

# Die Doppelchromosomen im Blütenbezirk der durch Radiumbestrahlung erzeugten Mutante „cancroidea“ von *Antirrhinum majus*. (Somatische Chromosomen- Reduktion)

von

**Emmy Stein**

(Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung der Universität. Berlin-Dahlem)

Mit 12 Textfiguren

(Eingegangen am 10. Oktober 1936)

## Einleitung

Die Doppelchromosomen und ihr von der Norm abweichendes Verhalten sind vorläufig beschrieben (E. Stein 1935, 1936). Die Untersuchung eines größeren Materials und ergänzende Beobachtungen erlauben heute ein Zusammenfassen der Vorgänge.

Die bisherigen Angaben sind kurz folgende: die Rezessiv-Mutation „cancroidea“ wurde durch Embryobestrahlung in einer die zweite Embryonalschicht entwickelnden Initialzelle erzeugt. Sie ist also somatisch induziert. Im homozygotischen Zustand bewirkt sie zelluläre Entartungen im Innern der jungen Organe und Organanlagen, die im einzelnen regellos verlaufend, zur Entstehung polyploider Gewebe verschiedenster Genomgrößen führen<sup>1)</sup>. Die polyploiden Mitosen können in den wuchernden Geweben entweder normal vor sich gehen, oder mannigfachen Störungen unterliegen. In allen Bezirken der Blütenknospen, aber nie in den rein vegetativen Organen kommt es dagegen zu einer Neuordnung der polyploiden somatischen Mitose mit einem typisch geregelten, aber von der Norm abweichenden Verlauf. Eine Annäherung von je zwei Chromosomen in der Prophase bis zu ihrem Zusammenschluß läßt die Metaphase schon in etwas gelockerter Bindung der Paare erscheinen. Die Doppelchromosomen sind sehr regelmäßig gelagert, die Gestalt der Einzelpartner ist verändert durch ihre starke Verkürzung und eine Einschnürung. In der Anaphase wandern nach einer Trennung der Paare die Einzelchromosomen zu den Polen. Gelegentlich treten Metaphasen auf, die aus Octaden, also Chromosomen-Vierergruppen bestehen.

---

<sup>1)</sup> *Antirrhinum majus* hat diploid (2n) 16 Chromosomen.

Die Frage, ob solche Teilungen der polyploiden Zellkerne die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte zurücksetzen, wurde offen gelassen, und hat uns in folgendem zu beschäftigen.

Somatische Metaphasen mit paariger Anordnung der Chromosomen sind häufig beobachtet. Die Paarung der Homologen im Soma von Dipteren (Metz 1916) dürfte mit den eben angedeuteten Befunden nicht zu vergleichen sein, weil erstens der Teilungsvorgang dort der normale, somatische ist, und zweitens, weil die Zahl der gebildeten Chromosomengruppen in jedem Fall der haploiden Zahl entspricht, auch da, wo es sich um Teilungen tetra- und octoploider Kerne (*Drosophila*) handelt (Frolova 1926). Doppel- und Vierergruppen in der Haploidzahl sind in den cancroidea-Pflanzen niemals gefunden, der Zusammenschluß erfolgt nur bei Genomquantitäten von der tetraploiden Zahl an aufwärts in Schritten der Zweierpotenz. Auch die Dauerbindung der Riesenchromosomen in den Knäuelkernen der Dipteren vereinigt die Homologen zu Paaren in der Haploidzahl und hat damit dieselbe, andere Voraussetzung, als die Paarung der cancroidea-Chromosomen.

Ein Vergleich drängt sich eher auf bei altbekannten Befunden in der Keimbahn niederer Tiere der „deutheterotypen Mitosen“ („Pseudoreduktionen“, Rückert 1892), auf die V. Haecker allgemein hinweist. Popoff (1908) beschreibt Doppelchromosomen in den Leberzellen von *Paludina vivipara*, Doppelchromosomen, die aber hier ungetrennt zu den Polen wandern. Die „pseudotetradi“ in somatischen Geweben von *Salamandra maculosa* und *Bufo vulgaris* behandelt della Valle (1907) mit vielen Angaben aus älterem Schrifttum. Er sieht in den Pseudotetraden eine pathologische Chromosomengruppierung, die Folge einer Chromosomenlängsspaltung ohne nachfolgende Trennung der Spaltheilften. Hier fanden sich die Paare meist in der Zahl zweier Genome. In didiploiden Kernen von Spinatwurzelspitzen ( $2n = 12$ ) fanden Stomps (1911) und de Litardière (1923) gepaarte Chromosomen. Da im Periblem der Spinatwurzeln an sich zweikernige Zellen vorkommen, nimmt Stomps begrifflicherweise an, daß die Kerne mit 24 gepaarten Chromosomen aus solchen entstehen, während de Litardière es für unwahrscheinlich hält, daß Chromosomen von Schwesterkernen sich so eng und so regelmäßig aneinander legen. Er sieht hier ebenfalls die Folge von Längsspaltungen ohne nachherige Trennung. Die Chromosomen wandern nicht auseinander, stattdessen verdoppelt sich ihre Substanz. Der gleichen Auffassung folgt Langlet (1927), der im älteren Periblem von Spinaten  $4n$ - und  $8n$ -Platten mit gepaarten Chromosomen feststellte neben ebensolchen in normaler Lage. Langlet gibt aber zu, daß es schwierig ist, ohne geeignete Stadien der Prophase die Frage zu entscheiden. Die Befunde von Farmer, Moore und Walker (1904) in tierischen und menschlichen Tumoren wurden früher schon besprochen (E. Stein 1935, S. 351). In experimentellen, durch *Bacterium tumefaciens* erzeugten Rüben Tumoren zeigt Winge (1928) „diakineseartige Stadien“ octoploider Kerne (S. 409, Fig. 12, 13) und in Theerkarzinomen bei Mäusen (1930) gleichfalls hyperchromatische Kerne, in denen die Chromosomen paarweise gelagert sind (S. 705, Fig. 23). Mit de Litardière glaubt Winge, daß die Chromosomenpaare aus längsgespaltenen

Einzelchromosomen hervorgehen, und daß auf diesem Wege die Kerne mit verdoppelter Chromosomenzahl erst entstehen. Für den cancroidea-Fall trifft, wie wir sehen werden, keine dieser Annahmen zu. Die Meinung, daß trotzdem, aber auf anderem Wege, auch Reduktionen im Soma vorkommen können, leitet Winge aus dem Befund diploider Zellen in sonst tetraploiden Gewebsanteilen her. Von „synapsis-artigen“ Stadien in Mäusetumorzellen vermutet Winge, daß sie „vielleicht die Einleitung zu einer Reduktionsteilung bezeichnen“. Auch Crew und Koller (1932 und 1934) haben in Mäusetumoren Doppelchromosomen gefunden und machen, wie schon Ludford (1930), ein Fehlen der Spindelentwicklung für diese und für die Entstehung polyploider Kerne in der Tumorzelle verantwortlich. Diese Erscheinung stimmt mit meinen Befunden ebenfalls nicht überein: Die veränderte cancroidea-Mitose hat im Gegenteil eine verstärkte Spindelentwicklung (Fig. 9, IV).

Ältere Berichte über Doppelchromosomen als Folge künstlicher Reizungen werden ebenfalls bei Haecker (1912) besprochen. Sacamura (1920) beobachtet, wie nach Chloralisation der Wurzelspitzen von *Pisum sativum*, *Vicia Faba*, *Zea Mays* und *Allium cepa* gepaarte Chromosomen sich verkürzen, und eine sonst nicht sichtbare Einschnürung in der Mitte wahrnehmbar wird. An eine autoregulative Herabsetzung der Chromosomenzahl in den hyperchromosomalen Somazellen glaubt Sacamura nicht. Dieser Gedanke wird dagegen schon früher (1910) am weitgehendsten von Němec verfochten. Němec erhielt bei *Allium cepa* und *Pisum sativum* durch Chloralisation didiploide und durch Wiederholung der Behandlung octodiploide Syncarionten, deren formveränderte Chromosomen in der Metaphase zu zweien zusammenliegen. Prophasen wurden nicht beobachtet, aber Němec deutet die Erscheinung als Teilbild einer autoregulativen Reduktion, die eine „indirekte“ genannt wird. Die Beziehung zur Meiosis, in die Němec seine Befunde bringt, veranlassen Strassburger (1911) vor allem diese Beziehung abzulehnen. Darüber hinaus ist Strassburger auf Grund entsprechender Versuche und Befunde aber auch überzeugt, daß eine „heterotypische Reduktion“ überhaupt nicht vorliegt. Von ähnlich ablehnendem Standpunkt aus wendet Grégoire (1910) sich gegen die Vorstellung (bei Haecker und Kristine Bonnevie 1908), daß die im Soma vorkommenden Paarungen irgend etwas mit der „paire de cinèses“ der Geschlechtsreife zu tun haben. Bonnevie steht auf dem Standpunkt, daß die Besonderheiten der heterotypischen Teilung für die Chromosomenreduktion der Reife nicht wesentlich sind, weil sie auch außerhalb derselben vorkommen.

Gates (1912) hat im Nucellargewebe von *Oenothera* Chromosomenpaarung beobachtet und Spindelgrößen, die an heterotypische Teilungen erinnern. „Something exceptional is occurring“, und Gates hält die Erscheinung einer Reduktion hier zwar für unbewiesen, aber doch wahrscheinlich. Der Vorgang des „secondary pairing“ (Darlington, Lawrence u. A.), der die Bivalenten der Meiosis in Paaren oder Gruppen einander annähert, wird von den Autoren als Eigentümlichkeit der Meiosis polyploider Pflanzen angesehen und bedarf deshalb hier der Erwähnung. Man muß daran denken, daß möglicherweise irgendeine gemeinsame, stoffliche Zellstimmung Voraussetzung für alle Paarungs-

erscheinungen der Chromosomen ist. Heilborn (1936) führt neuerdings aus, daß solche Assoziationen keineswegs spezifisch für die Meiosis sind, sondern in allen Kernen bestehen.

Als Folge von Röntgenbestrahlung hat White (1935) Doppelchromosomen in *Locusta migratoria* erzeugt. White setzt sich mit der Erscheinung theoretisch auseinander in der Annahme, daß durch zweifache Spaltung die Chromatiden tetraploid werden, die Spindelanheftungsstelle aber diploid bleibt, und so die Chromatiden verbunden hält. Irene Manton (1935) zeigt Doppelchromosomen in den Wurzelspitzen von *Iberis semperflorens*. Ihre Arbeit befaßt sich mit dem Nachweis der Identizität von Prochromosomen oder Chromozentren mit den Chromosomen selbst, und ihre Mikroaufnahmen (Pl. 30, 28, 29) zeigen das Bestehenbleiben der Paarung auch in der Phase des Ruhekerns, d. h. also, daß die Paare sich bei der Kernteilung nicht auseinanderlösen. Auch diese Tatsache trifft für den cancroidea-Fall nicht zu (Fig. 8, I). Den cancroidea-Doppelchromosomen äußerlich ähnlich sind die im Pollenkorn von *Impatiens Balsaminae* gefundenen Kernbilder (Heitz und Resende 1936). Sie zeigen eine „akinetische Einschnürung“ und Längsspaltung. S. I. Krajevoj (1936) beobachtet den Einfluß von Ultraviolett auf die Chromosomen im keimenden Erbsensamen. Auftretende Paarungen werden ohne weiteres als „somatische Reduktion“ bezeichnet und das Vorkommen zweimaliger sukzessiver Kernteilung ohne Wandbildung als „pseudomeiotic division of somatic cells“!

Theoretisch stellt Bělař (1928, S. 248) die Möglichkeit einer somatischen Reduktion nicht in Abrede, „in Anbetracht des Umstandes, daß sich die zwischen den homologen Chromosomen bestehende Affinität auch außerhalb der Konjugationsphasen geltend machen kann“.

### Die histologische Umwelt der Reduktions- (R-) Mitose<sup>1) 2)</sup>

Eine Betrachtung der cancroidea-Doppelchromosomen und ihrer Entwicklung muß tunlichst unbefangen erfolgen. Vorerst aber erscheint es notwendig, diejenigen Zell- und Kernveränderungen noch einmal kurz zu beschreiben, die in der Entartung der vegetativen Organe längst vorliegen, ehe es mit dem Einsatz der Blütenbildung zur Chromosomenpaarung und damit zum andersartigen Verlauf der somatischen Teilung kommt.

Die Gewebsentartung in den jungen Organanlagen der doppeltrezessiven cancroidea-Pflanzen sind immer vorhanden und beginnen immer in den inneren Zellschichten. Diese Regelmäßigkeit des Auftretens steht im Gegensatz zur völligen Launenhaftigkeit der Wachstumsexzesse in der zuerst gefundenen erblichen Krebsform aus Gen-Gruppe A. Die Entwicklungsvorgänge sind im übrigen sehr ähnlich: Ein Aufblähen der Zellstrukturen der Kerne, Kern-

<sup>1)</sup> Der Einfachheit halber wird das Ergebnis der Untersuchung schon jetzt zur Bezeichnung der neuen Mitosenform als Reduktions- (R-) Mitose benutzt.

<sup>2)</sup> Zeichnungen und Photographien wurden nach Paraffin-Präparaten angefertigt. Fixiert wurde mit Nawaschin-Gemisch (16 % Formalin) nach kurzer Vorbehandlung in 70 % Alkohol. Gefärbt wurde nach Heidenhain.

körper Zellräume und Zellwände, dann unvollständige, regellose und schnell aufeinanderfolgende Teilungen, bei denen die Zellwandbildung vielfach gestört ist, so daß die Kerne in einem Raum sich häufen können. Ein gleichzeitiger Mitosenablauf der Kerne eines Zellraumes bringt diese oft zum Verschmelzen, die so entstehenden tetra-, octo- oder noch höher genomatischen Kerne können sich weiterhin in normaler Mitose vermehren. Häufig liegen aber die Kerne so, daß die Chromosomen in der Teilungsbahn gegenseitig ein mechanisches Hindernis bilden, und ein kleinerer oder größerer Teil herausgeworfen wird (Fig. 1 und 2). Oft genug findet man auch die Chromosomen ordnungslos



Fig. 1. *a* und *b*. Teilung mehrerer polyploider Kerne im gleichen Zellraum. Mechanische, gegenseitige Störungen. Die Spindelfigur (*b*) ist nur scheinbar tripolar. In Wirklichkeit handelt es sich um mehrere ineinanderstoßende Mitosen. Vergr. ca. 3200 auf  $\frac{1}{2}$  verkleinert.

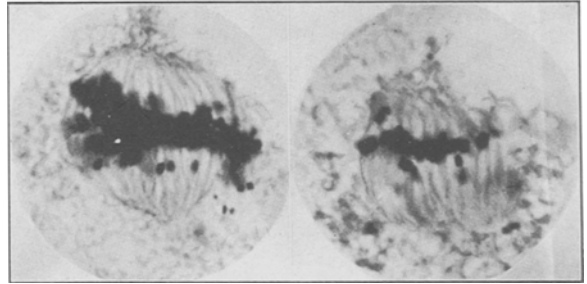


Fig. 2. Teilung der gleichen Kernmasse in 2 aufeinanderfolgenden Schnitten zu  $10 \mu$ . Mechanische, durch die gegenseitige Lage der Kerne verursachte Störungen. Neigung zur Zusammenziehung und Paarung der Chromosomen. Mikrophotogr. Vergr. ca.  $1300 \times$ .

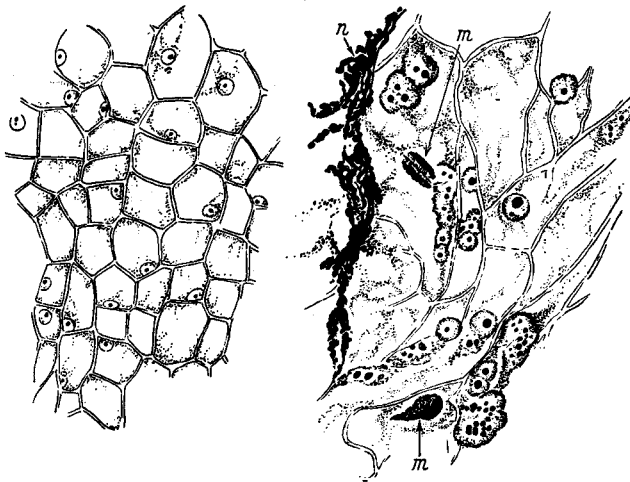


Fig. 3. Junges Stengelgewebe: links normales Wachstum, rechts krebsige Wucherung. Zusammengeballte Kernmassen, Riesenmitosen (*m*) und Zerfall (*n* = Nekrose). Vergr. ca.  $520 \times$ , auf  $\frac{1}{2}$  verkleinert.

zerstreut, ohne daß eine Ursache hierfür ersichtlich ist. Dabei kommen Formveränderungen, Paarungen, Verkettungen und Verklumpungen vor, aber alles das ohne Regel, und in jedem Einzelvorgang wieder anders (E. St. 1935, S. 528, Fig. 5*b—g*). Der verschiedene Genomgehalt der Kerne (Mixoploidie) zusammen mit einer regellosen Zellgestaltung gibt den Geweben im entartenden Organbezirk den Charakter des Wuchernden an Stelle eines gleichmäßigen Wachstums (Fig. 3). Dazu kommt die Neigung zu Zerfall. Bei fortgeschrittener Zerrüttung durchsetzen vielfach Nekrosen die jungen Organe. Auch ganze Organanlagen können zerfallen (E. Stein 1935, S. 529, Fig. 6), wenn auch die Zerstörung meist nicht so weitgehend um sich greift wie in den Exzessen der Gen-Gruppe A.



Fig. 4. Entartetes Tapetengewebe. In der Zelle links große Chromosomenmengen. → Vergr. ca. 850 ×, auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert.

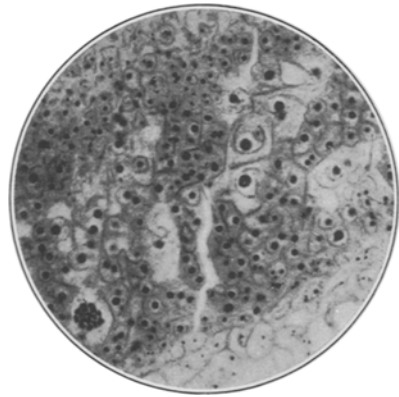


Fig. 5. Junges Archespor einer Anthere. Große plasmaarme Zellen liegen zwischen den anderen. In einer solchen links die Metaphase einer R-Mitose (16 Doppelchromosomen). Mikrophotogr. Vergr. ca. 360 ×.

In den Wurzelspitzen wird der gesetzmäßige Aufbau von Dermatogen, Periblem und Plerom gewahrt, man findet nur zweikernige Zellen zwischen den andern und mehr oder weniger umfangreiche polyploide Bezirke. Sämtliche Organanlagen der Blütenknospen sind  $\pm$  weitgehend entartet, und sehr oft werden gerade hier die äußersten Zellschichten gleich anfänglich mit erfaßt. In den jungen Antheren hat das Tapetum wuchernden Charakter, entwickelt riesige Zellen mit Riesenkernen, in denen entweder einzelne auffallend große, oder eine große Anzahl kleiner Nukleolen liegen. Die gefundenen Chromosomenmassen können an Zahl weit über die Polyploidie normaler Tapetumzellen hinausgehen (Fig. 4). Auch das  $\sigma$  Archespor, ein in der gesunden Anthere besonders gleichmäßig entwickelter Zellverband, ist mixoploid, und die noch im geschlossenen Gefüge befindlichen Zellen sind daher von sehr verschiedener Größe (Fig. 5). Wie Inseln liegen ganze Gruppen größerer plasmaarmer P.M.Z. zwischen den übrigen, und diese sind immer die Orte der R-Mitosen. Ganz

aus dem Rahmen fallen die in den Archesporien einzelner Blütenknospen häufigen, blasig aufgetriebenen Riesenzellräume, deren Dehnung die umgebenden Zellen oft mehr oder weniger zusammendrückt. Sie erinnern an ähnliche im vegetativen Soma gewebe der krebzig entarteten Pflanzen aus Gen-Gruppe A, nur daß in jenen zusammengeballte Kernhaufen liegen, ruhend oder in Teilung begriffen (E. St. 1935a, Fig. 4b und c), während in diesen immer nur ein einziger kugeliges Riesenkern enthalten ist (Fig. 6). Der Rauminhalt solcher Archesporzellen wurde in einigen Fällen auf etwa das 400—500fache einer normalen Archesporzelle geschätzt, während das Kernvolumen das eines entsprechenden Normalkernes um das 50fache übersteigen kann.

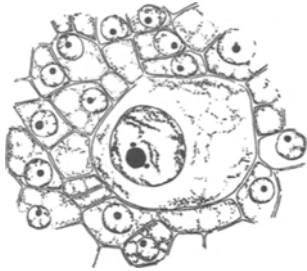


Fig. 6. Riesenzellraum mit kugeligem Riesenkern im jungen Archespor. Vom Zellraum ist hier nur der kleinere Querschnitt getroffen. Vergr. ca. 1000  $\times$ , auf  $\frac{1}{2}$  verkleinert.

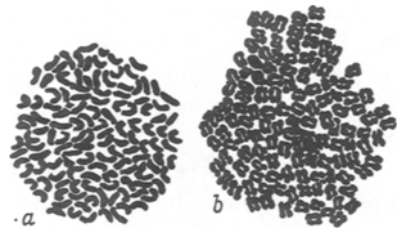


Fig. 7. Metaphasen in der gleichen Blütenknospe. *a* somatische Teilung in der Plazenta (128 Chromosomen). *b* R-Mitose, vermutlich 128 Doppelchromosomen, im Karpell. Vergr. 2300  $\times$ , auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert.

## Die veränderte Kernteilung

### A. Ort und Zeit ihres Auftretens

Die Paarungsmitosen kommen ausschließlich in den Organanlagen der Blütenknospen vor, und ihre Häufigkeit nimmt mit der örtlichen Nähe der Fortpflanzungsorgane deutlich zu. In den Filamenten, den Samenknospen, der Plazenta und im Griffel ist ihre Zahl größer als in den Petalen, in den Kelchblättern und ihren Haaren treten sie nur noch vereinzelt auf. Die größte Menge erscheint im Archespor und Tapetum der jungen Antheren, zeitlich vor Beginn der Meiosis, solange die P.M.Z. noch einen geschlossenen Gewebsverband bilden. Sie setzen hier geradezu in einem Rhythmus ein, und im gleichen Antherenfach können zu dieser Zeit hunderte der veränderten Teilungen vor sich gehen (E. St. 1935b, S. 529). Ihr Vorkommen im umgebenden Soma ist dabei zahlenmäßig von Blüte zu Blüte sehr wechselnd, so daß der Versuch eines statistischen Erfassens zwecklos ist. In der einen Knospe finden sie sich gehäuft, in einer anderen viel seltener, und nach neueren Befunden will es scheinen, als ob einzelne Blüten trotz extremer Polyploidie im Innern sich nur mit der somatischen Form der Mitose weiterentwickeln. Im gleichen Gewebsbezirk, ja dicht beieinander, durchläuft der eine polyploide Kern eine normale Mitose, während der andere dem veränderten Teilungsgang folgt (Fig. 7), ohne daß eine

Ursache hierfür zu ersehen ist. Ob der gleiche Zellkern den neuen Teilungsvorgang nur einmal durchmacht, oder ob es in den Tochterkernen zu einer Wiederholung desselben kommen kann, ist eine offene Frage.

Der früheste Zeitpunkt für die Umstellung des Teilungsvorganges liegt in der ersten Anlage der sich vorwölbenden Blütenknospe, in der manchmal schon die charakteristischen Metaphasen zu finden sind. Nach überschrittenem Höhepunkt: dem gehäuften Vorkommen vor Beginn der Meiosis (s. oben) erfolgt ein schnelles Abklingen. Sobald die Meiosis im Gange ist, setzt sich einzig im Tapetum die merkwürdige Teilungsform noch eine Weile fort, aus dem übrigen Soma sind zur gleichen Zeit ihre eigenartigen Bilder verschwunden.

### B. Der Verlauf der veränderten Kernteilung

Eine vorsichtige Nachuntersuchung hat die früheren Befunde in allen Teilen bestätigt, und diese Befunde zwingen zu einer Prüfung der Frage, ob die neue Teilungsform ein Herabsetzen der Chromosomenzahl bewirkt. Eine Bejahung dieser Frage bedeutet aber nicht, daß sie mit der der Meiosis unmittelbar zu vergleichen ist.

Wie eingangs berichtet, wird die weitaus größte Zahl der Fälle, in denen Doppelchromosomen im Soma auftreten, als ein Ergebnis von Längsspaltungen gedeutet. Die wenigen anderen Auffassungen (Němec, Bonnevie) erfahren lebhaften Widerspruch (Strassburger, Grégoire). Freilich handelt es sich mehr um einen Widerstreit der Meinungen, als um eine Beweisführung in der einen oder anderen Richtung, weil in den meisten Fällen diejenigen Entwicklungsphasen der Kernteilung nicht zur Verfügung stehen, durch die allein eine sachliche Entscheidung gefällt werden kann. Einige Forscher, Bělař, Gates, Winge, erwägen die Möglichkeit der somatischen Reduktion durchaus. Der „cancroidea“-Fall ist einer Untersuchung günstig, weil bei der großen Anzahl der Teilungen die einzelnen Schritte beobachtet werden können. Die vorläufig mitgeteilten Befunde legten die Schlußfolgerung einer Herabsetzung der Chromosomenzahl im Soma bereits nahe (E. St. 1935b, S. 530).

Von der normalen somatischen Teilung unterscheidet sich die R-Mitose in allen Ablaufphasen. Die frühe Prophase mit noch sichtbaren Nukleolen zeigt die Chromosomen in mehr oder weniger gelockerter Annäherung begriffen. Sie sind an der Kugelwand des Kernraumes verteilt. Die paarweise, anfangs lockere Annäherung der Chromosomen, in noch verschiedener Lage zueinander, wurde immer wieder beobachtet und gezeichnet. Diese Phase ist für unsere Frage wichtig, um zu beweisen, daß die Doppelchromosomen nicht durch Längsspaltung entstehen (Fig. 8, II—V und 9, I). Die Paarung könnte an die Gemini-Bildung der Meiosis erinnern. Sie verläuft aber anders, und niemals erscheinen die für die letztere so wichtigen Teilvorgänge des Leptotän mit ihren fädigen Strukturen. In der meiotischen Prophase von *Antirrhinum* sind diese sehr deutlich sichtbar, wenn auch einer Analyse nicht günstig.

Die aus schemenhaft unklaren Gebilden allmählich hervortretenden Chromosomen der R-Mitose liegen überkreuzt oder meist in einer Annäherung der Längsseiten, seltener in der Berührung nur eines Endes. Nach dem Verschwinden



des Nukleolus und der dann folgenden Auflösung der Kernwand setzt die Wanderung der Chromosomen in Richtung der Metaphasenebene ein. In diesem Abschnitt wird die Bindung fester, immer liegen jetzt die Chromosomen mit den Längsseiten unmittelbar aneinander. Eine beginnende Einschnürung wird sichtbar, die sich meist, aber nicht immer, in der Mitte befindet, und eben dort erscheint die Chromosomensubstanz vielfach etwas heller (Fig. 8, VI—VII und 9, II—III). Oft sind die Schenkelpaare zueinander gebogen, so daß sie an der Einschnürungsstelle einen Winkel miteinander bilden. Kurz bevor die Ebene der Metaphase erreicht ist, sind die Paare am engsten vereinigt. Dann wird die Einschnürung stärker und es erfolgt eine Kontraktion der vier Schenkel, die fast kugelig werden. Durch diese Formveränderung erscheint die Bindung der Paare in der nun erreichten Metaphase etwas lockerer (Fig. 8, VIII und 9, IV—V). Wie verschieden die R-Metaphase von der normalen Soma-Metaphase ist, zeigt Fig. 8, VIII. In drei nebeneinanderliegenden Archesporzellen befindet sich der linke Kern mit 16 Chromosomen in somatischer Metaphase, der rechte mit 32 Chromosomen in der Metaphase der R-Mitose. Ein einzigesmal wurde in einer tetraploiden Archesporzelle dieser Entwicklungsphase eine normal-somatische Metaphase (32 Chromosomen) gefunden, sonst wurden in polyploiden Kernen hier nur R-Mitosen entwickelt. Jedes Chromosom der R-Metaphase besteht aus den zwei kugeligen dicken, stark färbbaren Enden und einem dünneren meist schwächer gefärbten Mittelstück, das sich in günstig differenzierten Präparaten deutlich abhebt. In fast unwahrscheinlichem Gleichmaß liegen die Paare zusammen, wie in einem Spannungszustand. Man versteht hier die Ablehnung von de Litardière, der nicht glaubt, „que des chromosomes de noyaux soeurs puissent former un appartement si étroit et si régulier“. Für den cancroidea-Fall legen die vorangegangenen Prophasen klar, daß es trotzdem so sein muß.

Ebenso überraschend wie das Gleichmaß der Paarung ist das Gleichmaß der ganzen Metaphasenplatte, deren Ordnung auch bei hoher Zahl der Paare die gleiche bleibt (Fig. 9, IV). Oft glaubt man an den äußeren Punkten der Chromosomentetraden kleine vorgestreckte Füßchen zu sehen, die die Paare untereinander festhalten.

Die Verkürzung und Paarung der Chromosomen einerseits, und ihre gleichmäßige Anordnung andererseits ergeben mikroskopische Bilder, die viel klarer sind als die der normalen somatischen Metaphase, in der die Lage der Chromosomen zueinander durchaus nicht so geregelt ist. Die genaue Zählung der 16 Soma-Chromosomen von *Antirrhinum* ist sehr oft nicht möglich, die Zahl von 16 Chromosomenpaaren in der R-Mitose ist meist schon mit 125facher Vergrößerung (schwaches Okular und Trockensystem) einwandfrei abzulesen (vgl. Fig. 5). Mit ihrer meist flächigen Einordnung in eine Ebene sind die Bedingungen für eine Erleichterung mikroskopischer Aufnahmen erfüllt.

Außerordentlich stark ist die Substanz der Spindel entwickelt (Fig. 9, VI). Die Seitenansicht der Metaphasen zeigt deutliche Doppelfäden (vgl. S. 269).

Die für die Beantwortung unserer Frage wichtigste Tatsache beim Auseinanderweichen der Chromosomen ist die, daß jede Tetrade sich in 2 Längs-

hälften aufteilt, daß also ganze Chromosomen zu den Polen wandern (Fig. 8, IX). Sie unterliegt nach häufiger Beobachtung keinem Zweifel. Fig. 9, VII zeigt das Auseinanderlösen einer Tetrade und die erste Verschiebung ihrer Hälften in der Richtung der entgegengesetzten Pole. Die Gestalt der Chromosomen

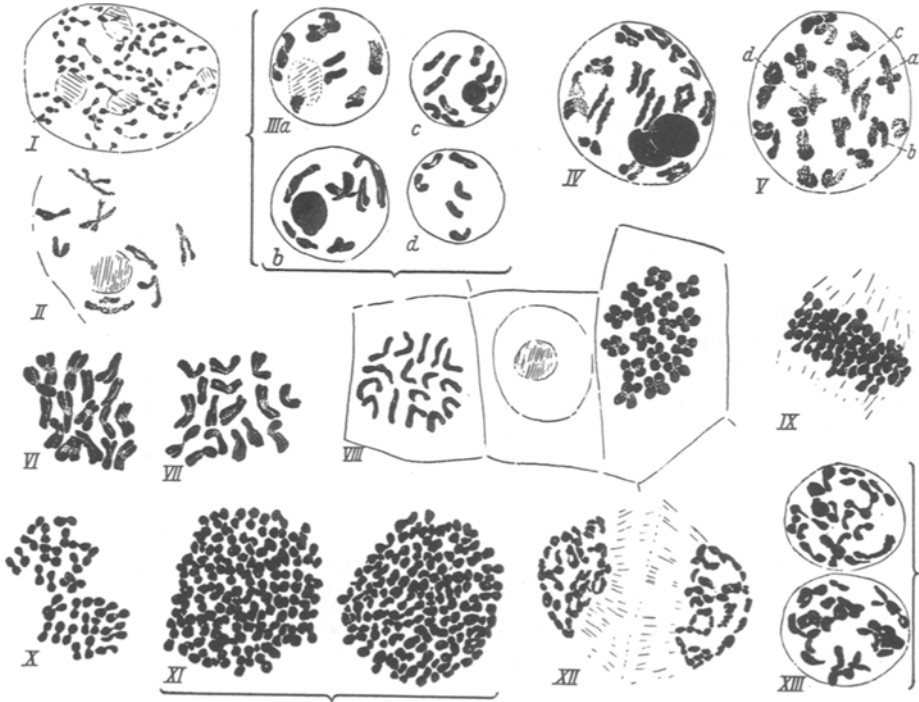


Fig. 8. Entwicklung der R-Mitose. I. Ruhekern. Prochromosomen, deren Gestalt an die sanduhrförmigen Chromosomen der Anaphase (8, X, XI) erinnert. II—V. Chromosomenpaarungen der Prophase. II, III, IV. Nucleolus noch nicht aufgelöst. Kernwand überall noch vorhanden. III. a, b. Zeichnungen eines R-Prophasekernes in zwei Ebenen. c, d. Ebenso: normale somatische Prophase. Beide Kerne in einem Gesichtsfeld des gleichen Blütenblattes. V. R-Prophase. Nucleolus nicht mehr sichtbar. (Mikrophotogr. des gleichen Kernes in 2 Ebenen, Fig. 9 I). Die gleichen Chromosomenpaare haben die gleichen Buchstaben. Von den Chromosomenpaaren der R-Prophasen II, III a, b, IV und V sind nur diejenigen gezeichnet, die sich nicht überschneiden. VI, VII. Pro-Metaphasen. Alle Chromosomen längsgepaart. Die Bindung ist dichter als in den Prophasen. Kernwand und Nucleolus verschwunden. Beginnende Einschnürung. Die Einstellung in der Ebene der Metaphase ist noch nicht ganz erreicht. (Vgl. Fig. 9 II, III. — 9 III ist Mikrophotogr. des Kernes 8 VII.) VIII. 3 nebeneinanderliegende Archiesporzellen. Rechts R-Metaphase, 16 Doppelchromosomen (tetraploider Kern). Links normale somatische Metaphase (diploider Kern). IX. Auseinanderweichen der Tetradenhälften. X. R-Anaphase. Jede der beiden Platten enthält 16 Halbtetraden. R-Anaphase eines polyploiden Archiesporokernes. Schätzungsweise 256 Chromosomen. XII, XIII. Telophasen. An einigen Stellen erinnert die Gestalt der Chromosomen noch an die der Anaphasen. Vergr. 8 II, ca. 2300  $\times$ . Die anderen 3200  $\times$ . Alle auf  $\frac{1}{2}$  verkleinert.

gleicht der einer Sanduhr. In der Anaphase liegen, wie früher berichtet (E. St. 1935, S. 529/30), die Chromosomen meist so gedrängt, daß ihre Zählung erschwert ist. In einzelnen Fällen ist sie seitdem doch möglich gewesen. Von den zwei Anaphaseplatten Fig. 8, X besteht jede aus 16 Chromosomen. Sie entstammen demnach einer der weitaus häufigsten Metaphasen

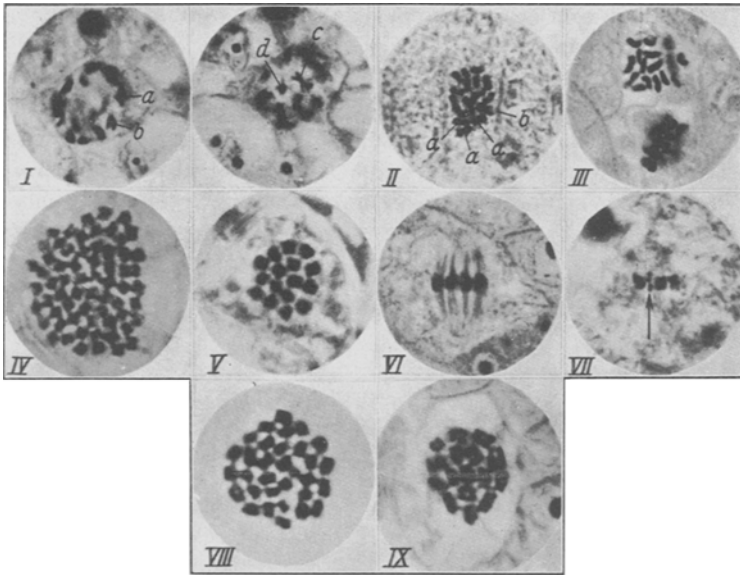


Fig. 9. I. R-Prophase. Mikrophotogr. desselben Kernes in 2 Ebenen. (Vgl. den gleichen Kern Fig. 8 V.) II, III. Pro-Metaphasen. Dichte Bindung der Chromosomenpaare. II a: Beginnende Einschnürung; b: die beiden Paarlinge sichtbar. III: der Fig. 8 VII gezeichnete Kern. IV, V. Metaphasen. IV = 64, V = 16 Chromosomenpaare. (IV ist aus 2 Aufnahmen in verschiedenen Höhenlagen zusammengesetzt.) VI. Verstärkte Spindelentwicklung der R-Mitose. VII. Auseinanderweichen je einer Tetradenhälfte nach den entgegengesetzten Polen. ↑. VIII, IX. R-Metaphasen aus Octaden. VIII = 32 Octaden (128 Chromosomen); IX = 16 Octaden (64 Chromosomen). Mikrophotogr. Vergr. I—III ca. 1050 ×, IV, V, VIII, IX ca. 1300 ×, VI, VII ca. 1000 ×.

von 16 Tetraden. Wo eine Zählung ausgeschlossen ist, kann man aus der Größe der Anaphasen auf die Zahl ihrer Genome schließen. Jede Anaphasenplatte nimmt eine Fläche ein, die durch das Zusammendrängen der Chromosomen in der Regel etwas kleiner ist als die Hälfte ihrer Metaphase. Die in zwei Schnitten liegenden Anaphaseplatten (Fig. 8, XI) dürften einer Metaphase von 128 Tetraden, also einer Ursprungszelle mit 256 Chromosomen entstammen. Solche sind keine Seltenheit. Auch die Anaphase der R-Mitose sieht anders aus als die der Normalmitose. In letzterer liegen die Chromosomen als Stäbchen an den Polen, hier bewirkt ihre Einschnürung den Eindruck mehr oder weniger aneinandergedrängter Punkte. Daß keine Ähnlichkeit mit den Chromosomen

der Meiosis besteht, zeigt der Vergleich von Fig. 8, X, XI mit Fig. 10 (aus E. Stein 1926). Die Chromosomen der Meiosis sind stark verkürzt, aber nicht eingeschnürt. Ist die Pol-Lage erreicht, so beginnt die Verteilung der Chromosomen im Kugelraum (Fig. 8, XII) und die Ausbildung der Kernwand. Die Gestalt der Chromosomen nimmt mehr und mehr einen unbestimmten Charakter an, manche schließen sich regellos aneinander, an andern ist die eingeschnürte Form der Einzelchromosomen noch kenntlich (Fig. 8, XIII). In Ruhekernen sind niemals an Tetraden erinnernde Prochromosomen gesehen worden, wohl aber durch kleine Fäden verbundene Doppelpunkte, die sich unschwer aus den Formen der Telophase entwickeln lassen (Fig. 8, I; vgl. I. Manton, S. 270).

Die Schlußfolgerung, daß die R-Mitose eine Halbierung der vorher überhöhten Chromosomenzahlen bewirkt, ist nach den gemachten Feststellungen u. E. nicht mehr zu umgehen. Die lockere Annäherung zweier Chromosomen in der Prophase, ihr festerer Zusammenschluß zu einem späteren Zeitpunkt

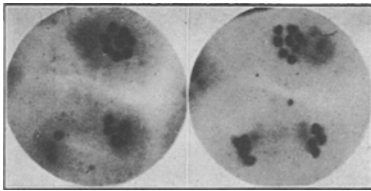


Fig. 10. Oben: Zweite Metaphasen der normalen *Antirrhinum Meiosis*. (Zwei Aufnahmen des gleichen Kerns.) Die Chromosomen sind kontrahiert, aber nicht eingeschnürt (aus E. Stein 1926, Taf. 2, 22). Zum Vergleich mit Meta- und Anaphasen der R-Mitose. (Fig. 8, 9.) Vergr. ca. 1500  $\times$ .

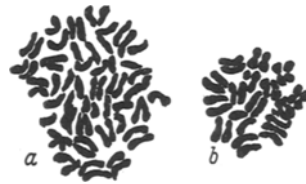


Fig. 11. Metaphasen im Soma, die Übergänge von der normalen Somaplatte zur R-Metaphase darstellen. *a*: die 64 Chromosomen zeigen eine Neigung zum Zusammenschluß in Paaren, ohne Gestaltsveränderung. *b*: 32 Chromosomen, alle gepaart. Nur die rechts oben liegenden haben die verkürzte, eingeschnürte Gestalt der R-Mitose. Vergr. 3200.

Auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert.

beweisen, daß es sich um Paarung zweier Chromosomen und nicht um Längsspaltung eines Chromosoms handeln kann. Einem Entstehen der Doppelchromosomen durch Längsspaltung einzelner Soma-Chromosomen müßte eine Vermehrung der Chromosomensubstanz folgen, die eine gewisse Zeit beanspruchen würde. An Stelle der beschriebenen Prophasen müßten sich demnach irgendwelche Übergänge von kleineren Spalthälften zu den Tetradengrößen der R-Metaphase finden. Das ist niemals der Fall. Daß durch den Vorgang der R-Mitose polyploide Kerne nicht etwa erst entstehen, ist ohnedies klar, weil die R-Mitose nur da einsetzt, wo die Kerne nicht weniger als die tetraploide Zahl von 32 Chromosomen haben. Außerdem gehen aus Metaphasen von 16 Tetraden deutlich je 2 Anaphasen von 16 Halbtetraden hervor.

Im Archespor und Tapetum besteht keinerlei Übergang von der normalen zur R-Mitose. Wo die letztere entsteht, hat sie unmittelbar und in allen Phasen ihre Eigenart. Anders in den übrigen Blütengeweben, wo man gelegentlich

Metaphasen mit gewissen Merkmalen der R-Mitose sieht, ohne daß diese zur einheitlich charakteristischen Entwicklung gelangt<sup>1)</sup>. In somatischen Platten kann ein Teil der Chromosomen paarweise einander genähert sein, aber ihre Gestalt erfährt keinerlei Änderung (Fig. 11*a*). Andererseits gibt es Platten mit ausschließlich gepaarten Chromosomen, die teils die normale fädige Gestalt haben, teils verkürzt und eingeschnürt sind, wie die der R-Mitose (Fig. 11*b*). Wie solche Übergangsteilungen weiter verlaufen, ist unbekannt. Offenbar handelt es sich in solchen Fällen schon um eine Umordnung des Kräftespiels in Richtung der Mitosenwandlung.

Die Tatsache, daß Archespor und Tapetum die R-Mitose nur in vollkommener Form entwickeln, die übrigen Bezirke der Blütenanlage aber Übergänge zeigen, läßt erneut darauf schließen, daß der Zellstoffwechsel, der die

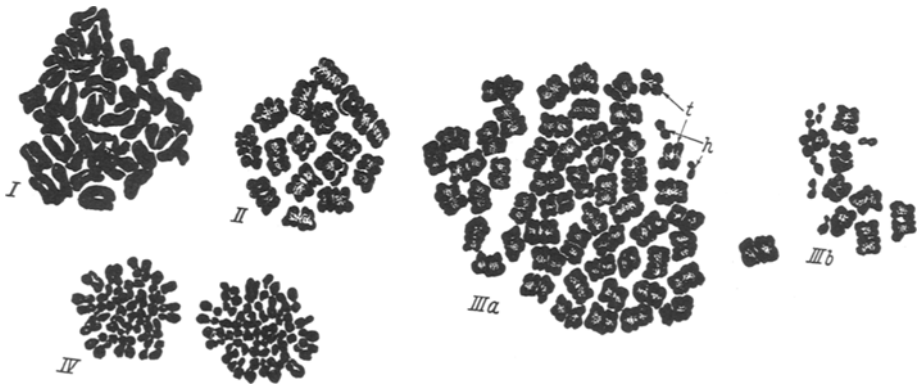


Fig. 12. R-Mitosen aus Octaden. I. Vermutliche Pro-Metaphase. II. Metaphase aus 16 Octaden (64 Chromosomen). III. Metaphase aus 64 Octaden (256 Chromosomen). Die Platte wurde durch das Mikrotommesser zerschnitten. Der erste Schnitt III *a* enthält 53 Octaden, 2 Tetraden (*c*) und 2 Halbtetraden (*h*). III *b*: 8 Octaden und 6 Halbtetraden. IV. Vermutliche Octadenanaphase. Die beiden A-Platten eines Kernes. Die Chromosomen liegen in Tetraden zusammen. Vergr. 3200  $\times$ . Auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert.

R-Mitose auslöst, im Bezirk des jungen Fortpflanzungsgewebes seine stärkste Entwicklung hat. In den übrigen Blütenteilen ist diese Entwicklung weniger konzentriert. Und weiter geben die „Übergangs-Metaphasen“ einen neuen Beweis dafür, daß die Tetraden der R-Mitose wirkliche Tetraden sind, entstanden durch das Anpaaren je zweier Chromosomen und daß ihr Zustandekommen durch Chromosomen-Längsspaltung ausgeschlossen ist.

Die Vereinigung von je zwei Chromosomen-Tetraden zu einer aus Octaden bestehenden Platte (E. St. 1935*b*, Fig. 7*f, g*) wurde bisher nur im Archespor selbst, und zwar in prämeiotischer Phase beobachtet. Ein Gehalt von 64 Chromosomen, die 16 Octaden bilden, ist hier der niederste Zahlenwert (Fig. 9, IX und 12, II). Der höchste wurde in einer Platte von 64 Octaden gefunden, in der

<sup>1)</sup> Paarungen findet man auch in den vegetativen Krebsentartungen (E. Stein 1935, Fig. 5*b, d, e, g*), aber hier nur im Rahmen undisziplinierter, regellos verlaufender Teilungen.

also 256 Chromosomen vereinigt sind (Fig. 12, *III a, b*). Jede Octade erscheint festgefügt: 2 Tetraden liegen mit der Längsseite je eines Partners ebenso nahe aneinander, wie die beiden Chromosomen einer Tetrade. Die 4 Chromosomen befinden sich entweder in einer Ebene und erscheinen dann als ein kurzes, breites Band, oder aber die beiden Tetraden bilden da, wo sie zusammenstoßen, einen Winkel, der die äußeren Chromosomenpartner einander nähert. Auch die Octaden liegen in der Metaphase sehr geordnet.

Der Hergang der Octadenmitose ist noch nicht so weit verfolgt, wie der der R-Mitose aus Tetraden. Die Octaden sind viel weniger häufig, und Prophasen in günstiger Lage selten zu finden. Fig. 12, *I* zeigt vermutlich eine in Entstehung begriffene Octadenplatte mit dem Zusammenschluß größerer Chromosomenmassen. Demnach muß der Werdegang einer Octadenmetaphase dem einer Tetradenplatte entsprechen, nur daß je 4 Chromosomen ein Ganzes bilden.

Es leuchtet ein, daß auch die Entstehung der Octaden sich nicht auf Spaltung von Einzelchromosomen zurückführen läßt. Zweimalige Längsspaltung des gleichen Chromosoms müßte dazu vorausgesetzt werden, und ebenso das zweimalige Wachstum der Chromosomensubstanz bis zur Verdoppelung. Daß die breiten, kurzen Octadenbänder die vierfache Chromosomenmasse enthalten ist deutlich, wenn man sie neben normalen Soma-Chromosomen sieht, oder neben den ihnen gleichgeformten Tetraden. Der vierfachen Chromosomensubstanz liegt der Zusammenschluß von vier individuellen Chromosomen zugrunde.

Wie die Octaden zur Polwanderung sich aufteilen, ist noch nicht geklärt. In solchen Präparaten, die gelegentlich Metaphasen aus Octaden neben den häufigen aus Tetraden enthalten, wurden vereinzelt Anaphasen gefunden, in denen je zwei „sanduhrförmige“ Chromosomen wie Tetraden nebeneinander lagen (Fig. 12, *IV*). In den Anaphasen aus Tetraden liegen die Chromosomen einzeln. Möglicherweise wandert demnach aus der Octade je eine Tetrade zu jedem Pol. Eine endgültige Entscheidung bedarf aber hier noch der ergänzenden Untersuchung. Eine solche steht ebenso noch aus für eine andere Erscheinung der veränderten Kernteilung, die vom klaren Entwicklungsgang abweicht. In einzelnen Blütenknospen kommen Metaphasen vor, die wohl aus Doppelchromosomen bestehen, aber die übersichtliche Struktur der Tetraden und Octaden nicht besitzen. Die Einschnürungsstelle der Chromosomen erscheint fädig und gestreckt, die verdickten Enden, mit denen des Nachbarchromosoms verklumpt, und außerdem alle Chromosomen untereinander so eng verbunden, daß der Eindruck eines unscharfen Netzwerks entsteht. Ein wesentlich anderer Zustand liegt wohl kaum vor, aber aus irgendeinem Grunde scheinen die Tetraden oder Octaden der R-Mitose hier nicht zu ihrer klaren Formbildung zu gelangen.

Erschöpfend sind die Vorgänge der veränderten Mitosen somit noch nicht behandelt. Wohl aber ist die Rückregulation der im pathologischen Zellgeschehen überhöhten Chromosomenzahlen sichergestellt, und das war vorderhand die wichtigste Aufgabe.

Was wird nun aus den Zellen, die eine R-Mitose durchlaufen haben? Der Charakter der entarteten cancroidea-Gewebe ist der der Mixoploidie:

ein Durcheinander diploider und polyploider Zellen verschiedenster Genomgrößen. Ob die nach dem Zeitabschnitt der R-Mitose im Soma einer Blütenknospe liegenden diploiden oder tetraploiden Zellen aus ebensolchen hervorgegangen sind, oder ob ihr Chromosomenbestand durch die R-Mitose halbiert ist, kann im einzelnen nicht festgestellt werden. Das Schicksal eines individuellen Kernes entzieht sich dem Blick und nur allgemeine Beobachtungen im Blüten soma und in den Fortpflanzungszellen können Hinweise geben.

Die Änderung der karyologischen Vorgänge, die durch die R-Mitose in der Blütenknospe bewirkt wird, ist keineswegs so, daß von diesem Zeitpunkt ab im Soma und Fortpflanzungsgewebe etwa nur normale Verhältnisse vorliegen. Eine Klärung wird erschwert dadurch, daß in verschiedenen Blütenknospen die Entwicklung durchaus nicht gleichartig ist. Das unberechenbare Verhalten, charakteristisch für alle Krebsentartungen von *Antirrhinum* setzt sich also in gewissem Maße noch fort. Trotzdem aber geben die extrem chaotischen Vorgänge der vegetativen Abschnitte hier einer Regelung Raum. Das sieht man am eindruckvollsten in solchen Präparaten, deren Objekte gleichzeitig sowohl vegetative Bezirke als auch Blütenknospen umfassen. Der gleiche Schnitt kann in den ersteren ein regellos wucherndes Zellgefüge enthalten, mit vielen Riesenmitosen, in denen die Chromosomen durcheinander liegen, hier dagegen Zellen, die nicht wuchern sondern wachsen, und klare Mitosen mit ihrem geordneten Ablauf in der einen oder der anderen Form. Auch nach dem Zeitabschnitt der R-Mitose können im Soma noch polyploide Zellbezirke bestehen. Sie können tetra- und octoploid sein und von kleinerem oder größerem Umfang. Ganz vereinzelt findet man auch noch Herde ungleichmäßig gedehnter Zellräume. Trotzdem kann von einer Zerrüttung, wie der vegetative Anteil ihn zeigt, von hier ab nicht mehr die Rede sein, und die Annahme ist nicht zu umgehen, daß an diesen selbstregulativen Änderungen die R-Mitose tätigen Anteil hat. Das spätere Wachsen der Organe geht mehr durch Zellstreckung als durch Zellteilung vor sich, die Mitosen werden seltener. Wo aber noch, wie häufig in den Filamenten, diploide, tetraploide oder auch octoploide Mitosen vorkommen, da pflegen sie ohne Störungerscheinungen den normalen somatischen Charakter zu haben. Filamente mit solchen noch polyploiden Zellbezirken können Antheren mit durchweg normalen Tetraden tragen. Es ist also mit Sicherheit anzunehmen, daß die Zellen aus R-Mitosen späterhin den normalen, somatischen Teilungsmodus wieder aufzunehmen imstande sind.

Ganz besonders verschieden verhalten sich die Inhalte der einzelnen Antheren vom Ablauf der Meiosis an bis zur vollen Entwicklung. In manchen Antheren sind die P.M.Z. bei Beginn der Meiosis in weitaus größerer Zahl diploid und die Reduktion verläuft in diesen Zellen meist normal. Dem entsprechen zunächst Fächer, die eine überwiegende Mehrzahl normaler Tetraden enthalten, und dann solche mit vielen ebenfalls normal aussehenden Pollenkörnern. Völlig frei von Abweichungen dürfte freilich kaum ein Antherenfach sein. Man sieht Gruppen von Zellen, die mit doppelter Chromosomenzahl die Meiosis vollziehen, auch Gruppen von Tetraden, die entsprechend größer sind als die normalen, und in der weiteren Entwicklung neben vielen normalgroßen Pollenkörnern immer einzelne die ebenfalls größer sind.

Polyploide Pflanzen von *Antirrhinum* sind noch nicht bekannt, und sind auch aus cancroidea-Aussaaten noch nie entstanden. Allein die in normaler Meiosis entwickelten Geschlechtszellen mit der normalen Haploidzahl scheinen zur Befruchtung zu gelangen. Vererbt wird nur die rezessive „cancroidea-Anlage“, die die hohen Chromosomenzahlen im Organismus neu erzeugt. Daß ein großer Teil der zur Befruchtung gelangenden Pollen in ihrem Entwicklungszyklus eine R-Mitose durchlaufen haben, ist nach dem Vorgegangenen anzunehmen: Die R-Mitosen im Archespor sind in weitaus größter Zahl solche, die 32 Chromosomen auf die normale Zahl von 16 zurückregulieren.

Neben diesen „normaleren“ Antheren findet man aber auch solche mit erheblichen, vielseitigen Störungen der Meiosis, in denen die normale Chromosomenzahl selten ist. Die Einzelvorgänge scheinen wiederum nicht ohne Eigenart zu sein, sie bedürfen aber noch näherer Untersuchung. Eine solche sollte imstande sein, die Vorgänge in diesen Antheren entweder mit der Erscheinung der R-Mitose in Zusammenhang zu bringen, oder aber klarzustellen, ob hier vielleicht die Folge eines Ausbleibens der R-Mitose vorliegt, wie sie für einzelne Antheren (S. 273, unten) als möglich angedeutet ist.

Über das zunächst gesteckte Ziel der heutigen Mitteilung führt dieser Stoff hinaus, er soll später gesondert behandelt werden.

### Zusammenfassung

Die durch Radiumbestrahlung erzeugte Mutation cancroidea von *Antirrhinum majus* erzeugt im doppeltrezessivem Zustand krebsige Gewebsverwilderung im Innern der Organe. Durch gehäufte, abnorme und unvollständige Zellteilung entstehen in den Geweben polyploide Anteile verschiedener Valenz.

In den polyploiden Zellen des Blütenbezirks tritt eine veränderte Form der Kernteilung auf, die in allen Teilungsschritten durch das Verhalten und die Gestalt der Chromosomen von der normalen Mitose verschieden ist.

Ihr Erscheinen beginnt in der ersten Vorwölbung der Anlage zur Blütenknospe, ihr Abklingen erfolgt im Tapetum, während das ♂ Archespor die Prophase der Meiosis durchläuft. Der Höhepunkt ihres Auftretens liegt örtlich im ♂ Archespor selbst und zeitlich vor Beginn der Meiosis.

Diese Kernteilung wird als Reduktions- (R-) Mitose bezeichnet, weil sie die jeweilige Zahl der Chromosomen in den polyploiden Kernen auf die Hälfte herabsetzt.

In frühen Prophasen (sphärische Anordnung der Chromosomen und noch sichtbare Nukleolen) erfolgt eine Annäherung je zweier Chromosomen. Vor der Einordnung in die Ebene liegt eine dichte Längsbindung vor, die in der fertigen Metaphase bereits etwas aufgelockert erscheint. Die Lage der Tetradenpaare zueinander ist sehr gleichmäßig, ebenso ihre Anordnung in der ganzen Platte.

Die Gestalt der Chromosomen ist verändert durch starkes Zusammenziehen und eine meist in der Mitte liegende Einschnürung. Eine Trennung der Tetraden bringt bei starker Entwicklung der Spindelsubstanz je ein ganzes



Chromosom zu den Polen. Eine Metaphase von 16 Tetraden wird in 2 Anaphasen von je 16 Halbtetraden auseinander gelöst.

Ein entsprechender Teilungsverlauf ist für die nur im Archespor beobachteten aus Octaden (je 4 verbundenen Chromosomen) bestehenden Metaphasen wahrscheinlich.

Die R-Mitosen treten nur in polyploiden Zellen auf. Die Tetradenbildung erfolgt in Zellen von  $4n$  an aufwärts in der Zweierpotenz. Octadenbildung wurde beobachtet in  $8n$ -Kernen (64 Chromosomen = 16 Octaden),  $16n$  (128 Chromosomen = 32 Octaden) und  $32n$  (256 Chromosomen = 64 Octaden).

In der weiteren Entwicklung von Blütensoma und Archespor wird der Einfluß dieses Reduktionsvorganges deutlich, der autoregulativ die im pathologischen Geschehen überhöhten Chromosomenzahlen wieder herabmindert.

### Besprechung

Die zyklisch mit der Blütenbildung wiederkehrende Paarungs- oder Reduktions- (R-) Mitose von *Antirrhinum majus mut. cancroidea* bewirkt eine Herabsetzung der jeweiligen Chromosomenzahl auf ihre Hälfte. Diese Reduktion erfolgt nur da, wo die Zellkerne polyploid sind, als Folge vorangegangener unvollständiger oder sonstwie gestörter Teilungen. Die Polyploidie ist demnach isogenomatisch. Die R-Mitose setzt also die Chromosomenzahl herab: von  $4n$  auf  $2n$ , von  $8n$  auf  $4n$  und so fort, aber niemals von  $2n$  auf  $n$ , wie in der Meiosis. Die einzelnen Phasen im Ablauf der R-Mitose sehen anders aus als die entsprechenden der Meiosis. Übereinstimmend in beiden Fällen ist die Kontraktion der Chromosomen, die aber in der R-Mitose durch eine charakteristische Einschnürung ganz anders wirkt. Die der Meiosis cytogenetisch so wichtigen, fädigen Strukturen des Leptotän treten in der R-Mitose nicht in Erscheinung.

Diesen Unterschieden gegenüber steht fest, daß die Paarungsmitose nur in der Blütenregion vorkommt, also in dem gleichen Bezirk, der auch der Ort der Reifeteilungen ist. Sie entwickelt sich zeitlich etwas früher, und räumlich im weiteren Umkreis, als die Reduktion der Geschlechtszellen, aber ihre größte Häufigkeit liegt im Fortpflanzungsgewebe selbst, und nimmt von dort nach den äußeren Blütenteilen klar und stufenweise allmählich ab. Auch ihr stärkster Ausdruck: die Entstehung der Octaden ist nur im Archespor verwirklicht. Diese Tatsachen weisen darauf hin, daß eine Beziehung zwischen dem einen und dem anderen Vorgang bestehen muß, die jedoch nicht in ihrem Wesen zu liegen braucht. Eine Wesensübereinstimmung wäre schon deshalb schwer verständlich, weil der Zyklus der Meiosis die Weiterentwicklung des Organismus zu seiner Fortpflanzung bewirkt, der Zyklus der R-Mitose die im pathologischen Zellgeschehe polyploid gewordenen Kerne rückläufig auf einen anderen Chromosomenwert zurückbringt. Daß die Chromosomenreduktion der Fortpflanzungszellen zudem in zwei untrennbaren Teilungsschritten vor sich geht, darf nicht vergessen werden (Grégoire 1910). Die Beziehung muß aber darin bestehen, daß der entwicklungsphysiologisch gleiche oder ähnliche Zustand der Zellen, einerseits die somatische Kernteilung in die Meiosis umstellt, anderer-

seits auch ihre Umstellung zur R-Mitose in polyploiden Geweben auslöst. Ein gleiches, oder ähnliches Kräftespiel leitet den einen Vorgang wie den anderen und mag damit auch ähnliche Einzelercheinungen bewirken, wie sie offensichtlich schon in der Tatsache des Anpaarens zweier Chromosomen bestehen.

Daß es Homologe sind, die sich in der R-Mitose zu zweien und vieren bündeln, ist unmittelbar nicht zu erkennen, weil man die *Antirrhinum*-Chromosomen morphologisch nicht unterscheiden kann. Es muß aber angenommen werden, denn eine Paarung ungleicher Chromosomen würde ein Auseinanderspalten der Genome zur Folge haben. Und ein solches Auseinanderspalten könnte nicht ohne genotypische Auswirkungen auf die Tochterzellen und die Folgegenerationen bleiben. Derartige Auswirkungen sind niemals beobachtet.

Daß die Paarung der R-Mitose von vier homologen Chromosomen immer nur zwei aneinander bindet, ist merkwürdig und zurzeit nicht zu erklären. *Solanum lacopersicum gigas* (tetraploid) zeigt in der Meiosis Chromosomen, die zu zweien gepaart sind neben solchen, die Tetraden bilden (H. Winkler 1916, Taf. 4, Fig. 3). Schon eine Annahme Strasßburgers (1907), aus Anlaß entsprechender Chromosomenpaarungen in chloralisierten Erbsenwurzeln geht dahin, daß mit der Annäherung zweier Chromosomen die Anziehungskräfte abgesättigt seien. Für die R-Mitose fällt selbst diese Möglichkeit einer Erklärung fort, weil neben den Metaphasen aus Tetraden solche aus Octaden also Chromosomen-Vierergruppen entstehen, die als Zweiergruppen demnach nicht abgesättigt waren. Auch diese Viererbündel kommen niemals in der  $n$ -Zahl vor, sondern in der Zahl von  $2n$  (64 Chromosomen = 16 Vierergruppen),  $4n$  (128 Chromosomen = 32 Vierergruppen) und  $8n$  (256 Chromosomen = 64 Vierergruppen). Wie bei den Tetraden bleibt die Hälfte der Chromosomen von ihren Homologen getrennt!

Als ein geregelter Vorgang entwickelt sich die R-Mitose in Geweben, deren Gleichgewicht durch vielseitige Regellosigkeit gestört ist. Eine neue Form der Kernteilung bringt die im pathologischen Geschehen entstandenen Kerne mit 2-, 4- und 8facher Chromosomenzahl auf die Hälfte dieses Bestandes zurück. Daß diese Erscheinung an einer solchen Pflanze beobachtet wird, von der polyploide Formen bisher nicht bekannt sind, mag Zufall sein. Polyploide Organe oder Organteile können sich bei *Antirrhinum* vegetativ lange Zeit entwickeln, das zeigen die Krebspflanzen der Gen-Gruppe A und B. Aber die polyploiden Fortpflanzungszellen sind vermutlich nicht funktionsfähig. Durch die Selbstregulation der R-Mitose wird in vielen Fällen der normale Chromosomenbestand im Archespor wiederhergestellt, und damit für die Fortpflanzungszellen gewährleistet. Freilich läßt sich bisher nicht mit Sicherheit sagen, ob die durch eine R-Mitose auf den normalen Chromosomenbestand gebrachten Archesporzellen gerade diejenigen Fortpflanzungszellen hervorbringen, die sich nachher wirklich am Aufbau der Nachkommenschaft beteiligen. Durch eine Untersuchung größeren Umfanges wird hierfür späterhin noch eine Klärung erhofft.

Die Mutation caneroidea hat für die verschiedenen Entwicklungsphasen der Pflanze zwei strukturell typisch unterscheidbare Wirkungsweisen. Die eine bringt in der rein vegetativen Periode die Zellbildung lange Zeit und ausgiebig

zur Zerrüttung, von der anderen wird zur Zeit der Blütenbildung eben diese Zerrüttung durch die R-Mitose regulierend und rückläufig beeinflusst. Über eine physiologische Verkettung der beiden Vorgänge können wir nichts aussagen.

Zwei Methoden haben die bisherigen Kenntnisse über die R-Mitose vermittelt. Wir kennen die künstlich geschaffene genotypische Grundlage, die letzte Ursache ihres Auftretens, und als deren Auswirkung einige zum Vorgang verbundene Tatsachen der Morphologie. Die energetischen Zusammenhänge sind unbekannt.

Die R-Mitose beweist, daß ein Mutationsschritt die somatische Kernteilung in einem anders verlaufenden Vorgang umstellen kann (vgl. E. St. 1935, S. 530).

Für nunmehr siebenjährige, unermüdliche Hilfe danke ich Fräulein Marg. Weihe.

### Schrifttum

1. K. Bělař, 1928. Die zytologischen Grundlagen der Vererbung. (Borntraeger, Berlin.)
2. K. Bonnevie, 1908. Chromosomenstudien. Heterotypische Mitose als Reifungscharakter. Nach Untersuchungen an *Nereis limbata*, *Thalassema mellita* und *Cerebratulus lactus*. Arch. f. Zellforschung. **2**, 201—278.
3. Crew und Koller, 1932. The Sex Incidence of Chiasma Frequency and Genetic Crossing over in the Mouse. Journ. of Gen. **26**, 359.
4. C. D. Darlington, 1928. Studies in *Prunus*. Journ. of Gen. **22**.
5. I. B. Farmer, I. E. S. Moore & C. E. Walker, 1904. Über die Ähnlichkeiten zwischen den Zellen maligner Neubildungen beim Menschen und denen normaler Fortpflanzungsgewebe. Biol. Zentralbl. (Übers. v. Goebel.)
6. S. Frolowa, 1926. Normale und polyploide Chromosomengarnituren bei einigen *Drosophila*-Arten. Zeitschr. f. Zellforschung **3**, 682—694.
7. R. R. Gates, 1912. Somatic Mitosis in *Oenothera*. Ann. of Botany **26**, 993.
8. V. Grégoire, 1910. Les Cinèses de Maturation dans les deux Règnes. Cellule **26**.
9. V. Haecker, 1912. Allgemeine Vererbungslehre.
10. E. Heitz und F. Resende, 1936. Zur Methodik von Pollenkorn- und Pollenschlauch-Untersuchung. Boletín da Societade Broteriana **11**, Str. 2.
11. O. Heilborn, 1936. The Mechanics of so called Secondary Association between Chromosomes. Hereditas **22**.
12. S. I. Krajevoj, 1936. The Influence of Ultrashort Rays on the Chromosomes of Plants. C. r. de l'Acad. des Sciences de l. U.R.S.S. **2**, 150.
13. W. J. C. Lawrence, 1931. The Secondary Association of Chromosomes. Cytologia **2**.
14. O. Langlet, 1927. Zur Kenntnis der polysomatischen Zellkerne im Wurzelmeristem. Svensk Bot. Tidskr. **21**, 397.
15. M. R. de Litardière, 1923. Les Anomalies de la Cariocinèse somatique chez le *Spinacia oleracea*. Rev. gén. de Bot. **35**. Paris.
16. R. I. Ludford, 1930. Chromosome Formation without Spindle Development in Cancer Cells and its Significance. 9. Scientific Rep. Imp. Cancer Res. Bd.
17. Irene Manton, 1935. Some Physical Nature of Plant Nuclei from Intraspecific Polyploids. Proc. Roy Soc. London. Ser. B, **118**, 522.
18. Ch. W. Metz, 1916. Chromosome Studies in the *Diptera*. The Paired Association in the *Diptera* and its Significance. J. of exp. Zool. **21**, 213—162.
19. Némec, 1910. Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen.

- 286 Stein, Die Doppelchromosomen im Blütenbezirk der durch Radiumbestrahlung usw.
20. M. Popoff, 1908. Über das Vorhandensein von Tetrachromosomen in den Leberzellen von *Paludina vivipara*. Biol. Zentralbl. 28.
  21. I. Rückert, 1892. Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz. 7.
  22. Sacamura, 1920. Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Größe und Zahl der Chromosomen. Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokio. 39, 221.
  23. E. Stein, 1926. Untersuchungen über die Radiomorphosen von *Antirrhinum*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., 43.
  24. —, 1935. Zur Genetik, Histologie und Cytologie einer neuen, durch Radiumbestrahlung erzeugten krebsigen Entartung von *Antirrhinum majus*. (Aus Gengruppe B.) Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. 70, 525. Deutsche Ges. f. Vererbgs. Ber. 8. Jahresvers. Jena.
  25. —, 1936. Erbliche, durch Radiumbestrahlung erzeugte Zell- und Gewebeentartung beim Löwenmaul (*Antirrhinum majus*). Naturw. 24, 338.
  26. T. Stomps, 1911. Kernteilung und Synapsis bei *Spinacia oleracea*. Biol. Centralbl. 31, 257.
  27. P. della Valle, 1907. Osservazioni di Tetradi in Cellule Somatiche. Atti R. Acad. della Science fis. e. mat. di Napoli. 13, Ser. 2a.
  28. M. I. D. White, 1935. Eine neue Form der Tetraploidie nach Röntgenbestrahlung. Naturw. 23.
  29. —, 1935. The Effects of X Rays on Mitosis in Spermatogonial Divisions of *Locusta migratoria*. Proc. of Roy. Soc. London 119.
  30. Oe. Winge, 1928. Untersuchungen über die Natur maligner Tumoren. I. (Crown-Gall der Zuckerrübe.) Zeitschr. f. Zellforschung 6, 397.
  31. —, 1930. Dass. II. Theerkarzinome bei Mäusen. Ebenda 6, S. 683.
  32. Hans Winkler, 1916. Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Bot. 8, 417—531.
-