

Digitalisstudien II.

Von Gertraud Haase-Bessell, Dresden.

(Hierzu Tafel 1.)

(Eingegangen am 4. Februar 1921.)

Die Familie *Digitalis* ist nicht groß. Ihre Arten zeigen im allgemeinen eine kleine Variationsbreite und sind gut abgegrenzt. Immerhin ergibt sich bei der Bastardierung der Arten, daß die Verhältnisse doch komplizierter liegen, als es auf den ersten Blick erscheint. Infolge der Zeitverhältnisse läßt sich die Beendigung meiner weit ausgedehnten Untersuchungen nicht absehen. Ich fasse darum die derzeitigen Resultate in dieser Mitteilung zusammen, soweit sie einige Artkreuzungen betreffen.

Es handelt sich um die Arten: *ambigua*, *lanata*, *lutea* und *micrantha*, sowie *purpurea*. *Micrantha* wird meist als eine Varietät von *lutea* angesehen, da bisher als unterschiedliche Merkmale nur die braunen Saftmale an den Seitenlippen der Blüten und deren geringe Größe bekannt waren. Es stellte sich im Laufe meiner Untersuchungen heraus, daß eine Reihe weiterer morphologischer und biologischer Unterschiede hinzukommen. So ist die Form der Fruchtknoten und damit der Früchte bei *micrantha* viel kugliger als bei *lutea*. Ihr Pollen zeigt eine lappige Leistenbildung, die letzterer fehlt. Auch liegt bei gleicher Kultur die Blütezeit der *micrantha* regelmäßig um ca. 14 Tage später als bei *lutea*. Dies genügt wohl bei der scharfen Abgrenzung der *Digitalis*-Arten, *micrantha* als eine gute Art zu bewerten. Es kommt aber als ausschlaggebend hinzu ihr Verhalten bei der Bastardierung und ihre Zytologie, worauf ich weiter unten eingehen werde.

Der Samen wurde teils von Haage und Schmidt, Erfurt, bezogen, teils erhielt sie der botanische Garten zu Dresden durch Tausch und

stellte ihn mir zur Verfügung, wofür ich Herrn Geheimrat Drude zu besonderem Danke verpflichtet bin, ebenso wie dem verstorbenen Herrn Prof. Schorler, der die Diagnosen der Pflanzen nachprüfte. Zwecks der Kreuzungen wurden die Blütenähren in Pergamentpapierbeutel eingebunden. Jeden Tag kastrierte ich die Blüten, die gerade anfangen Farbe zu zeigen, wobei die früheren nochmals genau durchgesehen wurden. In Intervallen von 2—3 Tagen konnte dann die Befruchtung der empfängnisreifen Blüten vorgenommen werden. Ich benützte dazu in Honig getauchte Wattebäuschchen, die nach einmaligem Gebrauch weggeworfen wurden. Immer sorgte ich für kastrierte Kontrollpflanzen, die ausnahmslos ohne Ansatz blieben, wie ich denn überhaupt Andeutungen von Apogamie (Nucellarembryonie) nur bei *Dig. ferruginea* bemerkt habe, die hier nicht in Frage kommt. Die Aussaat der Samen erfolgte im nächsten Frühjahr in sterilisierten Samenschalen in sterilisierte Erde. Die Keimlinge wurden dann in Töpfe pikiert und später auf Freibeete verpflanzt. Sie blühten dann meistens im Sommer darauf.

Die Kreuzungen brachten folgendes Resultat, wobei ich auf die Morphologie der Bastarde allerdings nur flüchtig eingehen kann, um die Arbeit nicht zu sehr zu belasten.

1. *Dig. purp.* + *Dig. ambigua*. Die F_1 war polymorph. Es zeigten sich neben den echten Bastarden, die eine deutliche Mittelstellung zwischen den Eltern einnahmen und durchaus steril waren, gut fertile falsche Bastarde, die dem *purpurea*-Elter vollständig glichen. Das Zahlenverhältnis zwischen den echten und den falschen Bastarden war wechselnd. Ich hatte z. B. eine Familie, die aus 70 echten und 3 falschen Bastarden bestand, und eine, wo das Verhältnis ungefähr umgekehrt war. Die falschen Bastarde waren kräftige Pflanzen, die eine ebenfalls gute fertile F_2 gaben, auf deren Blütenfarbenspaltungen ich an dieser Stelle nicht eingehen kann. Auch die echten Bastarde waren kräftige Pflanzen, von denen heute, nach sechs Jahren, noch welche am Leben sind, also, wie der *ambigua*-Elter, ausdauernd. Die falschen Bastarde verhalten sich auch hierbei wie *Dig. purp.*, d. h. sie starben in schlechtem Boden nach der Blüte ab, trieben in gutem aus Wurzelknospen neue Rosetten. Auch *Dig. purp.* ist eben ein Halbstrauch, wie ich schon früher (Haase-Bessell 1916) auseinandersetzte. Erwähnen möchte ich noch, daß die echten Bastarde in ihren Blüten sowohl die Netzzeichnung der *ambigua*, als auch die roten Saftmale der *purp.* tragen, letztere aber weit in den Schlund gerückt, was wohl entwicklungsgeschichtlich interessant ist.

2. *Dig. lutea* + *Dig. micrantha*. Der Bastard hält zwischen den Eltern die Mitte. Die braunen *micrantha*-Flecke sind ausgebildet bis undeutlich vorhanden. Bei der Pollenzeichnung dominiert *micrantha* etwas abgeschwächt. Absolut steril, obgleich ich gegen 100 sehr kräftige Pflanzen drei Jahre sehr scharf auf Samen untersuchte.

3. *Dig. lanata* + *Dig. micrantha*. Von dieser Kreuzung besaß ich 15 Pflanzen, die im allgemeinen den *micrantha*-Typus trugen. Die Blüten waren gelb, Oberlippe und Bauch rötlich angelaufen. *Micrantha*-Fleck vorhanden. Die Unterlippe zeigte in der Form starken *lanata*-Einfluß. Steril.

4. *Dig. lanata* + *Dig. lutea*. Es wurden von dieser Verbindung zwei Familien gezogen. Die F₁ der „105“ war polymorph. Es blühten 1918 18 Pflanzen, sechs davon als reine *lanata*. Diese waren klein, doch ist es möglich, daß dieser zwergige Charakter dadurch bedingt war, daß der Boden und das Wetter des Jahres für die bei uns sehr empfindliche *lanata* nicht günstig war. Etwas kümmerlicher Samen, der nicht keimte, obgleich er mehrere Monate unter günstigen Bedingungen gehalten wurde. Die Pflanzen starben nach der Blüte ab, wie *lanata*. 11 andere Pflanzen zeigten Bastardmittelstellung. Blätter und Blütenstiele waren glatt oder doch ganz wenig behaart, die Blüten hellgelb, am Bauch rötlich angelaufen. Brauner Schlundring und Netzzeichnung der *lanata*, wenn auch abgeschwächt, vorhanden. Die Blüten zeigten im allgemeinen *lutea*-Form, verrieten aber die *lanata*-Komponente durch die lange abgerundete Unterlippe, die stärkere Bauchung und die gegen *lutea* relativ doppelte Breite. Aus diesem Typus fiel die Pflanze „E“ heraus durch größere Blüten, deren Breite auch die von *lanata*, also die beider Eltern, übertraf. Auffällig war der große Stempel (von *lutea*-Form). Die Pflanze machte im allgemeinen den Eindruck einer *gigas*-Form der typischen Bastarde. Es wurde versucht die Pflanze zu selbstem. Einige Samen sahen schließlich auch ganz hoffnungsvoll aus, keimten später aber trotz günstigster Bedingungen nicht. Die Pflanze blühte 1919 noch einmal und winterete dann aus. Von der zweiten Familie *lanata-lutea* kamen nur zwei Pflanzen zum Blühen. Sie zeigten denselben Bastardtypus wie der der Familie „105“. Vielleicht kam der *lutea*-Einfluß etwas mehr zum Durchbruch, indem die an sich *lanata*-Einfluß zeigende Unterlippe oft tief geteilt war. Auch trugen 7 von den 25 Blüten der einen Pflanze einen Sporn, eine Eigenschaft, die die *lutea*-Ausgangssippe öfters zeigte. Die Blüten dieser Pflanze waren 1918 rotbraun angelaufen. 1919 fehlte diese Tönung. Steril.

Die F₁ der drei Familien der reziproken Kreuzung *lutea-lanata* war durchaus einförmig, von dem Typus der echten Bastarde der Familie „105“. Auch diese Pflanzen (gegen 80) blühten noch in diesem, dem vierten Jahre, reich. Von allen Familien wurden Pflanzen eingedühtet und geselbstet, immer ohne Erfolg. Ebenso waren die der freien Bestäubung überlassenen Pflanzen steril, obgleich die Mutterarten daneben blühten und Hummeln sie eifrig besuchten.

5. *Dig. lanata* + *Dig. ambigua*. Gekreuzt 1916. 1918 waren fünf Pflanzen am Leben. Drei davon waren *ambigua*. Die Blüten verkümmerten meist unter einem Insektenbefall, worunter unter den gegebenen Bedingungen auch die Ausgangssippe *ambigua* litt. Ob dies die Schuld war, daß die Pflanzen keinen Samen brachten, weiß ich nicht, da 1919 die Krankheit noch schlimmer auftrat und die Pflanzen starben. Die beiden anderen Pflanzen waren gesund und kräftig, brachten schon im zweiten Jahre je drei kräftige Triebe. Sie waren sehr stark behaart und zeigten viel Anthocyan, besonders bei der einen Pflanze war die Blütenspindel tief rot. Die Blüten standen in der Größe zwischen den Eltern, hatten von der *lanata* die Lippe und ausgeprägte Netzzeichnung. Ihre Farbe war rötlichgelb. Die Antheren und Filamente verkümmert oder, wenigstens makroskopisch, nicht mehr vorhanden. Steril.

6. *Dig. purp.* (weiß mit gelben Punkten) + *Dig. lanata*. Gekreuzt 1916. 1918 blühten sieben Pflanzen, davon fünf als rein weiß *purp.* ausgesprochen zwergig. Sie waren gut fertil, Samen konnte noch nicht ausgesät werden. Die beiden anderen Pflanzen waren echte Bastarde. Blätter wenig behaart, Blüten in der Größe zwischen den Eltern. Die Farbe weißlichgelblich, innen und außen am Bauch rötlich angelaufen. Relativ so bauchig wie *lanata*, Unterlippe aber kürzer als bei dieser. Netzzeichnung, rote Saftmale vorhanden, trotzdem diese bei der *purp.*-Mutter farblos (gelb) waren. Wahrscheinlich wurde also der fehlende Rotfaktor von der stark anthocyanführenden *lanata* ergänzt.

Zusammenfassend kann man sagen, daß die durch die ausgeführten Kreuzungen entstandenen Bastarde eine Mittelstellung zwischen den Eltern zeigten, doch dominierte bis zu einem gewissen Grade der *purpurea*-Habitus über den von *lutea* und *lanata*, andererseits der von *lutea* und *micrantha* über *lanata*. Von *lanata* setzte sich leicht durch die Lippenform und der Anthocyan Gehalt. Bedeutung gewannen die Kreuzungen durch das Auftreten der falschen, der Mutter gleichen

Bastarde. Sie zeigten sich in den Verbindungen: *purp.-ambigua*; *purp.-lanata*; *ambigua-lanata*; *lanata-lutea*.

Für die zytologischen Untersuchungen wurde reichlich Material fixiert, sowohl von den reinen Arten als auch von den Bastarden. Und zwar geschah dies in der Zeit zwischen 3—5 Uhr früh, da die Erfahrung gezeigt hatte, daß die wichtigsten Stadien, vor allen Dingen die Diakinese, nur um diese Zeit zu erhalten sind. Fixiert wurde mit Sublimatalkohol, gefärbt mit Eisenhämatoxylin. Auf andere Färbungen verzichtete ich, da ich absolutes Vergleichsmaterial brauchte und oft nicht genug Material zu zwei Färbungen hatte. Denn es liegt auf der Hand, daß ich die seltenen Bastarde zunächst nicht zum Einlegen verwenden konnte, sondern zunächst versuchen mußte, ob sie fruchteten. Auch mußten immer einige Blüten als Vergleichsmaterial in Spiritus kommen. So war ich bei der Pflanze „E“ 105 schon froh, einige Blüten von Seitenzweigen, die noch dazu in recht ungleicher Entwicklung standen, einlegen zu können. Das Jahr darauf verunglückte mir Material derselben Pflanzen bei der Einbettung infolge der unglücklichen Gasverhältnisse. Jeder, der schon einmal die Diakinese bei einer Pflanze gesucht hat, weiß, wie große Serien man meistens braucht, um dieses schnell vorübergehenden Stadiums habhaft zu werden, und daß es dann oft nur in einigen Schnitten vorhanden ist. Um die möglicherweise vorhandene Diakinese richtig differenziert zu bekommen, muß man die in Frage kommenden Präparate etwas überfärben, als das kleinere Übel, wenn man viele Schnitte auf dem Objektträger hat. Bally (Bally 1918) hat dies gegen meine Präparate des Bastards *Dig. purp. + lutea* einzuwenden (Haase-Bessell 1916). Gewiß, aber zunächst ist es Zweck der Präparate, nicht so sehr schöne Bilder zu bringen, als Bilder der ausschlaggebenden Stadien. Es ist ein großer Unterschied, ob man Präparate mit heterotypen Teilungen eines Bastards zu färben hat, der eine große Anzahl kleiner Chromosomen besitzt, die an sich die Neigung haben zu verkleben, oder die eines solchen mit wenigchromosomigen Kernen. Wenn man bei ungünstigem Material nicht überhaupt verzichten will, muß man sich eben mit weniger guten Bildern begnügen. Die Zählung der Chromosomen wurde so gehandhabt, daß diese mit Hilfe des Zeichenapparats genau gezeichnet und erst dann gezählt wurden, damit nicht einmal der Wunsch der Vater der Zahl wurde. Gezählt wurden in der Hauptsache Diakinesen von Pollenmutterzellen, doch wurden zum Vergleich auch solche von Embryomutterzellen heran-

gezogen, wo dies nur irgend ging. Ergaben sich bei den Pollenmutterzellen einmal Diakinesenbilder, so hatte man ja meistens viele zur Verfügung, doch muß man sich genau von der Unverletztheit der Zellen überzeugen, da die meisten vom Schnitt getroffen sind. Auch Diadenkerne wurden auf ihre Chromosomenzahl geprüft. Hatte ich genug Material, wie bei den reinen Arten, so führte ich die zeichnerisch vorbereitete Zählung ungefähr 50 mal durch. Bei einigen Bastarden mußte ich mich mit viel weniger begnügen. Die Synapsis wurde immer gefunden, auf die folgenden Stadien wenig Wert gelegt. Wie eingangs bemerkt, sind die zytologischen Studien nicht zum Abschluß gelangt.

Ich bediene mich im folgenden betreffend der Chromosomenzahlen- und -sätze der Nomenklatur, die Winkler in seiner neuesten Arbeit (Winkler 1920) vorschlägt, da sie mir zweckmäßig zu sein scheint und in diesen leicht mißverständlichen Dingen dringend einheitliche Bezeichnungen not tun. Ich gebrauche also „für den haploiden Chromosomensatz, der die Grundlage der systematischen Einheit darstellt, den Ausdruck: das Genom. Nenne Kerne, Zellen, Organismen, in denen ein gleichartiges Genom mehr als einmal in einem Kerne vorhanden ist homogenomatisch, solche dagegen, die verschiedene Genome in ihren Kernen führen, heterogenomatisch. Individuen, die dieselben Genome führen, sollen isogenomatisch heißen, solche, deren Genome wesensverschieden sind, anisogenomatisch. Nach der Anzahl der in den Kernen eines Organismus vorhandenen Chromosomensätze sollen unterschieden werden monogenomatische, digenomatische, allgemein polygenomatische Organismen, wobei es zunächst gleichgültig ist, ob die Genome einander wesensgleich sind und sich aus derselben Anzahl von Chromosomen zusammensetzen oder aber verschiedene Zahlen umfassen. . . .“ „Ich schlage die Ausdrücke Gamophase für Haplophase und Zygothase für Diplophase vor“.

Die Chromosomenzahlen der reinen Arten, die in Frage kommen, sind:

Dig. purp. 24/48,

Dig. lutea 48/96,

Dig. micrantha 24/48,

Dig. lanata 24/48

Dig. ambigua 24/48.

Bei den Bastarden zeigten sich folgende zytologische Verhältnisse:

Dig. lutea + *Dig. micrantha*. *Lutea* führt also in der Gamophase 48, *micrantha* 24 Chromosomen (Fig. 1 und 2). Sie unterscheiden sich also auch in dieser Hinsicht voneinander, aber sicher ist *lutea* nicht nur als eine *gigas*-Form der *micrantha* aufzufassen, sie werden vielmehr

anisogenomatisch sein. Bei dem Bastard tritt der unerwartete Fall ein, daß sich in der Diakinese 36 gut konjugierende Chromosomenpaare zeigen (Fig. 1). Die heterotypen Teilungen selbst gehen verhältnismäßig gut von statten, wenn es auch oft nachklappende Chromosomen gibt. Die sichtbare Degeneration setzt nach der Spezialzellenbildung ein, ist dann aber schnell vollständig. Ich habe gerade hier sehr viele Zählungen vorgenommen, da mir das Resultat überraschend kam, ich vielmehr das Droseraschema mit 24 Chromosomenpaaren und 24 Einzelchromosomen erwartete.

Dig. lanata + *Dig. micrantha*. Die Eltern bringen je 24 Chromosomen mit, die in der Diakinese 24 Chromosomenpaare bilden. Auch hier ist die Reduktionsteilung wenig gestört, wenn man auch schon mehr mehrpolige Spindeln sieht. Die Degeneration setzt nach der Spezialzellenbildung ein und ist auch hier vollständig.

Die Verbindungen *Dig. ambigua* + *Dig. lanata* und *Dig. purp.* + *Dig. lanata* konnten noch nicht zytologisch untersucht werden.

Dig. lanata + *Dig. lutea* und *Dig. lutea* + *Dig. lanata*. Der *lutea*-Elter bringt 48 (siehe Haase-Bessell 1916), der *lanata*-Elter 24 Chromosomen (Fig. 6, 7, 8) mit. Da die echten Bastarde der reziproken Verbindungen gleiche Erscheinungen zeigen, können sie zusammen behandelt werden. Bei der Diakinese sowohl der Pollenmutterzellen (Fig. 4), als auch der Makrosporen (Fig. 5) lassen sich deutlich 72 Chromosomen zählen, von denen ab und zu zwei so zusammenliegen, daß man sie als konjugierend ansprechen darf. Es ist keine bestimmte Anzahl von Paaren, sondern diese wechselt in weiten Grenzen. Fig. 5 ist verhältnismäßig reich daran. Der Bastard verhält sich also hier gegenüber *Dig. purp.* + *Dig. lutea* (Haase-Bessell 1916) etwas abgeschwächt, da dort nie eine Konjugation einzelner Chromosomen zu beobachten war. *Purp.* + *lutea* zeigt bei der ersten Reifeteilung auch nie eine Äquatorialplatte, während bei *lanata* + *lutea* die meisten Chromosomen, selten alle, zu einer solchen einbezogen werden. Sie bilden dabei eine lockere Doppelreihe, wobei anzunehmen ist, daß wenigstens bei einer Anzahl von Chromosomen die Homologie zum Ausdruck kommt, sie also echte Paare bilden. Von den nicht in die Äquatorialplatte einbezogenen Chromosomen werden bei den zweipoligen Spindeln die meisten noch nachträglich den Tochterkernen angegliedert. Meistens ist aber diese Zweipoligkeit nicht mehr durchgeführt, es bilden sich dann in der bekannten Weise Nebenkerne von einigen oder einem Chromosom. Jeder der Haupt- und Nebenkerne führt dann die zweite Reifeteilung simultan

durch (Fig. 9), nie deutete ein Bild darauf hin, daß diese homotype Teilung ausnahmsweise einmal früher geschah. Es entstehen Spezialzellen von wechselnder Zahl und Größe, die einen oder mehrere Kerne führen, welche aber nach obigen wohl immer einen ungleichen Chromosomenbestand haben.

Die Makrosporen zeigen dieselben Verhältnisse, wie die Pollenmutterzellen. Auch hier wird bei der ersten Reifeteilung eine lockere Äquatorialplatte gebildet, wobei die Zusammengehörigkeit zu Paaren nicht deutlich zu erkennen, aber doch zu vermuten ist. Bei der Bildung der Tochterkerne wandern die Chromosomen mit ungleicher Geschwindigkeit nach den Polen. Auch hier werden nicht alle Chromosome in die Äquatorialplatte einbezogen. Die übrigen gliedern sich teils sekundär den Tochterkernen an, teils bilden sie Nebenkerne, je nach der Beschaffenheit der Spindel. Wenn man will, kann man diese Reduktionsteilungen als „halbheterotype“ im Sinne Rosenbergs (Rosenberg 1917) ansehen. Doch erscheint mir dieser Terminus *technicus* unpraktisch, da die Verhältnisse doch allzu fließend sind.

Bei den der Mutterart *lanata* gleichenden falschen Bastarden findet man in der Diakinese 24 Chromosomenpaare. Dazwischen noch manchmal ein oder einige überzählige Chromosome. Dies gilt sowohl für die Makro- als auch für die Mikrosporen (Fig. 12, 13, 14, 15). Eine Synapsis ist auch hier vorhanden (Fig. 10). In den postsynaptischen Bildern sind Doppelfäden festzustellen (Fig. 11 a u. b). Die Makrosporen bilden Tetraden (Fig. 17). Als das entwickeltste Stadium habe ich bei ihnen den zweikernigen Embryosack angetroffen. Der Pollen degeneriert.

Es bleibt noch die Pflanze „E“ zu besprechen. Wie oben erwähnt, besaß ich nur wenig und ungleichmäßiges Material. Doch gelang es mir, drei Diakinesen von Makrosporen zu finden. Sie zeigen zunächst 48 Doppelchromosomengebilde, die ungefähr das doppelte oder dreifache Volumen der elterlichen Chromosomen haben und sehr unregelmäßige Konturen aufweisen. Diese Doppelchromosomen stehen teilweise durch Brücken (siehe bei Fig. 18) miteinander in Verbindung. Da dies konjugierende Chromosomen nie tun, nehme ich an, daß es sich hier um eine vorzeitige Längsteilung handelt. Darüber weiter unten. Außer diesen 48 gemästeten Chromosomen zeigten die betreffenden Diakinesen noch kleinere Chromosomenpaare, die wohl als konjugierend anzusehen sind. Ihre Zahl war wechselnd. Fig. 18 zeigt deren 9 (6 in der Ebene a, 3 in der Ebene b. Es ist außerdem möglich, daß noch andere unter dem danebenliegenden Gewebesplitter verborgen sind), die ungefähr in einer

Gruppe zusammenliegen. Die zweite Diakinese zeigte 2—4 Paare, und bei der dritten waren keine zu entdecken, doch überdeckten sich die Chromosomen sehr stark, so daß wohl einige übersehen sein können, besonders da auch die Größe der übrigen stark variierte.

Dig. purp. + *Dig. ambigua*. Jeder Elter bringt 24 Chromosomen mit. Die echten Bastarde zeigten eine gut ausgebildete Synapsis. Die Diakinese wurde einstweilen nur bei der Makrospore aufgefunden und zeigte 24 gut konjugierende Chromosomenpaare. Bei den Reifeteilungen gibt es sowohl bei der Prophase, wie der Anaphase viele nachklappende Chromosomen. Meistens werden nicht alle in die Hauptspindel einbezogen und bilden später Nebenkernchen. Man sieht oft Zellen, wo die Spindelbildung sehr weitgehend gestört ist (Fig. 19) und die homotype Teilung dann sehr ungleich große Kerne erfaßt. Auch hier ist die zweite Reifeteilung streng simultan und gibt es bei der Anaphase viel nachschleppende Chromosomen (Fig. 21). Die Makrospore konnte bis zur Tetradenbildung verfolgt werden. Die Pollen sind vollständig tot und zeigen, wie nach ihrer Entwicklung zu erwarten war, sehr verschiedene Größen: Durchmesser 12—23 μ .

Die zytologische Untersuchung der falschen Bastarde ist noch nicht abgeschlossen.

Wir kennen jetzt die Chromosomenzahlen von einer stattlichen Reihe von Pflanzen. Ich erinnere nur an die letzte mühevoll zusammengestellte, die wir Tischler (Tischler 1915) verdanken. Dort sind auch die Gattungen herausgezogen, deren Spezies sich in der Chromosomenzahl unterscheiden. Er wurde nur in der letzten Zeit mehrfach, z. B. von Winge (Winge 1917) darauf hingewiesen, daß vielen Pflanzenfamilien eine bestimmte Chromosomenzahl oder ein Vielfaches davon eigen ist. So gibt Winge als Beispiel an die Heliantheen mit der Grundzahl 8, die Anthnemideen mit 9. Den Liliaceen kommt die Grundzahl 5 zu, den Thymeliaceen 9 usw. Bei den bisher untersuchten *Digitalis*-Arten ergab sich in vier Fällen die Zahl 24/48, in einem die Zahl 48/96. Wie oben erwähnt, hat Winkler für den haploiden Chromosomensatz, welcher die Grundlage der systematischen Einheit darstellt, die Bezeichnung „Genom“ eingeführt. Nimmt man also zunächst 24 als die Grundzahl der Gattung *Digitalis*, so ist *Dig. lutea* als tetragenomatisch anzusehen. Bei der Bastardierung von *Dig. lutea* mit *Dig. micrantha* würden also nach dieser Anschauung zwei *lutea*-Genome mit einem *micrantha*-Genom vereinigt. Bei der Reduktions-

teilung dieses Bastards würden wir entsprechend etwa ein Verhalten nach dem *Drosera*-Schema erwarten, also eine Vereinigung des *micrantha*-Genoms mit einem *lutea*-Genom, während das zweite *lutea*-Genom mehr oder minder ausgeschaltet wird. Wie oben ausgeführt, entsprechen die Tatsachen dieser Annahme nicht, vielmehr erscheinen in der Diakinese 36 wohlkonjugierende Chromosomenpaare (Fig. 3). Die einzig mögliche Erklärung dieses Befundes scheint mir die zu sein, daß ein *Digitalis*-genom nicht 24, sondern 12 Chromosomen umfaßt, daß also bei der *micrantha-lutea*-Kreuzung $2 + 4 = 6$ Genome zusammenkommen, die, als Wirkung der Bastardierung, ungehindert miteinander kopulieren können, was folgerichtig 36 Gemini ergibt. Ein Gamet des Bastards würde also trigenomatisch sein, und zwar hetero- oder homogenomatisch, je nachdem das *micrantha*-Genom 1-, 2- oder 0 mal vertreten ist. Da der Bastard steril ist, konnte die Richtigkeit der Hypothese nicht geprüft werden. Ich hoffe später auf Grund von anderem Material diese Fragen weiter behandeln zu können. Auch muß ich mir an dieser Stelle versagen, auf die Konsequenzen näher einzugehen, die meine Annahme für die Vererbung der Blütenfarben von *Dig. purp.* hat. Praktisch wird ja für die einzelnen Merkmale die Mendelspaltung bei di- und tetragenomatischen Rassen kaum sehr verschieden ausfallen denn nach allem, was wir bis jetzt wissen, müssen wir annehmen, daß die in einer Gamete vereinigten Genome in einer gewissen Bindung miteinander stehen, die verhindert, daß ihre Gene bei der Reduktionsteilung miteinander ausgetauscht werden. Sie verhalten sich also in dieser Beziehung wie ein Genom, wenn nicht durch Bastardierung diese Bindung gebrochen wird, wie eben in dem Falle *lutea-micrantha*. Bei Kulturpflanzen, wie es wenigstens die gärtnerisch gezogene *Dig. purp.* eine ist, treten nun zahlreich jene Mutationen auf, die Baur in seiner Vererbungslehre (Baur 1919) als 1. Gruppe zusammenfaßt, die dadurch charakterisiert sind, daß sie aus bisher unbekanntem Grundunterschied gegenüber der Ausgangspflanze aufweisen. Treten solche Mutationen häufig auf, wie in den meisten Kulturrassen, so werden auch ursprünglich gleiche Genome eines Gameten heterogenomatisch werden, denn es ist nicht anzunehmen, daß beide homologen Gene gleichzeitig von der Mutation erfaßt werden. Diese verschiedene Konstitution der Genome dokumentiert sich zunächst nicht, da nur eines zur Wirkung gelangt. Ich bezweifle, daß immer das Gen dominiert, das dies bei einer normalen Kreuzung tut. Wenigstens kenne ich Fälle bei *Dig. purp.*, die da zur Vorsicht mahnen. So trat in einer in fünf Generationen

rein gezogenen *Digitalis*-Familie bei einem Individuum das Umschlagen in die dominante Blütenfarbe auf, welche weiterhin konstant blieb. Weiter spaltete bei einer rezessiven weißen Pflanze, die in einer roten Familie nach Erwartung herausmendelte, eine Blüte sektorial in rot und weiß auf und anderes mehr. Vielleicht gehören eine ganze Anzahl der in der Literatur verstreuten Fälle über Knospenvariationen, vegetativen Spaltungen usw. hierher. Es kommen da ausnahmsweise Genome zur Wirkung, die sonst von dem anderen dominiert werden. Jedenfalls ist das ein Gebiet, wo uns die Forschung der nächsten Zeit noch viele interessante und prinzipiell wertvolle Aufschlüsse bringen wird.

Die Funde falscher Bastarde haben sich in den letzten Jahren bedeutend vermehrt. Ich verweise hier auf das zusammenfassende Kapitel bei Ernst (Ernst 1918). In den erörterten Fällen treten diese falschen Bastarde neben den echten in wechselnder Zahl auf. Sie gleichen meist der Mutter, seltener dem Vater. Wie oben mitgeteilt, zeigten sich bei meinen Versuchen falsche Bastarde bei vier verschiedenen Verbindungen. Immer sahen sie der Mutter gleich. In zwei Fällen handelte es sich um je eine kleine F₁-Familie. In dem Falle *lanata-lutea* traten sie nur in einer der gezogenen Familien auf, doch war die dazugehörige zweite nur sehr klein. Die reziproke, ziemlich zahlreich in zwei Familien gezogene Verbindung zeigte die Erscheinung nicht. Im vierten Falle endlich, bei der Verbindung *purp. ambigua* erschienen falsche Bastarde in allen vier erzogenen großen Familien, wie erwähnt in durchaus wachsender Anzahl. Das Verhalten meiner falschen Bastarde schließt sich also den übrigen durchaus an.

In dem zytologisch untersuchten Falle *lanata-lutea* führt der eine Elter *lutea* die doppelte Chromosomenzahl gegen den anderen *lanata*. Nimmt man die Grundzahl der *Digitalis*-Genome zunächst mit 24 an, so findet man bei der Diakinese Genom mit Genom kopulierend. Da die Chromosomengröße beider Elternarten nicht wesentlich verschieden ist, läßt es sich nicht feststellen, welche Genome miteinander kopulieren. Da aber das Aussehen des Bastards ganz der Mutter gleicht, so ist doch wohl anzunehmen, daß deren Genom mitbeteiligt ist. Ein *lutea*-Genom verbindet sich demnach mit dem *lanata*-Genom, während das andere *lutea*-Genom ausgestoßen wird. Also ein Verhalten nach dem *Drosera*-Schema.

Über die Entstehung falscher Bastarde hat man eine Reihe von Hypothesen aufgestellt. Einmal wäre es denkbar, daß durch die Be-

stäubung Adventivembryobildung ausgelöst würde (Winkler). Besonders hat man an induzierte Apogamie gedacht (Ernst). Doch ließ sich auch die Möglichkeit nicht von der Hand weisen, daß bei echter Befruchtung entweder die väterlichen oder mütterlichen Chromosomen ihre Eigenschaften nicht zur Geltung bringen können (Winkler). Die Befunde bei zoologischen Objekten legten ferner eine Pseudogamie im Sinne Fockes nahe, d. h. eine durch Befruchtung ausgelöste Parthenogenese, bei welcher die anderelterlichen Chromosomen noch mehr oder minder lange fortgeschleppt werden können.

Was zunächst die Adventivembryonie betrifft, so scheint sie mir für meine Fälle ausgeschlossen. Die in Frage kommenden reinen Arten habe ich zytologisch genau untersucht. Nie habe ich Bilder gesehen, die nur entfernt auf Adventivkeimbildung hinwiesen, und man müßte eine vorhandene Neigung hierzu doch wohl annehmen.

Die Frage, ob induzierte Apogamie vorliegt, ist in letzter Zeit durch die Arbeit von Ernst (Ernst 1918) mehr in den Vordergrund getreten. Bedingung dafür ist, daß bei den zur Bastardierung benutzten reinen Arten zweierlei Eizellen vorkommen, wie bei *Hieracium*, nämlich einmal normale befruchtungsbedürftige, zweitens parthenogenetische, die aber den Bestäubungsreiz zu ihrer Entwicklung brauchen. Apogamie ohne Bestäubungsreiz findet sich bei meinen reinen *Digitalis*-Arten nicht. Bei allen sind Kontrollexemplare, sorgfältig kastriert, gezogen worden. Nie fand sich bei scharfer Kontrolle ein Same. Für die Entstehung diploider Eizellen müßte man annehmen, daß die Reduktionsteilung wegfällt, wie das denn Ernst auch tut. Bei den reinen *Digitalis*-Arten war aber die heterotype Teilung durchaus in Ordnung. Da die Samen einiger weniger Kapseln der bastardierten Pflanzen einen ziemlich hohen Prozentsatz falscher Bastarde bringen, könnte das häufige Ausbleiben der Reduktionsteilung bei so ausgedehnten Untersuchungen, wie die meinen, gar nicht übersehen werden. Auch diese Hypothese trifft also für die falschen *Digitalis*-Bastarde nicht zu.

Pseudogamie hat man bei Bastardierungen im Tierreich ziemlich oft gefunden, doch handelte es sich meist um systematisch weit auseinander stehende Arten. Die väterlichen Chromosomen werden dabei meist nur wenige Teilungen mitgeschleppt und dann ausgestoßen. Wie oben ausgeführt, trifft das wenigstens für den zytologisch untersuchten *Digitalis*-Bastard *lanata-lutea* nicht zu. Ein väterliches Genom ist noch bei der Keimzellenbildung des Bastards vorhanden. Von einer direkten Pseudogamie im Sinne Fockes kann man also nicht sprechen, doch

scheint mir auch eine einfache Dominanz des mütterlichen Erbplasmas unwahrscheinlich. Den väterlichen Chromosomen dürfte doch eine ausgesprochene Helotenrolle zukommen, wenn auch eine leichte Beeinflussung durch den Vater in der Literatur für die falschen Bastarde meist angegeben wird. Wir wissen über die Ursachen der Dominanz eines Gens über das homologe einstweilen noch gar nichts, doch glaube ich nicht, daß diese Verhältnisse hier überhaupt in Frage kommen. Es wäre dann vollständig unverständlich, warum die falschen Bastarde nicht nur in meinen, sondern auch in anderen Fällen in so wechselnden Prozentsätzen erscheinen. Mir scheint dies doch darauf hinzuweisen, daß es sich um keinen prinzipiell verschiedenen Vorgang handelt, ob ein echter oder ein falscher Bastard entsteht. Vielleicht spielt das Alter der Geschlechtszellen da eine Rolle. Man denke nur an die Hertwigschen Versuche mit Fröschen. Mir fehlte bis jetzt leider die Zeit, darüber Versuche anzustellen.

Wie man sieht, zeigt die Untersuchung meiner falschen Bastarde bisher mehr, was die Ursachen dafür nicht sein können, als welche sie sind. Hoffentlich bringt die Untersuchung der fertilen falschen Bastarde *purp.-lanata* und *purp.-ambigua* mehr Anhaltspunkte. Auf eine Möglichkeit der Erklärung werde ich weiter unten kommen.

Ich komme nun zu den zytologischen Befunden bei den echten Bastarden, in welche Besprechung ich auch die Kreuzung *Dig. purp.-lutea* einbeziehe, die ich früher untersucht habe (Haase-Bessell 1916).

Strasburger und seine Schule vertraten bekanntlich die Anschauung, daß die Anordnung der homologen Chromosomen zu Paaren bereits in den somatischen Kernen erfolgt. Demgegenüber hat sich, wenigstens in der allgemeinen Fassung, Widerspruch erhoben, doch nehmen wohl jetzt die meisten Forscher eine solche Paarung für die Prophasen der heterotypen Teilungen an. Es fragt sich nun, wie sich in diesen Beziehungen die Bastarde verhalten, besonders die, bei welchen die Konjugation der Chromosomen in der Diakinese ausbleibt, also in unserem Fall *Dig. purp.-lutea* (Haase-Bessell 1916. Tafel I: E. 3. 15) und *Dig. lanata-lutea* (Tafel. Fig. 4. 5).

Häcker (Häcker 1904) brachte das Problem der Sterilität der Bastarde mit einer Repulsion des artfremden Chromatins in Verbindung, und diese Hypothese taucht von Zeit zu Zeit wieder auf in irgend einer Form, so bei Bally (Bally 1919), worauf ich weiter unten komme. Schon Tischler, der als einer der ersten sterile und halbsterile Pflanzen-

bastarde zytologisch untersuchte (Tischler 1906. 1910), sprach sich gegen diese Hypothese aus, und ich kann mich ihm in dieser Hinsicht nur anschließen. Auch in dem extremen Fall *purp.-lutea*, wo sich in der Diakinese gar kein Chromosomenpaar mehr beobachten läßt, war eine typische Synapsis vorhanden, und in den folgenden Phasen ließen sich immer Doppelfäden beobachten. Wenn wir nun aber bei den reinen Arten den entscheidenden Moment der Konjugation in der Synapsis suchen, so weiß ich eigentlich nicht, warum dieser bei den Bastarden in die Diakinese verlegt werden soll, wenn sich auch da das Verhalten der Chromosomen mit unseren Hilfsmitteln am besten feststellen läßt. Tischler ist geneigt, die Sterilität der Bastarde und die dabei auftretenden zytologisch festzustellenden Störungen bei der Keimzellbildung auf eine nichtidentische Entwicklungsrichtung oder Tendenz zu schieben. Es ist logischerweise anzunehmen, daß sehr oft bei Bastarden eine solche divergierende Tendenz vorhanden ist, doch scheinen mir die Boverischen Erwägungen (Boveri 1918) zu Recht zu bestehen, daß die spezifischen Eigenschaften der Chromosomen erst in einer späteren Periode als der Keimzellenbildung zur Geltung kommen.

Ich halte dafür, daß physikalische Zustände für die Störungen bei der Keimzellbildung verantwortlich gemacht werden müssen. Von dem Zusammendrängen der chromatischen Kernbestandteile in der Synapsis bis zur Ausbreitung der ausgespannenen Chromatinfäden auf der Oberfläche der Kernsaftkugel finden sicher tiefgreifende physikalisch-osmotische Veränderungen im Zustand der Chromosomen statt, zu denen weitere kommen müssen, wenn die gepaarten Chromosomen der Diakinese zur heterotypen Teilung nach der Mitte zurücksinken. Dieser letztere Vorgang tritt nach der vollständigen Auflösung des Nukleolus plötzlich ein, wenigstens sieht man sehr selten Diakinesebilder, die nicht wenigstens noch Reste des Nukleolus zeigen. Man muß also annehmen, daß eine gewisse Relation besteht zwischen der Masse der Nukleolussubstanz und dem Bedarf an solcher, den die Diakinesechromosomen zur Erlangung jenes Zustandes brauchen, der sie zu einer normalen Reifeteilung befähigt. Bei den hier in Frage kommenden Bastarden sinken nun die ungepaarten Chromosomen langsam, gleichsam zögernd, der Mitte zu (Haase-Bessell 1916. Tafel I. 16. 17. 18). Mir ist nun der Gedanke aufgestiegen, ob nicht die in den wesensverschiedenen Genomen der Bastardkerne lokalisierten, ihr Chromatin aufbauenden Fermente auch wesensverschieden sind und eine verschiedene Aktivität besitzen, dergestalt, daß bei einer gegebenen Menge Nukleolarsubstanz die

Chromosomen des einen Genoms mehr an sich reißen können, als die anderen.

Ich weiß natürlich, daß die Verhältnisse viel verwickelter liegen können, daß hier wahrscheinlich Kettenreaktionen vorliegen und das Endresultat auch durch Zustand oder Menge irgend eines Aktivators oder eines Koferments hervorgerufen sein kann. Zur Fixierung des Gedankens genügt wohl zunächst die Annahme der Verschiedenheit des Chromatin auf- (und ab-?) bauenden Ferments.

Ich bringe aus unseren Kenntnissen über die Enzyme folgende Sätze in Erinnerung, wobei ich mich an Czapek (Czapek 1913) halte: „Die moderne Enzymlehre geht von der heute wahrscheinlichsten Anschauung aus, daß die Enzymreaktionen in ihren wesentlichen Merkmalen mit katalytischen Reaktionen übereinstimmen. . . . Der Katalysator kann die von ihm beherrschte Reaktion nach beiden Seiten beschleunigen. Es ist eine Proportionalität zwischen Menge der Katalysatoren und ihrem Effekt aufgefunden worden (von mir gesperrt!) . . . Ein für die Enzyme charakteristisches Merkmal ist die beschränkte, oft spezifisch eingengte Wirkungssphäre. . . . Der Organismus kann außer Sekretionsenzymen auch solche produzieren, die dem Zellplasma fest anhaften und ihre Wirkung nur intrazellulär entfalten können, die Endoenzyme. . . . Es ist nicht ausgeschlossen, daß im Organismus Enzyme wirklich existieren, die unter den gegebenen Bedingungen nicht spalten, sondern synthetisch arbeiten, man denke nur an die Koagulasen. Abgesehen davon besteht der Satz, daß jedes Enzym unter bestimmten Bedingungen die Reaktion nach beiden Seiten katalysieren kann. . . . Sind mehrere Katalysatoren gleichzeitig anwesend, so können sich die Wirkungen einfach addieren, oder es tritt eine Wirkung ein, die auffallend größer oder kleiner ist, als die Summe der Einzelwirkungen (von mir gesperrt).“ Die somatischen Zellen haben wohl meistens die Möglichkeit, sich ihren Chromatinbedarf heranzubringen. Führen die väterlichen und mütterlichen Chromosomen spezifisch verschiedene, das Chromatin aufbauende Enzyme, so wird im allgemeinen keine Konkurrenz auftreten, im Gegenteil wird nach obigen der Fall eintreten können, daß ihre Wirkung größer ist, als ihre summierte Einzelwirkung. Man könnte das auffällige Luxurieren vieler Bastarde mit dieser Erhöhung des Stoffwechsels in Verbindung bringen. Anders sind die Verhältnisse bei der Bildung der Keimzellen. Die Archisporozellen sind bekanntlich ziemlich selbständig im Verband. Besonders die Pollenurmutterzellen sieht man schon

früh vollkommen getrennt liegen, und wenn man auch annehmen muß, daß sie vom Tapetum gewisse Nährstoffe in gelöster Form beziehen, so wird dies doch nicht für alle notwendigen zutreffen. Man kann also annehmen, daß die Nährstoffmasse des Nukleolus der Keimzellkerne auf den notwendigen Bedarf abgestimmt sind und daß bei Bastarden in dieser kritischen Periode die Inkongruenz der Reaktion zum Ausdruck kommt. Die Chromosomen der Diakinese bleiben teilweise ungesättigt, unreif, erreichen nicht den physikalischen Zustand, der zu einer Konjugation erforderlich ist, ungeachtet aller Affinität, ich will einmal sagen, sexueller Art. Bei *Dig. lanata-lutea* wird die Minimalgrenze noch manchmal erreicht, es finden sich hie und da noch Paare zusammen. Bei *Dig. purp.-lutea* ist die Spannung größer, die Chromosomen bleiben immer einzeln.

Ob auch die mangelhafte Ausbildung der Spindel bei diesen Bastarden, ihr häufiges Beharren auf einem mehrpoligen Stadium auf diese Verhältnisse zurückzuführen ist, wird von dem Standpunkt abhängen, von dem man dem Problem der Spindelbildung überhaupt gegenüber steht, ob man sie als verhältnismäßig autonom betrachtet, wofür manche Beobachtungen aus der Protistenkunde sprechen, oder ob man sie als eine Funktion der Chromosomen ansieht. Ich habe den Eindruck, daß die hier herrschenden Unklarheiten an vielen Mißverständnissen schuld sind. Bei den folgenden heterotypen Teilungen der Bastarde ist eine starke Verklebungstendenz der Chromosomen zu beobachten, die die Differenzierung sehr erschwert. Ein solches Zusammenfließen der Chromosomen hat z. B. auch Federley (Federley 1916) bei seinen Pygaerabastarden gesehen. Es liegt nahe, auch diese Erscheinung auf die physikalische Unreife der Chromosomen zurückzuführen.

Federley fand bei seinen Pygaerabastarden auch, daß bei allgemein fehlender Konjugation der Chromosomen in der Diakinese sich doch oft eine wechselnde Anzahl von Paaren bilden könne. Auf ein ähnliches Verhalten weisen auch die verschiedenen Resultate hin, die Gates (Gates 1909) und Geerts (1911) bei der Untersuchung der Önotherabastarde *gigas* + *lata* erhielten. Gates fand die Konjugation des *lata* mit einem *gigas*-Genom. Die Chromosomen des zweiten *gigas*-Genoms wurden ungespalten auf die Tochterkerne verteilt. Geerts konnte keine Konjugation entdecken. Er fand dann eine Äquatorialplatte mit allen 21 Chromosomen der drei Genome, die dann ungespalten zu ungefähr gleichen Teilen nach den Polen wichen. Auch hier scheint es also, daß sich die Sache in verschiedenen Individuen oder Linien

verschieden abspielt. Das ist mit einer spezifischen Unverträglichkeit der artverschiedenen Chromosomen kaum zu vereinen; mit meiner Hypothese verträgt es sich ganz gut, denn der Reifezustand der Chromosomen wird bei vielen Bastarden um den kritischen Punkt pendeln.

Bei dem Bastard *purp.-lutea* kommt es bei der heterotypen Teilung nicht mehr zur Bildung einer Äquatorialplatte. Ist die Spindelbildung nicht allzu gestört, kommt es zur Bildung einer ungefähr zweipoligen Spindel, so sieht man die Chromosomen unregelmäßig auf ihr aufgereiht (Haase-Bessell 1916, Tafel 1, G) und schließlich, eben ohne Bildung einer Äquatorialplatte, auf die Tochterkerne verteilt werden. Bei *lanata-lutea* findet sich noch eine Äquatorialplatte, die ungefähr doppelreihig ist, aber ein so lockeres Gefüge hat, daß es unentschieden bleiben muß, ob hier echte Gemini vorliegen. Ich nehme dies jedoch an. Jedenfalls findet keine Spaltung der Chromosomen statt. Sie werden ungefähr zur Hälfte unregelmäßig nach den Polen gezogen, und den Tochterkernen schließen sich dann auch mehr oder weniger von den Chromosomen an, die nicht in die Äquatorialplatte einbezogen waren. Bei beiden Bastarden kommt es zu einer streng simultanen zweiten Reifeteilung (Haase-Bessell 1916, Tafel 4, 43—53) (Fig. 9). Auch das versprengteste Chromosomen teilt sich zu gleicher Zeit mit den anderen. Nie sah ich eine vorzeitige Teilung (ausgenommen bei der Pflanze „E“, wo ja besondere Verhältnisse herrschen).

Die bis jetzt untersuchten Bastarde verhalten sich in bezug auf die heterotype Teilung unterschiedlich. Bei einem Bastard von Eltern mit verschiedenen Chromosomenzahlen, der dem *Drosera*-Schema folgt, verbinden sich die Chromosomen der niederen Zahl mit eben so vielen der höheren. Sie bilden eine Äquatorialplatte, in die die übriggebliebenen univalenten Chromosomen nicht mit einbezogen werden. Diese werden nach dem Zufall in die Tochterkerne einbezogen und mit der Zeit eliminiert. Sehr verschieden davon verhalten sich die Pygaerabastarde Federleys (Federley 1913). Zunächst konnte dieser Forscher bei ihnen keine Synapsis auffinden. Da ihm aber nur sehr wenig Material zur Verfügung stand, so ist es wohl nicht sicher, ob sie nicht dennoch vorhanden ist. In der Diakinese konjugieren, wie schon oben bemerkt, die Chromosomen nicht miteinander, „höchstens vereinzelt Chromosomenpaare können eine Verbindung miteinander eingehen“. Als Folge ist die Äquatorialplatte verschieden gestaltet. Bei vollständigem Ausbleiben der Konjugation in der Diakinese erscheint die Äquatorialplatte mit den univalenten Chromosomen, und es kommt zu einer reinen Äquations-

teilung. Im anderen Falle ist die Reifeteilung gemischt. Die konjugierten Chromosomen bilden Gemini und weichen einzeln nach den Polen, die univalenten machen eine Äquationsteilung durch. Die meisten Keimzellen gehen zugrunde. Bei der Rückkreuzung mit den Eltern zeigt sich eine gemischte Äquatorialplattenbildung, woraus F. den Schluß zieht, daß sich die artgleichen Chromosomen zu Gemini zusammengefunden haben. Doch auch bei den reinen Arten kommt es nicht immer zu einer Konjugation. Die reinen Arten von *Pygaera* (und auch ihre Bastarde) bilden Spermagonien zweierlei Art, in welchen Spermazoen ganz verschiedener Entwicklung gebildet werden. Die einen sind die zur Fortpflanzung dienenden, die anderen degenerieren. Bei diesen „apyrenen“ Spermien kommt es nicht oder nur selten zur Konjugation. Sie bilden heterotype Spindeln, auf deren Fasern die Chromosomen ohne Andeutung einer Äquatorialplatte liegen. Sie werden dann unregelmäßig auf die Pole verteilt. Es kommt dann noch zu einer weiteren Kernteilung, wobei die Chromosomen, „vermutlich wieder ohne vorherige Teilung“, auf die Spermaditen verteilt werden.

Die von Rosenberg untersuchten Hieracien (Rosenberg 1917), für welche dieser Autor Bastardnatur annimmt, zeigen eine ganz verschiedene Reduktionsteilung. Leider liegt mir die wichtige Arbeit nur in Referaten vor. Rosenberg nimmt an, daß die hypothetischen Eltern seiner Hieracien teilweise in ihren Chromosomenzahlen differierten. Er fand z. B. bei *H. excellens* 42 Chromosomen, und bei der Reduktionsteilung traten 18 Gemini und 6 univalente Chromosomen auf, welche letztere sich nach dem *Drosera*-Schema nach dem Zufall auf die Diadenkerne verteilten. R. nimmt an, daß der eine Elter der *excellens* 18, der andere 24 (oder mehr) haploide Chromosomen besessen hat. Er hat dann von ihm selbst hergestellte Bastarde von Hieracien untersucht. Waren Eltern mit ungleichen Chromosomenzahlen benutzt, so fand es sich, daß die überzähligen Chromosomen zum Teil schon vor der Keimzellenbildung eliminiert wurden. Bei anderen Pflanzen wurden diese Chromosomen noch mitgeschleppt. Für die von ihm behandelten Spezies der Untergattung *Archhieracium* nimmt R. an, daß sie mit 27 und 36 somatischen Chromosomen tri- und tetraploid sind. Bei den triploiden Arten, die R. als Verbindungen von haploiden und diploiden Keimzellen auffaßt, wird dann die heterotype Teilung immer mehr zurückgebildet. Die Chromosomen zeigen bei der Diakinese keine Konjugation mehr, sie werden dann ohne Bildung einer Äquatorialplatte zu ungefähr gleichen Teilen nach den Polen gezogen. Öfter vermochten auch die Kerne aus

der Diakinese direkt zu einer normalen homotypen Mitose überzugehen. *H. Pseudoillyricum* zeigte dann nur noch somatische Teilungen.

Wie man sieht, sind alle nur denkbaren Übergänge aufgefunden worden, von Störungen und Modifikationen der heterotypen Teilungen sowie deren Übergang zu den somatischen. Wenn dies im allgemeinen auch bei Bastarden festgestellt worden ist, so sind die Störungen doch nicht auf sie beschränkt. Ist es schon nicht ganz erwiesen, daß die apogamen Hieracien Bastarde sind (Diskussion bei Winkler 1920), so muß man für die apyrenen Spermagonien der reinen Pygaeraarten doch sicher Nachwirkungen von Kreuzungen ausschließen.

Bally (Bally 1918, S. 222) zieht als Stütze für die Behauptung, daß mangelnde „sexuelle“ Affinität die Ursache des Nichtkonjugierens von väterlichen und mütterlichen artfremden Chromatins ist, die Befunde Federleys bei dessen Pygaerabastarden, besonders bei den Rückkreuzungen, heran. Was wir durch die Untersuchungen von Federley erfahren, ist, daß bei den primären Bastarden die artfremden Chromosomen in der Diakinese meist, aber durchaus nicht immer, nicht konjugieren; ferner, daß die Chromosomen einer Elternart durch den Aufenthalt im artfremden Plasma nicht die Fähigkeit verloren haben, sich im Plasma der reinen Art mit artgleichen Chromosomen zu verbinden. Dies spricht aber m. E. viel mehr dafür, daß bei den Bastarden ein sekundäres Hindernis vorhanden ist, daß in vielen Fällen die Konjugation verhindert, als daß eine sexuelle Repulsion der artfremden Chromosomen stattfindet. Federley hat bei seinen primären Bastarden keine Synapsis aufgefunden und macht dies für die Repusionshypothese geltend. Aber erstens hat er auch für die rückgekreuzten Bastarde die Synapsis nur einmal gefunden und bei dem wenigen Material, welches ihm zur Verfügung stand, ist es sehr wohl möglich, daß sie auch hier dennoch vorhanden war. Und dann läßt sich nicht wohl einsehen, warum, wenn die Abstoßung so stark ist, daß schon die Synapsis nicht zustande kommt, dann doch noch meistens einige Chromosomenpaare in der Diakinese konjugieren. Auch Bally kann nicht umhin zuzugeben, daß dies nicht die einzigen Gründe für die Unregelmäßigkeiten der Meiosis bei Hybriden sein können, und sich der Meinung Baltzers anzuschließen, von dem er selbst sagt, „daß dieser dazu neigt, in zellmechanischen (oder vielleicht in zellechemischen) Gründen die Ursache für das Zurückbleiben der väterlichen Chromosomen zu erblicken“. Das ist eine ganz andere Sache, und darin stimme ich mit beiden Forschern durchaus überein. So verführerisch also die Hypothese ist, den Mangel

einer Chromosomenkonjugation bei Bastarden auf sexuelle Abstoßung der artfremden Chromosomen zurückzuführen, man muß sie doch wohl fallen lassen.

Auch von einer anderen Hypothese Ballys trennt man sich nur ungern. In seiner Arbeit über die Godronschen Bastarde zwischen *Aegilops*- und *Triticum*-Arten (Bally 1918) untersuchte B. deren Zytologie. Er stellt fest, daß die haploide Chromosomenzahl von *Triticum vulgare* 8, die von *Aegilops ovata* 16 ist. Die Chromosomen beider Arten unterscheiden sich durch die Form, indem die von *Aegilops* bedeutend schmaler sind, als die von *Triticum*, die ihrerseits aber eine auffällig starke Variabilität haben, dergestalt, daß man bei mittelstarken Chromosomen nicht sagen kann, welchen von beiden Arten sie angehören. B. fand nun für die Meiosis der Bastarde, daß 24 Chromosomen auftreten, was der Erwartung entspricht. Für die Diakinese hatte er ungünstige Präparate, so daß er nur feststellen konnte, daß sowohl gepaarte, als auch ungepaarte Chromosomen vorkommen. Bei der Telephase der heterotypen Teilung beobachtete B., entsprechend den Ergebnissen bei sonstigen Beobachtungen bei Hybriden, eine verschiedene Wanderungsgeschwindigkeit der Chromosomen. Für drei Figuren zeigt er, daß die *Triticum*-Chromosomen früher an den Polen sind, als die von *Aegilops*, und stellt damit fest, daß die Möglichkeit gegeben ist, daß die Chromosomen des einen Elters die Pole früher erreichen, als die des anderen. Zu gleicher Zeit gibt er aber an, daß die anderen Chromosomen nachwandern, so daß die Tochterkerne Komponenten beider Arten enthalten. Wie bei vielen anderen Bastarden, werden auch hier manche Chromosomen nicht mit in die Hauptspindel einbezogen und bilden dann größere oder kleinere Nebenerkerne. B. fand, daß es Nebenerkerne gibt, die nur *Triticum*-Chromosomen enthalten und bildet einen solchen Fall ab (Fig. 52), wo ein solcher Nebenkern vier *Triticum*-Chromosomen enthält. Der Pollen des Bastards ist steril, Rückkreuzungen mit Pollen des Weizenelterns gelingen jedoch. Eine solche Rückkreuzung untersuchte Bally und fand die Zahl der Chromosomen bei der heterotypen Teilung in Polstellung als 6. Sie zeigten durchweg *Triticum*-Charakter. B. stellt nun die Hypothese auf, daß sich bei dem primären Bastard die Reduktionsteilung der Makrosporen in gleicher Weise abspielt wie bei den Pollenmutterzellen und sich Tochterkerne bilden können, die ausschließlich *Triticum*-Chromosomen führen. Diese sollen entwicklungsfähig sein, auch wenn sie nur vier Chromosomen besitzen und aus der Befruchtung eines solchen Embryosackzellkerns mit vier Weizenchromosomen mit

einem normalen Weizenpollen mit 8 Chromosomen soll dann eine *Aegilops speltiformis*-Pflanze entstehen, die ihrerseits bei der Reduktionsteilung Keimzellen mit 6 Chromosomen bildet. Durch diese Hypothese will B. die stärkere Fertilität und die größere Weizenähnlichkeit dieser Rückkreuzungspflanzen erklären. Man muß zunächst einmal Atem schöpfen vor einem solchen Hypothesengebäude, ehe man sich die Sache näher ansieht! Da ist zunächst die Möglichkeit zu diskutieren, ob in eine Keimzelle des primären Bastards reines Chromosomenmaterial von *Triticum* kommen kann. Bally bezieht sich mit seiner Behauptung auf seine Figuren 41—43, die heterotype Spindeln darstellen und die er als die bestgelungensten seiner Serien hinstellt. Diese Spindeln sind streng zweipolig. Man sieht an den Polen entweder je vier, oder drei und fünf dicke Chromosomen, die als Weizenchromosomen anzusprechen sind. Die übrigen Chromosomen befinden sich auf dem Wege nach den Polen, so daß man annehmen muß, was Bally an anderer Stelle auch bestätigt, daß sich diese Chromosomen später mit den übrigen vereinigen. Solche Verhältnisse findet man bei vielen Bastarden. Ich habe oft festgestellt, daß versprengte Chromosomen, die gar nicht in die Hauptspindel einbezogen waren, sich noch nachträglich mit den Tochterkernen vereinigten. Aus solchen Figuren kann man also nicht die Möglichkeit ableiten, daß Keimzellen mit reinem *Triticum*-Material entstehen. Es werden nun aber meist nicht alle Chromosomen in die Hauptspindel einbezogen. Von den versprengten können mehrere sich vereinigen und auch größere Nebenkerne bilden. B. gibt in seiner Figur 52 einen solchen Nebenkernel, der vier *Triticum*-Chromosomen besitzt. Zugegeben nun, daß sich in immerhin seltenen Fällen solche Nebenkerne bilden können, sind aber die daraus entstehenden Keimzellen befruchtungsfähig? Und wenn ja, warum nur die einer Makrospore, denn die Pollen des primären Bastards haben sich auch bei Rückkreuzungsversuchen als absolut steril erwiesen? Und weiter! Nach allem, was wir wissen, sind die Chromosomen wesensverschieden, individuell, zur Entwicklung eines Individuums gehört doch mindestens ein ganzer Chromosomensatz, ein Genom nach der Terminologie von Winkler. Stellen wir uns auf den Standpunkt von Bally, so gibt es zunächst verschiedene Möglichkeiten. Er nimmt an, daß die in Frage kommenden Embryosackzellen des primären Bastards vier Weizenchromosomen hatten und im Falle der Rückkreuzung mit einem normalen achtchromosomigen Pollen befruchtet wurden. Man kann einmal annehmen, daß zu einem Weizen genom vier, oder daß acht Chromosomen gehören. Da B. aus der ungefähr gleichen Verteilung

der Chromosomen auf die Tochterkerne schließt, daß sie in der Diakinese miteinander konjugiert sind, nehme ich an, daß er die Genomzahl mit vier setzt. Macht man also die weitere Hilfsannahme, daß in die Embryosackzelle des primären Bastards auch gerade vier einen Satz bildenden Weizenchromosome gelangt sind (ganz gewiß ein ungewöhnlich seltenes Vorkommnis!), so wäre *Aegilops speltiformis* trigenomatisch. Im anderen Falle vereinigten sich ein vollständiges Genom von acht, mit einem unvollständigen von vier Chromosomen. Das halte ich für unwahrscheinlich, aber die Möglichkeit ist immerhin gegeben. Nun, der Godronbastard ist fertil. In der Diakinese sind Gemini zu beobachten, dann erscheinen, wie gesagt, sechs Chromosomen in jeder Keimzelle, nach einer gut ausgebildeten Metaphase. Was also ist geschehen? Waren drei Genome vorhanden, so ist anzunehmen, daß zunächst einmal in der Diakinese die homologen Chromosome zwei Genome miteinander vereinigt haben. Man müßte dann für zwei Gemini die sehr gewagte Annahme machen, daß sich zwei nicht homologe Chromosomen miteinander vereinigt haben. Der einzige beobachtete Fall, der hier herangezogen werden könnte, wären die Rosenbergsche Hybriden (Rosenberg 1917) *Hieracium excellens* + *H. auricanticum* und *H. excellens* + *H. Pilosella*. Diese Bastarde zeigten immer 18 Gemini. Bei einigen Pflanzen waren die überzähligen Chromosomen entfernt, bei einigen noch vorhanden und zeigten dann manchmal Paarung. Die Herkunft dieser Bastarde ist aber doch wohl noch zu hypothetisch, um daraus theoretische Schlüsse zu ziehen.

Noch schwieriger wird die Sache bei der Annahme, daß sich ein Genom von acht mit einem unvollständigen von vier Chromosomen vereinigt hat. Dann müßten die sechs Chromosomen der Keimzellen der Rückkreuzung einen unvollständigen Satz darstellen und steril sein, was sie aber nicht sind, im Gegenteil zeigen sie gesteigerte Fertilität. Mir scheint also, mit der Ballyschen Hypothese kommt man dem Rätsel des Godronschen Bastardes nicht bei. Es ist hier nicht die Stelle andere Möglichkeiten zu diskutieren.

Ich komme nun zu der Pflanze „E“ meiner Familie 105 des Bastards *lanata-lutea*. Wie oben erwähnt führte die Pflanze in ihren Diakinesekernen 48 voluminöse Doppelchromosomen (Fig. 18) und eine wechselnde Anzahl von sehr kleinen Chromosomenpaaren. Der Bastard *lanata-lutea* führt somatisch $48 + 24 = 72$ Chromosomen. Es haben hier nun die artverschiedenen Chromosome eine ganz auffällig verschiedene Fähigkeit gehäuft, chromatische Substanzen zu bilden, resp.

an sich zu reißen. Zieht man die Zahl 48 in Betracht, so scheinen es die *lutea*-Chromosomen gewesen zu sein, die sich auf Kosten der *lanata*-Chromosomen gemästet haben. Diese Mästung hat zu einer vorzeitigen Teilung geführt und vermutlich die Keimzelle wieder in somatische Bahnen gelenkt. Wenigstens wies eine aufgefundene erste Reifungsspindel, die sonst der Beobachtung sehr ungünstig war, eine auffällig breite Äquatorialplatte auf, mit ungepaarten Chromosomen. Eine zweite Reifeteilung (Fig. 21) zeigte zwar viele nachklappende und einige versprengte Chromosomen, doch brachte es die Pflanze mit ihrer Keimzellenausbildung weiter (Fig. 17) als die anderen Bastarde. Ich verkenne nicht, daß mir nur wenige Bilder zur Verfügung standen und man darum aus den zur Verfügung stehenden nicht zu weit gehende Schlüsse ziehen soll, doch spricht der *gigas*-Habitus der Pflanze dafür, daß die Fälle für sie typische waren. Auch diese Befunde bei der Pflanze „E“ scheinen mir eine Stütze für die oben ausgesprochene Hypothese der verschiedenen Aktivität der in den Chromosomen lokalisierten, artspezifischen, das eigentliche Chromatin aufbauenden Enzyme. Jedenfalls führen sie auf das *gigas*-Problem.

Bekanntlich herrscht über die Ursachen der *gigas*-Bildung keine Übereinstimmung. Während Winkler (Winkler 1916) den Riesenhabitus als Funktion der Chromosomenverdopplung betrachtet, nimmt de Vries (de Vries 1901) an, daß Riesenbildung und Chromosomenverdopplung nur Wirkungen einer gemeinsamen, bis jetzt unbekanntem Ursache, einer Mutation, sind. Wir kennen jetzt Fälle, wo der Riesenhabitus durchaus nicht mit einer Verdoppelung der Chromosomen zusammengeht, bei welchen die Chromosomen allerdings vielleicht etwas größer sind, als die der Stammart (Gregory 1910; Stomps 1912). Andererseits hat *Primula Kewensis* (Digby 1912) zwar die Chromosomenzahl, aber nicht deren Gesamtvolumen verdoppelt, so daß man hier vielleicht an den Zerfall der Chromosomen in Chromomere denken darf. Was die *Digitalis*-Arten betrifft, so ist ja festzustellen, daß *lutea* kräftiger und großblumiger ist, als die nahe verwandte *micrantha* mit der halben Chromosomenzahl. Doch ist die Sache hier doch nicht so, daß die *lutea* einfach die *gigas*-Form der *micrantha* ist, sondern sie unterscheidet sich von ihr noch in vielen Merkmalen, die nicht mit der *gigas*-Struktur zusammenhängen können. Die Größe ihrer Chromosomen sind übrigens annähernd gleich, soweit man dies bei den sehr kleinen Gebilden feststellen kann. Die Pflanze „E“ der Bastardfamilie 105 der *lanata-lutea* ist nun sehr lehrreich. Ob es sich bei ihr um eine Mu-

tation, eine erbliche Änderung des betreffenden Gens handelt, ist nicht ausgemacht. Man kann ja auch den Gedanken einer Dauermodifikation (Jollos 1914) nicht ganz von der Hand weisen. Ich denke dabei an den möglichen Einfluß von unreifen oder überreifen Keimzellen. Gleichviel ob durch eine Mutation oder eine extreme Modifikation bedingt, die Produktion der Chromatin aufbauenden Enzyme der *lutea*-Chromosome ist hier so erhöht, daß sie in der Phase der Diakinese zu einer Übermästung der Chromosomen geführt hat, die ihrerseits Anlaß zu einer vorzeitigen Spaltung gab. Angenommen, die Pflanze sei fertil, könnte sie wohl die Stammutter einer Riesenlinie (mit nur wenig *lanata*-Einschlag) werden, auch wenn sie ursprünglich nur eine Modifikation war. Dieser Fall wäre in gewisser Beziehung den künstlich hervorgerufenen Chromosomenverdoppelungen Winklers an die Seite zu stellen. Das ist offenbar nur einer der möglichen Fälle. Durch eine genetisch bedingte erhöhte Enzymproduktion kann dasselbe Ziel, eben der Riesenhabitus, auch ohne Chromosomenverdoppelung erreicht werden (Stomps 1919) und andererseits kann trotz Verdoppelung der Chromosomen ein Riesentypus nicht erscheinen, wenn nämlich die Enzymproduktion nach der Minusseite hin verändert ist. Daß Bastardierung zur Verwirklichung aller dieser Fälle günstig ist, liegt auf der Hand, Voraussetzung dazu ist sie nicht.

Ich bin mit meinen Ausführungen zu Ende. Soweit meine Arbeit bisher gediehen ist, hat sie diese Ausblicke erlaubt. Man sieht, daß die interessante Familie *Digitalis* noch mancherlei wertvolle Aufschlüsse verspricht und ich hoffe trotz der Zeitverhältnisse, die den Einzelnen die Schwierigkeiten türmt, in dieser Hinsicht fortarbeiten zu können.

Tafel 1.

Die Zeichnungen wurden entworfen mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparats in Objektstichhöhe Seibert Ölim. 1/16, Oc. II, Fig. 16 u. 18 nach Oc. IV.

Fig. 1. *Dig. micrantha*. Pollenmutterzelle in nicht ganz vollendeter Diakinese.

Fig. 2. *Dig. micrantha*. Diadenkern in zwei Ebenen.

Fig. 3. *Dig. lutea* + *micrantha*. Pollenmutterzelle in Diakinese. Zwei Ebenen. Erste Ebene mit 17, zweite mit 19 Chromosomen.

Fig. 4. *Dig. lanata* + *lutea*. Pollenmutterzelle in Diakinese mit 72 Chromosomen.

Fig. 5. *Dig. lanata* + *lutea*. Makrospore in Diakinese. Drei Ebenen mit 72 Chromosomen.

Fig. 6 u. 7. *Dig. lanata*. Pollenmutterzellen in Diakinese mit 24 Chromosomenpaaren.

Fig. 8. *Dig. lanata*. Diadenkern mit 24 Chromosomen.

- Fig. 9 a u. b. *Dig. lanata* + *lutea*. Pollenmutterzellen in zweiter Reifeteilung.
 Fig. 10. *Dig. lanata* + *lutea*. Falscher Bastard. Pollenmutterzelle in Synapsis.
 Fig. 11. *Dig. lanata* + *lutea*. Falscher Bastard. Pollenmutterzellen im Spirem.
 Fig. 12. *Dig. lanata* + *lutea*. Falscher Bastard. Makrospore in Diakinese. Zwei Ebenen mit 24 Chromosomenpaaren.
 Fig. 13, 14, 15 a u. b. *Dig. lanata* + *lutea*. Falscher Bastard. Pollenmutterzellen in Diakinese mit 24 Chromosomenpaaren.
 Fig. 16. (Ov. IV.) *Dig. lanata* + *lutea*. Falscher Bastard. Diadenkern mit 24 Chromosomen.
 Fig. 17. *Dig. lanata* + *lutea*. Falscher Bastard. Makrosporentetrad.
 Fig. 18. (Oc. IV.) *Dig. lanata* + *lutea*. Pflanze „E“. Makrospore in Diakinese. 48 (Doppel)chromosomen und acht kleine Chromosomenpaare.
 Fig. 19. *Dig. purpurea* + *ambigua*. Pollenmutterzelle in erster Reifeteilung.
 Fig. 20. *Dig. purpurea* + *ambigua*. Makrospore im Spirem. Netzwerk durch das Messer herausgerissen.
 Fig. 21. *Dig. purpurea* + *ambigua*. Makrospore in zweiter Reifeteilung.

Literatur.

- Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 3. u. 4. Auflage. Berlin, 1919.
 Bally, W., Die Godronschen Bastarde zwischen Aegilops- und Triticumarten. Vererbung und Cytologie. Zeitschr. Abst.- u. Vererbgs. 16. 1916.
 Boveri, Th., Zwei Fehlerquellen bei Merogamieversuchen und die Entwicklungsfähigkeit merogonischer und partieller-merogonischer Seeigelbastarde. Arch. f. Entw. 44. 1918.
 Czapek, F., Biochemie der Pflanzen. 2. Auflage. Jena, 1913.
 Digby, L., The cytologie of *Primula Kewensis* and other related *Primula* Hybrids. Ann. of Bot. Bd. 26. 1912.
 Ernst, A., Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena, 1918.
 Federley, H., Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachereta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. Zeitschr. Abst.- u. Vererbgs. 9. 1913.
 Gates, R., The behavior of chromosomes in *Oenothera lutea* + *gigas*. Bot. Gaz. 48. 1909.
 Geerts, G. M., Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *Oenothera gigas*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 29. 1911.
 Gregory, R. P., Note on the Histologie of the Giant and Ordinary Forms of *Primula sinensis*. Proceedings of the Cambridge Philosophical Society. Vol. 15. 1910.
 Haase-Bessell, G., Digitalisstudien I. Zeitschr. Abst.- u. Vererbgs. 16. 1916.
 Haecker, V., Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Ein kritisches Referat. Zool. Jahrb. Suppl. 7.
 Jollos, V., Über Variabilität und Vererbung bei Mikroorganismen. Zeitschr. Abst.- u. Vererbgs. Bd. 12. 1914.
 Lidferas, B., Resumé seiner Arbeiten über *Rubus*. Zeitschr. Abst.- u. Vererbgs. Bd. 12. 1914.
 Lundgardh, H., Zur Kenntnis der heterotypen Kernteilung. Archiv f. Zellforschung. Bd. 13. 1914.

- Millardet, Note sur 1, Hybridation sans Croisement ou faux hybridation. Mém. Soc. science phys. et nat. de Bordeaux. 4. Sér. 4. 1894.
- Pellew, C. and Durham, F. L. M., The genetic behaviour of the hybrid *Primula Kewensis* and its allies. Journ. of Genetics. 5. 1916.
- Renner, O., Versuche über die genetische Kontitution der *Oenotheren*. Zeitschr. Abst. u. Vererbgs. Bd. 18. 1917.
- Rosenberg, O., Zytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* + *rotundifolia*. Kgl. Svebska Vet. Ak. Handl. 43. 1909.
- Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Svensk. botan. Tidskr. Bd. 11. Refr. v. Tischler. Zeitschr. Abst.- u. Vererbgs. 17,
- Strassburger, E., Typische und allotypische Kernteilung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 42. 1905.
- Stomps, Th. J., Über den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl bei den *Oenotheren*. Biol. Centralbl. 36. 1916.
- Gigasmutation mit und ohne Verdopplung der Chromosomenzahl. Zeitschr. Abst.- u. Vererbgs. Bd. 21. 1919.
- Tischler, G., Weitere Untersuchungen über Sterilitätsursachen bei Bastardpflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 25. 1907.
- Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes*-Hybriden. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42. 1906.
- Vries, H. de, Mutationstheorie. 1901—1903.
- Winkler, H., Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progr. rei botanicae. Bd. 2. 1908.
- Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. Jena, 1920.
- Winge, Ö., Studier over Planterigeta Chromosomtalog Chromosomernes Betydnings. Refr. v. Tischler. Zeitschr. Abst.- u. Vererbgs. 19.
- The chromosomes. Their numbers and general importance. Comptes-rendus des travaux du Laboratoire de Carlsberg. Vol. 13. 1917.
-

