eine mit

weniger als 24 Chromosomen. Um so häufiger kommen Karyokinesen mit etwas erhöhter, also hyperdiploider Chromosomenzahl vor. Sie finden sich in allen Gewebearten.

Nach dem Befund in den Keimzellen, wonach die reduzierte Chromosomenzahl 12 beträgt, ist bei *Solanum lycopersicum* in den somatischen Zellen die Chromosomenzahl 24 zu erwarten. Wie im V. Kapitel gezeigt wurde, ist sie auch wirklich vorhanden. Zweifellos ist 24 die Chromosomenzahl, die sich am häufigsten findet. Aber Abweichungen davon sind durchaus nicht selten. Und zwar waren mit Sicherheit die Zahlen 26 und 27 nachweisbar. Fig. 8 Tafel IV und Fig. 3 Tafel V geben zwei Mitosen mit je 26, Fig. 9 Tafel IV eine Kernplatte mit 27 Chromosomen wieder. Die eine der beiden 26-chromosomigen Mitosen stammt aus der innersten Rindenschicht einer Adventivwurzel, die andere aus dem Mark des Stengels der Tomate »König Humbert gelbfrüchtig«; die 27-chromosomige fand sich in derselben Gewebeschicht derselben Wurzel wie die eine 26-chromosomige. Die drei abgebildeten Mitosen sind natürlich nicht die einzigen, die genau durchgezählt wurden. Die Zahl 26 trat häufiger auf als die Zahl 27; 25 wurde nicht gefunden, ebensowenig eine Zahl höher als 27. Auch in den Blütenteilen kamen die abweichenden Zahlen vor, wenn auch hier offenbar verhältnismäßig seltener. Um ein genaues Urteil über die Häufigkeit der abweichenden Chromosomenzahlen in ihrem Verhältnis zur normalen und ihre Verteilung in den verschiedenen Geweben zu gewinnen, müßte man allerdings genaue Zählungen in weit größerer Anzahl durchführen als es mir bisher möglich war.

Dann wird sich vielleicht auch feststellen lassen, wie die Chromosomenvermehrung zustande kommt. Es kann ja doppelte Längsspaltung einzelner Chromosomen an sich ebenso wahrscheinlich sein wie eine Querspaltung. Ich habe keinerlei Anhaltspunkte bis jetzt finden können, die eine Entscheidung in einem oder anderem Sinne ermöglichen.

Diese Vermehrung der Chromosomenzahl um einige wenige Einheiten, die bei dem normalen *Solanum lycopersicum* so häufig ist, findet sich nun auch bei der gigas-Form. Deren somatische Chromosomenzahl beträgt 48, und wie früher gezeigt wurde,

läßt sich diese Zahl auch häufig feststellen (vgl. Fig. 10 bis 12 Tafel IV). Zahlen unter 48 wurden nicht beobachtet. Wohl aber die Zahlen 49, 50, 51, 52, 53 und 54. Am häufigsten war die Zahl 51 (vgl. Fig. 13 Tafel IV und Fig. 8 Tafel V); auch die Zahl 52 war nicht selten (vgl. Fig. 14 Tafel IV und Fig. 6 Tafel V). Die anderen genannten Zahlen kamen nur vereinzelt vor. Während also bei der diploiden Form die größte Abweichung von der Normalzahl, die beobachtet werden konnte, 3 Einheiten betrug, betrug sie bei der tetraploiden Form 6 Einheiten. Die abgebildeten Karyokinesen stammen aus dem Rindenparenchym von Adventivwurzeln, aus dem Rindenparenchym des Stengels und aus dem Marke des Stengels.

Daß entsprechende Schwankungen auch bei *Solanum nigrum*, wo die normale diploide Chromosomenzahl 72 beträgt, vorkommen, halte ich für sehr wahrscheinlich, kann aber keine Belege dafür erbringen. Die Zählung ist hier, der hohen Chromosomenzahl entsprechend, schwieriger, und vor allem finden sich genau zählbare Mitosen erheblich seltener als bei *Solanum lycopersicum*. Alle Kernplatten, die genau durchgezählt werden konnten, hatten die erwartete Chromosomenzahl 72.

Nach allem, was wir über das Verhalten der Chromosomen wissen, müssen wir es als sicher annehmen, daß die abgeänderten Chromosomenzahlen, nachdem sie einmal entstanden sind, bei allen folgenden Mitosen dauernd beibehalten werden (vgl. Stomps, 1916, S. 147). Zumal bei unsrem Objekt, der Tomate, erscheint diese Annahme sicher begründet, da bei ihm Mitosen mit weniger Chromosomen, als der diploiden Chromosomenzahl entspricht, offenbar überhaupt nicht vorkommen. Wo dies, wie bei *Wikstroemia indica*, der Fall ist, müßte — soweit nicht Zählungsfehler zugrunde liegen — mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß einzelne Chromosomen schwinden, die überschüssigen also ausgeschaltet würden, womit die normale Zahl wieder hergestellt wäre. Diese Möglichkeit scheidet für *Solanum lycopersicum* aus. Daraus ergibt sich aber, daß der fertige Körper unsrer Pflanze aus einer beträchtlichen Anzahl von Zellen besteht, die nicht die typische somatische Chromosomenzahl, sondern eine etwas höhere besitzen.

Die Größe des Anteils, den diese hyperdiploiden Zellen am

Aufbau der Pflanze besitzen, wird natürlich in hohem Maße davon abhängen, in welchem Alter der Zelle die Chromosomenvermehrung vor sich geht. Tritt sie ein, wenn die Zelle noch im embryonalen Stadium ist, so werden sich sehr viel mehr heteroploide Zellen ergeben, als wenn die Chromosomenvermehrung erst in einer älteren im festen Verbande ausgebildeter Gewebe befindlichen Zelle stattfindet. Ich kann über diesen Punkt keine bestimmten Angaben machen. Alle die Zellen, in denen ich Mitosen mit überzähligen Chromosomen gefunden habe, lagen außerhalb der eigentlichen embryonalen Region. Da aber in ihnen die Abweichung schon bestand, so muß es fraglich bleiben, ob sie nicht schon lange vorher entstanden war. Das wird sich nur durch eingehende Untersuchung der Chromosomenzahlen in den Zellen des Vegetationspunktes entscheiden lassen. Immerhin muß es als wahrscheinlich gelten, daß in den Zellen der Vegetationspunkte selbst durchaus die Konstanz der diploiden Normalzahl gewahrt bleibt, da sonst die absolute Konstanz der haploiden Chromosomenzahl in den Keimzellen kaum erklärlich wäre.

Da die Sprosse der normalen wie der tetraploiden Tomate, deren Kerne ich zu untersuchen hatte, alle Stecklinge waren, die zum Teil seit längerer Zeit durch Stecklingsvermehrung in dauerndem Wachstum erhalten worden waren, so ergab sich eine Hypothese über die Entstehung der Teilungsanomalien als möglich, die auf ihre Zulässigkeit geprüft werden konnte. Die Vegetationspunkte der Stecklingspflanzen werden unverhältnismäßig viel länger in Tätigkeit erhalten als die der normal kultivierten Sämlingspflanzen, die mit dem Ende der Vegetationsperiode und nach dem Fruchten absterben. Die Zahl der Teilungen, die die Zellen der Scheitel eingehen müssen, ist also bei den Stecklingspflanzen, je älter sie werden, um so größer im Vergleich zu der Zahl, die den Vegetationspunkten der einjährig gezogenen Sämlingspflanzen zugemutet wird. Es wäre nicht undenkbar, daß die Vegetationspunkte allmählich »alterten«, und daß die Abweichungen von der normalen Chromosomenzahl Anzeichen für allmählich eintretende Altersentartung seien.

Nun habe ich Sprosse von *Solanum lycopersicum* seit vielen

Jahren dauernd in vegetativem Wachstum durch immer wiederholte Stecklingsbildung erhalten, ohne daß sich jemals auch nur die geringsten Anzeichen irgendwelcher Degeneration oder Abschwächung der Vegetationskraft gezeigt hätten. Auch ist die haploide Chromosomenzahl 12 durchaus konstant geblieben. Ich habe aber trotzdem zum Vergleich einige junge Sämlinge von *Solanum lycopersicum* untersucht, die derselben Linie von «König Humbert gelbfrüchtig» angehörten wie die anderen Pflanzen. Es stellte sich heraus, daß schon in der Hauptwurzel der Keimlinge wenige Millimeter hinter dem Vegetationspunkte die Chromosomenzahl 26 auftrat, natürlich sehr erheblich seltener als die Zahl 24. Wenn also bei den Stecklingspflanzen Mitosen mit überzähligen Chromosomen auftreten, so kann das nicht etwa als eine mit der dauernden Stecklingsvermehrung verbundene Degenerationserscheinung gedeutet werden. Sondern es ist ganz offenbar ein im normalen Entwicklungsverlauf regelmäßig sich einstellender Vorgang, der, wie die zahlreichen Angaben über Schwankungen der Chromosomenzahl in den somatischen Geweben der verschiedensten Pflanzen vermuten lassen, ziemlich allgemein verbreitet zu sein scheint.

Besonders wichtig sind hier die neuen Beobachtungen von Stomps (1916, S. 146 ff.) über Schwankungen der diploiden Chromosomenzahl bei verschiedenen *Oenothera*-Bastarden. Er fand z. B. in den Wurzeln eines Individuums von *Oenothera* (*Lamarckiana* $\times$ *Millersi*) Hero neben der typischen Chromosomenzahl 23 nicht selten die Zahlen 22 und 24 (S. 146) und in einer Wurzel von *Oenothera* (*Lamarckiana* $\times$ *atrovirens*) Hero neben der Normalzahl 28 die Zahlen 26, 27, 29 und einmal 56 (S. 151). Ähnliche Schwankungen traf er auch bei den anderen von ihm untersuchten Hero-Individuen von *Oenothera* an, und er bemerkt ganz allgemein (S. 150): »Der Erscheinung, daß innerhalb derselben Pflanze neben einer typischen auch anormale Chromosomenzahlen vorkamen, bin ich bei meinen Studien an *Oenotheren* noch wiederholt begegnet. Die Tatsache erscheint ihm so auffallend, daß er darin eine Abweichung vom Normalen glaubt erblicken zu müssen: »Bekanntlich sind«, so sagt er (S. 149), »Kernteilungen in Wurzeln sehr empfindlich für allerhand schädliche Einflüsse und der normale Verlauf wird

sehr leicht gestört. Die häufig vorkommenden sogenannten syndiploiden Zellen denkt man sich z. B. in dieser Weise entstanden. Es liegt deshalb auf der Hand, in unserem Falle anzunehmen, daß infolge irgendwelcher Ursache gelegentlich ein Chromosom zu dem falschen Pol gezogen wird«. Ich glaube dem gegenüber, daß auch bei den *Oenotheren* das gelegentliche Vorkommen hyperdiploider und hypodiploider Kerne im Soma etwas durchaus Normales ist, und daß die Annahme, der Körper der Pflanzen bestehe nur aus lauter genau diploiden Zellen, nur deshalb sich festsetzen konnte, weil Zählungen somatischer Mitosen nur in sehr geringem Umfange durchgeführt worden sind.

Übrigens gibt auch Gates (1912, S. 994) für ein Individuum von *Oenothera lata* an, daß er bei einer Untersuchung der somatischen Kernteilungen im Gewebe des Nucellus in mehr als 50 Zellen die Chromosomenzahl 15, daneben aber 3mal die Zahlen 14, 2mal die Zahl 16 und je 1mal die Zahlen 12 und 20 bis 21 gefunden hat. Er bemerkt, daß »the significance of such variations is not at present clear« (S. 994), scheint seinerseits ihnen aber keine besondere Bedeutung beizulegen. Denn er hält es (S. 999) für wahrscheinlich, daß die heteroploiden Zahlen nicht dauernd bei den weiteren Teilungen vorhanden bleiben, sondern durch Regulationsvorgänge wieder zur normalen Diploidzahl zurückgeführt werden. Stomps (1916, S. 150), dagegen ist der Ansicht, »daß eine abweichende Zahl, wenn einmal hervorgerufen, sich weiterhin konstant erhält, wie es das Gesetz der Zahlenkonstanz verlangt«. Das entspricht auch durchaus meinen Beobachtungen.

Es muß also für *Solanum lycopersicum* als erwiesen, für andere höhere Pflanzen als wahrscheinlich gelten, daß ihre Körperzellen keineswegs alle genau die diploide Chromosomenzahl in ihren Kernen führen, sondern daß neben normal diploiden Zellen eine ganze Anzahl anderer vorkommt, deren Chromosomenzahl um einige wenige Einheiten erhöht ist. Auf die große Bedeutung dieser Tatsache für die Möglichkeit der Erzeugung heteroploider „Mutanten“ werde ich in einem späteren Kapitel zurückkommen. Hier sei zunächst nur festgestellt, daß das Vorhandensein dieser hyperdiploiden Zellen in den regenerierenden Sprossen, an denen die gigas-Formen als Adventivtriebe er-

schiene, die Entstehung der tetraploiden Ausgangszellen dieser Formen nicht zu erklären vermag. Denn die somatischen Zellen der gigas-Formen haben genau die tetraploide Chromosomenzahl, die abweichenden Zellen aber, von denen in diesem Abschnitte die Rede war, haben eine nur ganz wenig größere Chromosomenzahl als die diploide.

b) Das Vorkommen tetraploider Zellen in der normalen Pflanze.

Die im vorigen Abschnitte mitgeteilten Beobachtungen zwingen zu dem Schlusse, daß der Sporophyt von *Solanum lycopersicum* keineswegs nur aus diploiden Zellen besteht, sondern zu einem nicht zu vernachlässigenden Teile aus Zellen, deren Chromosomenzahl etwas höher ist als die normale Diploidzahl beträgt. Führt schon das zu einer Auffassung vom Bau des Somas, die, vor allem, wenn das für die Tomate Festgestellte sich auf die anderen höheren Pflanzen verallgemeinern lassen sollte, von der herrschenden etwas abweicht, so war es noch überraschender, daß im Verlaufe der Untersuchung sich das Vorhandensein von Zellen im normalen Pflanzenkörper ergab, deren Chromosomenzahl ein Vielfaches der diploiden darstellte.

Bisher wurden solche polyploide Zellen nur in bestimmten Gewebesystemen von *Solanum lycopersicum* gefunden, und zwar im Mark, in der Stärkescheide und im Kollenchym des Stengels, und auch in diesen Geweben finden sich die polyploiden Zellen neben diploiden. Das ist besonders auffällig im Mark, in dem oft unmittelbar nebeneinander Zellen von sehr verschiedener Größe liegen, die auch Kerne mit entsprechenden Größenverschiedenheiten besitzen. Das geht anschaulich aus Fig. 15 Tafel IV hervor. Daß die größeren Kerne hyperchromatisch und polyploid sind, läßt sich natürlich nur an günstigen Teilungsstadien beobachten, und solche sind nicht häufig, zumal in den genannten Geweben Teilungen überhaupt selten vor sich gehen, wenn ein bestimmtes ziemlich bald erreichtes Entwicklungsstadium überschritten ist. Doch gelingt es bei einigem Suchen auch bei den im langsamen Winterwachstum begriffenen Objekten, die mir zunächst zu der Untersuchung zur Verfügung standen, eine Anzahl zählbarer Kernplatten zu finden.

Zunächst ist in Fig. 4 Tafel V ein in Teilung begriffener Kern aus dem Mark von *Solanum lycopersicum* abgebildet, der genau die tetraploide Chromosomenzahl 48 besitzt. Die Teilungsfigur ist in der großen plasmaarmen Zelle einseitig der Zellwand angelagert, was übrigens der Ruhelage des Kernes in den Markzellen entspricht: er liegt fast stets unmittelbar an der Zellwand und nur sehr selten einmal in der Mitte der Zelle. Da die normale diploide Chromosomenzahl der Tomate 24 beträgt, eine Zahl, die (mit den erwähnten geringen Abweichungen nach oben) auch in anderen Zellen des gleichen Präparates vorhanden ist, so muß die Markzelle, in der sich die abgebildete Mitose findet, zweifellos als tetraploid angesehen werden. Es war das übrigens der einzige Fall, in dem sich genau die Zahl 48 fand. Dagegen ließen sich die Zahlen 50, 51 und 52 noch mehrfach mit Sicherheit in sich teilenden Markzellen feststellen.

Fig. 5 Tafel V gibt eine Kollenchymzelle dicht unter der Epidermis der Periklinalchimäre *Solanum Koelreuterianum* v. 15179 wieder, deren Innenkomponente ebenfalls die Tomate König Humbert gelbfrüchtig ist. Der Kern ist in Teilung begriffen und läßt 102 Chromosomen zählen. Die Kernplatte läßt durch die Anordnung der Chromosomen darauf schließen, daß es sich um zwei eng nebeneinanderliegende Kerne handelt, von denen der eine 50, der andere 52 Chromosomen besitzt. Das wären also zwei tetraploide Kerne, die zusammen eine oktoploide Teilungsfigur bilden. Die genaue oktoploide Chromosomenzahl wäre allerdings 96, aber die Vermehrung um 6 Einheiten fällt durchaus in das Ausmaß der Schwankungen nach oben, die man nach den Beobachtungen an den diploiden Kernen bei oktoploiden erwarten muß. Eine zweite Mitose mit 102 Chromosomen fand sich in einer Markzelle eines anderen Stengels derselben Pflanze; bei ihr war keine Andeutung einer Zusammensetzung aus zwei Teilmitosen erkennbar. Außer diesen beiden genau zählbaren hyperoktoploiden Karyokinesen wurden noch mehrere beobachtet, bei denen nach der Größe der Kernplatte und der ungefähr abzuschätzenden Chromosomenzahl mit großer Wahrscheinlichkeit Oktoploidie vermutet werden konnte.

Das Stadium der Oktoploidie ist aber noch nicht der höchste hyperchromatische Zustand, den die somatischen Kerne der

Tomate in der normalen Pflanze erreichen können. In Fig. 6 Tafel II ist der Kern einer sich teilenden Kollenchymzelle von *Solanum Koelreuterianum* von 15 179 abgebildet, in dem sich 198 Chromosomen zählen ließen. Das entspricht ziemlich genau der sechzehnfachen haploiden Chromosomenzahl (192). Auch diese Mitose läßt andeutungsweise eine Zweiteiligkeit erkennen, die vielleicht darauf beruht, daß zwei unmittelbar nebeneinander liegende oktoploide Kerne sich zu einer Teilungsfigur vereinigt haben.

Ob die Polyploidie sich noch über das Sechzehnfache hinaus steigern kann, vermag ich auf Grund meiner bisherigen Beobachtungen nicht zu sagen.

Es ist bemerkenswert, daß sich die gigas-Form von *Solanum lycopersicum* auch hinsichtlich des Vorkommens hyperchromatischer Zellen gerade so verhält wie die Normalform. Für die gigas-Form ist die normale Chromosomenzahl der somatischen Zellen 48. Bis jetzt konnten aber vier Mitosen durchgezählt werden, die ungefähr das Doppelte davon an Chromosomen besaßen: einmal wurden 102, einmal 103, einmal 106 und einmal 100—102 Chromosomen gezählt. Zwei von diesen Zellen stammten aus dem Mark, zwei aus dem Kollenchym des Stengels. Danach ist es sehr wahrscheinlich, daß auch bei der gigas-Form die Polyploidie der Zellen in Mark und Kollenchym nicht selten ist, und daß auch noch höhere Chromosomenzahlen als die oktoploide vorkommen werden. Die weitere Untersuchung muß ergeben, inwieweit diese Vermutung richtig ist.

Die Entstehung des hyperchromatischen Zustandes habe ich noch nicht aufklären können; ich werde daher an anderem Orte auf diesen Punkt, der ja in erster Linie von zytologischem Interesse ist, zurückkommen. Wie ich vermute, beruht die Polyploidie darauf, daß in den betreffenden Zellen nach der Kernteilung die Wandbildung unterbleibt, so daß zweikernige Zellen entstehen, in denen die Kerne sich eng aneinander legen, ohne zunächst im Ruhestadium miteinander zu verschmelzen. Beide Kerne bilden dann eine gemeinsame Teilungsfigur aus, ihre Chromosomen kommen im Stadium der Äquatorialplatte nebeneinander in eine Ebene zu liegen, und die Längshälften der Chromosomen beider Kerne wandern je zu einem Pol, um hier

einen einheitlichen Tochterkern mit je verdoppelter Chromosomenzahl aufzubauen. Da sich das bei jedem Teilungsschritte wiederholen kann, so können aus diploiden Kernen tetraploide, aus tetraploiden oktoploide usw. entstehen. Außer durch andere Beobachtungen und Erwägungen wird diese Vermutung durch die Tatsache gestützt, daß sich gelegentlich in den Geweben mit hyperchromatischen Kernen Zellen mit zwei unmittelbar nebeneinanderliegenden Ruhekernen finden (Fig. 7 Tafel V aus der Stärkescheide von *Solanum lycopersicum*, Normalform), und durch die schon erwähnte Zweiteiligkeit der Äquatorialplatten bei manchen hyperchromatischen Karyokinesen.

Da *Solanum nigrum* von Haus aus dreimal so viel Chromosomen besitzt wie *Solanum lycopersicum*, so ist die Untersuchung des Vorkommens hyperchromatischer Kerne bei dieser Pflanze naturgemäß erheblich schwieriger als bei der Tomate. Ich kann vorerst nur angeben, daß der Nachtschatten sich in dieser Hinsicht sehr wahrscheinlich genau so verhält wie die Tomate. Allerdings wurde bis jetzt nur eine heteroploide Mitose gefunden, die sich genau zählen ließ. Sie hatte 195 Chromosomen und fand sich in der Stärkescheide des Stengels von *Solanum tubingenense* von 15170, dessen Innenkomponente normales *Solanum nigrum* ist. Die diploide Chromosomenzahl des Nachtschattens beträgt 72, die bei der gigas-Form vorhandene tetraploide 144. Wie die Zahl 195 zustande gekommen ist, muß vorerst unerklärt bleiben.

Die Beobachtungen, über die im vorstehenden berichtet wurde, führen zu der Schlußfolgerung, daß ein Teil der somatischen Zellen bei *Solanum lycopersicum* nicht die diploide Chromosomenzahl, sondern die tetraploide oder eine noch höhere besitzt. Das ist bisher nur für *Solanum lycopersicum* sichergestellt, und es erhebt sich zunächst die Frage, ob sich andere Pflanzen ebenso verhalten. Gestützt auf einige vorläufige Beobachtungen an anderen Pflanzen und auf verschiedene Angaben, die sich verstreut in der zytologischen Literatur finden, glaube ich, daß das normale Vorkommen polyploider Zellen im Soma der höheren Pflanzen eine weitverbreitete Erscheinung ist, so sehr diese Annahme der herrschenden Anschauung widerspricht.

Für eine Gewebeart, die allerdings keine dauernde Bedeutung für den Aufbau des Körpers besitzt, nämlich für die Tapetenzellen der Antheren ist es schon länger bekannt, daß ihre Kerne bei vielen Pflanzen polyploid sind. Bonnet (1912) hat kürzlich die einschlägigen Tatsachen zusammengestellt. Die Polyploidie kommt hier stets dadurch zustande, daß diploide Kerne miteinander verschmelzen. Ähnliches mag auch bei solchen Antipodenzellen vorkommen, die längere Zeit hindurch erhalten bleiben, und in denen verschiedentlich Kernvergrößerungen beobachtet worden sind (vgl. Huß 1906). Auch der vielerörterte Befund von Guignard (1884) und Strasburger (1908) über die Vermehrung der Chromosomen in den unteren Embryosackkernen einiger Liliaceen und der entsprechende Befund von Frisendahl (1912) bei *Myricaria germanica* wären hier zu nennen (vgl. auch Palm 1915, S. 47 ff.).

In allen diesen Fällen handelt es sich aber nicht um Dauerewebe, sondern um Zellen, bei denen die Änderung der Chromosomenzahl keine wesentliche Bedeutung für den Aufbau des Somas aus diploiden Zellen besitzt.

Offenbar aber gibt es auch in der vegetativen Körperregion gewisse Arten von Geweben, bei denen die Zellen mit mehr oder weniger großer Regelmäßigkeit polyploid werden. Wahrscheinlich machen läßt sich das zunächst für die Wurzel.

In den Wurzeln von *Hyacinthus orientalis* fand Rosen (1894, S. 253) 24 Chromosomen in den somatischen Kernen; in den großen substanzarmen Kernen der Gefäßzellen schien ihm die Zahl aber größer zu sein. Doch teilen diese sich so selten, daß keine sichere Entscheidung möglich war; Rosen hält jedenfalls »Segmentvermehrung« für wahrscheinlich und vergleicht sie mit dem von Guignard am unteren Embryosackkern von *Lilium martagon* gefundenen Fall. Nun haben später mit moderneren Methoden Mueller (1912, S. 40) bei der Hyacinthe als diploide Chromosomenzahl 16 und Hyde (1909) als haploide Chromosomenzahl 8 gefunden, so daß, wenn nicht Sortenverschiedenheiten zugrunde liegen, Rosens Zahlenangabe nicht aufrecht zu erhalten wäre. Aber seine Beobachtung, daß die Zellen der Gefäßanlagen Kerne mit erhöhter Chromosomenzahl

besitzen, dürfte trotzdem richtig sein, da ähnliche Feststellungen bei anderen Pflanzen später mehrfach gemacht wurden.

So hat Němec (1905, S. 200ff.) bei seinen Regenerationsversuchen an dekapitierten Wurzeln bei *Asplenium decussatum* und bei *Allium cepa* stark hyperchromatische Teilungen in den Gefäßanlagen gefunden. »Ihr Auftreten hing von dem Umstande ab, in welcher Entfernung vom Vegetationspunkt der Querschnitt geführt wurde. Sie traten nur auf, wenn derselbe etwa 0,5 bis 1 mm hinter der Initialengruppe geführt wurde, also in einer Zone, wo die betreffenden Zellen schon sehr groß und mit großen Kernen versehen sind. Wenn sich solche Kerne teilen, so entstehen meist hyperchromatische Figuren. Doch verläuft die ganze Teilung normal karyokinetisch« (Němec 1905, S. 220). Aus diesen Angaben erhellt, daß der hyperchromatische Zustand nicht als Folge der Verwundung auftrat, sondern daß die Kerne schon vorher hyperchromatisch waren (vgl. auch Němec 1910, S. 226ff.).

Bei *Spinacia oleracea* fand Stomps (1910, S. 68ff.) in normalen, in Sägespänen wachsenden Wurzeln Reihen von Zellen, die auffällig groß waren und teils zwei normal große Kerne, teils einen übernormal großen Kern besaßen. Bei der Teilung stellte es sich heraus, daß die großen Kerne 24 Chromosomen hatten, während die normale diploide Chromosomenzahl des Spinats 12 ist. Stomps (S. 72) kommt auf Grund dieser Beobachtung und auf Grund entsprechender Befunde an anderen Pflanzen (worüber er indessen keine näheren Angaben macht) zu der Ansicht: »Misschien is dus het optreden van syndiploide cellen in wortels een verschijnsel van meer algemeenen aard«.

Endlich sei noch eine Beobachtung von Strasburger an *Pisum sativum* angeführt. »Beim Studium nicht chloralasierter Vergleichswurzeln der Erbse fiel es auf, daß auch in diesen, wenn auch nur vereinzelt, syndiploide Zellen, bzw. Zellenreihen 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 syndi-

ploiden Kernen im Einzelfall veranlaßten, muß ich dahingestellt lassen (Strasburger 1907 b, S. 491).

Die Bemerkung, die Strasburger an seine Beobachtung knüpft, ist ungemein charakteristisch. Sie zeigt, daß die Überzeugung, es könnten im normalen Soma nur diploide Zellen vorkommen, geradezu zu einem Dogma geworden ist, unter dessen Einflusse der beste Kenner der pflanzlichen Zytologie ohne weiteres und ohne eine andere Möglichkeit überhaupt in Betracht zu ziehen, meint, das von ihm beobachtete Vorkommen tetraploider Zellen müsse etwas Pathologisches sein.

Bei manchen Pflanzen sind die großen Pleromzellen der Wurzel, die später die Gefäßglieder liefern, nicht mit tetraploiden oder polyploiden Kernen ausgestattet, sondern sie sind zwei- bis vielkernig. Das fanden zuerst Pirotta und Buscalioni (1898) in den Wurzeln von Dioscoreaceen, und Smolak (1904) in den Wurzeln von Euphorbiaceen. Letztere hat auch Němec (1910, S. 120ff.) genau untersucht. Endlich gibt Lundegårdh (1914, S. 179) für *Vicia faba* an, daß in normalen Wurzeln vereinzelte zweikernige Zellen vorkommen. Die Kerne in diesen Zellen können, wie für die Euphorbiaceen nachgewiesen ist, miteinander verschmelzen und dann bei der weiteren Teilung die tetraploide Chromosomenzahl aufweisen.

Solche zwei- und mehrkernige Zellen kommen auch in den Stengelteilen vor. Schon Schmitz (1879, S. 373), Johow (1880, S. 42) und Treub (1880, S. 44) haben zweikernige Zellen gefunden, Schmitz in älteren Parenchymzellen von *Glyceria aquatica* und *Taraxacum officinale*, Johow in Blattzellen von verschiedenen *Allium*-Arten, Treub in den großen Zellen des Parenchyms von *Cereus multiangularis* und im Mark von *Ochrosia coccinea*. Regelmäßig vielkernig sind bei zahlreichen Pflanzen die Bastfasern und Milchröhren (Treub 1880, Kallen 1882, Haberlandt 1887, S. 127). Bei *Anthurium* stellte Samuels (1913) die interessante Tatsache fest, daß die Raphidenzellen dadurch tetraploid werden, daß »la paroi d'une cellule avoisinante, mais plus interne, disparaît, tandis que le protoplasma et le noyau se fusionnent« (p. 1276). Lodewijks (1908, S. 85) fand zweikernige Zellen im Stengelkallus von *Oenothera Lamarckiana*.

Bei genauer Durchsicht der umfangreichen zytologischen Literatur würden sich diese Angaben über das vereinzelte Vorkommen tetraploider Kerne oder zweikerniger Zellen bei den höheren Pflanzen wohl sicher noch erheblich vermehren lassen. Doch genügen die angeführten Beispiele schon, um die Vermutung begründet erscheinen zu lassen, daß *Solanum lycopersicum* nicht die einzige Pflanze ist, in deren Soma ganze Gewebesysteme mit polyploiden Kernen vorhanden sind. Diese Vermutung wird besonders durch zwei neuerdings in kurzen Vorberichten erschienene Untersuchungen von Beer und Arber (1915) und von Pranker (1915) gestützt, die ich im Original noch nicht habe einsehen können und nur aus Berichten im Botanischen Centralblatt (Bd. 131, 1916, S. 355 und 391) kenne. Beer und Arber kommen auf Grund der Untersuchung von 76 Pflanzen (zumeist Angiospermen, aber auch *Equisetum* und *Araucaria*) zu dem Schlusse, daß im Rinden- und Markparenchym der Stämme sich oft als normales Entwicklungsstadium zwischen den meristematischen und den fertigen Zustand eine Phase einschleibt, in der jede Zelle mehr als einen Kern enthält. Dieses Stadium kann länger andauern, aber auch so rasch vorübergehen, daß es leicht übersehen werden kann. Später sind die Zellen wieder einkernig, vermutlich infolge Verschmelzung der in einer Zelle enthaltenen Einzelkerne. Ganz ähnlich sind die Befunde von Pranker, der 36 verschiedene Arten von Farnen und Angiospermen untersucht hat. Am häufigsten finden sich nach ihm die mehrkernigen Zellen im Mark und ganz allgemein besonders an Stellen lebhaften Längenwachstums.

Wenn sich aus diesen vorläufigen Angaben auch nichts über die Chromosomenverhältnisse entnehmen läßt und vor allem der Übergang von der Mehrkernigkeit wieder zur Einkernigkeit noch nicht genau klargelegt ist, so sind sie doch ein Hinweis darauf, daß auch bei anderen Pflanzen aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen Polyploidie im Soma verbreitet ist¹.

Nun liegen ja allerdings sehr zahlreiche Angaben vor, nach

¹) In einer soeben erschienenen Arbeit teilt Schürhoff (1916) mit, daß in der Sproßspitze von *Asparagus officinalis* regelmäßig Kernverschmelzungen in den Zellen der jungen Gefäßbündelanlagen stattfinden, wodurch Riesenkerne in entsprechend großen Zellen entstehen.

denen die somatische Chromosomenzahl bei höheren Pflanzen genau das Doppelte der haploiden betragen soll. Aber wohl keine einzige dieser Angaben beruht auf einem genauen alle Gewebesysteme und alle Altersstadien der Pflanze umfassenden Studium der somatischen Karyokinesen. Vielen liegt überhaupt nichts anderes als die Multiplikation der haploiden Chromosomenzahl mit zwei zugrunde. In den allermeisten anderen Fällen aber, wo wirkliche Zählungen somatischer Mitosen durchgeführt worden sind, wurde dazu embryonales oder ganz jugendliches Gewebe benutzt. Gewöhnlich das Nucellusgewebe der Samenknospen oder andere Teile der sich entwickelnden Blüte, da eben diese Gewebe in denselben Präparaten Teilungsansichten darboten, in denen die Chromosomenzahlen der Keimzellen untersucht wurden. Abgesehen von den Blütenteilen, sind dann mit besonderer Vorliebe Wurzeln untersucht worden, aber auch in diesen naturgemäß die embryonalen Gewebe, in denen Teilungen am häufigsten vorkommen. Gerade diejenigen Forscher, die sich das Studium der somatischen Kernteilung zur besonderen Aufgabe gemacht haben, haben dazu fast ausschließlich Wurzeln benutzt (vgl. als Typus einer solchen Arbeit z. B. die Untersuchung von Franck 1911 über die somatische Kern- und Zellteilung beim Zuckerrohr). Sowie aber beim Studium der Wurzel auch ältere Regionen, in denen Teilungen nur noch vereinzelt vorkommen, berücksichtigt worden sind, vermehren sich die Angaben über hyperchromatische Mitosen, wie die oben angeführten Stellen beweisen.

Es ist natürlich ohne weiteres klar, warum fast ausschließlich die Blütenknospen und Wurzelspitzen für die Feststellung der somatischen Chromosomenzahlen benutzt worden sind. Hier sind eben die Teilungen am häufigsten, und hier werden sich also am ehesten Bilder finden lassen, die eine genaue Chromosomenzählung ermöglichen. In den älteren Geweben dagegen sind Teilungen nur noch vereinzelt zu finden, und man muß daher einigermaßen suchen, bis man einmal eine genau zählbare Mitose findet.

Wie die über *Solanum lycopersicum* mitgeteilten Tatsachen aber zeigen, lassen Chromosomenzählungen an embryonalem Gewebe den bündigen Schluß auf das wirkliche Vorhandensein

der gefundenen Chromosomenzahlen eben nur für das embryonale Gewebe selbst zu. Wir haben keine Anhaltspunkte dafür, ob sie bei der endgültigen Ausgestaltung der Gewebe erhalten bleiben, wissen z. B. für das Palissadenparenchym durchaus nicht, ob seine Zellen die diploide Chromosomenzahl oder eine polyploide besitzen. Gewiß ist es wahrscheinlich, daß sie die diploide Chromosomenzahl besitzen, aber erwiesen ist es nicht, und so lange nicht für jede einzelne Gewebeart im embryonalen und im fertigen Zustande durch genaue Zählungen die tatsächlich vorhandene Chromosomenzahl sichergestellt ist, müssen unsre Kenntnisse über die Chromosomenzahlen der somatischen Zellen des Pflanzenkörpers als äußerst ungenügend begründet gelten.

Wir können es als wahrscheinlich ansehen, daß die Mehrzahl der Gewebezellen die diploide Chromosomenzahl haben, müssen aber mit der Möglichkeit rechnen, daß daneben ganze Gewebearten und Zellenzüge vorhanden sind, deren Kerne tetraploid sind oder eine noch höhere Chromosomenzahl besitzen. Diese zunächst befremdende Auffassung vom Bau des Somas wird verständlich, wenn man sich an die Beziehungen zwischen Chromosomenzahl und Zellgröße erinnert.

Ich habe früher (Winkler 1906, S. 269) die Ansicht ausgesprochen, daß die Bedeutung der Konstanz der Chromosomenzahl — abgesehen von ihrer Wichtigkeit in vererbungstheoretischer Hinsicht — darin liegt, daß durch sie die Konstanz der spezifischen Zellengröße für die Art gesichert wird. In einer bekannten Abhandlung hat zuerst Sachs (1893) darauf hingewiesen, daß für jeden Organismus die spezifische Zellengröße von der größten Wichtigkeit ist. Soll die Entwicklung normal verlaufen, so darf die Zellengröße nicht unter ein gewisses Mindestmaß herabsinken und ein gewisses Höchstmaß nicht überschreiten. Wenn es aber von so großer Wichtigkeit ist, daß die spezifische Zellengröße weder unterschritten noch überschritten wird, dann muß etwas vorhanden sein, das ihr dauerndes Bestehenbleiben durch die Generationen hindurch gewährleistet. Das aber ist die Chromosomenzahl.

Versuche und Beobachtungen von Gerassimoff, Boveri, R. Hertwig und anderen haben erwiesen, daß die Zellgröße unmittelbar von der Chromosomenzahl abhängig ist, und die in

dieser Arbeit beschriebenen gigas-Formen von *Solanum* liefern einen neuen Beweis dafür: denn bei ihnen ist mit der Verdoppelung der Chromosomenzahl eine dauernde Veränderung der spezifischen Zellengröße verknüpft¹. Andererseits wissen wir, daß die Chromosomen stets in ganz bestimmter Anzahl von einer Generation an die andere weiter gegeben werden. Das aber muß eben zur Folge haben, daß die spezifische Zellgröße der Art beibehalten wird, und es scheint mir einleuchtend zu sein, daß die Wichtigkeit einer spezifischen Zellengröße einerseits und die Abhängigkeit der Zellengröße von der Chromosomenzahl andererseits allein schon die Konstanz der Chromosomenzahl verständlich machen.

Wenn somit der Umstand, daß die Organismen durch die Generationen hindurch die gleiche Chromosomenzahl beibehalten, es gewährleistet, daß die gleiche mittlere Zellengröße, so wie sie sich als vorteilhaft erwiesen hat, dauernd beibehalten wird, so hat er doch den Nachteil, daß, falls sich beim Aufbau des Körpers das Bedürfnis nach größeren Zellen herausstellt, diesem Bedürfnis nicht unmittelbar entsprochen werden kann. Denn mit dem vorhandenen diploiden Chromosomensatz ist eine gewisse Maximalgröße nicht überschreitbar.

Nun ist aber das Bedürfnis nach größeren Zellen im Pflanzenkörper vorhanden, und es wird in verschiedener Weise mit der Fixierung der Zellgröße durch die konstante Chromosomenzahl in Einklang gebracht. Einmal durch Fusion normal diploider Zellen wie z. B. bei den gegliederten Milchröhren; ferner durch Vielkernigwerden, wie z. B. bei den Bastzellen, den ungegliederten

¹) Natürlich ist mit spezifischer Zellgröße stets der mittlere Wert gemeint, um den herum im einzelnen zahlreiche und erhebliche Schwankungen möglich sind. Sierp (1913) hat nachdrücklich darauf hingewiesen, daß auch bei ein- und derselben Pflanze die Zellengröße eines bestimmten Gewebes nicht konstant zu sein braucht, und Paulmann (1914) weist im einzelnen nach, daß am gleichen Blatt die Zellgröße in den verschiedenen Regionen verschieden sein kann. Das ist gewiß richtig und mahnt zur Vorsicht bei Vergleichen. Aber Sierp geht in der Skepsis entschieden zu weit, wenn er im Hinblick auf die Angaben von Gregory und Keeble über das Vorkommen größerer Zellen bei den Riesenformen von *Primula* sagt (1913, S. 68): „Auch zwei gegenübergestellte Zeichnungen korrespondierender Gewebe zweier Sippen besagen nicht viel, oft dann nicht einmal, wenn genau entsprechende Zellen gegenübergestellt werden, denn es kann die mittlere Zellgröße von Stelle zu Stelle oft erheblich sich ändern.“

Milchröhren, den weitlumigen Gefäßen u. a. In beiden Fällen entstehen große Zellen mit zahlreichen gleichmäßig durch das Plasma verteilten Kernen, und es ist ohne weiteres begreiflich, daß das besonders bei sehr langgestreckten Elementen vorkommt. Wenn es sich aber um Zellen handelt, die nicht übermäßig langgestreckt werden, sondern isodiametrisch oder kurz prosenchymatisch bleiben, aber doch über das spezifische Normalmaß hinaus vergrößert werden sollen, so scheint es vorteilhafter zu sein, wenn sie einkernig bleiben, aber einen vergrößerten Kern mit vermehrter Chromosomenzahl erhalten. Wie die Chromosomenvermehrung erreicht wird, muß von Fall zu Fall untersucht werden. Meist wohl durch Kernteilung ohne nachfolgende Zellteilung und Verschmelzung der beiden so in eine Zelle geratenen Kerne. Doch zeigt die Beobachtung von Samuels (1913) an den Raphidenzellen von *Anthurium*, daß sogar Kernverschmelzungen zwischen Nachbarzellen im normalen Verlaufe der Entwicklung vorkommen können. Je nach Bedarf können sich natürlich die Vorgänge, die zur Chromosomenverdopplung führen, wiederholen, so daß nicht nur tetraploide, sondern auch oktoploide und noch höherchromosomige Kerne zustande kommen. Es ist selbstverständlich, daß solche Kernvergrößerungen die für die Spezies unerläßliche Fixierung der spezifischen Zellengröße nicht beeinträchtigen, da sie stets nur in Zellen stattfinden, die das embryonale Stadium längst überschritten haben, die keine Abkömmlinge mehr liefern, und die infolgedessen stets außerhalb der Keimbahn liegen. In embryonalen Geweben, deren Elemente ja im wesentlichen alle gleich groß und isodiametrisch sind, liegt irgendeine Veranlassung, hyperchromatische Kerne zu bilden, im normalen Verlauf der Dinge nicht vor. Und da die Keimzellen immer unmittelbar aus embryonalem Gewebe entstehen, werden sie immer die typische Chromosomenzahl¹ erhalten und sie der nächsten Generation übermitteln können. Es ist aber, da die Pflanzen mit Vegetationspunkten wachsen und diese ihrem Wesen nach immer embryonal bleiben müssen, dadurch auch bei andauernd vegetativer Vermehrung die Konstanz der Chromosomenzahl gewährleistet.

Wir kommen so zu der Auffassung, daß das regelmäßige

Vorkommen polyploider Zellen im Soma der höheren Pflanzen den Gesetzen von der Konstanz der Chromosomenzahl keineswegs widerspricht, daß es vielmehr geradezu erwartet werden muß angesichts der Bedeutung der Chromosomenzahl für die Zellengröße.

Manche Angaben lassen übrigens darauf schließen, daß auch im Soma gewisser Tiere heteroploide Zellen vorhanden sind. So z. B. bei der Biene und bei solitären Apiden. Nachtsheim (1913, S. 213) bemerkt, es sei »sicher, daß bei der Honigbiene die Chromosomenzahl sehr variabel ist, . . . bei aller Variabilität aber ist die Chromosomenzahl doch insofern konstant, als sie immer acht oder ein Vielfaches dieser Zahl beträgt«. Spermatozoon und Ei haben je acht Chromosomen; bei der parthenogenetischen Furchung des Eies, die eine Drohne liefert, vermehrt sich die Chromosomenzahl zunächst auf 16, und während der Embryonalentwicklung tritt eine weitere Vermehrung auf 32 und 64 ein. Das befruchtete Ei, aus dem eine weibliche Biene hervorgeht, hat zunächst 16 Chromosomen, die sich bei der ersten Furchungsteilung auf 32 vermehren und später auf 64. Nachtsheim erklärt das mit der Annahme, daß die Chromosomen der Keimzellen Sammelchromosomen seien, die in den somatischen Zellen in geringerwertige Elemente zerfielen.

Ganz ähnlich verhalten sich die solitären Apiden. Armbruster, der die Mauerbiene *Osmia cornuta* untersuchte, nimmt an (1913, S. 297), »daß die acht Chromosomen des Männchens und die 16 Chromosomen des Weibchens, die in die Furchungskerne eintreten, sich aus nicht näher bekannten Ursachen vermehren, bis in der weiblichen Keimbahn 32, in der männlichen 16 und im Soma bei beiden eine höhere Zahl, wahrscheinlich 64 Chromosomen vorhanden sind«. Die Erklärung durch Zerfall von Sammelchromosomen lehnt er ab, und er deutet an, daß ein analoges Schwanken der Chromosomenzahl zwischen den verschiedenen Vielfachen einer bestimmten Grundzahl z. B. auch bei Ameisen, vielleicht auch bei Blattwespen zu beobachten ist.

Für welche Gewebesysteme oder Einzelzellen im Verlaufe der Ontogenese Polyploidie erforderlich wird, muß natürlich erst von Fall zu Fall festgestellt werden. Bei *Solanum lyco-*

persicum ist es bis jetzt erwiesen für das Kollenchym, die Stärkescheide und das Mark. Im Mark finden sich sicher polyploide und diploide Zellen nebeneinander; ob im fertig ausgebildeten Kollenchym und in der Stärkescheide alle Zellen polyploid sind, ist noch ungewiß. Auch lassen sich darüber, welche Vorteile der Besitz hyperchromatischer Kerne für die genannten Zellen hat, nur Vermutungen anstellen¹.

Das Vorkommen polyploider Kerne im Soma mußte mit einiger Ausführlichkeit besprochen werden, da es für die Problemstellung, die dieser Arbeit zugrunde liegt, von der größten Wichtigkeit ist. Wenn es sich darum handelt, Formen mit abweichenden Chromosomenzahlen aus somatischen Zellen herzustellen, so muß zuerst natürlich die Chromosomenzahl der Ausgangszelle bekannt sein. Auf die Möglichkeiten, die sich aus dem Vorhandensein heteroploider Zellen im Pflanzenkörper für die Erzeugung heteroploider Formen ergeben, werde ich in einem späteren Kapitel zu sprechen kommen. Hier muß nun noch die Frage erörtert werden, ob etwa die Entstehung der gigas-Formen von *Solanum nigrum* und *Solanum lycopersicum*, die als Adventivsprosse an meinen Pfropfungen aufgetreten sind, darauf zurückzuführen sein kann, daß solche tetraploide Gewebelemente das Material für den Aufbau der adventiven Vegetationspunkte lieferten.

Mit voller Sicherheit läßt sich diese Frage nicht beantworten, da man die Adventivsprosse nicht in statu nascendi auf ihre Chromosomenzahl zu untersuchen in der Lage ist, und es dem fertigen Adventivsproß nicht angesehen werden kann, aus welchen

¹) Vielleicht hängt in den Zellen der Stärkescheide die Polyploidie indirekt mit der Geoperception zusammen. Nach Haberlandt (1909, S. 548) sind die als Statolithen wirkenden Stärkekörner der Stärkescheidenzellen »in der Regel ansehnlich größer als die Stärkekörner des Markes und der Rinde«. Da, wie wir gesehen haben (vgl. S. 462), tetraploide Zellen größere Chromatophoren führen als diploide, so beruht die Fähigkeit der Stärkescheidenzellen, besonders große Stärkekörner zu erzeugen, vielleicht auf der durch die Tetraploidie des Kerns bewirkten Vergrößerung der Chromatophoren. Jedenfalls zeigt diese Überlegung, daß mit dem Tetraploidwerden auch andere Vorteile als Zellvergrößerung verbunden sein können, was für die Beurteilung derjenigen Fälle im Auge behalten werden muß, wo die Zelle erst zu einem Zeitpunkt tetraploid wird, zu dem sie längst im festen Gewebeverbande ist und sich auch nachträglich nicht mehr vergrößern kann.

Gewebeelementen des Muttersprosses er entstanden ist. Wir sind also auf indirekte Schlußfolgerungen angewiesen.

Die tetraploiden gigas-Formen sind entstanden als Adventivsprosse aus regenerierendem Stengelgewebe. Die Kernverhältnisse in diesem Stengelgewebe müssen nach dem in diesem Kapitel erörterten die folgenden gewesen sein: die Mehrzahl der Zellen besaß die diploide Chromosomenzahl 24 oder 72. Das wird vor allem ausnahmslos für die Zellen des Kambiums gelten als den einzigen meristematischen Elementen des Stengels. Daneben werden in geringerer Anzahl im Rindenparenchym und im Mark Zellen vorhanden gewesen sein, die eine um wenige Einheiten erhöhte Chromosomenzahl (26, 27 oder 74, 75, 76) besaßen. Endlich müssen noch im Mark, in der Stärkescheide und im Kollenchym mehrere Zellen dagewesen sein mit der tetraploiden, der oktoploiden oder einer noch höheren Chromosomenzahl, und unter diesen werden sich wieder solche befunden haben, bei denen die Chromosomenzahl nicht genau ein Mehrfaches der diploiden betrug, sondern um etliche Einheiten erhöht war (48 bis etwa 54 oder 144 bis etwa 160).

Wenn also die drei tetraploiden Sprosse aus je einer im Stengel schon vor dem Pfropfen vorhandenen tetraploiden Zelle hervorgegangen sind, dann müßte das eine Zelle aus dem Mark, der Stärkescheide oder dem Kollenchym gewesen sein, die ganz genau je die tetraploide Chromosomenzahl in ihrem Kerne führte. Denn die reduzierte Chromosomenzahl der gigas-Formen entspricht ja ganz genau der diploiden der Normalformen.

Da nun genau tetraploide Kerne in den genannten Gewebeformen vorkommen, wie im V. Kapitel gezeigt wurde (vgl. S. 439), so ist diese Entstehungsweise der Adventivsprosse nicht ausgeschlossen. Freilich muß hervorgehoben werden, daß gerade das Mark, die Stärkescheide und das Kollenchym neben der Epidermis diejenigen Gewebesysteme des Stengels sind, die sich am wenigsten an der Kallusbildung und an der Regeneration beteiligen. Andererseits wissen wir aber, daß alle Gewebearten an sich zur Kallusbildung befähigt sind und damit auch, bei Pflanzen, die überhaupt Adventivsprosse bilden können, zur Adventivsproßbildung (Simon 1908). Allerdings ist die Befähigung dazu ungleich groß, und es ist verständlich, daß Kallus-

und Sproßbildung vor allem von dem Kambium ausgehen. Von ihm und dem Kallusgewebe, das aus ihm entsteht, gehen korrelative Hemmungen aus, die eine stärkere Entwicklung von Mark- und Rindenkallus und die Entstehung von Sprossen an ihm verhindern. Erst nach Ausschaltung dieser Hemmungsreize gelang es Simon (1908, S. 380 ff.) bei *Populus canadensis* und *Populus nigra*, auch den Mark- und den Rindenkallus zur Sproßbildung zu veranlassen.

Auch die *Solanum*-Arten verhalten sich bei der Regeneration ähnlich. Zunächst und vor allem entsteht Kallus aus dem Kambium. Aber auch die anderen Gewebe beteiligen sich allmählich daran, und besonders an dem Kallus der Pfropfungen, bei denen die Gewebe sowieso durcheinander gebracht werden, und an denen die entstehenden Adventivsprosse nach und nach immer wieder entfernt werden, ist es unmöglich, nachträglich die Abstammung der einzelnen Kallusteile festzustellen. Allerdings zeigen entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, daß das Kollenchym sich wohl überhaupt nicht am Aufbau des Kallus beteiligt, da seine der Wundfläche benachbarten Zellen in der Regel absterben oder, wenn sie lebend bleiben, sich nicht teilen oder nur einige Korkzellen liefern. Aber die Elemente des Markes und auch die der Stärkescheide mögen wohl gelegentlich mit zum Aufbau des Kallus herangezogen werden, und so bleibt die Möglichkeit bestehen, daß Abkömmlinge solcher Zellen sich auch an der Bildung von adventiven Vegetationspunkten beteiligen.

Aber wenn auch die Möglichkeit vorliegt, wahrscheinlich ist es nicht, daß als Ausgangszellen für die gigas-Adventivsprosse tetraploide Mark- oder Stärkescheidezellen in Betracht kommen. Und zwar nicht allein wegen der an sich geringen Beteiligung dieser Gewebeelemente am Aufbau des Kallus, sondern auch aus anderen Gründen.

Ich habe schon erwähnt, daß von den tetraploiden Karyokinesen, deren Chromosomen genau gezählt werden konnten, nur eine einzige sich befand, die genau die tetraploide Chromosomenzahl 48 besaß. Bei allen anderen war die Zahl um einige Einheiten erhöht. Es scheint demnach, als ob die Vorgänge, die zum Eintritt der Polyploidie führen, gleichzeitig die Ent-

stehung einzelner überzähliger Chromosomen begünstigen. Jedenfalls lassen die bisher vorliegenden Zählungen vermuten, daß unter den polyploiden Zellen solche, die ganz genau die tetraploide Chromosomenzahl besitzen, die Minderheit bilden; die meisten sind hypertetraploid. Damit aber verringert sich erheblich die Wahrscheinlichkeit, daß sie als Ausgangszellen für die bis jetzt erzeugten gigas-Formen in Betracht kommen. Denn diese müssen alle drei ganz genau die tetraploide Chromosomenzahl gehabt haben.

Wichtiger ist ein anderer Grund. Wenn normalerweise im Körper vorhandene tetraploide Zellen sich im vorliegenden Falle an der Regeneration beteiligt hätten, dann wäre zu erwarten, daß sie das gelegentlich auch dann täten, wenn nichtgepfropfte Stengel regenerieren. Das ist aber, soweit meine Erfahrungen reichen, nie der Fall. Und meine Erfahrungen über diesen Punkt sind sehr ausgedehnt, da ich besonders mit *Solanum nigrum* sehr viel Regenerationsversuche gemacht und seit 10 Jahren Tausende von Adventivsprossen an Stengeln und Blättern, sowohl bei dem Nachtschatten wie bei der Tomate, beobachtet habe. Alle ohne Ausnahme waren durchaus normal. Beim gewöhnlichen Ablauf der Vorgänge, die zur Adventivsproßbildung führen, beteiligen sich also die polyploiden Zellen offenbar nicht am Aufbau der adventiven Vegetationspunkte.

Daraus geht natürlich nun nicht etwa hervor, daß sie nicht dazu fähig seien. Es muß im Gegenteil als sehr wahrscheinlich angesehen werden, daß auch diese Zellen noch volle Regenerationsfähigkeit besitzen, und ich werde auf die Möglichkeit, aus ihnen heteroploide Formen zu erzeugen, in einem folgenden Kapitel noch eingehen. Aber es müssen offenbar ganz besondere Bedingungen verwirklicht sein, damit sie ihre Regenerationsfähigkeit entfalten können. Es ist nicht ausgeschlossen, daß durch die Vorgänge bei der Pfropfung und der durch die Verwachsungsgrenze hindurchgehenden Dekapitierung diese Bedingungen gegeben sind. Die Kallusbildung ist vor allem bei den heterogenen Pfropfungen entschieden stärker als bei einfach querdurchschnittenen Stengeln, und besonders das Markgewebe ist bei der von mir immer angewendeten Keilpfropfung für die Verwachsung von Wichtigkeit.

Auf alle Fälle weist die Beobachtung, daß — bis jetzt wenigstens — tetraploide Sprosse nur an Pfropfungen, nicht aber an ungepfropften regenerierenden Stengeln aufgetreten sind, darauf hin, daß die Pfropfung irgendwie an der Entstehung der gigas-Formen beteiligt ist. Das könnte sie aber nicht nur dadurch, daß durch sie in der eben angedeuteten Weise Zellen, die sonst unbeteiligt bleiben, mit zur Regeneration herangezogen werden, sondern auch noch dadurch, daß durch sie eine Zell- oder Kernverschmelzung bewirkt würde. Diese Möglichkeit soll im folgenden Abschnitt besprochen werden.

3.

Nachdem Mische (1901) gefunden hatte, daß die Kerne junger Zellen von verschiedenen Monokotyledonen durch mechanische Einflüsse veranlaßt werden können, durch die Membran hindurch in benachbarte Zellen einzudringen, ist die gleiche Erscheinung verschiedentlich auch bei anderen Pflanzen beobachtet worden. Was bis 1910 bekannt darüber war, ist bei Schweidler (1910) und bei Němec (1910) zusammengestellt. Wichtig sind vor allem die Untersuchungen von Němec, da es diesem Forscher gelang, zu zeigen, daß die übergetretenen Kerne mit den Kernen der befallenen Zellen verschmelzen können; so in der verwundeten Koeoptile von *Zea mais* (Němec 1904 a, S. 9) und in gequetschten Wurzeln von *Pisum sativum* (Němec 1910, S. 234 ff.). Von solchen durch traumatogene Kernübertritte mehrkernig gewordenen Zellen gilt also offenbar die von Strasburger (1907 a, S. 120) formulierte Regel: »Während in Zellen, die ihrer Eigenart nach mehr als einen Kern führen, so den vielkernigen Zellen der unteren Abteilungen der Algen und Pilze, ferner auch den Milchröhren der höchst organisierten Gewächse, die Kerne sich dauernd gesondert zu halten pflegen, neigen sie zur Verschmelzung in solchen Zellen, die normalerweise auf nur einen Kern eingerichtet sind, denen aber aus irgendwelcher Veranlassung mehrere Kerne zufließen.«

Die so entstandenen Zellen mit hyperchromatischen Kernen sind durchaus lebens- und entwicklungsfähig. Ihre Kerne teilen sich, wie Němec für die Wurzeln von *Pisum sativum* nachwies, karyokinetisch und zwar mit erhöhter Chromosomenzahl. Sie

verhalten sich also genau so wie die Kerne apogamer Farnprothallien, die ebenfalls durch Kernübertritte mit nachfolgender Kernverschmelzung eine Verdoppelung der Chromosomenzahl erfahren; nur sind im letzteren Falle die Kernübertritte nicht durch mechanische Eingriffe bewirkt, sondern in den normalen Entwicklungsgang der Pflanze eingeschaltet.

Daß solche Kernverschmelzungen, seien sie durch Kernübertritte, seien sie durch Zellverschmelzungen bedingt, zur Entstehung von Pfropfbastarden führen könnten, ist eine Annahme, die, seit sie zum ersten Male von A. Braun (1850, S. 12) ausgesprochen wurde, oft erörtert worden ist. Seit es sich herausgestellt hat, daß die meisten der bisher beschriebenen Pfropfbastarde zur Kategorie der Periklinalchimären gehören, wird die Hypothese nur noch für das von mir hergestellte *Solanum Darwinianum* aufrecht erhalten (vgl. Winkler 1910, S. 117)¹.

Angesichts der Entstehung von tetraploiden Formen als Adventivsprossen an Pfropfungen muß nun aber mit der Mög-

¹) Baur hat neuerdings in der 2. Auflage seiner »Einführung in die experimentelle Vererbungslehre« (1914, S. 261) die Hypothese aufgestellt, das *Solanum Darwinianum* sei »eine Periklinalchimäre mit *Solanum nigrum* als Epidermis, *Solanum lycopersicum* in der subepidermalen Schicht und mit *Solanum nigrum* in den anschließenden inneren Schichten. Die gefundene Chromosomenzahl 24 ist dann die diploide Chromosomenzahl von *Solanum lycopersicum* und die Reduktionsteilung unterbleibt nach dieser Deutung in den Tomatenpollenmutterzellen, welche in dieser Chimäre beiderseits von Nachschattengewebe umschlossen sind, oder sie erfolgt erst auf ungewohnt späten Entwicklungsstadien. Baur hat das *Solanum Darwinianum* nie gesehen, geschweige denn es jemals untersucht. Was ihn dazu veranlaßt hat, in einem Buche, in dem er uns Anderen den trefflichen Rat gibt (S. 329), »viel mehr Experimentieren und weniger Theoretisieren ist die Parole für die nächste Zeit«, diese Hypothese aufzustellen, mag unerörtert bleiben. Die Hypothese ist natürlich falsch. Ich würde auf sie nicht eingehen, wenn sie nicht auch von Tischler (1915, S. 214) als mögliche Deutung angeführt würde. Sie wäre aber nur dann möglich, wenn die Chromosomenzahl 24 in den Keimzellen des *Solanum Darwinianum* nicht die reduzierte wäre. Nun habe ich aber ausdrücklich angegeben (vgl. Winkler 1910, S. 117), daß sie die reduzierte ist. In der Tat findet sich auch in den subepidermalen somatischen Zellen der Pflanze die Chromosomenzahl 48. Auch ohne diese Feststellung aber ergibt sich schon aus der Untersuchung der Keimzellen allein mit voller Sicherheit, daß die in ihnen vorgefundenen Mitosen mit 24 Chromosomen Reduktionsteilungen darstellen. Denn es ist auch bei der Tomate unmöglich, meiotische und somatische Karyokinesen miteinander zu verwechseln, wovon ein Blick auf die dieser Arbeit beigegebenen Tafeln überzeugen wird. — Die von Baur vermutete Periklinalchimäre ist seit 1910 in meinen fortgesetzten Pfropfbastardierungs-

lichkeit von Kernverschmelzungen auch zur Erklärung dieses Falles gerechnet werden. Ich halte es für wahrscheinlich, daß die Ausgangszellen der gigas-Formen dadurch tetraploid wurden, daß zwei diploide Kerne benachbarter Zellen miteinander verschmelzen.

Es ist selbstverständlich, daß sich ein bündiger Beweis dafür nicht liefern läßt; das liegt in der Natur der Sache. Auch den Nachweis, daß bei der Methode, die ich bei meinen Versuchen befolgte, wirklich Kernübertritte erfolgen, kann ich nicht führen. Strasburger (1909) hat seinerzeit Pfropfungen von *Solanum nigrum* auf *Solanum lycopersicum*, die nach meinen Angaben hergestellt und weiter behandelt wurden, auf Kernübertritte untersucht und keine gefunden, woraus er den durchaus unzulässigen Schluß zog, daß Kernverschmelzungen zwischen Reis und Unterlage allgemein nicht vorkämen. Diese Schlußfolgerung ist um so unzulässiger, als Strasburger bei seinen Untersuchungen von ganz falschen Voraussetzungen über den Zeitpunkt und den Ort allenfallsiger Kernübertritte ausging. Er berichtet über seine Methode folgendermaßen (1909 S. 514f.): »Nach erfolgter Verwachsung von Reis und Unterlage wurden die Versuchsexemplare an der Verwachsungsstelle geköpft, und damit eine Schnittfläche geschaffen, welche die Gewebe der Unterlage zu den beiden Seiten des Querstreifens des Reises aufwies. Zwischen 12 und 48 Stunden nach dieser Operation trug ich dann mit einem Rasiermesser eine Querscheibe, die sofort mit Chromosmiumessigsäure fixiert wurde, von dem Scheitel des Stumpfes ab. Die Höhe der abgetragenen Scheiben schwankte zwischen 2 und 4 mm. Jede Scheibe verfügte bei ihrer Fixierung über die 24 bis 48 Stunden alte obere und über die eben erst hergestellte untere Schnittfläche. Da die obere Schnittfläche der Scheiben zur Zeit ihrer Fixierung von versuchen viermal aufgetreten. Die zwischen Nachtschattengewebe eingeschaltete subepidermale Tomatenschicht fühlt sich ganz wohl an ihrem Orte und führt die Reduktionsteilung normal und rechtzeitig durch. — Durch die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit ist aber natürlich eine neue Deutung für das Vorkommen der reduzierten Chromosomenzahl 24 in den Keimzellen von *Solanum Darwinianum* möglich geworden: die subepidermale Schicht des Pfropfbastards könnte nämlich zur tetraploiden Form von *Solanum lycopersicum* gehören. Ich halte das aber nicht für zutreffend. Doch würde es den Rahmen dieser Arbeit überschreiten, die Frage nach der Zusammensetzung des *Solanum Darwinianum* zu erörtern.

12 bis 48 Stunden alt, die untere frisch hergestellt war, so mußte die untere Kernübertritte zeigen, falls solche erfolgten, die der oberen Schnittfläche nahen Teile verschmolzene Kerne und etwaige autoregulative Kernteilungen.«

Über das Ergebnis wird dann mitgeteilt, daß gleich der Beginn der Untersuchung insofern eine Überraschung brachte, als er stellenweise an den Verwachungsstellen vielkernige Zellen zeigte. Hingegen gelang es in keinem Fall, einen fixierten Kerndurchtritt, weder an der unteren Schnittfläche, noch sonstwo in den Präparaten zu erblicken. Kernteilungen lagen nur spärlich vor, soweit sie aber zur Beobachtung kamen, waren sie typisch vegetativ und zeigten diploide Chromosomenzahlen. Vielkernige Zellen waren gelegentlich dort vertreten, wo die Gewebe der verwachsenden Pflanzen ineinander gewuchert hatten« (S. 516).

Strasburger schließt aus diesem Befunde, daß Kernverschmelzungen zwischen Reis und Unterlage nicht in Betracht gezogen werden dürften. Ich habe schon früher (1909, S. 36) demgegenüber darauf hingewiesen, daß für die Entscheidung dieser Frage negative Befunde selbst in tausenden von Pfropfungen so gut wie wertlos sind. Insbesondere aber können die Untersuchungen, auf die sich Strasburger stützt, zur Klärung der Frage überhaupt nur in ganz beschränktem Maße herangezogen werden, da er am falschen Orte und zur falschen Zeit untersuchte. Wenn man sich die Bedingungen vergegenwärtigt, unter denen bei Pfropfungen und ihrer weiteren Behandlungen Kernübertritte stattfinden könnten, so ist es klar, daß dabei die glatten Dekapitationsschnitte am allerwenigsten in Betracht kommen. Sie werden mit dem scharfen Rasiermesser hergestellt, es finden keinerlei Quetschungen und Gewebezerreißen dabei statt, und die unmittelbar vom Schnitt betroffenen und knapp unterhalb der Schnittfläche liegenden Zellen gehen unter den Bedingungen des Versuchs sowieso sehr bald zugrunde. Es mußte von vornherein als wahrscheinlicher gelten, daß Kernübertritte, wenn überhaupt, bei anderen zu der Methodik der Pfropfbastardversuche gehörigen Teiloperationen stattfinden müssen. Und zwar in erster Linie bei dem Pfropfvorgang selbst.

Dabei wird der Stengelstumpf der entgipfelten Unterlage längsgespalten, der Stengel des Reises keilförmig zugespitzt, und unmittelbar darauf werden beide Teile miteinander verbunden und durch den Bastverband fest gegeneinander gedrückt. Es ist ganz unvermeidlich, daß dabei Quetschungen und Pressungen besonders auf die weichen Gewebe des Kambiums ausgeübt und dabei Bedingungen hergestellt werden müssen, die, wie das Němec für Pisumwurzeln ja auch experimentell sicher gestellt hat, Kernübertritte und Kernverschmelzungen begünstigen. Natürlich werden das immer Ausnahmefälle sein, und insbesondere der Fall, daß ein Kernübertritt zwischen Reis und Unterlage stattfinden kann, muß naturgemäß selten sein; und es ist ebenso natürlich weiterhin ein seltener Ausnahmefall, daß eine solche Zelle bei der Weiterbehandlung der Pfropfung zum Aufbau eines adventiven Vegetationspunktes mit herangezogen wird. Dazu ist zunächst erforderlich, daß der Dekapitationschnitt in geeigneter Entfernung von der betreffenden Zelle geführt wird, und das ist selbstverständlich durchaus dem Zufall überlassen.

Ein zweites für Kernübertritte günstiges Stadium in der Reihe der Eingriffe, denen die Versuchspflanzen bei Pfropfbastardversuchen unterworfen werden müssen, ist dann gegeben, wenn die Adventivsproßbildung im vollen Gange ist. Denn dann werden alle sicher artreinen Sprosse abgeschnitten oder mit der Pinzette abgeknipst, sobald ihre Beschaffenheit mit Sicherheit erkannt werden kann, und dabei erfolgen wieder die verschiedenartigsten Quetschungen und sonstigen mechanischen Beeinflussungen des regenerierenden Kallusgewebes. Dabei mögen vor allem in den meristematischen Geweben des Kallus wiederum die Bedingungen für Kernübertritte und Zellverschmelzungen gegeben sein.

In diesen beiden Stadien also, nicht unmittelbar nach der Dekapitierung, müssen die Verwachsungsstellen auf Kernübertritte untersucht werden. Bis jetzt habe ich den positiven Nachweis eines Kernübertrittes auch in diesen Stadien noch nicht erbringen können. Er wäre ja erst dann einwandfrei erbracht, wenn ein fixierter Kerndurchtritt zur Beobachtung käme. Man muß sich aber gegenwärtig halten, daß bei der Selten-

heit des Vorganges an sich und bei der großen Schnelligkeit, mit der er sich sicherlich abspielt, die Wahrscheinlichkeit äußerst gering sein muß, ihn in einem Präparate zu finden. Dazu kommt etwas Weiteres. Es ist wohl am wahrscheinlichsten, daß die Kernübertritte zwischen Kambiumzellen sehr bald nach der Vereinigung von Reis und Unterlage unter dem Einflusse der Anlegung des Bastverbandes vor sich gehen. Wenn man nun aber aus einer solchen Pflropfung unmittelbar nach dem Festziehen des Verbandes ein Stück aus der Verwachsungsstelle herausschneidet, um es in die Fixierungsflüssigkeit zu übertragen, so ist es natürlich unvermeidlich, daß dabei der Verband gelöst oder zum mindesten gelockert wird, wodurch gerade die Bedingungen für Kerndurchtritte und Zellverschmelzungen wieder rückgängig gemacht werden. Damit vermindert sich weiter die Wahrscheinlichkeit, einen solchen Kernübertritt im Präparat zu finden.

Bei dieser Lage der Dinge ist man auf indirekte Schlußfolgerungen angewiesen. Diese aber lassen es mir als wahrscheinlich erscheinen, daß an den Verwachsungsstellen in der Tat Kernübertritte und Zellverschmelzungen stattfinden können. In Betracht zu ziehen sind dabei in erster Linie die Kambiumzellen, da sie die Hauptmasse des Kallusgewebes und der Adventivsprosse liefern, und für die vorliegende Arbeit nur Kernübertritte und Verschmelzungen zwischen Zellen derselben Art, — die an sich wohl noch leichter vor sich gehen können als entsprechende Vorgänge zwischen Reis und Unterlage, besonders falls beide zu verschiedenen Arten gehören.

Wenn man das Verwachsungsgewebe untersucht, so findet man, wie das ja schon Strasburger aufgefallen war, gar nicht selten mehrkernige Zellen, die im normalen Gewebe, wie schon früher auseinandergesetzt wurde, nur sehr vereinzelt angetroffen werden. Im Kambium des normalen Stengels finden sich zwei- oder mehrkernige Elemente überhaupt nicht. Gerade aber in dem Kambium von Reis und von Unterlage sowie in den meristematischen Geweben, die nach der Verwachsung aus ihm hervorgegangen sind, finden sich Zellen mit zwei und mehr Kernen gar nicht so selten. Die Kerne liegen manchmal eng nebeneinander, manchmal in weiterem Abstand voneinander.

Gelegentlich finden sich mitten in den meristematischen Geweben geradezu plasmodiumähnliche Gebilde, die eine größere einheitliche Plasmamasse mit der entsprechenden Anzahl von Kernen darstellen. Auffällig sind auch die Größenunterschiede zwischen den Kernen der Zellen des kambialen Kallusgewebes. Bei ungestörter Entwicklung von Kallus aus dem Kambium, wie er sich z. B. bei einfacher Sproßneubildung an dekapitierten Stengeln bildet, sind die Elemente sehr gleichartig ausgebildet, Zellen und Kerne allenthalben zunächst wenigstens, solange die Gewebe den meristematischen Charakter beibehalten, gleich groß. Im Kambialkallus von Pfropfungen dagegen liegen häufig nebeneinander im sonst gleichartigen Gewebe Zellen mit verschieden großen Kernen. Alle diese Erscheinungen lassen sich wohl am einfachsten durch die Annahme erklären, daß durch den Druck, den der Pfropfverband auf die zarten Kambiumzellen ausübt, und durch die Pressungen und Spannungen, die bei dem Verwachsungsvorgang in den Geweben auftreten müssen, günstige Bedingungen für Kernübertritte und Zellverschmelzungen geschaffen werden. Die experimentellen Untersuchungen von Němec haben bewiesen, daß in gequetschten embryonalen Geweben Kerndurchtritte und Kernverschmelzungen vorkommen, und die eben erwähnten Vorkommnisse in dem Kallusgewebe der Pfropfungen machen es wahrscheinlich, daß hier dasselbe stattfindet. Man wird sich vorstellen müssen, daß durch die mechanischen Beeinflussungen Porenerweiterungen und Risse in den Zellwänden eintreten, die den Weg öffnen, auf dem unter dem Einfluß der Pressungen und Spannungen im Gewebe der Inhalt einer Zelle ganz oder zum Teil in die andere hinübergedrängt wird (man vergleiche dazu auch die Erörterungen von Schweidler 1910, S. 565 ff. über die Mechanik von Kernübertritten).

Auf diese Weise können zwei-, drei- und mehrkernige Zellen und die plasmodiumähnlichen Zusammenfließungen entstehen, die sich im Kambialkallus beobachten lassen, und bei nachfolgender Verschmelzung der Kerne können sich polyploide Kerne bilden, deren Größe in direktem Verhältnis zu ihrer Chromosomenzahl steht. Bei entsprechender Lage der Dekapitationsschnittfläche kann es dann vorkommen, daß eine solchermaßen tetraploid ge-

wordene Zelle, die mitten zwischen normal diploid gebliebenen liegt, zum Aufbau eines adventiven Vegetationspunktes mit herangezogen wird.

Ich halte es nun für wahrscheinlich, daß die tetraploiden Zellen, die zum Ausgangspunkt der gigas-Formen von *Solanum nigrum* und *lycopersicum* wurden, in der geschilderten Weise entstanden sind, und halte diese Annahme für besser begründet als die Vermutung, daß es schon vorher in den regenerierenden Stengeln vorhandene tetraploide Zellen gewesen seien, wie solche ja nach den Darlegungen des vorhergehenden Abschnittes tatsächlich vorkommen. Und zwar erstens deswegen, weil die normale somatische Chromosomenzahl der gigas-Formen ganz genau die tetraploide ist. Nun zeigen aber die normal im Pflanzenkörper vorhandenen tetraploiden Zellen eine so starke Neigung zur Vermehrung der Chromosomenzahl um einige Einheiten, daß unter ihnen solche mit genau der tetraploiden Zahl zweifellos in der Minderheit sind. Dagegen haben natürlich die Kambiumzellen als embryonale Elemente alle genau die diploide Chromosomenzahl, so daß aus der Verschmelzung zweier Kambiumzellkerne ein exakt tetraploider Kern hervorgehen muß. — Zweitens sind es die Zellen des Kambiums, die sich vor allem am Aufbau des Kallusgewebes wie besonders an dem der adventiven Vegetationspunkte beteiligen, während die im Körper normal vorhandenen hyperchromatischen Zellen gerade zu solchen Geweben gehören, die am allerwenigsten dafür in Betracht kommen. — Und drittens macht diese Annahme es verständlich, warum — bisher wenigstens — Adventivsprosse mit tetraploiden Zellen nur an Pfropfungen aufgetreten sind, niemals aber an unter gewöhnlichen Umständen regenerierenden Sprossen, obwohl von denen eine sehr große Zahl genau beobachtet wurde. Es muß also irgend etwas mit der Pfropfung und den auf sie folgenden Eingriffen verbunden sein, was für das Entstehen der gigas-Formen ausschlaggebend ist. Und das scheinen mir eben die geschilderten mechanischen Beeinflussungen zu sein, die optimale Bedingungen für Kernverschmelzungen herstellen.

Bei alledem muß freilich im Auge behalten werden, daß die andere Erklärungsmöglichkeit keineswegs als ausgeschlossen angesehen werden kann; die letzterörterte ist nur die wahrschein-

lichere. Eine endgültige Entscheidung wird überhaupt schwer zu erbringen sein. Weitere Anhaltspunkte aber werden sich ergeben durch noch eingehendere Untersuchung der Pfropfungen vor, während und nach der Verwachsung, und durch weitere umfangreiche Beobachtung solcher Adventivsprosse, die an ungepfropften Stengelteilen regenerierender Pflanzen entstehen.

IX. Tetraploidie und Mutation.

de Vries hat von Anfang an *Oenothera gigas* als diejenige seiner neuen Formen bezeichnet, die am meisten Anspruch darauf habe, als neue Art zu gelten. Noch in seinem letzten Buche (1913, S. 176 f.) spricht er von ihr als einer »Rasse« mit »Merkmale, welche sie sofort als eine gute Art und nicht etwa als eine Varietät kennzeichnen« und legt dar, daß alles, was wir an ihr beobachten, »offenbar zu der Auffassung der *Oenothera gigas* als einer guten, von ihrer Mutterart durchaus verschiedenen Spezies berechtigt«. Gates (1915a, S. 120) ist derselben Ansicht: »From whatever point of view we consider *gigas* in relation to *Lamarckiana*, it deserves to be ranked as a distinct species.«

Während sich also de Vries und Gates in der Auffassung begegnen, daß *Oenothera gigas* eine neue gute Art sei, weichen sie stark voneinander ab in ihrer Auffassung von der Bedeutung der Tetraploidie, die Fräulein Lutz und Gates bei *Oenothera gigas* sichergestellt haben.

de Vries sieht in der Verdoppelung der Chromosomenzahl nur eins der Merkmale, durch die sich die neue Art von der Mutterart unterscheidet; Gates dagegen erblickt in den Eigenschaftsänderungen der *Oenothera gigas* die Folge der Chromosomenverdoppelung. Auch de Vries gibt jetzt bis zu einem gewissen Grade zu, daß der Unterschied in der Chromosomenzahl zwischen *Oenothera Lamarckiana* und *Oenothera gigas* nicht ohne weiteres den anderen Unterschieden zwischen den beiden Formen gleichzustellen ist, da er (1913, S. 177) auf Grund der bekannten Versuche der Marchals an Laubmoosen anerkennen muß, daß die Verdoppelung der Chromosomenzahl eine Vergrößerung der Zellen und Abweichungen im Bau und in

der Größe der Organe zur Folge hat. »Aus diesem Grunde darf man die mit ihren Befunden übereinstimmenden Differenzen zwischen *Oenothera gigas* und *Oenothera Lamarckiana* als Folgen der Verdoppelung der Chromosomenzahl betrachten.« Aber er ist der Ansicht, daß »*Oenothera gigas* außerdem eine Reihe von Merkmalen hat, welche nicht durch diese Verdoppelung bedingt zu sein brauchen, wie z. B. die Hinaufschiebung der Achselknospen am Stengel, die leichte Keimfähigkeit der Samen usw. Die Unabhängigkeit dieser und anderer Eigenschaften wurde anfangs von Gates übersehen, dann aber von Stomps (1910, S. 62—64) in einer kritischen Behandlung der ganzen Frage klargestellt und von Gates (1911, S. 600 und 602) anerkannt. Als dritte Gruppe von Merkmalen erwähne ich die Tatsache, daß bei der Entstehung von *Oenothera gigas* nebenbei auch die Laeta-Pangene in ihrer Lage verändert worden sind. Offenbar kann auch dieses nicht als eine Folge der Verdoppelung der Chromosomen betrachtet werden.«

Doch hält Gates (1913, S. 133 ff.; 1915a und b an verschiedenen Stellen) an der Auffassung fest, daß wenigstens die wichtigsten Abweichungen der *Oenothera gigas* durch ihre abweichende Chromosomenzahl bedingt seien. Er sagt, und hat damit sicherlich recht (1913, S. 136): »Since it is possible to explain easily so many apparently diverse morphological and physiological characters in *gigas* as the result of a single initial change in nuclear structure and consequently in cell size, one must hesitate before affirming that any character of *gigas* is necessarily the result of another (additional) change.« Und eine Erörterung über die hyperdiploide *Oenothera lata*, die ein Chromosoma mehr als ihre Mutterart hat, schließt er mit der Bemerkung, es sei »clear that we must consider the peculiarities of *lata* a result and not merely an accompaniment of the presence of the extra chromosome. We must, moreover, visualize the change as a cell change and the special features of *lata* as its external expression. The same point of view applies probably to all other mutants« (Gates 1915b, p. 524). Auch Bartlett (1915a, p. 143) kommt zu demselben Ergebnis: »The experiments of the Marchals give us the strongest reason to believe that the visible differences between *Oenothera Lamarckiana* and *Oeno-*

thera gigas have been correctly interpreted as due to the doubling in the latter of the chromosome number.«

Wir können nun an dieser Stelle eine Erörterung der Beziehungen zwischen Tetraploidie und Mutation nicht umgehen, da natürlich die experimentelle Herstellung tetraploider Formen bei höheren Pflanzen neue Gesichtspunkte zur Entscheidung dieses Problems ergeben muß, und da es von dieser Entscheidung abhängt, wie unsere gigas-Formen selbst zu beurteilen sind. Denn wenn die Behauptung von de Vries, daß seine *Oenothera gigas* eine gute neue Art sei, aufrecht zu erhalten ist, und wenn ihre neuen Eigenschaften von der Verdoppelung der Chromosomenzahl abhängen, dann müßten die gigas-Formen von *Solanum* als die ersten experimentell hergestellten neuen Arten bei höheren Pflanzen angesehen werden.

Es ist also zu untersuchen erstens, ob die abweichenden Eigenschaften derjenigen gigas-Formen, die wie *Oenothera gigas* und unsere *Solanum*-Riesen nachweislich aus diploiden Arten entstanden sind, restlos durch ihre Tetraploidie zu erklären sind, und zweitens, ob die tetraploiden Formen als Arten anzusehen sind.

1. Sind die abweichenden Eigenschaften der gigas-Formen durch ihre Tetraploidie bedingt?

Die Entscheidung der Frage, ob die abweichenden Eigenschaften tetraploider Formen durch ihre Tetraploidie bedingt sind, ist aus zwei Gründen theoretisch von großer Wichtigkeit. Einmal ist, wenn die Frage zu bejahen ist, eine ganze Kategorie von Mutationen erklärt, da der Mutationsvorgang auf die Veränderung der Chromosomenzahl zurückgeführt wäre. Zweitens würde die Bejahung der Frage eine wesentliche Stütze für die Richtigkeit der Auffassung liefern, daß zwischen den Chromosomen und den äußeren Eigenschaften eines Organismus ein kausaler Zusammenhang besteht. Denn während wir jetzt als gesicherte Tatsache nur den Nachweis haben, daß oft Änderungen in der äußeren Gestalt von solchen in der Chromosomenzahl begleitet sind, hätten wir dann die Tatsache sichergestellt, daß Änderungen der Chromosomenzahl solche der Gestalt hervorrufen.

Für unsere gigas-Formen von *Solanum* besteht wie für die

Oenothera gigas von de Vries und die anderen gigas-Mutationen theoretisch nur eine doppelte Erklärungsmöglichkeit. Entweder verdanken die gigas-Eigenschaften einem Mutationsvorgang ihre plötzliche Entstehung und die verdoppelte Chromosomenzahl ist nur eine der dadurch neu entstandenen Eigenschaften, oder die Verdoppelung der Chromosomenzahl ist das Primäre, auf dem das Hervortreten der gigas-Eigenschaften beruht.

Wie die mehrfach angeführten, einander schroff gegenüberstehenden Ansichten von de Vries, Stomps und anderen einerseits, von Gates, Bartlett und anderen andererseits zeigen, ist für die *Oenotheren* gegenwärtig eine endgültige Entscheidung der Frage direkt nicht zu geben. Das beruht darauf, daß man über die Entstehung der abgeänderten Chromosomenzahlen der gigas-*Oenotheren* nichts weiß, sowie darauf, daß die Stammarten der gigas-*Oenotheren* Formen sind, die nicht konstant sind, sondern stark »mutieren« und dabei auch »Mutationen« liefern, bei denen die abweichenden Eigenschaften nicht von Abweichungen in den Chromosomenzahlen begleitet werden. So bleibt vorläufig die Möglichkeit offen, daß auch die Abweichungen der gigas-Formen von ihren Stammarten auf entsprechende Mutationsvorgänge zurückzuführen seien und mit der Verdoppelung der Chromosomenzahl nichts zu tun hätten.

Bei unseren gigas-Formen von *Solanum* liegt die Frage wesentlich günstiger. Denn die erste Möglichkeit, ihre Entstehung durch einen Mutationsvorgang, läßt sich für sie so gut wie sicher ausschließen. Weder *Solanum nigrum* noch *Solanum lycopersicum*, Sorte »König Humbert, mit gelben Früchten« sind mutierende Arten im Sinne von de Vries. Sie sind vielmehr völlig konstant, soweit die Beobachtung reicht. Ich kultiviere beide Arten in reinen Linien seit 10 Jahren und habe Tausende von Individuen unter Beobachtung gehalten. Es haben sich niemals auch nur die geringsten Abweichungen gezeigt. Beide Arten bestäuben sich übrigens regelmäßig selbst. Ein Zweifel daran, daß beide Arten bei Aussaat völlig konstant sind, ist demnach nicht möglich. Sie stehen damit in scharfem Gegensatz zu den *Oenotheren*.

Auch die sehr zahlreichen Adventivsprosse, die ich von beiden

Arten gewonnen und genau beobachtet habe, wiederholten, wie schon erwähnt (vgl. S. 493) durchaus völlig rein den Typus der reinen Linie, zu der sie gehörten. Die einzigen Ausnahmen bilden eben die drei in dieser Arbeit beschriebenen Triebe. Ihre Entstehung aber auf einen Mutationsvorgang im Sinne von de Vries zurückzuführen, erscheint mir angesichts der völligen Konstanz der Stammarten als ganz ausgeschlossen, würde übrigens auch nichts erklären und überhaupt nur dann annehmbar sein, wenn andere näher liegende Erklärungsmöglichkeiten ganz ausgeschlossen wären. Das aber ist durchaus nicht der Fall. Im Gegenteil, es ließ sich nachweisen, daß das Auftreten von tetraploiden Zellen im regenerierenden Kallus sich durchaus ohne Zuhilfenahme eines Mutationsvorganges erklären läßt. Es beruht nämlich entweder auf einer Kernverschmelzung oder auf einer Chromosomenvermehrung, wie sie im normalen Verlaufe der Entwicklung bei zahlreichen Zellen vorkommt.

Und nun liegt die Sache so: erfolgt die Adventivsproßbildung aus lauter diploiden Zellen, so entstehen immer und ausnahmslos typische Repräsentanten der reinen Linie. Erfolgt sie dagegen aus tetraploiden Zellen, so entstehen gigas-Formen. Es ist also zweifellos die Tetraploidie Ursache des Auftretens der gigas-Eigenschaften. Und da die Tetraploidie nicht auf einem Mutationsvorgang beruht, so hat also die Entstehung der gigas-Formen, wenigstens bei *Solanum*, nichts mit der Mutation zu tun. Man müßte denn annehmen, daß der geheimnisvolle Mutationsvorgang, auf dem das Erscheinen der gigas-Eigenschaften beruht, niemals in diploiden, stets dagegen in tetraploiden Zellen vor sich gehe. Das aber würde nur eine höchst unnötige Umschreibung dessen bedeuten, was die richtige Deutung gibt: das Auftreten der gigas-Eigenschaften beruht auf der Verdoppelung der Chromosomenzahl.

Damit sind die beiden am Eingange dieses Abschnittes aufgeworfenen Fragen in positivem Sinne beantwortet. Wir haben Zellen mit abweichenden Chromosomenzahlen gezwungen, zum Ausgangspunkt neuer Individuen zu werden, und es hat sich gezeigt, daß diese Individuen abweichende Eigenschaften haben. Daraus ist der bündige Schluß zu ziehen, daß die Gestaltung von den Chromosomen beeinflusst wird. Zweitens stellt es sich

heraus, daß es unnötig ist, für das Hervortreten der gigas-Eigenschaften einen besonderen Mutationsvorgang zu vermuten; die Mutation ist für diesen Fall zurückgeführt auf die Verdoppelung der Chromosomenzahl.

Das gilt zunächst für die gigas-Formen von *Solanum*. Aber es wird nun natürlich höchst wahrscheinlich, daß die Gattessche Deutung der *Oenothera gigas* richtig ist. Doch möchte ich diesen Punkt hier nicht ausführlich erörtern, da ich an andrem Orte darauf zurückkommen werde.

Den Nachweis, daß die Unterschiede tetraploider Formen von ihren diploiden Stammformen auf ihrer Tetraploidie beruhen, bildet des weiteren eine Stütze für die Ansicht, daß auch bei solchen »Mutationen«, bei denen nicht die tetraploide, sondern irgendeine andere heteroploide Chromosomenzahl konstant gefunden wird, die abweichenden Eigenschaften auf dem Vorhandensein der heteroploiden Chromosomenzahl beruhen, daß also z. B. *Oenothera lata* in der Tat so zu deuten ist, wie Gates es in der eben angeführten Äußerung (vgl. S. 503) tut. Doch werde ich auch darauf anderwärts näher eingehen.

2. Sind die tetraploiden Formen als Arten anzusehen?

Wir können bei der Erörterung der Frage, ob die tetraploiden Formen als Arten anzusehen sind, davon absehen, genau festzulegen, was wir unter einer Art verstehen wollen. Denn es handelt sich ja nur darum, festzustellen, ob sie in demselben Sinne als Arten aufzufassen sind wie ihre Stammformen.

de Vries hat sich, wie schon erwähnt wurde, mehrfach sehr nachdrücklich dafür ausgesprochen, daß seine *Oenothera gigas* als gute Art anzusehen sei. Er begründet es folgendermaßen (1913, S. 7): »Unter den Abkömmlingen der *Oenothera Lamarckiana* können wir verschiedene Gruppen unterscheiden. Die erste umfaßt die *Oenothera gigas*, welche offenbar progressiver Natur ist, und in ihrer doppelten Anzahl von Chromosomen ein Merkmal hat, welches sonst in der ganzen Gruppe fehlt und somit für diese völlig neu ist, während es in anderen Gattungen ganz gewöhnlich als ein Merkmal guter Arten betrachtet wird. Auch in bezug auf die Bastardierungen verhält sich *Oenothera gigas* verschieden von den übrigen bisher untersuchten Mutanten,

indem sie mit älteren Arten durchweg intermediäre Bastarde gibt, und diese fast stets in hohem Grade in ihrer Fruchtbarkeit geschwächt sind. Auf Grund dieser beiden Punkte würde die *Oenothera gigas* auch dann als eine gute Art zu betrachten sein, wenn man die Artberechtigung der übrigen Mutanten in Frage stellen wollte«. Und ebenso heißt es (1913, S. 176) von *Oenothera gigas*: »Diese Rasse verhält sich in vielen Hinsichten anders als die übrigen Abkömmlinge der *Oenothera Lamarckiana*, und zwar teils in der großen Seltenheit ihres Auftretens, teils in ihren äußeren Merkmalen, welche sie sofort als eine gute Art und nicht etwa als eine Varietät kennzeichnen, teils in ihren Kreuzungen, welche diese Auffassung in auffallender Weise bestätigen. Die Bastardierungen gelingen in der Regel schwierig, und die Hybriden sind fast ausnahmslos entweder durchaus, oder doch nahezu steril, und zwar um so weniger fruchtbar, je weiter die mit der *Gigas* verbundene Art systematisch von ihr entfernt ist. Erwägt man dabei, daß dieselben Arten mit der *Lamarckiana* stets ausreichend fertile Bastarde geben, so gelangt man zu der Folgerung, daß die systematische Distanz zwischen ihnen und der *Gigas* eine bedeutend größere ist, als zwischen ihnen und der *Lamarckiana*. Dieses berechtigt dann offenbar zu der Auffassung der *Oenothera gigas* als einer guten, von ihrer Mutterart durchaus verschiedenen Spezies«. Und endlich (1913, S. 188): »In bezug auf die Sterilität, bzw. äußerst geringe Fertilität der Kreuzungen sowie der Bastarde verhält sich *Oenothera gigas* nicht wie eine Varietät, sondern wie eine gute Art. Diese Tatsache lehrt, daß sie nicht durch Umlagerung bereits vorhandener Pangene, sondern durch die Bildung eines völlig neuen Erbschaftsträgers entstanden ist«.

Es sind also insgesamt vier Gründe, die de Vries dazu bestimmen, in *Oenothera gigas* eine gute neue Art zu sehen: 1. ihre Fertilitäts-Verhältnisse, 2. ihr Verhalten bei der Kreuzung, 3. ihre äußeren Merkmale, 4. ihr Besitz der doppelten Chromosomenzahl. Nachdem die experimentell hergestellten *gigas*-Formen gezeigt haben, daß die äußeren Merkmale von der verdoppelten Chromosomenzahl abhängig sind, fallen der dritte und der vierte Grund zusammen, und es bleiben also drei übrig, die wir auf ihre Stichhaltigkeit zu prüfen haben.

Daß de Vries, wie besonders die letzterwähnte Äußerung zeigt, so hohen Wert auf die geringe Fertilität der Kreuzungen sowie der Bastarde legt, ist nicht recht verständlich. *Oenothera gigas* selbst hat nach Gates (1915 a, p. 212), nur 27,6 bis 42,6 % guten Pollen, und von den nach Selbstbestäubung entstehenden Samen sind nach Renner (1914, S. 140) bis zu 27 % taub. Bei *Oenothera Lamarckiana* sind 24,9 bis 57,6 % Pollen gut (Gates 1915 a, p. 212), und bei Selbstbestäubung gibt sie mindestens zur Hälfte taube Samen (Renner 1914, S. 135). Und für die anderen *Oenotheren* gelten ähnliche Zahlen. Wenn also schon bei den zur Kreuzung verwendeten Formen die Fertilität so gering ist, so ist es nach den allgemeinen Erfahrungen über Keimzellbildung und Fruchtbarkeit der Bastarde nicht verwunderlich, wenn bei ihnen der Grad der Sterilität sich erhöht. Jedenfalls aber kann daraus, daß das bei bestimmten Kombinationen in besonders hohem Maße der Fall ist, nicht der Schluß gezogen werden, daß es sich dabei um Artkreuzungen, in den anderen Fällen um Varietätenkreuzungen handle. Im vorliegenden Falle jedenfalls erklärt sich der Umstand, daß dieselben Arten, die mit *Oenothera Lamarckiana* »ausreichend fertile« Bastarde geben, mit *Oenothera gigas* entweder durchaus oder doch »nahezu sterile« Bastarde bilden, zur Genüge aus den Chromosomenzahlen, wie nicht weiter ausgeführt zu werden braucht.

Auch Gates, der wie erwähnt, in *Oenothera gigas* ebenfalls eine gute Art erblickt, erörtert ihre Fertilität und sagt (1915 a, p. 120): »It even satisfies Huxley's criterion of a distinct species, for it exhibits a large degree of sterility when crossed with its neighbours«. Aber er fügt sehr mit Recht hinzu: »This criterion has, however, very largely broken down; as witness the Bovidae among animals, which are fertile inter se; and among plants the species of *Oenothera* such as *biennis*, *Lamarckiana*, *grandiflora*, *muricata* and *Hookeri*, many of the hybrids of which show undiminished fertility. No one can reasonably pretend that these all belong to the same species«. Many other cases might be cited.«

Der zweite Grund, weswegen de Vries in *Oenothera gigas* eine gute Art erblicken möchte, ist ihr Verhalten bei Kreuzungen. Es läßt sich kurz dahin zusammenfassen, daß *Oeno-*

thera gigas bei der Kreuzung mit der Mutterart *Oenothera Lamarckiana* einförmige intermediäre konstante Bastardrassen liefert, während die anderen Mutanten bei der Rückkreuzung mit *Oenothera Lamarckiana* eine zweiförmige erste Generation ergeben (de Vries 1913, S. 108 ff.). Hier stimmt Gates (1915 a, p. 237) mit de Vries überein: »*Oenothera gigas* behaves as all true species were formerly supposed to do, in giving intermediate and more or less uniform and constant hybrids which are for the most part sterile. This is in strong contrast to some of the other mutants.«

Nun ist aber der Beweiskraft dieser Argumentation durch die Untersuchungen von Renner (1914) der Boden entzogen worden. Renner wies nach, daß bei verschiedenen *Oenothera*-Kreuzungen Einförmigkeit der Bastard-Generation und Konstanz in aufeinanderfolgenden Generationen dadurch vorgetäuscht werden kann, daß gewisse Kombinationen regelmäßig auf mehr oder weniger weit vorgeschrittenem Stande der Embryoentwicklung absterben. Nimmt man dazu, daß schon manche Pollenkörner und Eizellen abortieren, und daß auch von den einen Keimling enthaltenden und scheinbar normal ausgebildeten Samen nicht alle keimen, so muß man East beistimmen, wenn er in einer Besprechung von Gates Buch (in *Rhodora*, Bd. 17. 1915, p. 235 ff.) meint, daß »perhaps few angiosperm genera could have been selected which are so fundamentally unsuited for genetic work from which broad conclusions are to be drawn as *Oenothera*. . . . It is quite likely that the only useful laws of heredity will be those which like the laws of physics and chemistry are mathematical descriptions of cycles of events from which predictions of what must occur under like circumstances may be made. Is it strange then, that many biologists are cautious when asked to accept as a basis for such descriptions, breeding results from plants like the *Oenotheras* where only a small portion of the facts can be known owing to the immense number of potential plants lost through the abortion of both zygotes and gametes? It is like asking a chemist to accept theories as to the structural formulae of organic compounds upon which only determinations of nitrogen and oxygen have been made«.

So viel ist jedenfalls sicher, daß es zur Erklärung des Ver-

haltens der *Oenothera gigas* bei Mutationskreuzungen im Gegensatz zu dem Verhalten der anderen Mutanten noch ganz andere und viel näher liegende Möglichkeiten gibt als die von de Vries herangezogene, wonach *Oenothera gigas* eine neue Art mit einem ganz neuen Pangen sein soll.

Es bleibt somit der dritte Grund von de Vries für die Bewertung der *Oenothera gigas* als guter Art übrig: ihre veränderten Eigenschaften und der Besitz der tetraploiden Chromosomenzahl. Wie wir gesehen haben, ist die Änderung der Chromosomenzahl das Primäre, von ihr ist die Änderung der Eigenschaften abhängig. de Vries meint nun (1913, S. 7), das Vorhandensein der doppelten Chromosomenzahl werde »in anderen Gattungen ganz gewöhnlich als ein Merkmal guter Arten betrachtet.« Wenn damit gemeint ist, daß zwei Formen, die sich dadurch voneinander unterscheiden, daß die eine die diploide, die andere die tetraploide Chromosomenzahl besitzt, lediglich auf Grund dieses Unterschiedes als zwei verschiedene Arten angesehen zu werden pflegen, so trifft das nicht zu.

Der älteste bekannte Fall, der hier zu erwähnen ist, betrifft den Pferdespulwurm, *Ascaris megaloccephala*, von dem neben- einander eine einchromosomige und eine zweichromosomige Form vorkommt. Man hat aber beide nie als verschiedene Arten angesehen, sondern sie immer als univalente und bivalente Rasse derselben Art bezeichnet. (Weitere zoologische Beispiele bei Haecker 1907, S. 38). Auch die Marchals (1909, 1911) sehen in ihren tetraploiden Moosen nur »bivalente« Formen der Ausgangsarten und nur in dem *Phascum cuspidatum* $2n$ eine echte Mutation, da nur bei diesem die Chromosomenverdoppelung mit einer Änderung der spezifischen Eigenschaften verknüpft sei (1911, p. 775). Und ebenfalls im Hinblick auf die Marchalschen Versuche sagt Harper (1912, p. 913): »These cases show that an excess in the amount of the germ plasma doubling or trebling the representation of each hereditary quality need not necessarily affect the morphological characteristics of the organism, and are in strong contrast with such cases as that of *Oenothera gigas* and certain races of bananas, in which a doubling or trebling of the chromosome number is associated with marked structural changes in the plant.«

Es wird also scharf unterschieden zwischen Veränderungen der Chromosomenzahl an sich und Veränderungen der Chromosomenzahl mit gleichzeitiger Veränderung der spezifischen Eigenschaften. Nur im letzteren Falle läge die Entstehung einer neuen Art vor. Freilich kann diese Annahme von vornherein nur da für einigermaßen gesichert gelten, wo die tetraploide Form nachweisbar aus der diploiden entstanden ist, wie bei den Marchalschen Moosen, bei *Oenothera gigas* und bei unseren *gigas*-Formen von *Solanum*. Man hat nun aber seit dem Bekanntwerden der Tetraploidie von *Oenothera gigas* vielfach geschlossen, daß von zwei in der Natur vorhandenen Arten, von denen die eine doppelt so viel Chromosomen hat wie die andre, die Art mit der höheren Chromosomenzahl aus der mit der geringeren entstanden sei durch einen Mutationsvorgang, ähnlich dem, der *Oenothera gigas* aus *Oenothera Lamarckiana* hervorgehen ließ.

So heißt es z. B. bei Bartlett (1915b, p. 141): »Recent discoveries are making it very clear that mutative changes in the chromosome number occur frequently, and that such changes are always associated with a modification in the morphological characters of the plant. In other words, certain mutations are probably dependent upon, or, at any rate, closely associated with, visible changes in the nuclear mechanism. We have every reason to believe, therefore, that the different chromosome numbers of different species were acquired simultaneously with the acquisition of other specific characters«. Und bei Gates (1915a, p. 197 ff.) findet sich eine lange Liste von »tetraploiden Arten« aus dem Pflanzen- und Tierreich zusammengestellt. Solche Zusammenstellungen sind sehr wichtig und nützlich¹, wenn mit ihnen nicht mehr zum Ausdruck gebracht werden soll, als daß in derselben Gattung Spezies vorkommen, deren Chromosomenzahlen sich wie 1 zu 2 verhalten.

¹) Vorausgesetzt allerdings, daß sie mit etwas mehr Sorgfalt angefertigt werden als bei Gates, der (p. 198, Anm. 5) schreibt: »As Strasburger has pointed out, *Wikstroemia indica* appears to be di-triploid in comparison with *W. canescens*, while *Houttuynia cordata*, another member of the *Balanophoraceae*, is tetraploid in comparison with *W. indica*«. Wozu zu bemerken ist, daß weder *Wikstroemia*, noch *Houttuynia* *Balanophoraceen* sind, sondern erstere ist eine *Thymelaeacee*, letztere eine *Saururacee*!

Wenn man aber aus den zusammengestellten Tatsachen genetische Schlüsse ableiten und also annehmen will, daß die tetraploiden Arten der Tabellen durch mutative Chromosomenverdoppelung aus den diploiden hervorgegangen seien, so ist große Vorsicht erforderlich. Jedenfalls müssen zunächst die Chromosomenverdoppelung und die Mutation streng geschieden werden, wie das z. B. auch von Němec (1912, S. 11 und 17) geschieht. Er sagt mit Recht: wenn Arten mit verschiedenen Chromosomenzahlen »von einer gemeinsamen Urform abstammen, so müssen sie auf irgendeine Weise während der phylogenetischen Entwicklung ihre Chromosomenzahl verändert haben«. In einer Tabelle werden dann verschiedene Fälle, wo nahestehende Sippen eine abweichende Chromosomenzahl aufweisen, angeführt, und dann heißt es am Schlusse: »Die beiden Vorgänge, d. h. die Mutation und die Erhöhung der Chromosomenzahl brauchen nicht, und sind es wohl auch nicht, ursächlich verbunden zu sein, sie können unabhängig durch dieselben Faktoren hervorgerufen worden sein.«

Nun wissen wir ja aber durch die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit, daß die Verdoppelung der Chromosomenzahl in der Tat das Auftreten von gigas-Formen bei *Solanum* bedingt, die sich zu ihren Mutterarten genau so verhalten wie *Oenothera gigas* zu *Oenothera Lamarckiana*. Darnach wird es natürlich sehr wahrscheinlich, daß auch in anderen Fällen, wo zwischen zwei in der Natur vorhandenen Arten dasselbe Verhältnis in den Chromosomenzahlen und den Eigenschaften besteht wie bei den genannten gigas-Formen und ihren Mutterarten, entsprechende genetische Beziehungen bestehen. Aber stets wird sich ein sicherer Schluß auf solche genetische Beziehungen nur dann ziehen lassen, wenn experimentell das Hervorgehen der einen Form aus der anderen nachgewiesen werden kann, und ein wahrscheinlicher auch nur dann, wenn die Eigenschaftsveränderung der tetraploiden Art im Vergleich zu der diploiden nicht über das bei den gigas-Formen von *Solanum* und *Oenothera* beobachtete Maß hinausgeht.

So mag in der Tat, wie Pace (1914) aus ihren zytologischen Befunden schließt, *Spiranthes cernua* durch Chromosomenverdoppelung aus *Spiranthes gracilis* hervorgegangen sein. Erstere

hat die diploide Chromosomenzahl 60, letztere 30 und beide Arten »differ from one another in somewhat the same way that *Oenothera Lamarckiana* differs from *Oenothera gigas*« (Bartlett 1915b, p. 147). Und, um ein Beispiel aus dem Tierreich anzuführen, dasselbe mag für die von Artom (1911 und 1912) untersuchten *Artemia salina univalens* und *Artemia salina bivalens* gelten, die Artom für zwei biologisch und morphologisch wohl voneinander verschiedene Arten hält.

Aber man muß sich bei alledem immer gegenwärtig halten, daß der Schluß auf solche genetische Beziehungen, solange er nicht experimentell bestätigt ist, durchaus unsicher bleibt, schon deswegen, weil außer der gerade untersuchten diploiden Art innerhalb derselben Gattungen noch andere Arten mit der gleichen Chromosomenzahl vorhanden sein können, die vielleicht noch eher als Stammform der tetraploiden Art angesehen werden können. Und das bringt uns auf einen Punkt, der für die Beurteilung der Frage, ob die tetraploiden Formen ihren Mutterarten gleichwertige gute Arten sind, sehr wichtig ist.

Auch die natürlichen Arten der Gattung *Oenothera* haben ja, so weit darüber bis jetzt zuverlässige Untersuchungen vorliegen, alle dieselben Chromosomenzahlen: 7 als haploide, 14 als diploide. Nehmen wir nun einmal an, *Oenothera gigas* de Vries wäre in der Natur gefunden und als tetraploid erkannt worden. Hätte man dann auf Grund ihrer morphologischen Eigenschaften als zu ihr gehörige Mutterart aus der Fülle der diploiden 14-chromosomigen *Oenothera*-Arten gerade die *Oenothera Lamarckiana* herausgewählt, von der wir jetzt auf Grund von historischen Tatsachen wissen, daß sie die Stammart ist? Ich glaube, daß man diese Frage unbedingt bejahen muß. Denn die *Oenothera gigas* von de Vries steht eben der *Oenothera Lamarckiana* auch in ihren Eigenschaften näher als irgendeiner anderen *Oenothera*-Art und unterscheidet sich von ihrer Stammart nur durch quantitativ andere Ausbildung der Merkmale (Davis 1911, p. 961): »The differences between the two forms concern the relative proportions of the organs. There are no obvious characters present in one plant that are not found in the other.« Der Versuch von de Vries, bei *Oenothera gigas* wirklich neue »Pangene« nachzuweisen, muß, wie schon erwähnt wurde, vor-

läufig als nicht geglückt bezeichnet werden. Es hat also zweifellos *Oenothera gigas* nicht nur genetisch, sondern auch in ihren Eigenschaften nähere Beziehungen zu *Oenothera Lamarckiana* als zu irgendeiner anderen *Oenothera*-Art.

In diesem Zusammenhange ist nun besonders wichtig die Tatsache, daß nicht nur bei *Oenothera Lamarckiana*, sondern auch bei anderen *Oenothera*-Arten tetraploide *gigas*-Formen aufgetreten sind. Bartlett (1915a, p. 104; 1915b, p. 143) beschreibt je eine *gigas*-»Mutation« von *Oenothera pratincola* und *Oenothera stenomeres*, zwei zu dem Formenkreis von *Oenothera biennis* gehörigen Arten, und führt an, daß nach den zytologischen Untersuchungen von Arzberger beide als diploide Chromosomenzahl 28 besitzen, während die Stammarten 14 haben. Sie verhalten sich also zytologisch gerade so wie *Oenothera gigas* de Vries und stehen offensichtlich auch morphologisch zu ihren Stammarten in demselben Verhältnis wie *Oenothera gigas* de Vries zu *Oenothera Lamarckiana*. »Cytologically and morphologically there is perfect analogy between *Oenothera stenomeres* mut. *gigas* Bartlett and *Oenothera gigas* de Vries« (Bartlett 1915a, p. 104). Aber die *gigas*-Formen bleiben dabei doch *Oenothera pratincola* und *Oenothera stenomeres*, und es ist daher wohl richtiger, wenn Bartlett sie nach wie vor als *Oenothera pratincola* und *Oenothera stenomeres* bezeichnet, nur je mit dem Zusatz: mut. *gigas* Bartlett, als wenn de Vries die *gigas*-Form von *Lamarckiana* schlechthin als *Oenothera gigas* de Vries, also als gute neue Art bezeichnet¹.

Die drei *gigas*-Formen, die bis jetzt in der Gattung *Oenothera* bekannt geworden sind, unterscheiden sich also voneinander genau so wie ihre drei Stammarten und haben gemeinsam alle diejenigen Eigenschaften, auf die die Verdoppelung der Chromosomenzahl unmittelbaren Einfluß hat. Ich glaube, daß man daraus, wie auch aus der ganzen Gestaltung der *gigas*-Formen von *Solanum nigrum* und *lycopersicum* schließen muß, daß durch die Tetraploidie die Grenzen der Art nicht übersprungen werden, daß also die *gigas*-Formen nicht als neue Arten, sondern nur als tetraploide Formen

¹) Vgl. dazu die Ausführungen von Bartlett (1914, p. 237, Anm. 17) über die Nomenklatur der Mutationen.

ihrer Stammart anzusehen sind. Theoretisch ist nach dieser Auffassung von jeder Art eine haploide, diploide, triploide, tetraploide usw. Ausprägung möglich, die man später vielleicht durch eine besondere Hinzufügung zum Artnamen kennzeichnen muß. Vorläufig dürfte es genügen, wie es sich halb und halb schon eingebürgert hat, die triploide Ausprägung »Hero« und die tetraploide »Gigas« zu nennen, die diploide aber nicht weiter zu unterscheiden.

Die Auffassung, daß die gigas-Formen nicht neue Arten, sondern nur die tetraploide Ausprägung ihrer Stammart sind, steht auch durchaus im Einklang mit den theoretischen Vorstellungen, die wir uns hinsichtlich der Bedeutung der Chromosomen für die Eigenschaftsübertragung und -Bestimmung machen müssen.

Darnach ist die volle Summe der Anlagen, soweit sie überhaupt im Kern lokalisiert ist, schon im vollständigen haploiden Chromosomensatz vorhanden. Die Verdopplung des haploiden Satzes, wie sie für den Sporophyten wesentlich ist, hat keine spezifische Veränderung zur Folge; es kommt dadurch nichts Neues hinzu und nichts Vorhandenes verschwindet. Von einer abermaligen Verdopplung des diploiden, also einer Vervielfachung des haploiden Chromosomensatzes muß natürlich dasselbe gelten. Es liegt kein Grund dazu vor, anzunehmen, daß durch eine solche Vermehrung des gesamten Anlagensatzes qualitativ Neues entstehen müsse oder könne. Nur ist es selbstverständlich, daß alle diejenigen Eigenschaften abgeändert auftreten müssen, die unmittelbar von der Chromosomenzahl abhängen. Für triploide, hexaploide, oktoploide Formen usw. gilt dasselbe. Durch die genetische Analyse muß natürlich noch bewiesen werden, daß in dem tetraploiden Chromosomensatz der genotypisch unveränderte haploide viermal vorhanden ist. Wo das Material für solche Untersuchung geeigneter ist, als *Oenothera*, wird sich das wohl auch feststellen lassen. Anfänge liegen in dem Versuch Gregorys (1914) vor, die tetraploide *Primula sinensis* genetisch zu untersuchen.

Wir werden also nicht erwarten, daß bei einer tetraploiden Form eine im Vergleich zur diploiden Stammart qualitativ neue Eigenschaft auftritt, und bei den nachweislich aus diploiden

Spezies entstandenen gigas-Formen ist ja auch das Auftreten einer wirklich neuen Eigenschaft nicht nachgewiesen. Sollte es dennoch einmal vorkommen, so könnte das nicht mit der Verdoppelung des diploiden Chromosomensatzes zusammenhängen. Es könnte dann entweder auf einen unabhängig von der Chromosomenverdoppelung erfolgten Mutationsvorgang beruhen, der den bei diploiden Arten derselben Gattung zu beobachtenden Mutationen völlig analog zu erklären wäre, oder es könnte auf zytologischer Basis beruhen. Letzteres insofern, als Tetraploidie und Verdoppelung der diploiden Chromosomenzahl nicht notwendig miteinander identisch zu sein brauchen.

Denn streng genommen bedeutet ja Tetraploidie das viermalige Vorhandensein des haploiden Chromosomensatzes. Wenn man sich aber auf den Boden der Hypothese stellt, daß die Chromosomen qualitativ voneinander verschieden sind, dann kann, wie ohne weiteres ersichtlich ist, echte Tetraploidie nur durch Verdoppelung des diploiden Chromosomensatzes zustande kommen. Die vierfache haploide Chromosomenzahl aber könnte sehr wohl auch noch auf andere Weise entstehen. Z. B. dadurch, daß zwei Kerne miteinander verschmelzen, von denen der eine $2x - 1$, der andere $2x + 1$ Chromosomen besäße, oder dadurch, daß sich nur $2x - 1$ Chromosomen verdoppelten, eins unverdoppelt bliebe, dafür aber ein anderes sich mehrfach längsspaltete, usw. Durch solche und ähnliche Vorgänge würde ebenso wie durch die glatte Verdoppelung des diploiden Bestandes die tetraploide Chromosomenzahl zustande kommen. Aber die Qualität der Chromosomensätze wäre in allen Fällen verschieden, und das müßte sich in den äußeren Merkmalen widerspiegeln. So könnten ganze Schwärme in sich konstanter Formen mit der gleichen Chromosomenzahl entstehen, die alle aus derselben diploiden Art hervorgegangen wären.

Nimmt man die qualitative Verschiedenheit der Chromosomen an, so ergeben sich auch Wesenverschiedenheiten zwischen den tetraploiden und sonstigen heteroploiden Formen, wie sie z. B. in den lata-Mutationen von *Oenothera* vorliegen, bei denen die normale diploide Chromosomenzahl 14 der *Oenotheren* um eine Einheit vermehrt vorhanden ist. Irgend etwas wesentlich Neues,

etwa, um in der Sprache von de Vries zu reden, ein neues Pangen, könnte auch dadurch zunächst nicht entstehen, da das überzählige Chromosoma natürlich nicht de novo entstanden sein kann, sondern sich durch Teilung eines Chromosoms des normalen Chromosomensatzes der Art gebildet haben muß. Aber es muß zwischen diesen heteroploiden und den echt tetraploiden Formen ein merkbarer Unterschied auftreten. Denn bei den letzteren sind alle Anlagen, sofern sie in den Chromosomen lokalisiert sind, statt zweimal viermal vorhanden, während bei hyperdiploiden Formen vom Typus der *Oenothera lata* (Chromosomenzahl $2x + 1$) alle Anlagen nach wie vor zweimal und nur die in dem einen Chromosoma enthaltenen dreimal da sind. So sind die verschiedensten Kombinationen denkbar, und es ist wohl möglich, daß die genaue und kritische Analyse solcher heteroploider Formen uns eine Methode zur Analyse des Chromosomensatzes bietet. Um so mehr, als es die in dieser Arbeit angegebene Methode möglich machen wird, solche heteroploide Formen experimentell herzustellen.

Da es sich aber hier zunächst nur um tetraploide Formen handelt, soll auf diese Verhältnisse nicht näher eingegangen und nur noch ein Punkt kurz besprochen werden, der weiter zur Klärung des Wesens der gigas-Formen beitragen kann. Heteroploide Formen, auch hyperdiploide, deren Chromosomenzahl sehr viel weniger stark von der diploiden abweicht als die der tetraploiden Formen, mögen dennoch in ihrer äußeren Gestaltung stärkere Unterschiede gegenüber dem Typus der Stammart aufweisen. Und zwar deswegen, weil bei den tetraploiden Formen das gegenseitige Verhältnis der Anlagen zueinander nicht geändert ist; sie sind alle miteinander verdoppelt und halten sich sozusagen nach wie vor das Gleichgewicht, so daß der Typus der Mutterart nur in denjenigen Eigenschaften verändert zur Schau getragen wird, die durch die Chromosomenzahl unmittelbar oder korrelativ beeinflusst werden. Wenn dagegen nur ein Chromosoma oder einige wenige Chromosomen aus dem ganzen Satze verdoppelt worden sind, dann sind auch nur für einige Merkmale die Anlagen in verstärktem Maße vorhanden, und das wird zur Folge haben, daß bei sonst ungeänderter Gestaltung eine Eigenschaft oder einige wenige Eigenschaften allein

verändert auftreten. Das kann aber leicht zu einer auffälligeren Verschiebung des Gesamtbildes führen als durch die Tetraploidie bedingt wird, und eine Fülle der verschiedenartigsten »Mutationen« hervorrufen. Wenn z. B. die Anlagen für die Merkmale Blattbreite und Blattlänge in verschiedenen Chromosomen lokalisiert sind, so sind, je nachdem das eine oder das andere Chromosoma verdoppelt wird, zwei ganz verschiedene $2x + 1$ - Formen denkbar: eine mit unverhältnismäßig breiten, und eine mit unverhältnismäßig langen Blättern, — etwa der *Oenothera lata* und *Oen. incurvata* (Gates 1915 a, p. 147 ff.) entsprechend, von denen die erste breitblättrig, die zweite schmalblättrig ist, und die sich beide von ihrer Mutterart *Oen. Lamarckiana* durch den Besitz von $2x + 1 = 15$ Chromosomen unterscheiden.

X. Ausblick.

Nachdem in der vorliegenden Arbeit eine Methode angegeben worden ist, durch die es gelingt, bei *Solanum*-Arten tetraploide Formen experimentell zu erzeugen, kann es keinem Zweifel unterliegen, daß auf demselben Wege die Herstellung entsprechender Formen auch bei anderen Arten gelingen wird. Bei der großen Bedeutung, die solche willkürlich erzeugte »Mutationen« für die Wissenschaft besitzen, und die sie für die Praxis bekommen können (vgl. de Vries 1913, S. 2), ist es erwünscht, daß die Methode möglichst ausgedehnte Anwendung fände. Soll sie zielbewußt angewendet werden und zu Erfolgen führen, so ist zweierlei erforderlich:

Ihrem Wesen nach ist die Methode nur anwendbar bei Pflanzen, die zur Bildung von Adventivsprossen befähigt sind und sich aufeinander pfpfen lassen. Es ist also dringend erforderlich, daß die Bedingungen, unter denen die Pflanzen zur Adventivsproßbildung zu veranlassen sind, möglichst genau und bei möglichst vielen Pflanzen untersucht werden. Die Befähigung zur Erzeugung von Adventivsprossen ist, wie mir meine eigenen ausgedehnten Regenerationsstudien, die mich seit vielen Jahren beschäftigen, beweisen, viel weiter verbreitet als man gemeinhin denkt; die richtigen Bedingungen sind aber in manchen Fällen schwer zu finden und herzustellen. Besonders sind natürlich Kulturgewächse wie die Kartoffel, der Tabak und andere,

nach dieser Richtung hin zu untersuchen; es bedarf keines Hinweises, wie wichtig unter Umständen tetraploide riesenwüchsige Rassen der genannten Gewächse sein könnten. Vielleicht gelingt auf diese Weise auch noch einmal die experimentelle Herstellung der *Oenothera gigas* de Vries aus *Oenothera Lamarckiana*. Allerdings fand Lodewijks (1908) die *Oenotheren* nicht zur Bildung von Adventivsprossen befähigt. Aber auch hier wird wohl die Methodenfrage eine wesentliche Rolle spielen.

Zweitens ist folgendes zu beachten: ich habe für die beiden *Solanum*-arten nachgewiesen und es für andere höhere Pflanzen wahrscheinlich zu machen gesucht, daß ihr Körper keineswegs, wie allgemein angenommen wird, nur aus genau diploiden Zellen besteht, sondern daß in durchaus nicht unerheblicher Anzahl neben diploiden Zellen solche vorkommen, die mehr oder weniger stark heteroploid sind. Es hat sich dabei gezeigt, daß uns so gut wie alle Grundlagen für die exakte Beurteilung der wirklich im Soma vorhandenen Chromosomenzahlen fehlen. Hier also hat die Zytologie eine wichtige und dringende Aufgabe zu lösen, an deren möglichst rascher Bearbeitung auch die Vererbungswissenschaft ein sehr erhebliches Interesse hat. Denn wenn einmal sicher bekannt ist, daß in einer Pflanze heteroploide Zellen vorhanden sind, und wenn man die Entwicklungsstadien und Gewebe, in denen sie häufig sind, genau kennt, dann wird es sicher möglich sein, bei genügend großem Umfang der Versuche aus diesen heteroploiden Zellen unmittelbar Adventivsprosse zu erhalten, denen die entsprechende heteroploide Chromosomenzahl zukommt. In diesen aber müssen wieder neue und andere heteroploide Chromosomenzahlen vorkommen, so daß sich auf diesem Wege sehr vielerlei Formen mit verschiedenen Chromosomenverhältnissen ergeben müssen.

Hier könnte eingewendet werden, daß gegen diese Möglichkeiten die Erfahrungstatsache spräche, daß Adventivsprosse, soweit bisher bekannt, den Typus der Mutterpflanze genau zu wiederholen pflegen. Das ist richtig, aber auch verständlich, da eben Adventivsprosse vor allem aus den Kambiumzellen entstehen, bei denen die normale diploide Chromosomenzahl zu erwarten ist. Aber allerdings können auch andere Zellen sich daran beteiligen, und eine genaue Untersuchung der Adventiv-

sprosse in zytologischer und vererbungstheoretischer Hinsicht wäre von diesem Gesichtspunkte aus vielleicht nicht undankbar. Besonders wichtig sind dabei Wurzelsprosse, an denen ja gelegentlich auch Abweichungen beobachtet worden sind. Ich werde im 2. Bande meines Pfropfbastardbuches, der die Chimären behandelt, auseinandersetzen, daß sich solche Abweichungen von Wurzelsprossen in manchen Fällen damit erklären, daß die Mutterformen Periklinalchimären sind: da die Wurzeln endogen entstehen, so streifen sie die andersartigen Außenschichten bei ihrer Entstehung ab, und wenn Sprosse sich an ihnen bilden, so bestehen diese rein aus der Innenkomponente der Mutterform. In anderen Fällen mag aber wohl die Erklärung die sein, daß die Mutterzellen der Wurzel, an der der abweichende Sproß erschien, heteroploide Chromosomenzahl besaßen.

Sind einmal tetraploide oder sonstwie heteroploide Formen dargestellt, so ergeben sich weitere Möglichkeiten dadurch, daß die neuen Formen zu den Versuchen mit verwendet werden, wie das unmittelbar mit den gigas-Formen von *Solanum* geschehen soll. Da die tetraploiden Formen den diploiden darin gleichen, daß sie sich nicht nur aus lauter Zellen mit der für sie typischen somatischen Chromosomenzahl aufbauen, so können aus ihnen Adventivsprosse mit hypertetraploiden, oktoploiden usw. Zellen herausgezogen werden. Ferner sollen die tetraploiden und die diploiden Formen gegenseitig aufeinandergepfropft werden, wodurch die Bedingungen für die Entstehung einer hexaploiden Form gegeben sind. Triploide Formen sind durch Kreuzbestäubung der diploiden und tetraploiden zu erhalten; wie erwähnt, setzen die tetraploiden *Solanum*-Formen nach Bestäubung mit dem Pollen der diploiden Stammart Früchte an.

So wird sich auch die Frage entscheiden lassen, wie weit sich die Steigerung der Chromosomenzahl treiben läßt. Daß die Chromosomenzahl an sich noch weit über das tetraploide Maß hinaus gesteigert werden kann, ergibt sich aus dem im VIII. Kapitel nachgewiesenen Vorkommen von Zellen mit der 8- und der 16fachen Chromosomenzahl im normalen Pflanzenkörper¹.

¹) Wenn das für die Tomate Nachgewiesene auch für den Nachtschatten gilt, was anzunehmen ist, dann müssen in dieser Pflanze Zellen vorhanden sein, deren Kerne gegen 600 Chromosomen besitzen, und bei der gigas-Form solche mit weit mehr als 1000!

Wie der Augenschein lehrt, sind diese Zellen teilungsfähig. Damit ist aber freilich noch nicht gesagt, daß nun auch Formen mit lauter hochgradig polyploiden Kernen existenzfähig sind. Man wird vielmehr annehmen müssen, daß die Störungen mit dem Grade der Entfernung von der diploiden Zahl steigen. Ich habe früher (Winkler 1908a, S. 119) den Gedanken ausgesprochen, daß die Chromosomenzahlen, die wir bei den natürlichen Arten finden, und die wir aus bekannten Gründen die diploide nennen, phylogenetisch dadurch zustande gekommen sind, daß durch wiederholte Gametenverschmelzungen Steigerungen der ursprünglichen Chromosomenzahl zustande kamen, die dann ihr Ende fanden, als die — von der Chromosomenzahl abhängige — für die Spezies günstigste Zellgröße erreicht war. Dann mußte die weitere Steigerung naturgemäß aufhören, was nur dadurch möglich war, daß die Gametenbildung aufhörte. Denn mit der Gametenverschmelzung ist eben die Verdoppelung der Chromosomenzahl verbunden, die dann über das optimale Maß hinausgeführt hätte. Daher wurde die diploide Generation zum Sporophyten, die haploide zum Gametophyten.

Nach dieser Auffassung müssen künstlich tetraploid gemachte Formen den diploiden gegenüber gewisse Benachteiligungen zutage treten lassen und die Störungen mit jeder weiteren Vermehrung der Chromosomenzahl schwerer werden. In der Tat sind ja auch unsre gigas-Formen den diploiden gegenüber durch ihre hochgradige Sterilität und vielleicht auch einige andere Eigenschaften in entschiedenem Nachteil, so daß sie trotz ihres Riesenwuchses in der freien Natur kaum dauernd erhaltungsfähig wären. Es ist kaum zu bezweifeln, daß für noch höher polyploide Formen das gleiche gilt und weiteres hinzukommt. Denn es ist eigentlich selbstverständlich, daß die Größe der Chloroplasten, die Weite der Gefäße, die Dicke des Blattes und andre unmittelbar von der Chromosomenzahl abhängige Eigenschaften nicht über ein gewisses Maß hinaus gesteigert werden können, wenn Schädigungen ausbleiben sollen.

Zum Schlusse möchte ich auch an dieser Stelle für seine wertvolle Mitarbeit herzlich danken meinem Freunde, Herrn

Dr. Reinhard Gast, Assistenten an der zoologischen Station in Neapel, der mir während des vergangenen Winters nicht nur bei der Herstellung und kritischen Durchsicht der vielen Hunderte von Präparaten geholfen hat, sondern dem auch die exakten Zeichnungen auf den Tafeln und ein großer Teil der Textabbildungen zu verdanken sind.

Endlich möchte ich mit besonderer Anerkennung des Herrn Obergärtners Hildebrandt gedenken, dessen verständnisvoller Pflege die Versuchspflanzen anvertraut sind.

Hamburg, Institut für allgemeine Botanik, Juni 1916.

Literaturverzeichnis.

- Artom, C., 1911, Analisi comparativa della sostanza cromatica nelle mitosi di maturazione e nelle prime mitosi di segmentazione dell' uovo dell' *Artemia sessuata* di Cagliari (univalens) e dell' uovo dell' *Artemia* partenogenetica di Capodistria (bivalens). *Archiv für Zellforschung*. 1911/12. **7**, 277—295. Taf. 25—27.
- , 1912, Le basi citologiche di una nuova sistematica del genere *Artemia*. *Archiv für Zellforschung*. 1912/13. **9**, 87—113. Taf. 9 u. 10.
- Armbruster, L., 1913, Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden (*Osmia cornuta* Latr.). *Archiv für Zellforschung*. 1913. **11**, 242—326.
- Bartlett, H. H., 1914, An account of the cruciate-flowered *Oenotheras* of the subgenus *Onagra*. *American Journal of Botany*. 1914. **1**, 226—243. pl. 19—21.
- , 1915a, The mutations of *Oenothera stenomeris*. *American Journal of Botany*. 1915. **2**, 100—109.
- , 1915b, The experimental studies of genetic relationships. *American Journal of Botany*. 1915. **2**, 132—155.
- Beer, R., and Arber, A., 1915, On the occurrence of binucleate and multinucleate cells in growing tissues. *Annals of Botany*. 1915. **29**, 597—598.
- Bonnet, J., 1912, Recherches sur l'évolution des cellules-nourricières du pollen, chez les Angiospermes. *Archiv für Zellforschung*. 1911/12. **7**, 604—722. Taf. 39—45.
- Braun, A., 1850, Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. Freiburg i. B. 1849—50. 364 S. Mit 3 Taf.
- Davis, B. M., 1911, Cytological Studies on *Oenothera*. III. A Comparison of the Reduction Divisions of *Oenothera Lamarckiana* and *O. gigas*. *Annals of Botany*. 1911. **25**, 941—974. pl. 71—73.
- Franck, W. J., 1911, Somatische kern- en celdeeling en microsporogenese bij het suikerriet. Acad. proefschrift Delft. Amsterdam. 1911. 184 S. Mit 8 Taf.

- Frisendahl, A., 1912, Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an *Myricaria germanica* Desv. Kgl. svenska Vetenskapsakad. Handlingar 1912. **48**, Nr. 7. 62 S. Mit 3 Taf.
- Gates, R. R., 1911, Mutation in *Oenothera*. *American Naturalist*. 1911. **45**, 577—606.
- , 1912, Somatic Mitoses in *Oenothera*. *Annals of Botany*. 1912. **26**, 993—1010. pl. 86.
- , 1913, Tetraploid Mutants and Chromosome Mechanisms. *Biologisches Centralblatt*. 1913. **33**, 92—99, 113—150.
- , 1915a, The mutation factor in evolution with particular reference to *Oenothera*. London. 1915. 353 pp.
- , 1915b, Heredity and mutation as cell phenomena. *American Journal of Botany*. 1915. **2**, 519—528.
- Gates R. R., and Thomas N., 1914, A Cytological Study of *Oenothera* mut. lata and *Oe. mut. semilata* in Relation to Mutation. *Quarterly Journ. of Microsc. Soc.* 1914. **59**, 523—571. pl. 35—37.
- Gerassimow, J. J., 1902, Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. *Zeitschr. f. allg. Physiol.* 1902. **1**, 220—258.
- , 1905, Über die kernlosen und die einen Überfluß an Kernmasse enthaltenden Zellen bei *Zygnema*. *Hedwigia*. 1905. **44**, 50—56.
- Goldschmidt, R., 1913, Einführung in die Vererbungswissenschaft. 2. Aufl. Leipzig u. Berlin. 1913. 546 S.
- Gregory, R. P., 1914, On the Genetics of Tetraploid Plants in *Primula sinensis*. *Proceedings of the Royal Society*. London. 1915. B. **87**, 484—492.
- Guignard, L., 1884, Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire chez les végétaux. *Annales d. sciences naturelles*. 6. sér. Botanique. 1884. **17**, 1—59. pl. I—V.
- Haberlandt, G., 1887, Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena. 1887.
- , 1909, Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Aufl. Leipzig. 1909.
- Häcker, V., 1907, Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. *Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie*. 1909. **1**, 1—136.
- Harper, R. A., 1912, Some current conceptions of the germ plasm. *Science*, N. S. 1912. **35**, 909—923.
- Heribert-Nilsson, N., 1912, Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. *Ztschr. f. indukt. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre*. 1912. **8**, 89—231. Taf. 3—5.
- , 1914, Referat über R. R. Gates. Tetraploid Mutants and Chromosome Mechanisms. *Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre*. 1914, **12**, 61—63.
- Hertwig, O., 1916, Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwins Zufallstheorie. Jena. 1916.
- Huss, H. A., 1906, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden. Beihefte z. Botan. Centralblatt. 1906. **20**, Abt. I. 77—174. Taf. 4—9.
- Hyde, E., 1909, The reduction division in the anthers of *Hyacinthus orientalis* L. *The Ohio Naturalist*. 1909. **9**, 539—544. pl. 32.

- Johannsen, W., 1913, Elemente der exakten Erbliehkeitslehre 2. Aufl. Jena. 1913. 723 S.
- Johow, F., 1880, Untersuchungen über die Zellkerne in den Sekretbehältern und Parenchymzellen der höheren Monocotylen. Dissert. Bonn. 1880.
- Kallen, F., 1882, Verhalten des Protoplasma in den Geweben von *Urtica urens*, entwicklungsgeschichtlich dargestellt. Flora. 1882. 65, 65—92, 97—105.
- Kemp, H. P., 1910, On the Question of the Occurrence of «Heterotypical Reduction» in Somatic Cells. Annals of Botany. 1910. 24, 775—803. pl. 66 u. 67.
- Küster, E., 1916, Pathologische Pflanzenanatomic. 2. Aufl. Jena 1916.
- Lodewijks, J. A., 1908, Vegetatieve vermenigvuldiging van *Oenothera*'s. Akad. Proefschrift. Amsterdam. 1908. 113 S.
- Lotsy, J. P., 1915, Kreuzung oder Mutation die mutmaßliche Ursache der Polymorphie? Zeitschr. f. indukt. Abstammgs- u. Vererb.-Lehre. 1915. 14, 204—225.
- Lundegårdh, H., 1914, Zur Mechanik der Kernteilung. Svensk Botanisk Tidsskrift. 1914. 8, 162—180.
- Lutz, A. M., 1912, Triploid Mutants in *Oenothera*. Biol. Centralbl. 1912. 32, 385—435.
- Mac Dougal, D. T., 1911, Alterations in heredity induced by ovarial treatments. Botanical Gazette. 1911. 51, 241—257.
- Marchal, 'El. et 'Em., 1909, Aposporie et sexualité chez les Mousses. Bulletins de l'Académie royale de Belgique. Classe d. sciences. 1909. Nr. 12. 1249—1288.
- , 1911, Aposporie et sexualité chez les Mousses. Bulletins de l'Académie royale de Belgique. Classe d. sciences. 1911. Nr. 9—10. 750—778.
- Miche, H., 1901, Über die Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes. Flora. 1901. 88, 105—142. Taf. 11.
- Müller, H. A. Cl., 1912, Kernstudien an Pflanzen. I u. II. Arch. f. Zellforsch. 1912. 8, 1—51. Taf. I u. II.
- Nachtsheim, H., 1913, Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Arch. f. Zellforsch. 1913. 11, 169—241. Taf. 7—10.
- Němec, B., 1903, Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen. (II.—III. Mitteilung). Sitzungsberichte d. kgl. böhm. Gesellschaft d. Wissenschaften in Prag. II. Classe. 1903. XXVII, 1—9, XLII, 1—11.
- , 1904a, Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen (IV. Mitteilung). Sitzungsber. d. kgl. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. in Prag. II. Classe 1904 XIII, 1—14.
- , 1904b, Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1904. 39, 645—730.
- , 1905, Studien über die Regeneration. Berlin 1905.
- , 1910, Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. Berlin 1910.
- , 1912, Über die Befruchtung bei *Gagea*. Bull. international de l'Acad. d. Sciences de Bohême. 1912. 17, p. 1—17.

- Nestler, A., 1898, Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkernes und des Protoplasmas. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien. Math.-naturw. Classe. 1898. **107**, Abth. I, 708—730; 1 Taf.
- Pace, L., 1914, Two species of Gyrostachys. Baylor University Bull. 1914. **17**, 1—16.
- Palm, Bj., 1915, Studien über Konstruktionsstypen und Entwicklungsgewebe des Embryosackes der Angiospermen. Diss. Stockholm. 1915. 259 S.
- Paulmann, R., 1914, Über die Anatomie des Laubblattes. Flora. 1915. **107**, 227—258.
- Pirotta, R., e L. Buscalioni, 1898, Sulla presenza di elementi vascolari multinucleati nelle Dioscoreacee. Annuario del R. Istituto botanico di Roma. 1898. **7**, 237—254; tav. 9—12.
- Prankerdt, T. L., 1915, Notes on the occurrence of multinucleate cells. Ann. of Botany. 1915. **29**, 599—604.
- Prillieux, Ed., 1880, Altérations produites dans les plantes par la culture dans un sol surchauffé. Ann. d. sc. nat. 6. sér. Bot. 1880. **10**, 347—360. pl. 3 et 4.
- Renner, O., 1914, Befruchtung und Embryobildung bei *Oenothera Lamarckiana* und einigen verwandten Arten. Flora. 1914/1915. **107**, 115—150; Taf. 12 u. 13.
- Richter, O., 1900, Ein neues Macerationsmittel für Pflanzengewebe. Österr. bot. Zeitschr. 1900. **50**, 5—11.
- Ritter, G., 1911, Über Traumatotaxis und Chemotaxis des Zellkernes. Zeitschr. f. Bot. 1911. **3**, 1—42.
- Rosen, F., 1894, Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. III. Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben. Beitr. z. Biolog. d. Pflanzen. 1894. **7**, 225—313; Taf. 2—4.
- Sabline, V., 1903, L'influence des agents externes sur la division des noyaux dans les racines de *Vicia faba*. Revue générale de Bot. 1903. **15**, 481—497, pl. 15 et 16.
- Sachs, J., 1893, Über einige Beziehungen der spezifischen Größe der Pflanzen zu ihrer Organisation. Flora. 1893. **77**, 49—81.
- Samuels, J. A., 1913, Études cytologiques sur les relations existant entre le noyau et le développement des cristaux dans les cellules parenchymateuses du périanthe d'*Anthurium*. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. Paris. 1913. **156**, 1275—1277.
- Schmitz, Fr., 1879, Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophyten. Sitzsber. d. niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde in Bonn. 1879. **36**, 345—376.
- Schrammen, F. R., 1902, Über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von *Vicia faba*. Diss. Bonn. 1902. 52 S., 1 Taf.
- Schürhoff, P., 1906, Das Verhalten des Kernes im Wundgewebe. Beihefte z. Bot. Centralbl., Abt. I. 1906. **19**, 359—382; Taf. 9.

- Schürhoff, P., 1916, Kernverschmelzungen in der Sproßspitze von *Asparagus officinalis*. Flora. 1916. **109**, 55—59.
- Schweidler, J. H., 1910, Über traumatische Zellsaft- und Kernübertritte bei *Morinda arvensis* D. C. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1910. **48**, 551—590; Taf. 11.
- Sierp, H., 1913, Über die Beziehungen zwischen Individuengröße, Organgröße und Zellengröße, mit besonderer Berücksichtigung des erblichen Zwergwuchses. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1913. **53**, 1—70.
- Simon, S., 1908, Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Kallusgewebe von Holzgewächsen. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1908. **45**, 351—478.
- Smolák, H. 1904, Über vielkernige Zellen bei einigen Euphorbiaceen. Bull. intern. de l'Acad. des Sc. de Bohême. 1904. **9**, 1—15.
- Stomps, Th. J., 1910, Keindeeling en synapsis bij *Spinacia oleracea* L. Acad. Proefschr. Amsterdam. 1910.
- , 1912, Die Entstehung von *Oenothera gigas* de Vries. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1912. **30**, 406—416.
- , 1914, Parallele Mutationen bei *Oenothera biennis* L. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1914. **32**, 179—188.
- , 1916, Über den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl bei den *Oenotheren*. Biolog. Centralbl. 1916. **36**, 129—160.
- Strasburger, E., 1907a, Die Ontogenie der Zelle seit 1875. Progr. rei bot. 1907. **1**, 1—138.
- , 1907b, Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Jahrb. f. wiss. Bot. 1907. **44**, 482—555.
- , 1908, Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1908. **45**, 479—570; Taf. I—III.
- , 1909, Meine Stellungnahme zur Frage der Pfropfbastarde. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1909. **27**, 511—528.
- , 1911, Kernteilungsbilder bei der Erbse. Flora. 1911. **102**, 1—23.
- Tischler, G., 1915, Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreiche. Progr. rei bot. 1915. **5**, 164—284.
- Treub, M., 1880, Sur des cellules végétales à plusieurs noyaux. Arch. néerland. des sc. exactes et naturelles. Haarlem. 1880. **15**, 39—60.
- della Valle, P., 1909, L'organizzazione della cromatina studiata mediante il numero dei cromosomi. Arch. zoologico. 1909. **4**, 1—177; tav. 1.
- de Vries, H., 1901, Die Mutationstheorie. 1. Bd. Die Entstehung der Arten durch Mutation. Leipzig. 1901.
- , 1906, Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Übers. v. H. Klebahn. Berlin. 1906.
- , 1913, Gruppenweise Artbildung unter spezieller Berücksichtigung der Gattung *Oenothera*. Berlin. 1913.
- Winkler, Hans, 1906, Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg. II. 7. Über Parthenogenesis bei *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey. Ann. du Jardin Bot. de Buitenzorg 2^e Sér. 1906. **5**, 208—276; pl. XX—XXIII.
- , 1907, Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1907. **25**, 568—576.

- Winkler, Hans, 1908 a, Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Jena. 1908.
- , 1908 b, *Solanum tübingense*, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ber. d. d. bot. Ges. 1908. **26 a**, 595—608.
- , 1909, Über die Nachkommenschaft der *Solanum*-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. Zeitschr. f. Bot. 1909. **2**, 1—38.
- , 1910, Über das Wesen der Pfropfbastarde. (Vorl. Mitt.). Ber. d. d. bot. Ges. 1910. **28**, 116—118.
- , 1912, Untersuchungen über Pfropfbastarde I. Teil. Jena. 1912.
- Yamanouchi, S., 1909, Mitosis in *Fucus*. Botanical Gazette. 1909. **47**, 173—197.

Erklärung der Tafeln.

Die Zeichnungen wurden mit dem Abbéschen Zeichenapparat mit möglichster Genauigkeit entworfen und dann nach Augenmaß ausgeführt. Wenn bei der Kleinheit der Chromosomen absolute Genauigkeit sich nicht immer erreichen läßt, so stimmen doch Zahl, Lage und Größe der Chromosomen in der Zeichnung im wesentlichen mit dem Präparat überein. Vom Zellplasma ist der optische Schnitt in der Höhe der Chromosomenplatte wiedergegeben. Alle Chromosomen sind in eine Ebene projiziert gezeichnet, Faltungen und ein etwaiges Schrägliegen der Mitose kommen deshalb in der Zeichnung nicht zum Ausdruck, ebenso nicht eine höhere oder tiefere Lage einzelner oder mehrerer Chromosomen. Im allgemeinen erscheint die gezeichnete Mitose klarer als im Präparat, weil die Farbdifferenzen stärker wiedergegeben wurden, als sie im Präparat sind, und weil die Räume zwischen den Chromosomen heller und (durch Lichtübergreifen) weiter erscheinen.

Dr. Reinhard Gast.

Tafel IV.

- Fig. 1. *Solanum proteus*, A. Präparat Nr. 20, Reihe 4, Schnitt 2. Pollenmutterzelle während der ersten Reduktionsteilung im Stadium der Äquatorialplatte. 12 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 2. *Solanum Koelreuterianum*, C. von 84. Präparat Nr. 20, Reihe 2, Schnitt 4. Pollenmutterzelle im gleichen Stadium wie in Fig. 1, 12 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 3. *Solanum Koelreuterianum* v. 15126. Präparat Nr. 33 b, Reihe 5, Schnitt 10. Pollenmutterzelle im gleichen Stadium wie in Fig. 1 und 2. 24 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 4. *Solanum Koelreuterianum* v. 15126. Präparat Nr. 18. Reihe 2, Schnitt 5. Pollenmutterzelle während der zweiten Reduktionsteilung. Die beiden Spindeln liegen einander parallel, beide Kernplatten in derselben Ebene. Je 24 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 5. *Solanum lycopersicum*, König Humbert gelbfrüchtig, Linie A. Präparat Nr. 87 b, Reihe 3, Schnitt 9. Rindenzelle einer Adventivwurzel, dritte Schicht von außen. Somatische Karyokinese im Stadium der Kernplatte. 24 Chromosomen. — Vergr. 1900.

- Fig. 6. *Solanum proteus*, A. Präparat Nr. 42, Reihe 6, Schnitt 9. Zelle aus der subepidermalen Schicht einer Samenknospe. Kern in Teilung, Stadium der Äquatorialplatte. 24 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 7. *Solanum proteus*, A. Präparat Nr. 43, Reihe 4, Schnitt 2. Zelle aus dem Mesophyll eines Blütenblattes. Kern im gleichen Teilungsstadium wie in Fig. 5 und 6. 24 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 8. *Solanum lycopersicum*, König Humbert gelbfrüchtig, Linie A. Präparat Nr. 87b, Reihe 3, Schnitt 8. Zelle aus der innersten Rindenschicht einer Adventivwurzel. Kern in Teilung, Stadium der Äquatorialplatte. 26 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 9. *Solanum lycopersicum*, König Humbert gelbfrüchtig, Linie A. Präparat Nr. 87a, Reihe 4, Schnitt 11. Zelle aus demselben Gewebe derselben Wurzel wie in Fig. 8, Kern im gleichen Teilungsstadium. 27 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 10. *Solanum Koelreuterianum* von 15126. Präparat Nr. 23, Reihe 4, Schnitt 10. Parenchymzelle neben dem Gefäßbündel einer Anthere. Kern im Stadium der Äquatorialplatte. 48 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 11. *Solanum Koelreuterianum* v. 15126. Präparat Nr. 24, Reihe 3, Schnitt 8. Parenchymzelle einer Anthere, Kern im gleichen Teilungsstadium wie in Fig. 10. 48 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 12. *Solanum Koelreuterianum* v. 15126. Präparat Nr. 62a, Reihe 5, Schnitt 1. Zelle aus dem Rindenparenchym einer Adventivwurzel, dritte Schicht von außen. Kern in Teilung, Stadium der Äquatorialplatte. 48 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 13. *Solanum Koelreuterianum* v. 15126. Präparat Nr. 62a, Reihe 6, Schnitt 8. Zelle aus dem gleichen Gewebe derselben Wurzel, Kern im gleichen Teilungsstadium. 51 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 14. *Solanum Koelreuterianum* v. 15126. Präparat Nr. 61a, Reihe 3, Schnitt 23. Zelle aus dem Rindenparenchym einer Adventivwurzel, mittlere Schicht. Kern in Teilung, Stadium der Äquatorialplatte. 52 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 15. *Solanum lycopersicum*, König Humbert gelbfrüchtig, Linie A. Präparat Nr. 86b, Reihe 5, Schnitt 8. Zwei nebeneinanderliegende verschieden große Zellen aus dem Mark des Stengels, nahe an einem Gefäßbündel. Die größere Zelle hat auch einen größeren Kern und größere Chromatophoren. — Vergr. 1500.

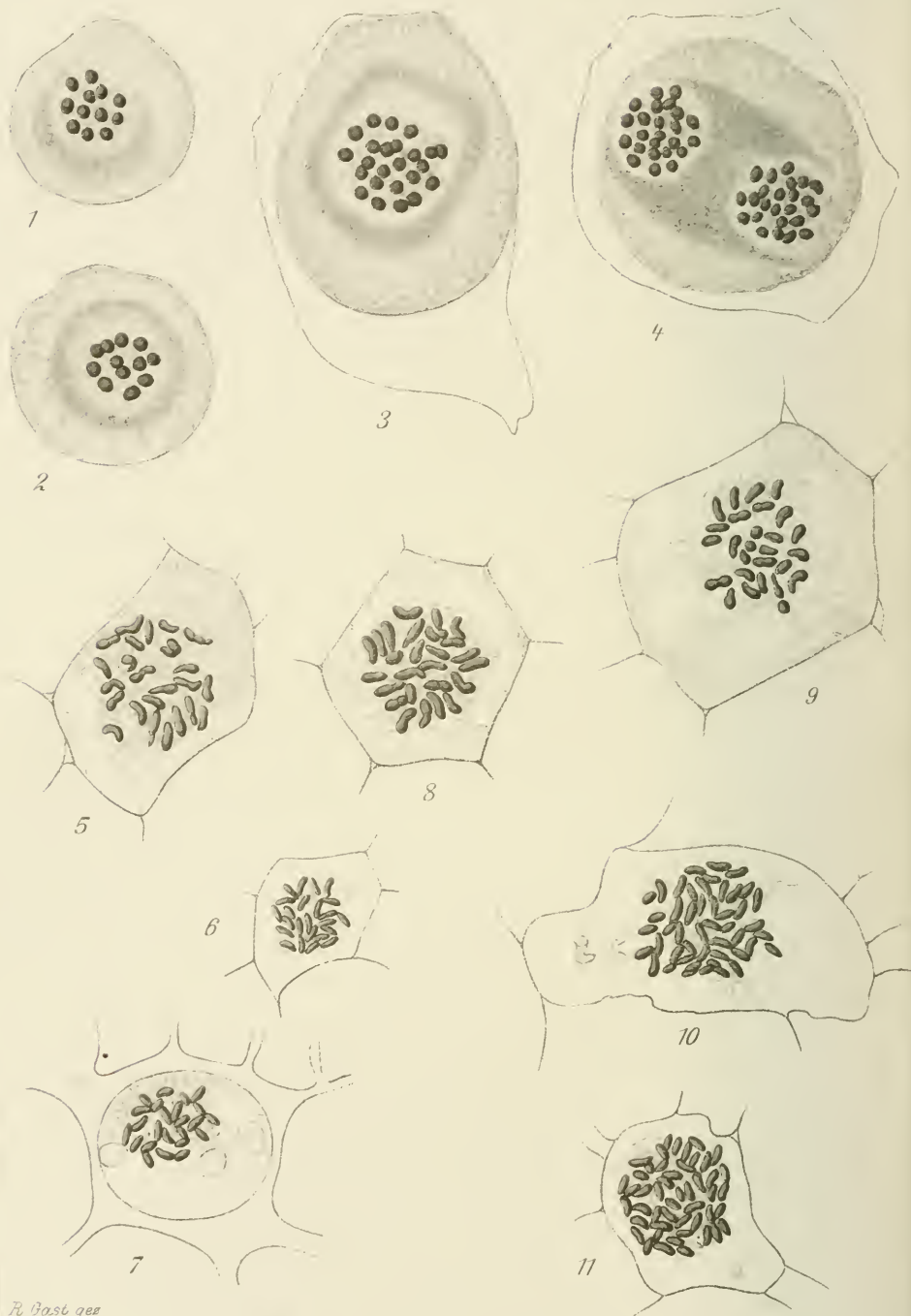
Tafel V.

- Fig. 1. *Solanum Koelreuterianum* v. 15179. Präparat Nr. 37, Reihe 5, Schnitt 8. Zelle aus der neben der Stärkescheide nach innen zu gelegenen Parenchym-schicht des Stengels, Kern in Teilung, Stadium der Äquatorialplatte. 24 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 2. *Solanum lycopersicum*, König Humbert gelbfrüchtig, Linie A. Präparat Nr. 81a, Reihe 5, Schnitt 8. Zelle aus der Stärkescheide des Stengels, Kern in Teilung, Stadium der Äquatorialplatte. 24 Chromosomen. — Vergr. 1900.

- Fig. 3. *Solanum lycopersicum*, König Humbert gelbfrüchtig, Linie A. Präparat Nr. 81b, Reihe 4, Schnitt 3. Zelle aus dem Mark des Stengels, Kern in Teilung, Stadium der Äquatorialplatte. 26 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 4. *Solanum lycopersicum*, König Humbert gelbfrüchtig, Linie A. Präparat Nr. 81a, Reihe 3, Schnitt 7. Zelle aus dem Mark des Stengels, Kern in Teilung, Stadium der Äquatorialplatte. 48 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 5. *Solanum Koelreuterianum* v. 15179. Präparat Nr. 13b, Reihe 1, Schnitt 1. Kollenchymzelle des Stengels unmittelbar unter der Epidermis. Die Äquatorialplatte des sich teilenden Kernes besteht anscheinend aus zwei Teilkernplatten mit 50 und 52 Chromosomen; insgesamt sind 102 Chromosomen vorhanden. — Vergr. 1900.
- Fig. 6. *Solanum Koelreuterianum* von 15179. Präparat Nr. 13a, Reihe 5, Schnitt 3. Kollenchymzelle des Stengels in Teilung. Die Kernplatte enthält 198 Chromosomen, sie ist nach außen zu in zwei Schenkel gespalten, von denen der in der Zeichnung links befindliche tiefer liegt als der rechte. — Vergr. 1900.
- Fig. 7. *Solanum lycopersicum*, König Humbert gelbfrüchtig, Linie A. Präparat Nr. 81b, Reihe 4, Schnitt 8. Zelle aus der Stärkescheide des Stengels, die zwei nebeneinanderliegende Kerne enthält. — Vergr. 1900.
- Fig. 8. *Solanum Koelreuterianum* v. 15126. Präparat Nr. 38, Reihe 3, Schnitt 7. Zelle aus dem inneren Rindenparenchym des Stengels, Kern in Teilung, Stadium der Äquatorialplatte. 51 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 9. *Solanum Koelreuterianum* v. 15126. Präparat Nr. 38, Reihe 5, Schnitt 2. Zelle aus dem Mark desselben Stengels, der die in Fig. 8 abgebildete Zelle enthält. Kern in Teilung, Stadium der Äquatorialplatte. 52 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 10. *Solanum Koelreuterianum* v. 15126. Präparat Nr. 38, Reihe 4, Schnitt 6. Kollenchymzelle desselben Stengels, der die in Fig. 8 und 9 abgebildeten Zellen enthält. Kern in Teilung, Stadium der Äquatorialplatte. 105 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 11. *Solanum tübingense* v. 15170. Präparat Nr. 29, Reihe 6, Schnitt 9. Querschnitt durch die Antherenwand. Eine Zelle der Epidermis und eine daneben liegende Zelle der subepidermalen Schicht sind im gleichen Teilungsstadium getroffen und zeigen anschaulich die Zusammensetzung der Periklinalchimäre *Solanum tübingense* v. 15170 aus einer Epidermis von *Solanum lycopersicum* und einem Gewebekern von *Solanum nigrum* gigas. Eine genaue Feststellung der Chromosomenzahlen — 24 und 144 — war bei den beiden abgebildeten Mitosen nicht möglich. — Vergr. 1500.
- Fig. 12. *Solanum Koelreuterianum* v. 15179. Präparat Nr. 9b, Reihe 4, Schnitt 2. Einige Zellen des Dermatogens und der darunter liegenden Zellen des Vegetationspunktes. Die von *Solanum nigrum* stammenden Dermatogenzellen enthalten viel größere Kerne als die Zellen des von *Solanum lycopersicum* stammenden Gewebinneren. — Vergr. 1500.
- Fig. 13. *Solanum Koelreuterianum* v. 15126. Präparat Nr. 39, III, Reihe 3, Schnitt 5. Der Fig. 12 entsprechender Zellkomplex aus dem Vegetationspunkt. Das Dermatogen stammt auch hier von *Solanum nigrum*, das Gewebinnerere aber von *Solanum lycopersicum* gigas; dementsprechend sind die Kerne darin größer als in Fig. 12. — Vergr. 1500.

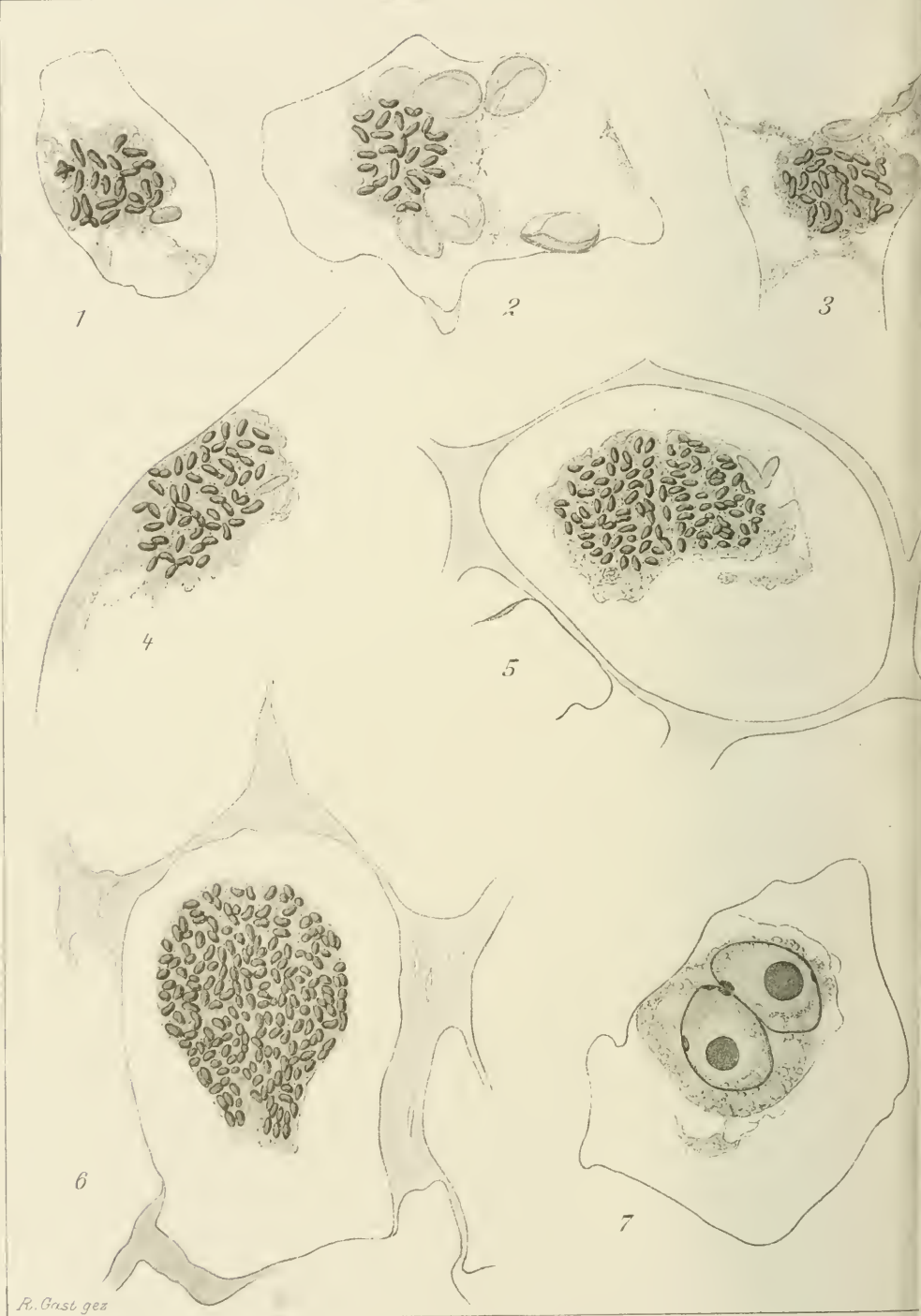
Tafel VI.

- Fig. 1. *Solanum Gaertnerianum*, B. Präparat Nr. 2, Reihe 2, Schnitt 10. Pollenmutterzelle während der ersten Reduktionsteilung im Stadium der Äquatorialplatte. 36 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 2. *Solanum Gaertnerianum*, B. Präparat Nr. 2, Reihe 2, Schnitt 5. Pollenmutterzelle im gleichen Stadium wie in Fig. 1. 36 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 3. *Solanum tübingense* v. 15170. Präparat Nr. 47, Reihe 7, Schnitt 7. Pollenmutterzelle im gleichen Stadium wie in Fig. 1 und 2. 72 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 4. *Solanum tübingense* v. 15170. Präparat Nr. 39, Reihe 2, Schnitt 7. Pollenmutterzelle im gleichen Stadium wie in Fig. 1—3. 72 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 5. *Solanum tübingense* v. 15170. Präparat Nr. 42, Reihe 5, Schnitt 2. Pollenmutterzelle während des zweiten Teilungsschrittes; abnorme Verteilung der Chromosomen. Vgl. Text S. 441. Die Chromosomen liegen in der Mitte zum Teil übereinander, so daß die gezeichnete Zahl nicht mit der wirklich festgestellten (144) übereinstimmt. — Vergr. 1900.
- Fig. 6. *Solanum tübingense*, A. Präparat Nr. 46, Reihe 5, Schnitt 1. Zelle aus dem Rindenparenchym einer Adventivwurzel. Kern in Teilung, Stadium der Äquatorialplatte. 72 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 7. *Solanum Gaertnerianum* v. 15112. Präparat Nr. 2, Reihe 3, Schnitt 11. Zelle aus dem Mesophyll eines Kelchblattes. Kern in Teilung, Stadium der Äquatorialplatte. 72 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 8. *Solanum Gaertnerianum* v. 15112. Präparat Nr. 2, Reihe 4, Schnitt 11. Zelle aus dem Mesophyll eines Kelchblattes. Kern in Teilung, Stadium der Äquatorialplatte. 72 Chromosomen. — Vergr. 1900.
- Fig. 9. *Solanum tübingense* v. 15170. Präparat Nr. 18, Reihe 5, Schnitt 7. Zelle aus dem Parenchym des Griffels, fünfte Schicht von außen. Kern in Teilung, Stadium der Äquatorialplatte. 144 Chromosomen. Die Figur wurde bei 2500 facher Vergrößerung gezeichnet und vom Lithographen auf die jetzige Größe reduziert, die einer 1900 fachen Vergrößerung entspricht.
- Fig. 10. *Solanum tübingense* v. 15170. Präparat Nr. 54, Reihe 6, Schnitt 5. Zelle aus der Stärkescheide des Stengels. Kern in Teilung, Stadium der Äquatorialplatte. 195 Chromosomen. — Vergr. 1900.



R. Gast gezeichnet





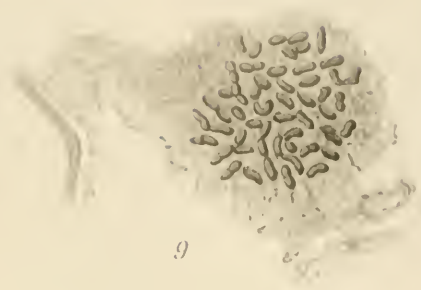
R. Crust. gez.

Winkler

V. H. v. Gu.



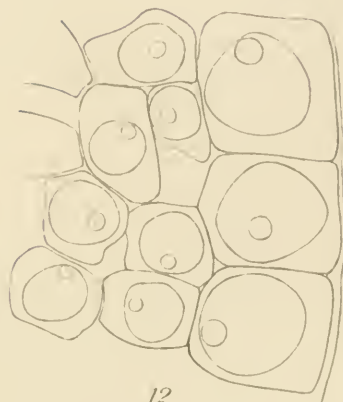
8



9



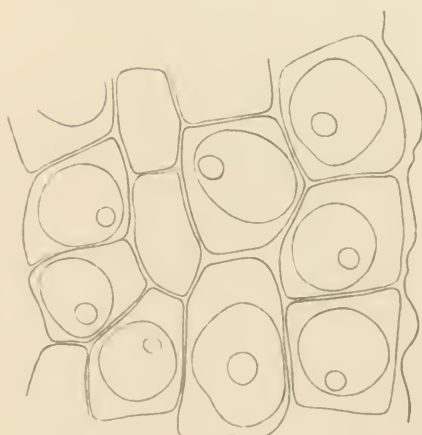
10



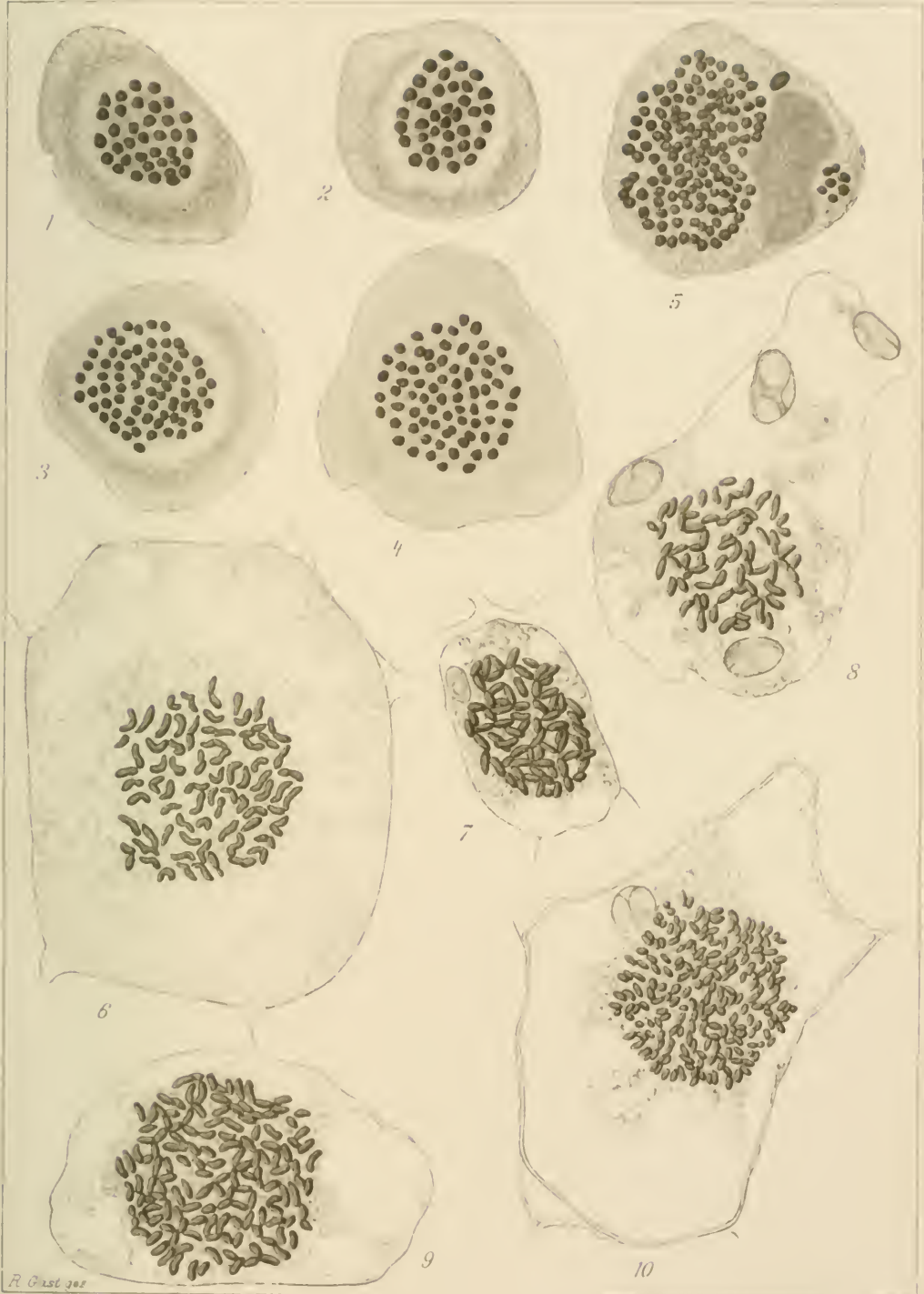
12



11



13



R. Gust. 302

Winkler

F. Laue Lith. Inst. Berlin