

*Bastardirung und  
geschlechtszellenbildung*

Valentin Haecker

S 7808.35.50

Harvard College  
Library



FROM THE BEQUEST OF  
**GEORGE HAYWARD, M.D.**  
OF BOSTON, MASSACHUSETTS  
CLASS OF 1809



# Bastardirung und Geschlechtszellenbildung.

Ein kritisches Referat

von

**Valentin Häcker,**

Technische Hochschule, Stuttgart.

Mit 1 Tafel und 13 Abbildungen im Text.

---

Separatabdruck

aus der Festschrift zum 70. Geburtstage des Herrn Geheimen Raths Professor  
Dr. August Weismann. — Supplement VII der Zoologischen Jahrbücher  
herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Giessen.



Jena.

Verlag von Gustav Fischer.

1904.

~~NH-3739-44-9~~

✓

S 7309.53.00



*Hayward fund*

---

Alle Rechte vorbehalten.

---

Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

## Bastardirung und Geschlechtszellenbildung. Ein kritisches Referat.

Von

**Valentin Häcker,**

Technische Hochschule, Stuttgart.

Hierzu Taf. 12 und 13 Abbildungen im Text.

Die vorliegende Schrift knüpft an meine im Jahre 1902 erschienene Arbeit: „Ueber das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernantheile“ an und will die zwei Hauptergebnisse derselben, die Feststellung der Autonomie der Kernhälften vom befruchteten Ei bis zu den Fortpflanzungszellen sowie die Ermittlung des Verhaltens der grosselterlichen Kernantheile bei den Reifungstheilungen von *Cyclops*, in Beziehung bringen zu den Ergebnissen der experimentellen Bastardforschung.

Bei diesen Versuchen bin ich, wie gleich hier erwähnt werden soll, zur nähern Begründung einer Hypothese geführt worden, durch welche die Lehre von der Individualität der Chromosomen eine Umgestaltung erfahren und einigen Bedenken, welche gegen dieselbe in ihrer bisherigen Form geäussert wurden, Rechnung getragen werden soll.

Während der 11 Jahre, in welchen ich im Freiburger Institute unter WEISMANN gearbeitet habe, bin ich unter dem unmittelbaren Einfluss einer Richtung gestanden, deren Ziele WEISMANN in den Worten zusammengefasst hat: „So wenig Theorien werth sind ohne thatsächlichen Boden, so wenig haben Beobachtungen Werth, welche zusammenhangslos an einander gereiht werden.“ Ein Versuch in der

hier vorgezeichneten Richtung soll auch dieser Beitrag zur Festschrift sein, und, wenn es in demselben gelingen sollte, gerade auf den Gebieten, welche die eigentliche Domäne WEISMANN'S bilden, diesen oder jenen brauchbaren Gedanken auszusprechen, so soll damit ein kleiner Theil des Dankes abgetragen werden, welchen ich meinem hochverehrten Lehrer schulde.

---

Ich habe zuerst ein Versehen gut zu machen, welches mir in meiner letzten Arbeit begegnet ist. In einem liebenswürdigen Schreiben hat Herr Professor EDUARD VAN BENEDEN mich daran erinnert, dass er in seiner *Ascaris*-Monographie (1883) und später in seiner, gemeinschaftlich mit A. NEYT veröffentlichten Arbeit (1887) nicht nur zur Grundlegung der Individualitätslehre wesentlich beigetragen hat, sondern dass er auch durch den Nachweis, dass bei *Ascaris* die 2 Vorkerne selbständig in den Aufbau der beiden ersten Furchungskerne eingehen, zuerst gezeigt hat, dass diese letztern zur Hälfte väterlichen, zur Hälfte mütterlichen Ursprunges sind. Er habe von Anfang an sich gedacht, dass dasselbe in allen spätern Zellgenerationen der Fall sein müsse, und meine und RÜCKERT'S Untersuchungen hätten eine neue Stütze für diese Auffassung geliefert. „Mais ce n'est que l'extension aux générations cellulaires ultérieures, ce que j'ai démontré pour la première cellule de l'embryon, où le noyau spermatique et le noyau ovulaire restent absolument indépendants.“

Wie bekannt sein dürfte, sind RÜCKERT und ich bei unsern Untersuchungen zunächst von den ruhenden Doppelkernen ausgegangen, und demgemäss haben wir bei Heranziehung der Literatur in erster Linie auf die Erwähnung solcher Doppelkerne geachtet. Es war daher vielleicht verzeihlich, wenn wir in unsern ersten Mittheilungen die VAN BENEDEN'Schen Beobachtungen nicht berücksichtigt haben. Um so mehr hätte ich in meiner letzten grössern Arbeit anlässlich des Nachweises, dass bei den Copepoden die Selbständigkeit der Gonomeren in der ganzen Keimbahn Schritt für Schritt zu verfolgen ist, hervorheben müssen, dass bereits EDUARD VAN BENEDEN, unter Hinweis auf das Verhalten der beiden Vorkerne, die Möglichkeit einer solchen Fortdauer vermuthungsweise ausgesprochen hat.

---

## Inhaltsübersicht.

## 1. Capitel. Die Ergebnisse der experimentellen Bastardforschung.

MENDEL'sche Regeln. Nicht-MENDEL'sche Fälle. Zwischenbildungen. Zusammengesetzte Charaktere. Rückschläge auf „Ahnenformen“. Constante Bastardrassen. Abgeleitete Bastarde. Mutationstheorie und Bastardlehre.

## 2. Capitel. Die Geschlechtszellenbildung bei normalen und hybriden Formen.

Zeitpunkt der Spaltungs- und Durchmischungsprozesse. BOVERI'scher Reductionsmodus. KORSCHOLT'scher Modus. *Cyclops*-Typus. *Brachystola*-Typus. Beziehungen zwischen den verschiedenen Typen (primäre und sekundäre Vierergruppen; Syndesis und Symmixis). Geschlechtszellenbildung bei Hybriden (Befunde bei JUEL, GUYER, METCALF, ROSENBERG, CANNON).

## 3. Capitel. Beziehungen zwischen den Ergebnissen der Bastardforschung und den cytologischen Beobachtungen.

Fortschritte seit WEISMANN. CANNON'sche Hypothese. DE VRIES'sche Hypothese. GUYER'sche Hypothese. SUTTON'sche Hypothese. Umgestaltung der Individualitätshypothese. Der Kern ein Compositum von Theilkernen (Karyomeren, Idiomeren). Bau der Chromosomen. Entstehung der Chromosomen (Successionshypothese). Ungleichwertigkeit der Chromosomen. Ungleichwertigkeit und wechselnde Combination der Chromosomen. Chromosomenbewegungen und Bastardirung.

## 1. Kapitel.

**Die Ergebnisse der experimentellen Bastardforschung.**

MENDEL'sche Regeln. Die neuesten Untersuchungen auf dem Gebiete der experimentellen Bastardforschung sind zu einem grossen Theil durch die Wiederentdeckung der sogen. MENDEL'schen Regeln beeinflusst worden.

In den 60er Jahren hat der Brünner Augustinerpater GREGOR MENDEL ausgedehnte Untersuchungen über Pflanzenbastarde angestellt und seine Ergebnisse in mehreren Hauptsätzen zusammengefasst. Die betreffenden Mittheilungen sind in einer nicht allgemein zugänglichen Vereinsschrift niedergelegt worden und daher der Be-



achtung der wissenschaftlichen Welt lange Zeit vollständig entgangen. Erst vor wenigen Jahren (1900) ist durch gleichzeitige Veröffentlichungen von DE VRIES, CORRENS und TSCHERMAK die Aufmerksamkeit der Biologen auf die Entdeckungen MENDEL's gelenkt worden<sup>1)</sup>, und seither haben die sogenannten MENDEL'schen Gesetze oder, wie wir besser sagen, Regeln einen ausserordentlichen Einfluss auf die Anschauungen und Untersuchungsziele der mit Vererbungsfragen beschäftigten Biologen gewonnen.

Es sollen im Folgenden die Ergebnisse MENDEL's kurz zusammengefasst werden. Dabei werde ich mich, um Zweideutigkeiten hinsichtlich der Bezeichnung der einzelnen Generationen zu vermeiden, gleich von vorn herein der von BATESON u. SAUNDERS (1902 a) vorgeschlagenen Terminologie bedienen. Es sollen die ursprüngliche Eltern-Generation als *P*-Generation (parental generation), die Bastarde als *F*- oder *F*<sub>1</sub>-Generation (filial generation) und die folgenden Generationen durch die Buchstaben *F*<sub>2</sub>, *F*<sub>3</sub> . . . bezeichnet werden. Ferner scheint es mir zweckmässig zu sein, gleichfalls nach dem Vorgang der genannten Autoren, die zur Befruchtung bereiten väterlichen und mütterlichen Geschlechtszellen durchweg als Gameten und den durch ihre Vereinigung entstandenen Keim als Zygote zu bezeichnen. Stammen die Gameten von Eltern gleicher Art oder Rasse ab, so liefern sie eine Homozygote, sind die Eltern von verschiedener Art oder Rasse, handelt es sich also um einen hybriden Keim, so sprechen wir nach dem Vorgang der englischen Autoren von einer Heterozygote.

Die von MENDEL, hauptsächlich an Varietäten der Erbse (*Pisum sativum*) gewonnenen Ergebnisse, sind im Wesentlichen folgende.

Wählt man zur Bastardirung 2 Varietäten, die sich hinsichtlich eines bestimmten Merkmals, z. B. in der Farbe der Blüten, von einander unterscheiden, so kommt im reinen MENDEL'schen Falle bei den Bastarden nur der einer der beiden correspondirenden Charaktere<sup>2)</sup> zum Vorschein. Wird z. B. eine roth blühende Rasse mit einer weiss blühenden gekreuzt, so

1) Bezüglich historischer Daten vgl. CORRENS, 1900, 1901 a; BATESON u. SAUNDERS, 1902 a, p. 6.

2) Die correspondirenden Charaktere zweier Stammformen werden im Folgenden nach dem Vorgange von CORRENS vielfach als „Paarlinge“ bezeichnet werden. Der von BATESON u. SAUNDERS angewandte Ausdruck „allelomorphs“ scheint mir für unsere Sprache nicht handlich zu sein.

zeigen die Bastarde stets nur rothe Blüten (Prävalenzregel, CORRENS).

Von den correspondirenden, mit einander ein Paar bildenden Merkmalen wird dasjenige, welches beim Bastard zum Vorschein zu kommen pflegt, als dominirendes (D), das andere, welches beim Bastard unterdrückt ist, als recessives (R) bezeichnet.

Die zweite, noch wichtigere Thatsache, auf welche MENDEL bei seinen Versuchen geführt wurde, besteht darin, dass bei den Nachkommen der Bastarde dominirende und recessive Charaktere in dem ganz bestimmten Zahlenverhältniss von 3:1 auf die Individuen vertheilt sind und dass auch in den folgenden Generationen in dieser Hinsicht ganz gesetzmässige Proportionen zu Tage treten.

Zur Erklärung dieser letztern Thatsache hat MENDEL die Hypothese aufgestellt, dass die Gameten eines Bastards nicht die Anlagen beider Charaktere enthalten, sondern als die reinen Träger der einen oder der andern Anlage zu betrachten sind. Oder, um es anders auszudrücken, es tritt, wenn der Bastard ( $F_1$ ) Gameten bildet, eine Spaltung der bei der Bastardbefruchtung mit einander vereinigten Anlagen eines Merkmalpaares ein, in der Weise, dass die eine Hälfte aller Gameten jedes Bastardindividuums nur noch die Anlage für den dominirenden, die andere Hälfte die Anlagen für den recessiven Charakter erhält. Es werden z. B. beim erwähnten Erbsenbastard die Keimzellen entweder nur noch die Anlage für die weisse oder nur die Anlage für die rothe Blütenfarbe enthalten (Spaltungsgesetz, DE VRIES).

Betrachten wir nun unter Zuhülfenahme der Hypothese MENDEL'S die von ihm selbst, von DE VRIES, CORRENS, TSCHERMAK, BATESON u. A. gewonnenen Thatsachenreihen, so erhalten wir das durch die schematische Fig. A veranschaulichte Bild. Zum Verständniss der Figur soll bemerkt werden, dass durch 2 kleine, dicht neben einander gelagerte Kreise die durch Vereinigung zweier Geschlechtszellen entstandenen Zygoten (*Zyg*), durch die grossen Kreise die aus den Zygoten hervorgegangenen Individuen (*Ind*) und durch die folgenden kleinen Kreise die von diesen Individuen producirten Gameten (*Gam*) dargestellt werden.

Die Figur zeigt zunächst die beiden durch schwarze bezw. weisse Kreise dargestellten, mit einander zur Kreuzung gelangenden Stammformen (Fig. A,  $P\ Ind$ ). Durch Vereinigung ihrer Gameten entstehen die hybriden Zygoten oder Heterozygoten (Fig. A,  $F_1\ Zyg$ ), aus welchen die Bastardindividuen hervorgehen.

Werden nun 2 Bastardindividuen (Textfig. A,  $F_1$  Ind) unter einander gekreuzt (oder erfolgt bei hermaphroditischen Formen Selbstbefruchtung eines Bastards), so gelangen von jedem Individuum sowohl reine D-, als reine R-Gameten zur Befruchtung (Fig. A,  $F_1$  Gam), und demgemäss werden vier verschiedene paarweise Com-

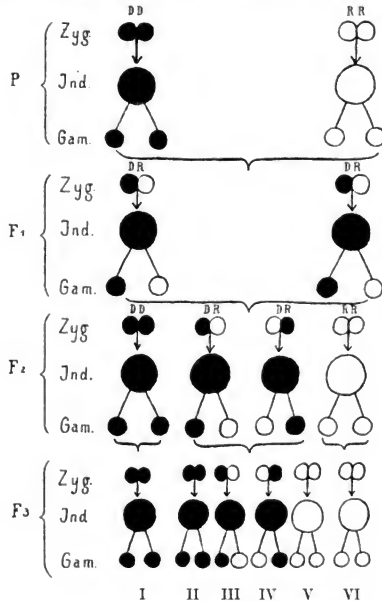


Fig. A.  
MENDEL'sche Spaltungen.

binationsen zwischen denselben möglich sein, nämlich  $D\varphi + D\sigma$ ,  $D\varphi + R\sigma$ ,  $R\varphi + D\sigma$ ,  $R\varphi + R\sigma$ , oder kürzer: DD, DR, RD, RR (Fig. A,  $F_2$  Zyg). Es erhält also ein Viertel der befruchteten Eier oder Zygoten (DD) von beiden Seiten die dominirende Anlage und die aus diesen Zygoten hervorgehenden ( $F_2$ -) Individuen bringen

daher ausschliesslich den dominirenden Charakter, im oben gewählten Beispiel die rothe Blütenfarbe, zum Vorschein (Fig. A,  $F_2$  Ind links). Zwei Viertel der Zygoten (DR) bekommen von der einen Seite die dominirende, von der andern Seite die recessive Anlage überliefert, und die aus ihnen hervorgehenden Individuen zeigen, da das dominirende Merkmal das recessive nicht zur Entfaltung kommen lässt, gleichfalls den dominirenden Charakter, während der recessive latent bleibt (Fig. A,  $F_2$  Ind Mitte). Das letzte Viertel (RR) erhält nur recessive Anlagen, und die aus diesen Zygoten sich entwickelnden Individuen bringen daher, im Gegensatz zu allen übrigen, den recessiven Charakter, in unserm Fall die weisse Blütenfarbe, zum Vorschein (Fig. A,  $F_2$  Ind rechts).

Es enthalten demnach die durch Inzucht oder Selbstbefruchtung der Bastard- oder  $F_1$ -Generation entstandenen  $F_2$ -Zygoten im Verhältniss von 1 DD : 2 DR : 1 RR theils rein dominirende, theils gemischte, theils rein recessive Anlagen, und von den aus diesen Zygoten sich entwickelnden  $F_2$ -Individuen bringen 75% den dominirenden, 25% den recessiven Charakter äusserlich zum Vorschein. Es ist bei manchen Versuchen wunderbar, zu sehen, wie genau dieses Zahlenverhältniss von der  $F_2$ -Generation eingehalten wird. So fand z. B. CORRENS<sup>1)</sup> bei der Selbstbefruchtung der Bastarde einer Erbsenrasse mit gelbem und einer solchen mit grünem Keim, dass von den  $F_2$ -Nachkommen 619 die gelbe (dominirende), 206 die grüne (recessive) Färbung des Keimes zeigten.

Findet nun aufs Neue Inzucht oder Selbstbefruchtung innerhalb der verschiedenartigen Kategorien von  $F_2$  statt, so enthalten die Gameten des Looses DD (Fig. A,  $F_2$  Gam) durchweg dominirende Anlagen, und dem entsprechend erweisen sich die durch wechselseitige Verbindung dieser Gameten entstandenen Nachkommen (Fig. A,  $F_3$  Ind. I) als rein dominirend. Ebenso sind auch die Nachkommen des RR-Looses rein recessive Formen (Fig. A,  $F_3$  Ind. VI). Dagegen findet bei der Gametenbildung der beiden DR-Loose wieder eine Spaltung der Anlagen, und zwar unter Einhaltung der nämlichen gesetzmässigen Zahlenverhältnisse wie vorher, statt, und dem entsprechend zeigen die aus den betreffenden Verbindungen resultirenden  $F_3$ -Individuen äusserlich zu drei Vierteln den dominirenden, zu einem Viertel den recessiven Charakter (Fig. A,  $F_3$  Ind. II—V).

1) CORRENS, 1900, p. 162.

Entsprechende Zahlenverhältnisse gelten auch für die folgenden, durch Inzucht oder Selbstbefruchtung erhaltenen Bastarde.

Ein besonders schönes Beispiel für die Spaltungserscheinungen liefern die von CORRENS (1901) und DE VRIES (1903, p. 157) untersuchten Maisbastarde, namentlich die zwischen einer stärkehaltigen

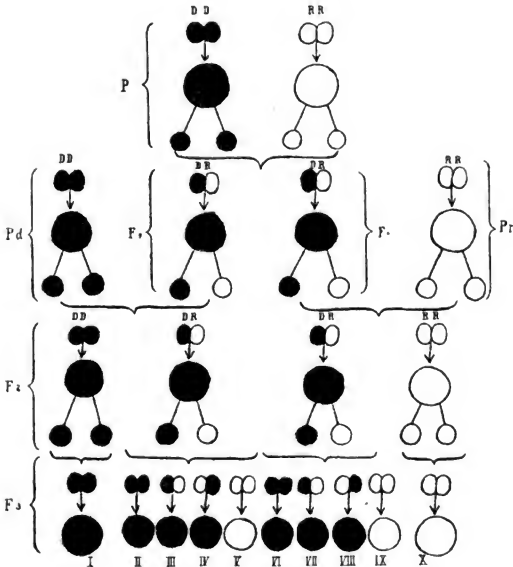


Fig. B.

MENDEL'sche Spaltungen bei Rückkreuzung.

Varietät und dem Zuckermais ausgeführten Kreuzungen. Bei den stärkehaltigen Formen sind die befruchteten Körner im getrockneten Zustand rund und glatt, beim Zuckermais runzlig und durchscheinend, und da sich Stärke- und Zuckergehalt im Sinne MENDEL's als antagonistische Merkmale erweisen, so zeigen bei Weiterzucht der

Bastarde die einzelnen Körner der von ihnen gebildeten Kolben zu drei Viertel die dominirende, glatte, zu einem Viertel die recessive runzlige Beschaffenheit. Das Beispiel ist deswegen von besonderem Interesse, weil man jederzeit in der Lage ist, an den aufbewahrten, getrockneten Kolben die Zahlenverhältnisse zu demonstrieren.

Eine Art Probe auf die Gültigkeit der MENDEL'schen Spaltungstheorie liefern die Rückkreuzungen der Bastarde mit den elterlichen Stammformen. Aus der Textfig. B, welche links die Kreuzung mit dem das dominirende Merkmal besitzenden Elter ( $Pd$ ), rechts die mit der recessiven Stammform ( $Pr$ ) darstellt, ergibt sich ohne Weiteres, dass aus der Kreuzung des Bastards ( $F_1$ ) mit der dominirenden Stammform ( $Pd$ ) lauter Individuen mit dem dominirenden Merkmal (DD und DR) hervorgehen. Die Hälfte derselben (DD) liefert bei Inzucht oder Selbstbefruchtung ausschliesslich Nachkommen mit dem dominirenden Charakter (Fig. B,  $F_3 I$ ), die andere Hälfte (DR) erzeugt im Verhältniss von 3:1 sowohl dominirende als recessive Nachkommen (Fig. 2,  $F_3 II-V$ ). Bei der Rückkreuzung des Bastards mit der recessiven Elternrasse ( $Pr$ ) bestehen ähnliche Verhältnisse: nur dass der Hälfte mit dem rein dominirenden Charakter eine rein recessive Linie entspricht (Fig. B,  $F_3 X$ ).

Es wurde bisher das Verhalten der Bastarde bezüglich eines einzigen Merkmalspaars besprochen, ohne dass Rücksicht darauf genommen wurde, ob die betreffenden Stammformen sich noch in andern Merkmalspaaren unterscheiden oder ob die Bastarde eigentliche Monohybriden (DE VRIES)<sup>1)</sup> sind, d. h. von Eltern abstammen, die nur in dem einen Merkmalspaar differiren. Unterscheiden sich nun die beiden mit einander gekreuzten Stammformen durch zwei oder mehrere Merkmalspaare (Farbe der Blüten, Farbe der Keime u. s. w.), sind also die Kreuzungen dihybrid oder polyhybrid (DE VRIES), so gilt nach MENDEL der wichtige Satz, dass die einzelnen Merkmalspaare sich mit Bezug auf die Spaltungserscheinungen durchaus unabhängig von einander verhalten. Sind die Eltern z. B. in zwei Merkmalspaaren verschieden, so liefert der Bastard nicht bloss zweierlei, sondern, da die vier in Betracht kommenden Merkmale sich kreuzweise combiniren können, viererlei Gameten.

1) In einem allgemeineren Sinn spricht DE VRIES (1903, p. 114) auch dann von monohybriden Kreuzungen, wenn man bei einem Versuche nur einen einzigen Differenzpunkt, eine einzige elementare Eigenschaft in Betracht zieht, unabhängig von der Frage, ob es daneben noch andere Unterschiede gibt oder nicht.

In dem classischen Dihybriden-Versuche MENDEL's wurde eine Erbsensorte mit gelben Cotylen und Stärkegehalt, also mit gelben runden Samen, befruchtet durch eine Sorte mit grünen Cotylen und Zuckergehalt, dem gemäss mit grünen, kantigen oder runzligen Samen.

Bei diesem Versuch ist jedoch, wie bei allen, welche sich auf die Eigenschaften der Samen beziehen, die Unterscheidung der Generationen etwas erschwert. Ich benutze daher als Beispiel ein construirtes Verhältniss, in welchem die eine Stammform als Keimpflanze gelbe Cotyledonen, im reifen Zustand rothe Blüten, die andere grüne Cotyledonen und weisse Blüten haben möge. „Roth“ und „Gelb“ sollen dominirende, „Weiss“ und „Grün“ recessive Charaktere sein. Die Bastarde haben also gelbe Cotyledonen und später rothe Blüten.

Nach dem Obigen bilden nun die Bastarde je viererlei Gameten männlichen und weiblichen Geschlechts, nämlich:

Roth—Gelb ♂, Roth—Grün ♂, Weiss—Gelb ♂, Weiss—Grün ♂;

Roth—Gelb ♀, Roth—Grün ♀, Weiss—Gelb ♀, Weiss—Grün ♀.

Durch die Befruchtung werden also 16 verschiedene Classen von Zygoten erzielt, welche die vier Merkmale in 10 verschiedenen Combinationen enthalten:

- Roth—Gelb × Roth—Gelb.
- 2 Roth—Gelb × Roth—Grün.
- 2 Roth—Gelb × Weiss—Gelb.
- 2 Roth—Gelb × Weiss—Grün.
- Roth—Grün × Roth—Grün.
- 2 Roth—Grün × Weiss—Gelb.
- 2 Roth—Grün × Weiss—Grün.
- Weiss—Gelb × Weiss—Gelb.
- 2 Weiss—Gelb × Weiss—Grün.
- Weiss—Grün × Weiss—Grün.

In Folge des Dominirens von Roth und Gelb sind unter den aus den Zygoten hervorgehenden Pflanzen äusserlich nur viererlei Formen unterscheidbar, nämlich Roth—Gelb, Roth—Grün, Weiss—Gelb und Weiss—Grün, und zwar müssen sich die Individuenzahlen wie 9:3:3:1 verhalten.

Bei einigen Versuchen von MENDEL und CORRENS haben sich diese Zahlenverhältnisse thatsächlich in sehr genauer Weise herausgestellt. So fand CORRENS in einem bestimmten Falle die (auf 1000 berechneten) Zahlen 565, 191, 176, 68 statt der berechneten Zahlen 562,5, 187,5, 187,5, 62,5.

Bei der grossen Wichtigkeit, welche die Unabhängigkeit der Merkmalspaare in theoretischer Hinsicht hat, mögen noch zwei Beispiele eine kurze Erwähnung finden.

*Papaver somniferum* Danebrog ist eine niedrige Sorte des Gartenmohnes, welche am Grunde der scharlachrothen Kronenblätter anstatt der schwarzen weisse Herzflecke besitzt, so dass das weisse Kreuz des dänischen Feldzeichens zum Vorschein kommt; *Pap. somniferum* Mephisto polycephalum dagegen ist eine hohe Varietät, welche schwarzviolette Herzflecke und ausserdem die als Polycephalie oder Polycarpie bekannte Monstrosität, d. h. die Umwandlung einzelner Staubgefässe in überzählige Carpelle, aufweist. Bei der Kreuzung tritt in der  $F_2$ -Generation eine Spaltung der Blütenfarbe im MENDEL'schen Verhältnisse hervor, und ebenso erscheint auch die Polycephalie gespalten, wenn auch nicht ganz so gesetzmässig wie die Blütenfarbe. Dabei ist die eben genannte Anomalie ziemlich gleichmässig über die Individuen mit dunklen und mit weissen Herzflecken vertheilt, so dass also in deutlicher Weise eine Unabhängigkeit der beiden Merkmalspaare hervortritt (DE VRIES, 1903, p. 360).

Leghornhühner mit einfach gezacktem Kamm, normaler Zehenzahl und gelben Beinen und Dorkings mit „Rosenkamm“<sup>1)</sup>, überzähliger Zehe und weissen Beinen liefern zusammen eine Nachkommenschaft, welche in der  $F_2$ -Generation die genannten Merkmale in den verschiedensten Combinationen aufweist, z. B. Vögel mit einfachem Kamm, Extrazehen und weissen Beinen oder solche mit Rosenkamm, normaler Zehenzahl und gelben Beinen (BATESON u. SAUNDERS, 1902, p. 110).

---

Nicht-MENDEL'sche Fälle. Die MENDEL'schen Regeln haben bei einer Reihe von Pflanzen- und Thierversuchen eine geradezu überraschende Bestätigung erfahren. Indessen sind schon MENDEL selbst und noch mehr seine Nachfolger bei ihren Versuchen auf Verhältnisse gestossen, welche in einzelnen Punkten von den reinen MENDEL'schen Fällen abweichen oder sich überhaupt nur mittels einer Hülfsypothese dem Schema einordnen lassen.

---

1) Ein Rosenkamm besteht aus zahlreichen papillenförmigen Erhebungen, welche in derselben Horizontalebene stehen.



Die wichtigsten dieser Ausnahmen sind folgende:

1. Zwischenbildungen. Schon MENDEL hatte bei seinem Versuche mit *Hieracium* die Erfahrung gemacht, dass der Bastard sehr oft, anstatt das dominirende Merkmal in reiner oder nahezu reiner Form zum Vorschein zu bringen, eine Art Zwischenbildung aufweist. Es können in diesem Falle Bastardindividuen, welche bei einem Bastardirungsexperiment erzeugt werden, entweder sämmtlich das gleiche Merkmal zeigen oder sie können in verschiedenen Abstufungen sich bald mehr der einen, bald mehr der andern Stammform nähern.

Werden z. B. weisse Leghornhühner mit schwarzen Indian Games gekreuzt, so zeigt das Gefieder der Bastarde fast ausnahmslos eine weisse oder schmutzig weisse Grundfärbung und schwarze Flecken, welche letztere entweder nur einzelne Theile von Federn bedecken oder sich auf ganze Federn oder auf kleinere Bezirke des Gefieders ausdehnen. Die Bastarde weisen also eine Art intermediärer Färbung auf, welche sich sowohl auf den Grundton als auf die Zeichnung erstrecken kann (BATESON u. SAUNDERS, 1902, p. 94).

In mancher Hinsicht noch instructiver ist die Art, wie sich bei der erwähnten Kreuzung die Eigenschaften des Kammes übertragen. Die Indian Games besitzen einen „pea-comb“, d. h. einen Kamm mit 3 Längsleisten, auf welchen erbsentörmige Tuberkel sitzen, die weissen Leghorns dagegen tragen den einfachen, hohen, tief gezackten Kamm, den wir bei den gewöhnlichen italienischen Landhühnern finden. Die Kreuzungsversuche zeigen nun, dass der pea-comb gegenüber dem einfachen Kamm die dominirende Form ist. Trotzdem erscheint aber beim Bastard selbst niemals der reine pea-comb, sondern entweder der (recessive) einfach-gezackte Kamm der Leghornrasse oder, in verschiedenen Abstufungen, eine intermediäre Form des pea-comb.

In den hier aufgezählten Fällen versagt die Prävalenzregel bezüglich der  $F_1$ -Generation, dagegen folgt die  $F_2$ -Generation dem Spaltungsgesetze, in so fern hier die Spaltung der Anlagen und die Reinheit der Gameten in den gesetzmässigen Zahlenverhältnissen zum Vorschein kommt.

Nun bildet aber, wie schon BATESON (1902, p. 152) in einem andern Zusammenhange ausgeführt hat, nicht das Dominiren eines der antagonistischen Merkmale, sondern die aus den statistischen Ergebnissen der Bastardirungsversuche theoretisch abgeleitete Rein-

heit der Gameten den in vererbungsgeschichtlicher Hinsicht wesentlichen Punkt in der MENDEL'schen Lehre.

Es lassen sich demnach die angeführten Erscheinungen ohne Weiteres den reinen MENDEL'schen Fällen angliedern, ja, wir werden auf Grund der neuern Untersuchungen sogar sagen müssen, dass in den MENDEL'schen Fällen nicht das Dominiren des einen Charakters, sondern das Auftreten von Zwischenbildungen in der  $F_1$ -Generation die Regel darstellt.<sup>1)</sup>

2. Zusammengesetzte Charaktere (Compound allelomorphs, BATESON u. SAUNDERS). Schon MENDEL hatte bei Kreuzungen zwischen Phaseolus-Rassen gefunden, dass sich hier die  $F_2$ -Generation den Gesetzen seiner monohybriden Erbsenkreuzungen nicht fügte.

Die weisse recessive Blütenfarbe erschien, statt in einem Viertel der Fälle, nur ganz ausnahmsweise, und statt der dominirenden rothen Farbe traten alle Abstufungen zwischen Purpurroth und Blassviolett auf. MENDEL glaubte nun, dass sich auch diese Fälle mit seinen Gesetzen in Einklang bringen lassen unter der Voraussetzung, dass die Blütenfarbe von Phaseolus multiflorus aus zwei oder mehreren selbständigen Farben zusammengesetzt sei, von denen jede einzelne sich verhält wie jedes andere, dem MENDEL'schen Gesetze folgende Merkmal. Es würde sich also, um die Ausdrucksweise von DE VRIES anzuwenden, die betreffenden Blütenfarben bei Kreuzungen wie Dihybriden, Trihybriden u. s. w. verhalten, je nach dem Grade ihrer Zusammensetzung. MENDEL meint schliesslich, dass wir auf diesem Wege die ausserordentliche Mannigfaltigkeit in der Färbung unserer Zierblumen begreifen lernen würden.

Eine vollkommen analoge Annahme haben TSCHERMAK (1902), BATESON u. SAUNDERS (1902, p. 142), CASTLE u. ALLEN (1903), sowie DE VRIES (1903) zur Erklärung gewisser Bastardirungsergebnisse gemacht, und thatsächlich stehen auch die bei den Versuchen ermittelten, wirklichen Zahlenverhältnisse in vielen Fällen mit den von dieser Annahme aus theoretisch berechneten Zahlenwerthen im besten Einklang.

So hat z. B. DE VRIES (1903, p. 196) bei der Kreuzung einer rothen und weissen Varietät des Löwenmauls (*Antirrhinum majus*) in der  $F_2$ -Generation 4 Farbencombinationen erhalten: „Roth“ (Röhre und Lippen roth, letztere dunkler), „Fleischfarbig“ (Röhre und Lippen blass roth), „Delila“ (Röhre blass oder weiss, Lippen dunkel

1) Vgl. hierzu namentlich DE VRIES, 1903, p. 18.

roth), „Weiss“ (Weiss mit sehr blass rothem Anhang), und zwar (in einem speciellen Falle) im Verhältniss von 58 : 17 : 20 : 4. Nimmt man an, dass „Roth“ einen aus „Fleischfarbig“ und „Delila“ zusammengesetzten Charakter darstellt ( $R = F + D$ )<sup>1)</sup>, so ergibt sich durch Berechnung das Zahlenverhältniss 56,25 : 18,75 : 18,75 : 6,25. Es zeigt sich also, dass die thatsächlichen Zahlen mit den erwarteten in guter Uebereinstimmung stehen.

3. Rückschläge auf „Ahnenformen“. Viel weiter ab vom MENDEL'schen Typus liegen diejenigen durch DARWIN berühmt gewordenen Fälle, in welchen bei Kreuzung zweier verschiedener Rassen die Bastarde weder dem einen noch dem andern Elter gleichen, noch auch eine Zwischenform bilden, sondern einen Rückschlag auf eine hypothetische oder mit Sicherheit festzustellende Ahnenform darstellen. In dieser Richtung haben die in neuerer Zeit wiederholt angestellten Bastardirungsversuche mit verschiedenen Rassen der Hausmaus ein besonderes Interesse gewonnen. Nach den Ergebnissen von HAACKE, VON GUAITA, DARBISHIRE, CASTLE u. G. M. ALLEN<sup>2)</sup> werden bei der Kreuzung von Albinos der Hausmaus mit gescheckten Rassen, ins Besondere mit den bekannten japanischen Tanzmäusen, fast durchweg Bastarde erzielt, welche in Grösse, Färbung und Temperament einen vollkommenen Rückschlag auf die wilde graue Hausmaus erkennen lassen.

Bekanntlich hat WEISMANN (1892, p. 415) zur Erklärung des Rückschlages auf Charaktere weit entfernter Vorfahren angenommen, dass im Keimplasma der beiden Elternrassen alte, in der Minderheit befindliche und daher nicht zur Herrschaft gelangende Vorfahrendeterminanten stecken, dass diese bei erfolgter Kreuzung unter günstigen Umständen sich summiren und nun im Bastarde gegenüber den sich gegenseitig hemmenden und in ihrer Wirkung aufhebenden Rassendeterminanten, gewissermaassen als *tertia gaudentes*, zur Majorität gelangen können.

An diese Ausführungen wird man erinnert, wenn man die Erklärung liest, welche die auf dem Boden der MENDEL'schen Lehre stehenden Forscher für die Kreuzungsrückschläge geben. So nehmen BATESON u. SAUNDERS (1902, p. 147) an, dass auch in diesen Fällen

1) Vgl. hierzu die etwas modificirte Deutung des Versuchs bei BATESON (1902 a).

2) Vgl. die Zusammenstellung bei W. E. CASTLE and GLOVER M. ALLEN, 1903.

die in den Elternrassen steckenden Anlagen eine zusammengesetzte Natur haben, dass sie „compound allelomorphs“ seien, welche bei der Gametenbildung unter Umständen in einfachere Bestandtheile (hypallelomorphs) aus einander brechen können. Durch bestimmte Combinationen solcher einfacher Componenten können dann bei der Kreuzung Heterozygoten entstehen, welche das aufweisen, was wir mit einigem Grund als Vorfahrencharaktere betrachten. Es sei übrigens durchaus irreführend, beim Wiedererscheinen solcher Vorfahrencharaktere (ancestral characters) von einem Wiedererscheinen der Vorfahrenform zu reden. Denn „these heterozygotes will not breed true and are ancestral in no real sense“.

In ähnlichem Sinne äussert sich DE VRIES an verschiedenen Stellen seines Werkes. Bei den „Rückschlägen“ auf den Arttypus, welche im Gartenbau eine so grosse Rolle spielen, handelt es sich nach DE VRIES (1903, p. 375) nicht um reinen Atavismus, sondern um die Folgen von Kreuzungen. In den grossen Gärtnereien pflegen aus praktischen Gründen die verschiedenen Varietäten einer und derselben Art in engerer Nachbarschaft cultivirt zu werden. Wenn dann nur einzelne Individuen einer Varietät zufälliger Weise durch Hummeln oder Falter mit dem Staub der Stammform gekreuzt werden, so werden in der Aussaat des folgenden Jahres stets einzelne Pflanzen mit dem Artmerkmal zum Vorschein kommen. Diese bilden die Atavisten des Gartenbaus.

Alles in Allem dürfte es sich also bei den Rückschlägen wohl niemals um eine spontane, aus dem Individuum selber heraus kommende Umkehrung oder Umstimmung auf die Vorfahrenform handeln, sondern es sind stets Kreuzungen dabei im Spiele. Zu betonen ist jedoch dabei, dass es sich in einzelnen Fällen doch nicht bloss, wie BATESON u. SAUNDERS in den von ihnen untersuchten Fällen anzunehmen Grund haben, um die Reproduction einzelner Vorfahrencharaktere handelt, sondern dass, wie dies bei DARWIN'S Taubenkreuzungen und auch bei den Experimenten mit den Mäusen hervortritt, anscheinend sämtliche Charaktere der Stammform wieder gleichzeitig zum Vorschein kommen können, so dass geradezu die vollständige Vorfahrenform erzeugt wird. Speciell bei den Mäuseversuchen sind die grauen Bastarde, die durch Kreuzung von Albinos und gescheckten Tanzmäusen entstehen, nicht bloss ihrer Färbung nach, sondern wie VON GUAYTA festgestellt hat, auch in Grösse und Temperament der wilden Hausmaus gleich.

4. **Constante Bastardrassen** (First crossing breeding true). Den Botanikern sind eine Reihe von Fällen bekannt, in welchen die Nachkommen der Bastarde mit vollkommener Konstanz die sämtlichen Charaktere der Bastarde selber zeigen, in welchen also, um uns an die MENDEL'sche Ausdrucksweise anzulehnen, die Charaktere des Bastards in seinen Gameten nicht gespalten werden. Sämtliche Gameten und die durch ihre Vereinigung entstehenden Zygoten sind also gleichförmig und lassen nur die im Bastard selber hervortretenden Charaktere zum Vorschein kommen. Die bekannteste dieser sogenannten constanten Bastardrassen ist *Aegilops speltaeformis*, eine Kreuzung zwischen einer wildwachsenden Graminee, dem Walch (*Ae. ovata*), und dem Weizen (*Triticum vulgare*).<sup>1)</sup>

Einen speciellen Fall von constanten Bastardrassen bilden die sogenannten „falschen Bastarde“ von MILLARDET.<sup>2)</sup> Es handelt sich hier um Bastarde zwischen verschiedenen wild wachsenden Arten und cultivirten Sorten der Erdbeere (*Fragaria*), welche sich als durchaus einseitig erweisen, d. h. nur dem einen der Eltern (fast ausnahmslos der Mutter) mit völligem Ausschluss des andern gleichen und sich auch in ihren Nachkommen gleich bleiben.<sup>3)</sup>

Alle diese Fälle stehen in zweifellosem Gegensatz zu den MENDEL'schen, und wir werden weiter unten sehen, dass DE VRIES sie als einen besondern Kreuzungstypus der MENDEL'schen Gruppe gegenüberstellt. Im Uebrigen soll nur kurz bemerkt werden, dass BATESON (1902, p. 153) gegenüber manchen der in der Literatur als constante Bastarde bezeichneten Formen das Bedenken erhebt, ob nicht vielleicht doch eine MENDEL'sche Spaltung stattgefunden habe, welche jedoch durch bewusste oder unbewusste Selection der rein dominirenden Gameten nachträglich verdeckt wurde.

5. **Abgeleitete Bastarde.** Werden Bastarde nicht unter einander, sondern mit einer dritten verwandten Art oder einem andern Mischling gepaart, so können sogenannte abgeleitete Bastarde entstehen. Dieselben werden, je nach der Zahl der ursprünglichen reinen

1) Vgl. DE VRIES, 1903, p. 71.

2) Vgl. A. MILLARDET, Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation, in: Mém. Soc. Sc. phys. nat. Bordeaux, V. 4 (4) 1894 (citirt bei BATESON u. SAUNDERS, 1902, p. 154 und DE VRIES, 1903, p. 31).

3) Ueber die von HÄCKEL u. A. citirten, viel discutirten constanten Thierbastarde; insbesondere die Leporiden (*Lepus timidus* ♀ × *L. cuniculus* ♂) und die chilenischen Ziegenzucht vgl. die kritischen Bemerkungen in ACKERMANN'S verdienstvoller Zusammenstellung (1898, p. 63 u. 75). Ueber constante Bastardrassen vgl. ferner W. DÜNKELBERG, 1903, p. 368.

Arten oder Typen, welche zur Entstehung beigetragen haben oder „im Bastarde verbunden sind“, als zweielterliche oder binäre, dreielterliche oder ternäre u. s. w. bezeichnet (DE VRIES, 1903, p. 79). Ein ternärer Bastard ist z. B. das von DARWIN (1868, V. 2, p. 56) citirte Product einer Pferdестute und eines Esel-Zebra-Bastards. In ähnlicher Weise gelang es DARWIN selbst (1868, V. 1, p. 246, Anm.), bei Tauben in einem Vogel fünf der distinctesten Arten mit einander zu vereinigen, und WICHURA<sup>1)</sup> hat bei seinen Versuchen mit Weiden sogar 6 Arten mit einander in einem Bastard verbunden.

Wir müssen nun allerdings, wie DE VRIES bemerkt, die Ausdrucksweise, es seien in einem Bastard so und so viele Arten mit einander verbunden, streng genommen für unrichtig erklären, weil man meist gar nicht weiss, ob alle Eigenschaften aller Eltern oder auch nur von jedem Elter ein oder einige Merkmale in dem Bastard beibehalten worden sind.

Fragen wir uns nun speciell, in wie weit die betreffenden Fälle mit dem MENDEL'schen Modus im Einklang stehen. Offenbar ist es in dieser Hinsicht von Wichtigkeit, festzustellen, ob es möglich ist, in Bezug auf eine einzelne sichtbare Eigenschaft, z. B. die Farbe, die Merkmale von drei oder noch mehr Stammformen in einem abgeleiteten Bastard zu vereinigen. Würde dies der Fall sein, so wäre offenbar eine Uebereinstimmung mit MENDEL nicht vorhanden, da ja, wie ohne Weiteres zu sehen ist, in den MENDEL'schen Fällen die Enkel-Zygoten stets nur die Anlagen von zweien der vier Grosseltern enthalten können.

Ganz klare Fälle scheinen in dieser Richtung noch nicht vorzuliegen: ist doch sogar, wie BATESON (1902, p. 157) zu zeigen versuchte, der Fall mit den dreifarbigigen Jagdhundbastarden, welcher GALTON bei der Ausarbeitung seiner bekannten Vererbungsformel vorgelegen hat, nicht ganz unzweideutig.

Jedenfalls sind die abgeleiteten Bastarde einer erneuten Untersuchung an geeignetem Material zu unterziehen, und es müsste festgestellt werden, ob sich thatsächlich mehr als zwei zusammen gehörige Merkmale in einem Bastard zusammen ziehen lassen, ob ins Besondere die GALTON'sche Formel, welche eine derartige mehrfache Verbindung voraussetzt, in bestimmten Fällen eine Gültigkeit hat.<sup>2)</sup>

1) Citirt bei DARWIN, 1868, V. 2, p. 352 und bei DE VRIES, 1903, p. 87.

2) Ueber einen Versuch, die VON GUAITA'schen Bastardirungs-Experimente.  
Zool. Jahrb., Supplement. Bd. VII.

Im Zusammenhang damit müsste genauer untersucht werden, ob auch jene ungeraden Mischungsverhältnisse, welche in den bei den Thierzüchtern gebräuchlichen Bezeichnungen „ $\frac{3}{4}$ -Blut“, „ $\frac{7}{8}$ -Blut“ u. s. w. ihren Ausdruck finden, im eigentlichen Sinne des Wortes vorkommen, ob überhaupt in den Zygoten die Anlagen in andern als in der MENDEL'schen Proportion 1:1 mit einander vereinigt werden können.

Es sei mir zum Schlusse gestattet, hier eines Falles zu gedenken, über welchen mir der Besitzer des Stuttgarter Zoologischen Gartens, Herr AD. NILL, in liebenswürdiger Weise genauere Auskunft gegeben hat und welcher immerhin die Möglichkeit, dass es tatsächlich Dreiviertelbastarde im strengen Sinne des Wortes giebt, nahe legt. Seit längerer Zeit wurden von Herrn NILL Bastarde zwischen *Ursus arctos*-♀ und *U. maritimus*-♂ gezüchtet. Die ausgewachsenen Bastardweibchen stellen in verschiedener Hinsicht eine wirkliche Zwischenform zwischen braunem Bär und Eisbär dar; namentlich gilt dies für die Form des Kopfes und ins Besondere der Schnauze, während die Ohren und vor Allem der ganze Hinterkörper mehr dem *arctos*-Typus entsprechen. Was die Färbung anbelangt, so zeigen Kopf und Hals das reine Weiss des Eisbären, während der übrige Körper bis auf den dunklen Rückenstreifen (Aalstrich) hell rostbraun ist und somit gewissermaassen die Merkmale der beiden Stammformen zur Mischung bringt. Wurden diese Bastardweibchen mit dem Eisbären, also mit dem eignen Vater, gekreuzt, so wurden Nachkommen erzeugt, welche, im Ganzen betrachtet, die Merkmale des braunen Bären und Eisbären im Verhältniss von 1:3 aufweisen und somit das Aussehen von eigentlichen Dreiviertelbastarden haben. Dies zeigt sich namentlich in der Form des Kopfes, welche sich noch viel mehr derjenigen des Eisbärenkopfes nähert, als dies bei dem Bastard selber der Fall ist, und ebenso ist die Gesamtfärbung entsprechend derjenigen des Vaters, beziehungsweise Grossvaters, fast ganz weiss geworden, abgesehen von einem braunen Anflug, welchen der Hinterkörper namentlich im Sommer zeigt und der gewissermaassen einen Rest der *arctos*-Färbung darstellt.

mente in Bezug auf die Gültigkeit der GALTON'schen Formel zu prüfen, vgl. DAVENPORT, 1900.

Mutationslehre und Bastardlehre. Durch die Wiederentdeckung und die in zahlreichen Fällen erfolgte Bestätigung der MENDEL'schen Regel durch DE VRIES, CORRENS und TSCHERMAK wurde eine erste feste Grundlage für die Bastardlehre gewonnen. Es lag zunächst selbstverständlich nahe, zu erproben, ob vielleicht die MENDEL'sche Regel zu einem Gesetz von allgemeiner Gültigkeit erhoben werden könne und ob die schon von MENDEL angeführten Ausnahmen nicht bloss scheinbare seien. Wie wir gesehen haben, ist indessen namentlich durch die Untersuchungen von CORRENS sowie von BATESON u. SAUNDERS die Grenze für die Gültigkeit der Regel eine etwas engere geworden, und es wurde so allmählich und immer nachdrücklicher eine Scheidung zwischen einer MENDEL'schen und nicht-MENDEL'schen Gruppe von Thatsachen vorgenommen.<sup>1)</sup> Diese Gegensätzlichkeit hat nun in dem neuesten Werke von DE VRIES (1903) eine wesentlich schärfere Formulierung gewonnen und zwar hauptsächlich dadurch, dass DE VRIES versucht hat, die Hauptsätze seiner Mutationslehre und die Ergebnisse der Bastardirungsversuche mit einander zur Deckung zu bringen (vgl. auch 1903a).

Bekanntlich unterscheidet DE VRIES zwischen der oscillirenden oder fluctuirenden Variabilität, auf Grund deren die Individuen einer Gruppe (Varietät, Art) in ihrem Aeussern um ein Mittel schwanken und durch alle möglichen Zwischenstufen mit einander verbunden sind, und den mutativen, stossweise vor sich gehenden Processen, durch welche grössere, discontinuirliche Abänderungen geschaffen werden, durch welche also den elementaren Eigenschaften oder innern Anlagen einer Art, auf denen die äusserlich sichtbaren Merkmale beruhen, jedesmal eine neue hinzugefügt wird.

Bei der Bildung neuer Varietäten und Arten kommen nur die letztern Vorgänge, die Mutationen, in Betracht, und zwar treten dieselben in 3 verschiedenen Formen auf. Entweder werden neugebildete innere Anlagen aus dem latenten in den activen Zustand übergeführt, d. h. es werden die äussern Merkmale, welche durch diese innern Anlagen bedingt sind, sichtbar gemacht. Auf solchen

1) Zusammenstellungen derjenigen Merkmalspaare, welche nach unsern bisherigen Kenntnissen der MENDEL'schen Regel folgen, finden sich bei CORRENS, 1901, p. 143; BATESON u. SAUNDERS, 1902, p. 139; DE VRIES, 1903, p. 146.



progressiven Mutationen beruht im Wesentlichen die fortschrittliche Differenzirung in der organischen Natur, also die Bildung neuer Arten.

Zweitens können gewisse innere Anlagen oder elementare Eigenschaften aus dem activen in den latenten Zustand zurücktreten, d. h. es verschwinden die ihnen entsprechenden äussern Merkmale (z. B. die Farbe oder Behaarung). Durch solche retrogressive Mutationen werden neue Varietäten gebildet.

Etwas complicirter stellt sich die dritte Form von Mutationen dar. Bei manchen Rassen kann eine bestimmte Anlage bei den verschiedenen Individuen in verschiedenen Zuständen der Activität zu beobachten sein. In diesem Fall spricht DE VRIES von semilatenen Eigenschaften (im weitem Sinne). Vielfach steht eine solche semilatenen Eigenschaft als Anomalie zu einer andern, activen in dem Verhältniss, dass sich die entsprechenden sichtbaren Eigenschaften als vicarirendes Paar gegenseitig ausschliessen. In einem solchen Verhältniss stehen z. B. fünfzählige und dreizählige Kleeblätter, Keimpflanzen mit dreizähligen und zweizähligen Samenanlagen n. a., wobei jedesmal das erstgenannte Merkmal der semilatenen Anlage oder der Anomalie, das zweite der activen, normalen Anlage entspricht. In Bezug auf die relative Häufigkeit, in der die semilatenen und ihre vicarirende Eigenschaft zur Aeusserung kommen, können verschiedene Abstufungen auftreten: bei sogenannten Halb-rassen z. B. äussert sich die semilatenen Eigenschaft nur ganz selten, in wenigen Individuen auf jedes Hundert oder Tausend (semilatenen im engeren Sinne), in den Mittelrassen dagegen geht die Eigenschaft, welche bei den Halbrassen semilatenen ist und nur bei sehr wenigen Individuen erscheint, in einen activen Zustand über, sie wird der vicarirenden, normalen Eigenschaft in Bezug auf die Häufigkeit des Auftretens ebenbürtig, so dass beide in etwa 50% aller Fälle zum Vorschein kommen. Der Zustand, welchen die die Anomalie bedingende Eigenschaft in den Mittelrassen zeigt, ist dann nicht mehr als semilatenen im engeren Sinne, sondern als semiactiven zu bezeichnen.

Werden nun entweder semilatenen Eigenschaften auf mutativen Wege (d. h. nicht willkürlich, durch Zuchtwahl, sondern „zufällig“, durch unbekanntes Combinationen von Ursachen) semiactiven oder werden latente activen, so spricht DE VRIES von degressiven Mutationen. Auch durch diese dritte Form von mutativen Processen werden nicht neue Arten, sondern nur neue Varietäten erzeugt.

Diesen verschiedenen Formen von Mutationen stehen nach DE VRIES zwei Haupttypen von Kreuzungen gegenüber: Die MENDEL'schen Kreuzungen, welche zwischen Stammformen mit einer gleichen Anzahl von elementaren Eigenschaften vor sich gehen und den Spaltungsgesetzen folgen, und die unisexuellen Kreuzungen, welche dadurch bedingt sind, dass in dem einen der Stammeltern wenigstens eine Eigenschaft ist, welche dem andern durchaus fehlt.

Nach den Erfahrungen und Anschauungen von DE VRIES würde nun ein einfacher Zusammenhang zwischen den verschiedenen Formen von Mutationen und den Haupttypen von Kreuzungen in der Weise bestehen, dass die retrogressiven und degressiven Mutationen den MENDEL'schen Kreuzungen, die progressiven den unisexuellen entsprechen. Das soll soviel heissen: Die auf dem Wege einer retrogressiven oder degressiven Mutation entstandenen Varietätsmerkmale folgen, wenn sie mit ihren antagonistischen Merkmalen gekreuzt werden, den MENDEL'schen Gesetzen. Wird z. B. eine weissblühende Varietät, welche auf retrogressivem Wege aus einer rothblühenden entstanden ist, mit der rothblühenden Stammform gekreuzt, so erfolgt bei der Bildung der Gameten der Bastarde die MENDEL'sche Spaltung. Kommen nun solche retrogressive oder degressive Merkmale gruppenweise bei den zur Kreuzung gelangenden Sorten vor, handelt es sich also um dihybride oder polyhybride Kreuzungen, so werden diese Merkmale in der  $F_2$ -Generation nach den gegebenen Regeln (S. 170) in neue Combinationen treten. Es können dann auf diese Weise nicht bloss inconstante, sondern auch constante Bastardrassen zu Stande kommen, sobald die vom Züchter bevorzugten Combinationen von den noch spaltungsfähigen Combinationen isolirt worden sind. So liefert z. B. die unbehaarte, weissblüthige *Lychnis vespertina glabra*, wenn sie mit dem Pollen der behaarten, rothblühenden *L. diurna* bestäubt wird, eine constante Bastardrasse mit rothen Blüten und unbehaarten Blättern. Zur Ergänzung sei hinzugefügt, dass von den beiden antagonistischen Merkmalen eines Paares nach DE VRIES im Bastard in der Regel das phylogenetisch ältere überwiegt, z. B. dominirt die rothe Blütenfarbe gegenüber der auf retrogressivem Wege entstandenen weissen Varietät, die Behaarung gegenüber der glatten Beschaffenheit der Blätter (DE VRIES 1903, p. 33, 145).<sup>1)</sup>

1) Diese Regel zeigt übrigens auf andern Gebieten bemerkenswerthe

Einen Gegensatz zu den hier besprochenen Varietätsmerkmalen bilden nun die Artmerkmale. Diese sollen, wie wir gesehen haben, auf dem Wege von progressiven Mutationen entstehen, und bei Kreuzung ihrer Träger mit andern Arten treten die Erscheinungen der unisexuellen Kreuzungen zu Tage. Wird, um einen einfachen Fall anzuführen, eine neue Art mit ihrer Mutterart, aus der sie durch einmalige Mutation hervorgegangen war, gekreuzt, so unterscheidet sich die erstere von der letztern durch eine einzige elementare Eigenschaft. Alle Eigenschaften der beiden Eltern kann man sich daher bei der Kreuzung paarweise zusammengelegt denken, nur die neue Eigenschaft der jüngern Art findet in der Stammart keine gleichnamige Eigenschaft und bleibt daher im Bastard ungepaart. Offenbar muss es bei den meisten sogenannten Artkreuzungen solche ungepaarte Eigenschaften geben, und da dieselben nur von dem einen Elter herkommen, so kann man mit MAC FARLANE (1892) von unisexueller Vererbung, beziehungsweise von unisexuellen Kreuzungen reden. Im Falle, dass die Kreuzungsproducte fortpflanzungsfähig sind, können auch aus solchen unisexuellen Kreuzungen constante Bastardrassen entstehen (*Veronica andersonii*, gewisse Anemonen- und Orchideenbastarde).

Offenbar können sich nun zwei nahe verwandte Formen sowohl durch progressive als auch durch retrogressive und degressive Merkmale oder, wie wir auch sagen können, theilweise durch Art-, theilweise durch Varietätsmerkmale unterscheiden. Dementsprechend werden sie sich auch bei einer Kreuzung in Bezug auf die einzelnen elementaren Eigenschaften verschieden verhalten. So spaltet sich bei der Kreuzung zweier Lichtnelken (*Lychnis vespertina* und *diurna*) die Blütenfarbe nach den MENDEL'schen Gesetzen, während die Breite der Blätter und die Länge der Blütenstiele, d. h. Eigenschaften, welche wahrscheinlich als die Ergebnisse progressiver Artbildung aufzufassen sind, einer Spaltung nicht unterliegen.

Dies sind die Hauptsätze, zu denen DE VRIES gelangt ist. Was nun zunächst die in seiner Mutationslehre enthaltenen Grundanschauungen, speciell auch die Unterschiede zwischen variativen und mutativen Abänderungen sowie die Bedeutung der Mutationen für die Artbildung anbelangt, so möchte ich, da diese Verhältnisse

---

Ausnahmen. Nach BATESON u. SAUNDERS (1902, p. 137) dominiren bei Hühnern die *pea- and rose-combs* über den einfach gezackten Kamm und die *Polydactylie* über die normale Beschaffenheit der Beine.

unsern Gegenstand nicht direct berühren, auf die Kritik bei WEIS-MANN (1902, p. 358) und PLATE (1903, p. 173) verweisen. Hier sei nur ein Punkt hervorgehoben, auf welchen wir im Verlauf der folgenden Betrachtungen noch mehrfach zurückzukommen haben, nämlich auf die Frage nach dem eigentlichen Wesen und der gegenseitigen Unabhängigkeit der sogenannten elementaren Arteigenschaften, eine Frage, welche sich ohne Weiteres aufdrängt, wenn wir sehen, wie DE VRIES bei jeder seiner progressiven Mutationen zu dem Eigenschaftscomplex einer Art jedesmal eine neue elementare Eigenschaft hinzutreten lässt und wie umgekehrt bei den zur Bildung von Varietäten führenden retrogressiven Mutationen jedesmal eine solche Elementareigenschaft aus dem activen in den latenten Zustand übergehen soll. Zweifellos hat DE VRIES in analytischer Hinsicht einen verdienstvollen Schritt gethan, wenn er in seinem Werke den Versuch machte, der Auffassung des Artcharakters nicht als einer Einheit, sondern als eines zusammengesetzten, aus zahlreichen elementaren Einheiten bestehenden Bildes zur Anerkennung zu verhelfen. Wir werden dem botanischen Forscher auch gern in dem Versuche folgen, das verschiedene Verhalten dieser elementaren Eigenschaften zum Ausgangspunkt zu machen für eine Definition einerseits der verschiedenen Arten von Mutationen, andererseits der MENDEL'schen und der unisexuellen Kreuzungen. Wenn wir aber schliesslich zu dem Schema gelangen, in welchem die unisexuellen Kreuzungen mit den progressiven, die MENDEL-Kreuzungen mit den retrogressiven und degressiven Mutationen in Zusammenhang gebracht werden (1903, p. 642; 1903 a), so dürfen wir, so bestechend klar und einfach auch dieses Schema erscheinen mag, doch nicht vergessen, dass die wirkliche Kenntniss der Elementareigenschaften doch erst in den Anfängen und viel zu gering ist, um eine sichere Basis für so weittragende Sätze abgeben zu können. Insbesondere scheint mir aber die Aussicht, diese Sätze auch auf zoologischem Gebiete verificiren zu können, vorläufig noch in weiter Ferne zu liegen, da einerseits bekanntlich die Bastardirungsmöglichkeit im Thierreich geringer ist als im Pflanzenreich, und andererseits, so viel ich sehe, im Thierreich die correlativen Beziehungen zwischen den einzelnen Organen und ihren Charakteren viel häufiger und verwickelter sind als im Pflanzenreich und daher auch die Analyse der einzelnen, von einander unabhängigen Elementareigenschaften wesentlich schwieriger sein wird. Allerdings ist im Werk von DE VRIES wiederholt von Correlationen die Rede, und ebenso sind CORRENS (1900 a) und

TSCHERMAK (1902a) bei ihren Bastardirungsversuchen auf „gekoppelte“ oder „conjugirte“ Merkmale gestossen, welche bei den Spaltungsvorgängen stets in dieselben Gameten gelangen und daher wohl auf eine und dieselbe Elementareigenschaft zurückzuführen sind. Im Ganzen scheinen aber, wie gesagt, derartige Beziehungen bei den pflanzlichen Objecten weniger regelmässig zum Vorschein zu kommen, als dies vor Allem bei den höhern Thierformen der Fall ist, bei welchen schon durch das Nerven- und Circulations-system die verschiedenartigsten Verbindungen hergestellt werden.

## 2. Capitel.

### Die Geschlechtszellenbildung bei normalen und hybriden Formen.

Zeitpunkt der Spaltungs- und Durchmischungs-processes. Wenn wirklich gewisse Substanzen des Kerngerüsts und der Chromosomen das materielle Substrat der Vererbungserscheinungen bilden und wenn wir demnach den Versuch machen dürfen, die Ergebnisse der Bastardlehre, ins Besondere die gesetzmässigen Spaltungen und Durchmischungen der Charaktere zu tatsächlich beobachteten Vorgängen innerhalb der Geschlechtskerne in Beziehung zu bringen, so müssen wir in erster Linie die Frage zu beantworten suchen, ob hierfür die ganze Keimbahn oder nur bestimmte Etappen derselben in Betracht kommen.

Meine Untersuchungen an *Diaptomus denticornis* haben nun gezeigt, dass vom Stadium des befruchteten Eies bis zu den Vorphasen der Reifungstheilungen die Autonomie der elterlichen Kernantheile oder Gonomeren fortbesteht, und es konnte gleichzeitig wahrscheinlich gemacht werden, dass dieses Verhalten nicht bloss auf die Copepoden beschränkt ist, sondern eine viel allgemeinere Verbreitung aufweist.<sup>1)</sup> Es können also jene Spaltungen und Durch-

1) Seit dem Erscheinen der betreffenden Arbeit habe ich theils aus eigener Anschauung, theils aus der Literatur noch zahlreiche hierher gehörige Beispiele kennen gelernt. Namentlich bin ich auf die verschiedensten nicht-sexuellen Epithelien gestossen, in welchen das eine Criterium des gonomeren Zustandes — zwei gleich grosse, symmetrisch gelegene Kern-

mischungen der Charaktere unmöglich vor den Prophasen der Reifungstheilungen vor sich gehen, wofern wir uns nicht mit DE VRIES (s. u.) auf unsichtbare und unkontrollirbare Substanzauswechslungen, sondern, wie oben bemerkt, auf thatsächlich beobachtete Vorgänge beziehen wollen. Vielmehr kommt für unsere Betrachtungen nur der als Reifungsperiode bezeichnete Abschnitt der Keimbahn in Frage, und wir müssen uns daher kurz über die von den verschiedenen Autoren beschriebenen Reifungsmodi orientiren.

BOVERI'scher Reductionsmodus. In frühern Zusammenstellungen (1899, p. 165, und früher) habe ich die damals bekannten Beobachtungen über den Verlauf der Reifungstheilungen in der Ovo- und Spermatogenese übersichtlich zu gruppiren versucht und dabei einen BOVERI'schen, WEISMANN'schen und KORSCHOLT'schen Reductionsmodus unterschieden. Beim erstgenannten findet die Reduction der Chromosomenzahl auf eine unaufgeklärte Weise bereits in den Prophasen des ersten Theilungsschrittes statt, es macht sich dann noch vor der ersten Theilung eine zweimalige Längsspaltung der Chromosomen bemerklich, und beide Reifungstheilungen erweisen sich demgemäss, da für jede ein Längsspaltungsprocess zur Verfügung steht, als Aequationstheilungen. Bei den beiden andern Modis erscheinen die Chromosomen in den Prophasen der ersten Theilung in der nicht reducirten oder sogenannten Normalzahl, und die Herabsetzung dieser Zahl auf die Hälfte findet mittels einer Reductionstheilung statt. Beim WEISMANN'schen Modus ist es der zweite, beim KORSCHOLT'schen der erste Theilungsprocess, durch welchen die vorhandenen Chromosomen zu gleichen Theilen auf die betreffenden Tochterzellen vertheilt werden, ohne vorher eine entsprechende Verdopplung ihrer Zahl durch Längsspaltung erfahren zu haben.

Diese drei Kategorien sind neuerdings (1903, p. 572) auch von KORSCHOLT u. HEIDER angenommen und mit Bezeichnungen versehen worden, die sich vielleicht in der Folge als ganz praktisch erweisen werden. Der BOVERI'sche Reifungsmodus wird als „eumitotische Reifungstheilung“ bezeichnet, „weil er dem Begriff der Mitosen am meisten entspricht“, die beiden andern werden unter dem Namen „pseudomitotische Reifungstheilung“ zusammengefasst. Dabei wird der WEISMANN'sche Modus zweckmässig als „Postreductionstheilung“, der KORSCHOLT'sche als „Präreductionstheilung“ unterschieden.

körper in den neu gebildeten Tochterkernen — in schönster Weise hervortritt.

Wenn freilich die beiden Autoren mit der Bemerkung, dass der **BOVERI'sche** Modus dem Begriff der Mitosen am meisten entspricht, sagen wollen, dass die Abweichungen dieses Modus vom gewöhnlichen Kerntheilungsverlauf geringere, leichter begreifliche seien als beispielsweise diejenigen des **WEISMANN'schen** Modus, so stimme ich in diesem Punkte nicht mit ihnen überein.

Offenbar können die aufeinander folgenden Kerntheilungsprocesse mit einer zusammengesetzten Wellenbewegung verglichen werden, wobei die einzelnen Phasen der erstern den Zacken der Wellencurve oder den Obertönen entsprechen. Man kann sich nun zweifellos leicht vorstellen, dass bei einer Wellenbewegung das Bild der einzelnen, aufeinander folgenden Perioden allmählich ein einfacheres wird, dass, z. B. bei akustischen oder Telephonwellen, die die Obertöne darstellenden Zacken der Curve in den aufeinander folgenden Wellen allmählich zurück treten und undeutlicher werden, dagegen ist es physikalisch vollkommen undenkbar, dass die einzelnen Wellen in einander hinein verschoben werden und sich gegenseitig übergreifen. Wenn nun auch selbstverständlich die beiden Vorgänge nur ganz allgemein mit einander verglichen werden können und keine nähern Beziehungen zu einander zeigen, so möchte ich doch glauben, dass auch auf dem Gebiete der Kerntheilungen die Unterdrückung einzelner Phasen des zweiten Theilungsschrittes, z. B. der Längsspaltung, eine viel geringere Vergewaltigung des typischen Verlaufes bedeutet als die *Anticipation* der zur zweiten Theilung gehörigen Längsspaltung und ihre Vorverlegung in die Prophase der ersten. Man könnte allerdings, um für die Zusammenziehung der beiden Längsspaltungsprocesse ein Analogon aufzustellen, daran erinnern, dass z. B. bei der Sporenbildung mancher Lebermoose die Sporenmutterzelle statt zweier auf einander folgender Theilungen einen simultanen Viertheilungsprocess einget, aber, genau besehen, handelt es sich hier doch wohl nicht um eine Ineinanderschiebung, sondern nur um eine aufs Aeusserste durchgeführte Zusammendrängung zweier Processe. Die doppelte Längsspaltung steht also ohne Analogon da, und wenn damit auch keineswegs bestimmten und unzweideutigen Beobachtungen entgegen getreten werden soll, so schien es mir doch am Platze zu sein, zu zeigen, dass sich der **WEISMANN'sche** Modus ungezwungener den normalen Verhältnissen anreihen lässt als der **BOVERI'sche**.

Um nun die Stellung zu rechtfertigen, welche in der vorliegenden Schrift gegenüber dem **BOVERI'schen** Modus eingenommen werden

wird, müssen gleich hier zwei weitere Punkte hervorgehoben werden.

Es wird wohl Niemand mehr ableugnen wollen, dass die Zahl der Thatsachen, welche als Stütze für die sogenannte Individualitätshypothese betrachtet werden können, eine immer grössere wird. Ich selbst habe (1902) durch den Nachweis der Fortdauer des gonomeren Kernzustandes bei *Diaptomus denticornis* einen indirecten und durch Feststellung des Verlaufes der Reifungstheilungen bei *Cyclops brevicornis* einen directen Beweis für die Richtigkeit dieser Hypothese erbringen können. Als besonders erfreulicher Umstand im Sinne einer zunehmenden Uebereinstimmung und Klärung wird man es aber betrachten dürfen, dass sich ganz neuerdings sogar aus dem Kreise der CARROY'schen Schule, welche sich bisher besonders hartnäckig gegen die Anerkennung dieser Hypothese gestäubt hat, Stimmen erhoben haben, welche der Autonomie der Chromosomen ein Wort reden (GRÉGOIRE u. WYGAERTS, 1903, p. 56).

Genau dasselbe, was die Individualitätshypothese verlangt, bildet aber auch die Voraussetzung für alle Versuche, die Ergebnisse der Bastardlehre zu den kerngeschichtlichen Thatsachen in Beziehung zu bringen, nämlich die Existenz morphologischer Individualitäten, welche niedrigerer Ordnung sind als die Kerne selber und an welchen auf mikroskopischem Wege mit Sicherheit Spaltungs-, Paarungs- und Durchmischungsvorgänge festgestellt werden können. Alle Beobachtungen, welche sich vorläufig nicht mit der Individualitätshypothese vereinigen lassen, in welchen also die Individualität oder der autonome Charakter der elementaren Chromatin-Einheiten nicht in unzweideutiger Weise zum Vorschein kommt, stehen daher auch vorläufig jenen Versuchen im Wege, und da der BOVERI'sche Modus höchstens unter der Hilfsannahme, dass die Hälfte der Chromosomen auf unaufgeklärte Weise verloren geht, mit der Individualitätshypothese vereinbar ist, so werden wir von vorn herein darauf verzichten müssen, die betreffenden Beobachtungen der Bastardlehre dienstbar zu machen.

Noch aus andern Gründen, und damit kommen wir zu unserem zweiten Punkte, empfiehlt es sich, gegenüber dem BOVERI'schen Modus vorläufig eine abwartende Stellung einzunehmen. Durch die weiter unten genauer zu besprechenden Untersuchungen von MONTGOMERY (1901, 1903) und SUTTON (1903) ist die Möglichkeit näher gerückt worden, dass die viertheiligen Chromosomen, welche dem



BOVERI'schen Reductionsmodus zu Folge durch zweimalige Längsspaltung je eines einzelnen Chromatinelementes ihren Ursprung nehmen würden, auf ganz andere Weise, nämlich durch Conjugation zweier einmal längsgespaltener Elemente entstehen. Danach würden also derartige viertheilige Gebilde, wie schon 1892 von mir und VOM RATH für die „Vierergruppen“ angegeben wurde, bivalente, einmal gespaltene Elemente von der Formel  $\frac{a}{a} + \frac{b}{b} (= \frac{ab}{ab})$  sein, wenn auch freilich MONTGOMERY und SUTTON nicht, wie VOM RATH und ich, ein ursprüngliches Vereinigtbleiben, sondern eine nachträgliche Aneinanderlegung zweier Chromosomen annehmen. Durch die Aufstellung einer neuen Hypothese betreffend die Entstehungsweise der viertheiligen Chromosomen dürfte aber jedenfalls die Discussion über die Valenz der viertheiligen Elemente oder Vierergruppen aufs Neue angefacht werden, und wir müssen es demnach noch dahingestellt sein lassen, wie sich weiterhin die Anschauungen über den BOVERI'schen Modus gestalten werden.

Nach dem Bisherigen werden wir uns also bei unsern Untersuchungen auf den WEISMANN'schen und KORSCHOLT'schen Reductionsmodus zu beschränken haben, und zwar sollen bei ersterm zwei besondere Typen oder Abarten unterschieden werden, welche als *Cyclops*- und *Brachystola*-Typus zu bezeichnen sind. Der *Cyclops*-Typus unterscheidet sich von dem reinen WEISMANN'schen Schema durch die vor der zweiten Theilung erfolgende Paarung der grosselterlichen Elemente, der *Brachystola*-Typus durch die ungleiche Grösse der Chromosomen.

Unter Hervorhebung dieses bisher noch nicht berücksichtigten Unterschiedes sollen zunächst die drei in Betracht kommenden Typen übersichtlich zusammengestellt werden. Es werden dabei gleichzeitig die Ergebnisse Erwähnung finden, zu welchen die betreffenden Autoren — zunächst ohne Bezugnahme auf die Erfahrungen der Bastardforschung — hinsichtlich des gegenseitigen Verhaltens der väterlichen und mütterlichen Erbmassen während der Reifungsperiode gelangt sind.

Aus rein praktischen Gründen, hauptsächlich weil gewisse an den KORSCHOLT'schen Modus sich anknüpfende Schlussfolgerungen, historisch betrachtet, den gleichsinnigen Erörterungen des *Brachystola*-Typus voranzustellen sind, soll mit dem erstern begonnen werden.

#### 1. KORSCHOLT'scher Modus (Präreductionstheilung).

Bekanntlich ist KORSCHOLT bei der Untersuchung der Orogenese

eines Annelids (*Ophryotrocha*) zu dem Schluss gekommen, dass die erste Reifungstheilung eine Reductions-, die zweite eine Aequationstheilung ist, und zu dem nämlichen Ergebnisse ist u. A. MONTGOMERY (1900, 1901) bezüglich der Spermatogenese von *Peripatus* und verschiedenen Hemipteren, namentlich von *Pentatoma* (*Enchistus*), gelangt. Von den werthvollen theoretischen Betrachtungen, welche der letztgenannte Forscher in seiner, die Spermatogenese der Hemipteren behandelnden Monographie (1901) an die tatsächlichen Befunde anknüpft, sollen hier kurz diejenigen erwähnt werden, welche sich auf das gegenseitige Verhalten der väterlichen und mütterlichen Kernantheile beziehen.

MONTGOMERY hatte bei seinem Objecte gefunden, dass an Stelle der univalenten Chromosomen, welche sich in den Spermatogonien vorfinden, in den Spermatocyten 1. Ordnung bivalente Chromosomen in der halben Anzahl auftreten, und er glaubt, in theilweiser Uebereinstimmung mit frühern Angaben von HENKING, behaupten zu können, dass in der vielbesprochenen, durch die Zusammendrängung der Chromosomen gekennzeichneten „Synapsis“-Phase, die bivalenten Chromosomen durch Conjugation je zweier univalenter ihre Entstehung nehmen. Er hält es ferner für sehr wahrscheinlich, dass es sich dabei um die Vereinigung je eines väterlichen und eines mütterlichen Chromosoms handle. Eine Continuität der väterlichen und mütterlichen Kernantheile vom befruchteten Ei bis zu den Spermatocyten, beziehungsweise Oocyten 1. Ordnung war allerdings damals noch nicht nachgewiesen worden, und so war der directe Nachweis einer derartigen Vereinigung nicht möglich. MONTGOMERY stützt denn auch seine Hypothese vorzugsweise auf das Verhalten gewisser specialisirter, durch ihre Grösse gekennzeichnete Chromosomen, welche sich während der Spermatogenese von Theilungsschritt zu Theilungsschritt continuirlich durch verfolgen liessen. Bei einer Anzahl von Hemipteren liessen sich nämlich in den Kernen der Spermatogonien zwei besonders grosse Chromosomen nachweisen, welche sich in der Synapsis zu einem bivalenten Element (ab) verbinden. Wie die übrigen bivalent gewordenen Elemente, so wird auch dieses durch seine Grösse gekennzeichnete Doppelement bei der ersten oder Reductionstheilung in seine Einzelchromosomen zerlegt, so dass jede Tochterzelle nur mehr ein einziges „grosses“ Chromosom erhält. Durch den zweiten mit Längsspaltung verbundenen Theilungsschritt wird natürlich in diesem Verhältniss nichts geändert, und so führen denn die vier Spermatiden nicht zwei, sondern nur ein Element von der grossen Sorte. Wenn

nun in der folgenden Generation zu Beginn der Spermatogenese wieder zwei grosse Chromosomen zum Vorschein kommen sollen, so müss offenbar ein zweites durch den Eikern geliefert werden. Daraus ergibt sich ohne Weiteres, dass, wenn dann in den Keimzellen der neuen Generation während der Synapsisphase aufs Neue eine Paarung von zwei grossen Chromosomen erfolgt, eines derselben väterlichen, das andere mütterlichen Ursprungs sein muss, und der gleiche Schluss lässt sich vermuthlich auch auf die übrigen bivalenten Chromosomen ausdehnen.

So weit die Schlussfolgerungen MONTGOMERY's, gegen deren logische Berechtigung, wofern die thatsächlichen Beobachtungen auf sicherer Grundlage stehen, nicht wohl etwas einzuwenden ist, ebenso wenig wie gegen die Anschauung, dass die Conjugation der Chromosomen den Endprocess (final step) der Conjugation der Keimzellen darstellen.<sup>1)</sup> Dagegen wird die von MONTGOMERY vertretene An-

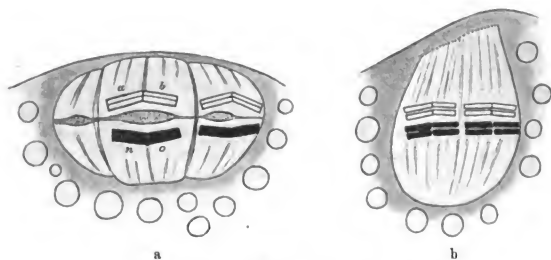


Fig. C.

Reifungstheilung bei *Cyclops brevicornis*.

a Secundäres Keimbläschen. b Erste Richtungsspindel.

schauung, dass die schliessliche Paarung der Chromosomen die Verjüngung (rejuvenation) derselben zum Zwecke habe (1901, p. 223), sich heut zu Tage kaum mehr ungetheilte Zustimmung erfreuen, nachdem die Grundlagen der Verjüngungstheorie von verschiedenen Seiten mit so triftigen Gründen angefochten worden sind. Auch gegen die Ansicht des amerikanischen Forschers, dass der Effect dieser Ver-

1) Vgl. HÄCKER, 1902, p. 84 [380].

jüngung in dem starken Wachstum der Spermatocten und Oocyten zum Vorschein komme, lassen sich ohne Weiteres gewichtige Bedenken erheben. Sehen wir doch, dass auch an andern Stellen des generativen Zellencyklus — ich erinnere an die Urgeschlechtszellen

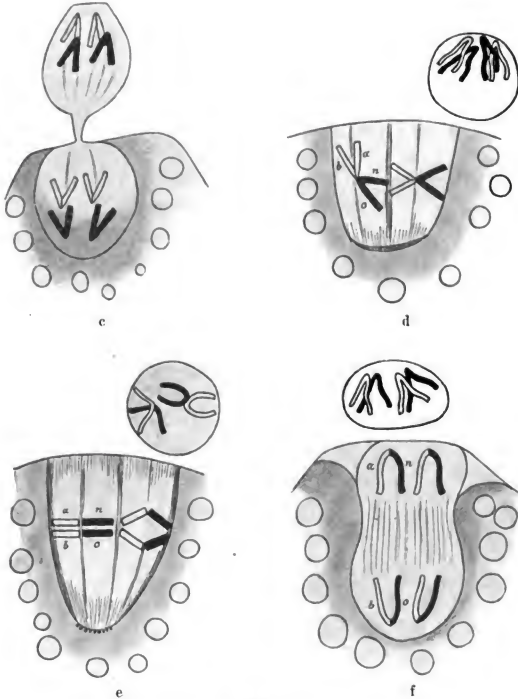


Fig. C.

Reifungstheilung bei *Cyclops brevicornis*.

- c Bildung des 1. Richtungskörpers. d Symmetris. e Zweite Richtungsspindel.  
f Bildung des 2. Richtungskörpers.

von *Cyclops* und an die erste Spermatogoniengeneration bei *Salamandra* — die Zellen, beziehungsweise ihre Kerne ganz beträchtliche Vergrößerungen erfahren, ohne dass der Grund hierfür in einer vorausgegangenen Verjüngung gefunden werden kann.

## 2. WEISMANN'SCHER MODUS (Postreductionstheilung).

2.a) *Cyclops*-Typus. Bei *Cyclops brevicornis* stellt sich, wie ich in meiner letzten Arbeit (1902) in Ergänzung der früheren Darstellung (1896) gezeigt habe, das „secundäre Keimbläschen“ derart in der Eiperipherie ein, dass die Scheidewand zwischen seinen beiden, zweifellos den Gonomenen<sup>1)</sup> entsprechenden Theilkernen parallel zu dieser zu liegen kommt (Fig. C a). Jedes Gonomer enthält 6 längs gespaltene, quer gekerbte Elemente, welche demnach offenbar als Vierergruppen  $\left(\begin{smallmatrix} a & b \\ a & b \end{smallmatrix}\right)^2$  angesehen werden dürfen. Je eine Vierergruppe des einen Gonomers ist einer solchen im andern Gonomer gelegenen genau opponirt. (1. Hauptphase: Gegenüberstellung der Vierergruppen.)

Vor Bildung des 1. Richtungskörpers löst sich die Scheidewand zwischen den beiden Gonomenen auf, das secundäre Keimbläschen verlängert sich in der Richtung des Eiradius und nimmt die Beschaffenheit einer nuss- oder helmförmigen, dicht gestreiften Spindelanlage an (Fig. C b). Von jedem Chromatinelement geht je eine Spalthälfte nach dem einen, die andere nach dem andern Pol (Fig. C c). Dass nicht etwa die längs gespaltene Elemente als solche nach den Polen aus einander weichen, geht mit Sicherheit aus Dyasterquerschnitten hervor, welche im Richtungskörper und Eikern aufs Deutlichste je zwölf einfache Schleifen erkennen lassen.

In etwas ältern Phasen legen sich die an die Pole tretenden Schleifen paarweise zusammen, und zwar so, dass von zwei im secundären Keimbläschen einander opponirten Vierergruppen  $\frac{a\ b}{a\ b}$  und  $\frac{n\ o}{n\ o}$  sich die (bivalenten) Spalthälften  $a\ b$  und  $n\ o$  paaren (Fig. C d). Es entstehen H- oder Xförmige Figuren, welche demnach je aus einem väterlichen und einem mütterlichen (bivalenten) Chromosom

1) Unter Gonomenen verstehe ich die väterliche und mütterliche Kernhälfte (1902, p. 312 [16]).

2) Wie unten gezeigt werden soll, giebt es offenbar zwei verschiedene Formen von Vierergruppen.

zusammengesetzt sind (2. Hauptphase: Dicentrische Wanderung und Paarung der Spalzhälften).

Zwischen der ersten und zweiten Theilung brechen die bivalenten Paarlinge in der Mitte durch (Fig. Ce links), und je ein Einzelchromosom des einen derselben (z. B. a) tritt mit der auf der nämlichen Seite der Aequatorebene gelegenen Hälfte (z. B. n) des andern Paarlings in Conjugation. Die Gruppen  $\begin{matrix} a \\ b \end{matrix} \begin{matrix} n \\ o \end{matrix}$  ordnen sich also in die

Gruppen  $\begin{matrix} a & n \\ b & o \end{matrix}$  um, d. h. es werden neue bivalente Elemente an, bo

u. s. w. gebildet, welche je aus einem väterlichen und einem mütterlichen Einzelchromosom bestehen (3. Hauptphase: Umordnung der Einzelchromosomen).

Bei der zweiten Theilung treten diese neugeformten bivalenten Elemente aus einander, wobei die von andern Objecten her bekannten Doppel-V gebildet werden (Fig. Cc rechts, Fig. Cf):

$$\begin{matrix} \widehat{a} & n \\ b & o \end{matrix}$$

Demnach erhält schliesslich der Eikern 6 bivalente Elemente, welche je aus einer väterlichen und einer mütterlichen oder, da die reife Eizelle bereits eine neue Generation repräsentirt, aus einer grossväterlichen und grossmütterlichen Hälfte besteht (4. Hauptphase: Dicentrische Wanderung der neugeformten Elemente).

2. a) *Brachystola*-Typus. SUTTON (1900, 1902, 1903) fand in der Spermatogenese eines Acridiers, *Brachystola magna*, constante Grössenunterschiede zwischen den Chromosomen in ähnlicher Weise, wie dies von MONTGOMERY für verschiedene Hemipteren beschrieben worden ist. In den Spermatogonien und Spermatocyten 1. Ordnung wurden 16 grössere und 6 kleinere Chromatinelemente beobachtet und ausserdem das sogenannte „accessorische Chromosom“, welches auch von McCLUNG (1899—1902) bei verschiedenen Locustiden und Acridiiden beobachtet worden war und durch verschiedene morphologische Besonderheiten ausgezeichnet ist. Letzteres geht, um dies gleich hier voranzuschicken, bei der ersten Theilung ungetheilt in die eine Tochterzelle über und zerlegt sich erst bei der 2. Theilung durch Längsspaltung; danach erhält also die Hälfte der Spermatiden ein accessorisches Element, die andere Hälfte keines. Die übrigen Chromosomen legen sich in den Prophasen der 1. Theilung paar-

weise an einander, in der Weise, dass stets zwei gleich grosse Elemente mit einander vereinigt werden, und erfahren gleichzeitig eine Längsspaltung. Bei der 1. Theilung zerlegen sich diese bivalenten, längs gespaltenen, in ihrem Bau den Vierergruppen der Copepoden entsprechenden Elemente in ihre Spalthälften, bei der 2. in ihre Einzelchromosomen: Die 1. Theilung stellt also eine Aequations-, die 2. eine Reductionstheilung dar.

Auch innerhalb der beiden Hauptgruppen von Chromosomen sind Grössenabstufungen zwischen den Elementen vorhanden, und SUTTON hält diese graduellen Unterschiede für so constant, dass er glaubt, die einzelnen Chromosomen als morphologisch distincte Individuen durch die ganze Folge der spermatogenetischen Theilungen kontinuierlich hindurch verfolgen zu können.

Nach dem Obigen sind die einzelnen Grössenstufen der Chromosomen in den Spermatogonien und Spermatocyten 1. Ordnung paarweise, in den Spermatiden selber dagegen in Folge der Reductionstheilung nur noch einzeln vorhanden. Auch während der Oo-genese bilden sie, so weit SUTTON bisher feststellen konnte, eine Doppelreihe, und entsprechend ist anzunehmen, dass auch in den reifen Eizellen nur noch eine einfache Reihe vorhanden ist. Durch die Befruchtung werden dann offenbar wieder je zwei einfache Reihen zu einer Doppelreihe verbunden, und wenn dann in den Prophasen der 1. Theilung je zwei gleich grosse Chromosomen mit einander vereinigt werden, so kann es sich, wie SUTTON in Uebereinstimmung mit MONTGOMERY (1901) schliesst, nur um die Paarung je eines väterlichen und eines mütterlichen Chromosomas handeln.

Einen Ueberblick über diese Verhältnisse gewährt die Verticalreihe IV auf Taf. 12. Man sieht in der 2. Horizontalreihe eine Zygote mit zwei sich entsprechenden Reihen von je zwei ungleichen Elementen, die 3. Reihe zeigt die Paarung der Elemente, und in den folgenden Reihen ist, unter Berücksichtigung der später zu besprechenden Complicationen, der weitere Verlauf der Reifungstheilungen dargestellt.

Noch ein Punkt ist zu erwähnen. Da nur in der Spermatogenese ein accessorisches Element gefunden wurde, während in der Oo-genese ein solches zu fehlen scheint, so schliesst sich SUTTON der Auffassung McCLUNG'S (1902) an, wonach dieses accessorische Element das Geschlecht der Nachkommenschaft bestimme. Je nachdem nämlich die Befruchtung einer Eizelle durch eine Samenzelle mit einem acces-

sorischen Element oder ohne ein solches erfolgt, wird der junge Keim in seiner Chromosomengruppe dieses überzählige Gebilde enthalten oder eines solchen entbehren und je nachdem den männlichen oder den weiblichen Charakter aufweisen.

Beziehungen zwischen den verschiedenen Typen. Bei einem Rückblick auf die drei besprochenen Typen wird man wohl den Eindruck gewinnen, dass das Reductionsproblem durch das Hereinziehen der Frage nach dem gegenseitigen Verhalten der elterlichen Kernantheile wieder eine neue Seite erhalten hat und dass die Untersuchungen über die Reifungserscheinungen nunmehr hauptsächlich im Begriff sind, sich in der von WEISMANN längst vorausgeahnten Richtung in den Dienst der Vererbungslehre zu stellen. Da von mir und von den amerikanischen Forschern in ganz unabhängiger Weise und von ganz verschiedenen Gesichtspunkten aus dieser Weg betreten worden ist, so weichen schon deshalb unsere Ergebnisse und Schlussfolgerungen in verschiedenen Punkten von einander ab, und es dürfte daher zunächst am Platze sein, mit einigen Worten nochmals auf diese Differenzen zurückzukommen.

Man kann dabei die doppelte Frage erheben, ob vielleicht die vorhandenen Unterschiede nur auf einer verschiedenen Deutung der Befunde beruhen oder ob tatsächliche Differenzen vorliegen, die dann vielleicht zu einer weitem Abänderung der Fragestellung zu führen geeignet sind.

Dass nur wenige Beobachtungsreihen auf unserm Gebiete ganz unzweideutig sind, ist eine mit der grossen Verschiedenwerthigkeit des Materials und mit der Complicirtheit der in Betracht kommenden Vorgänge zusammenhängende Thatsache, und man wird daher auch keinem Bearbeiter dieser Dinge den Vorwurf einer übertriebenen Zweifelsucht machen, wenn er es unternimmt, die Deutung, welche dieser oder jener Phase bei einem ihm selbst nicht vorliegenden Objecte gegeben wurde, in Frage zu ziehen. Bereits in meiner frühern Arbeit (1902, p. 347 [51]) habe ich auf die grosse Aehnlichkeit hingewiesen, welche die bei *Cyclops* auftretenden H- und X-förmigen Figuren, welche durch die Paarung der elterlichen Chromosomen zu Stande kommen, mit den bei manchen andern Objecten (Seeplanarien, Tritonen, Liliaceen) an der gleichen Stelle der Reifungs-



periode beobachteten Xförmigen Elementen zeigen.<sup>1)</sup> Man kann sich schwer vorstellen, dass diese weitgehende morphologische und

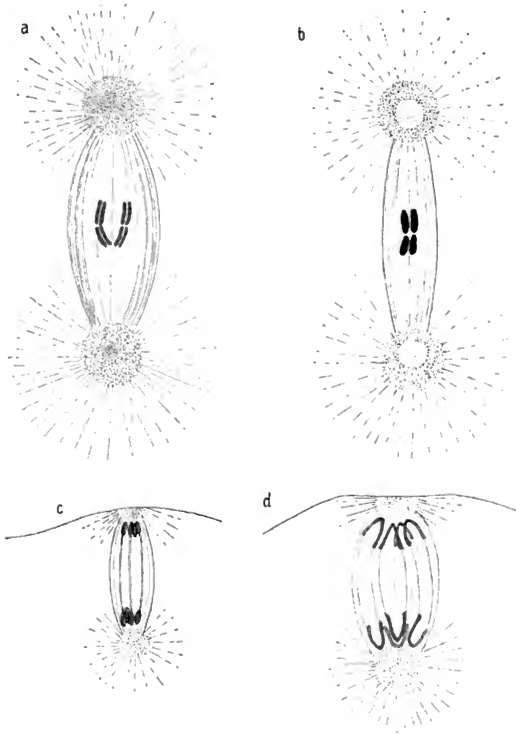


Fig. D.

Bildung des 1. Richtungkörpers bei *Ophryotrocha* nach KORSCHÉLT.

1) Solche Xförmige Elemente finden sich auch, wie ich einer eben

zeitliche Uebereinstimmung rein zufälliger Natur ist, und ich möchte die Vermuthung nicht unausgesprochen lassen, dass wenigstens in einigen dieser Fälle eine erneute Untersuchung zur Feststellung einer Chromosomenpaarung führen werde.

Etwas ausführlicher möchte ich eines andern Fundes gedenken, dessen Eindeutigkeit bisher, so viel ich weiss, noch nicht in Frage gezogen worden ist, nämlich der Beobachtungen KORSCHELT's über die Eireifung von *Ophryotrocha* (Fig. D). Ich möchte unter Hinweis auf die Verhältnisse bei *Cyclops brevicornis* zeigen, dass von einer gewissen Phase an neben der von KORSCHELT gegebenen Deutung sehr wohl eine zweite zulässig ist. Die dem ersten Theilungsschritt unmittelbar vorangehenden Phasen stimmen in ganz auffälliger Weise mit den entsprechenden Phasen bei *Cyclops* überein: Die anfänglich centrale Lage der 1. Richtungsspindel („provisorische Theilungsfigur“ bei *Cyclops*), das Auftreten der Chromosomen in Gestalt von Doppelstäbchen (Fig. Da), das vorübergehende Undeutlichwerden der Längsspaltung (Fig. Db), die Anordnung der Doppelstäbchen in zwei Ebenen (Fig. Da), ihre paarweise Orientirung symmetrisch zur Aequatorebene (Fig. Db), das Aufrücken der Theilungsfigur zur Eiperipherie, die Verkürzung der Spindel und ihr Uebergang zur Tonnenform, alle diese einzelnen Punkte lassen eine überraschende Uebereinstimmung zwischen *Cyclops* und *Ophryotrocha* erkennen. Nur in der Chromosomenzahl besteht ein Unterschied, und ferner darin, dass die Elemente bei ihrem Aufmarsch in zwei Ebenen bei *Cyclops* (Fig. Ca) parallel zum Aequator, bei *Ophryotrocha* (Fig. Da) parallel zur Spindelaxe zu liegen kommen. Auch noch während des Dyasterstadiums der ersten Theilung besteht, was das tatsächliche Verhalten betrifft, eine offenbare Uebereinstimmung: sowohl bei *Cyclops* (Fig. Cc) als bei *Ophryotrocha* (Fig. Dc—d) treten eben so viele einfache Elemente an die Pole, wie Doppelstäbchen vorhanden waren, nämlich bei *Cyclops* je 12 Schleifen, bei *Ophryotrocha* je 4 unter einander gleichartige körnchen- oder schleifenförmige Elemente. Gerade bezüglich dieser Phase geht nun aber meine und KORSCHELT's Deutung wesentlich aus einander: Da bei *Cyclops* die 12 Schleifen jeder Gruppe auf den allein maassgebenden Dyaster-Querschnitten zunächst vollkommen gleichmässig vertheilt sind (vgl. 1902, tab. 3, fig. 35), da also hier unzweideutig

erschiedenen Publication von VEJDOVSKÝ u. MRÁZEK (1903) entnehme, in ganz besonders schöner Weise bei *Rhynchelmu*s.

12 einfache und nicht etwa 6 längsgespaltene Elemente an jeden der beiden Pole wandern, so kam ich zu der Ueberzeugung, dass von jedem der 12 längsgespaltene, symmetrisch zur Aequator-ebene vertheilten Elemente (Fig. Ca) je eine Spalthälfte an jeden der Pole tritt, dass also die erste Theilung eine Aequationstheilung darstellt. Schon der Umstand, dass bei *Cyclops* die Anordnung der Elemente in zwei Ebenen sicher nicht die metakinetische Phase selbst, d. h. den Beginn der dicentrischen Wanderung bedeutet, sondern in dem gonomeren Zustand des Keimbläschens begründet ist, musste zu einer gewissen Vorsicht mahnen hinsichtlich der Frage, in welcher Weise die Vertheilung der Elemente im ersten mitotischen Acte erfolgt. Bei dem KORSCHOLT'schen Objecte lag nun freilich keine Veranlassung vor, die bisherige Auffassung in Frage zu ziehen, wonach die bei den ersten Richtungsspindeln so vielfach beobachtete und offenbar sehr lange währende zweireihige Anordnung der Elemente („Bereitschaftsstellung der ersten Richtungsspindel“) eine Phase der metakinetischen Bewegung darstelle, und so kam denn KORSCHOLT zu der Ansicht, dass die Doppelstäbchen als solche an die Pole treten und die erste Theilung eine Reductionstheilung sei. Indessen muss gesagt werden, dass einige seiner Bilder (1895, tab. 31, fig. 128 bis 133) der entgegengesetzten Ansicht mindestens ebenso günstig sein dürften. Ich verweise speciell auf die in Textfig. Dd wiedergegebene fig. 129, in welcher an jedem Pole vier einfache, gleich weit von einander liegende Schleifen, dagegen nicht, wie nach KORSCHOLT's Auffassung zu erwarten wäre, zwei Paare von Chromosomen wahrzunehmen sind. Derartige Bilder scheinen mir den Schluss zuzulassen, dass auch bei *Ophryotrocha* von jedem der vier Doppelstäbchen je eine Spalthälfte an die Pole gelangt, dass also auch hier die erste Theilung eine Aequationstheilung ist.

Welche von beiden Auslegungen hat nun Recht? Werden wir jeweils mit den jetzigen histologischen Methoden eine endgiltige Entscheidung in solchen Fragen herbeiführen können? Oder wäre es vielleicht einmal möglich, auf ganz andern Wege, durch endgiltige Feststellung des Zusammenhangs der Vererbungserscheinungen mit den Veränderungen der elementaren Kernbestandtheile und durch Berücksichtigung der sich daraus ergebenden Postulate, einer weitem Klärung der morphologischen Verhältnisse den Weg zu bahnen? Ich werde im 3. Capitel Gelegenheit haben, nochmals auf diese Verhältnisse zurückzukommen, und möchte nunmehr kurz zwei Punkte berühren, be-

zöglich welcher meine Angaben und die der amerikanischen Forscher tatsächlich aus einander gehen.

Es sei zunächst mit einigen Worten der verschiedenen Entstehungsweise der „Vierergruppen“ gedacht. VOM RATH und ich haben seit dem Jahre 1892 diesen Ausdruck für solche viertheilige Chromosomengruppen angewandt, welche durch einmalige Längsspaltung und Unterdrückung eines Quertheilungsprocesses, also auf Grund einer scheinbaren Reduction oder (RÜCKERT) Pseudoreduction<sup>1)</sup>,

zu Stande kommen und demnach der Formel  $\frac{a^b}{a^b}$  entsprechen.

Vierergruppen in diesem Sinne stellen sicher die längs gespaltenen, quer gekerbten Elemente bei *Cyclops brevicornis* und *Canthocomptus* dar, und es würde sich vielleicht empfehlen, für derartige viertheilige Chromosomen die genauere Bezeichnung primäre Vierergruppen oder Prototetraden anzuwenden, weil die Chromatinelemente gleich bei ihrem Erscheinen diese Zusammensetzung zeigen. Im Gegensatz dazu geben MONTGOMERY, SUTTON u. a. für verschiedene Formen eine Entstehung von viertheiligen Elementen durch nachträgliche Aneinanderlegung je zweier längs gespaltenen Chromosomen, also durch Conjugation, an: es entstehen, wie wir sagen wollen, secundäre Vierergruppen oder Deutotetraden.<sup>2)</sup>

Diese verschiedene Entstehung der Vierergruppen stellt den ersten Unterschied zwischen unsern Beobachtungen dar. Ich möchte indessen gleich hier hinzufügen, dass wir vielleicht in der paarweisen Gegenüberstellung der primären Vierergruppen bei *Cyclops* (Fig. Ca) einen Versuch sehen dürfen, sich gleichfalls zu secundären Vierergruppen nachträglich zusammen zu legen.

1) Ganz missverstanden wird der Begriff der „Pseudoreduction“ von Seiten MONTGOMERY's, wenn er sagt (1901, p. 199 u. 224): „one of the maturation divisions is a reduction division (pseudoreduction, RÜCKERT, 1894) in that it accomplishes a separation of entire univalent chromosomes from one another.“

2) Nach MONTGOMERY's *Peripatus*-Arbeit (1900, p. 347) würde allerdings ein continuirliches Linin-Spirem in allen Stadien von den Prophasen der letzten Spermatogonien-Theilung, durch die Synapsis und das Ruhestadium der Spermatocyten hindurch, bis zum Monaster der ersten Reifungstheilung fortbestehen. Wenn nun nach MONTGOMERY in der Synapsis durch Contraction der verbindenden Lininfasern eine Vereinigung je zweier univalenter Elemente erfolgt, so ist nach meiner Ansicht dieser Modus der Vierergruppenbildung nicht principiell verschieden von dem von VOM RATH, mir und RÜCKERT beschriebenen.

Ein zweiter Unterschied besteht in Folgendem. MONTGOMERY und SUTTON sind bezüglich ihrer Objecte zu dem Ergebniss gelangt, dass hier bereits in den Prophasen der ersten Theilung die paarweise Conjugation zwischen väterlichen und mütterlichen Elementen stattfindet, während bei *Cyclops brevicornis* erst bei der zweiten Theilung die mit Auswechslung der Einzelchromosomen verbundene Paarung der elterlichen Chromosomen vor sich geht.

Obwohl es sich nun hier um Dinge handelt, deren Kenntniss sich gewissermaassen noch im ersten Stadium befindet, so möchte ich mir doch erlauben, auch die eben besprochenen Verhältnisse durch Einführung neuer Bezeichnungen begrifflich festzulegen. Für die von einer Reihe von Autoren in den Prophasen der ersten Theilung beobachtete Chromosomenpaarung möchte ich den Ausdruck Syndesis (σύνδεσις, Zusammenkoppelung), für die bei der zweiten Theilung erfolgende, mit Auswechslung der Einzelchromosomen verbundene innige Vereinigung die Bezeichnung Symmixis (σύμμιξις, Paarung) vorschlagen. Im erstern Falle könnten dann die Paarlinge als Syndeten (σύνδετοι, zusammengekoppelt) bezeichnet werden, für den zweiten Fall wird sich wohl bei fortschreitenden Kenntnissen die Einführung eines besondern Ausdrucks für die neucombinierten Elemente als praktisch erweisen.

Unter den Begriff der Syndesis würden nach unsern bisherigen Kenntnissen möglicher Weise die Chromosomen-Paarungen fallen, welche HENKING (1891) bei *Pyrrhocoris*, KORSCHOLT (1895) bei *Ophryotrocha*, CALKINS (1895) bei *Lumbricus*, MONTGOMERY (1900, 1901) bei *Peripatus* und bei Hemipteren, PROWAZEK (1901) bei *Helix*, SUTTON (1902) bei *Brachystola* beschrieben hat.

Auf eine Symmixis dagegen würden vielleicht ausser den Befunden bei *Cyclops brevicornis* die oben erwähnten Fälle hinweisen, in welchen Xförmige Chromatin-Elemente zwischen der ersten und zweiten Theilung beobachtet wurden (Seeplanarien, *Rhynchelmis*, Tritonen, Liliaceen).

Wir können hieran die Frage knüpfen, welche Bedeutung überhaupt bei *Cyclops* und andern Formen die Unterdrückung der Quertheilung, also das Auftreten „bivalenter“ (quergekerbter) Chromosomen besitzt? In der Symmixis findet, wie wir sahen, eine Auswechslung der Einzelchromosomen zwischen den bivalenten väterlichen und mütterlichen Chromosomen statt. Demgemäss setzen sich die sechs Chromosomen des Eikerns aus je einer väterlichen und einer mütterlichen Hälfte oder, besser, da es sich hier um den Beginn einer neuen

Generation handelt, aus je einer grossväterlichen und einer grossmütterlichen Hälfte zusammen. Wenn wir dann bei *Cyclops* während der Furchungstheilungen wieder quergekerbten oder bivalenten Elementen begegnen, so bedeutet dies nichts anderes, als dass hier immer noch die Zusammensetzung der Chromosomen aus einer grossväterlichen und einer grossmütterlichen Hälfte hervor tritt, und die gleiche Bedeutung hat selbstverständlich auch das Auftreten der Querkerbe in den primären Vierergruppen des Keimbläschens.

Die Bivalenz der Elemente in den Furchungs- und Keimbahnkernen bedeutet demnach nichts anderes als ihre Zusammensetzung aus einer grossväterlichen und einer grossmütterlichen Hälfte. Vielleicht wird man umgekehrt aus dem Auftreten quer gekerbter, bivalenter Elemente in den Furchungs- und Keimbahnkernen darauf schliessen dürfen, dass während der Reifungsperiode eine Symmixis stattgefunden hat.

Bemerkenswerth scheint mir auch zu sein, dass bei *Cyclops* in den spätern Entwicklungsstadien in den somatischen Kernen eine grössere Zahl von Elementen auftritt, was auf eine Lösung der zwischen den grosselterlichen Hälften bestehenden Verbindung hinweist.

---

Geschlechtszellenbildung bei Hybriden. Wir gelangen nunmehr auf ein eben erschlossenes Feld, welches demjenigen, dem glückliche Arbeitsbedingungen gegeben sind, eine reiche Ernte in Aussicht stellt. Ich meine die Frage nach dem cytologischen Verhalten der Bastarde.

Die Möglichkeit, bei dieser Verbindung der kerngeschichtlichen Forschung mit dem Bastardirungsexperimente zu sichern Ergebnissen zu gelangen, ist, wie ich wohl kaum aus einander zu setzen brauche, von den verschiedensten Factoren abhängig. Die Hauptschwierigkeit liegt vor allem darin, dass nicht jedes Object, welches in kerngeschichtlicher Hinsicht unzweideutige Bilder darbietet, sich auch zu Bastardirungsversuchen eignet, eine Schwierigkeit, an welcher bis jetzt alle in dieser Richtung unternommenen Untersuchungen gelitten haben. Wir müssten ein Object besitzen, welches einerseits so klare kerngeschichtliche Verhältnisse zeigt wie die Copepoden und Seeplanarien, andererseits sich so willig dem Experimente fügt wie MENDEL'S Pisumrassen oder die Maisvarietäten von CORRENS und WEBBER.

Es lag für mich der Versuch nahe, mir in dieser Hinsicht die Copepoden nutzbar zu machen. Leider liegen die örtlichen und faunistischen Verhältnisse in der Umgebung Stuttgarts für diesen Zweck nicht besonders günstig, und so hat denn der einzige Schritt, welcher bisher geglückt ist, in folgendem einleitenden Versuche bestanden: Herr stud. E. WOLF hat, nachdem die Uebereinstimmung in Bezug auf die Fortpflanzungszeit ermittelt worden war, den Stuttgarter *Diaptomus gracilis* nach dem Titisee im Schwarzwald transportirt und mit dem *D. denticornis* zu vereinigen gesucht. Es gelang denn auch häufig, *gracilis*-Männchen in Copulation mit *denticornis*-Weibchen zu beobachten, jedoch wurden weitere Wirkungen dieser Verbindung bisher nicht nachgewiesen. Ich hoffe, bei andern Combinationen im Laufe der Zeit zu günstigeren Resultaten zu gelangen.

Man kann von verschiedenen Gesichtspunkten aus dazu kommen, die kerngeschichtlichen Verhältnisse bei den Bastarden, ins Besondere den Verlauf der Reifungstheilungen, zu studieren.

In meiner frühern Arbeit (1902, p. 381 [85]) habe ich die Vermuthung ausgesprochen, dass die Unfruchtbarkeit so vieler Bastarde, die im Uebrigen vollkommen lebensfähig sein können, darauf beruht, dass in der Reifungsperiode die Paarung der elterlichen Chromosomen wegen ungenügender Affinität nicht zu Stande kommt und in Folge dessen sich Störungen in der Reifung der Geschlechtszellen einstellen. Bei meinen bisherigen Versuchen hatte ich zunächst die Prüfung dieser Hypothese im Auge, und auch JUEL ist bei seinen Untersuchungen von der Frage geleitet worden, welche Ursachen der Sterilität der Bastarde zu Grunde liegen.

Von einem andern Standpunkt aus sind GUYER, ROSENFELD und CANNON an die cytologische Untersuchung der Bastarde heran getreten, indem sie fest zu stellen suchten, ob die grosse Variabilität der Bastardabkömmlinge, ins Besondere der  $F_2$ -Generation, zu einer besondern Art der Vertheilung des Chromatins während der Reifungsperiode in Beziehung gebracht werden könne.

In Kurzem sind die bisher auf unserm Gebiet gewonnenen Ergebnisse folgende.

JUEL (1900) hat die Pollenbildung eines Syringenbastards (*Syringa rothomagensis*) mit der Pollenbildung einer der Stammformen (*S. vulgaris*) verglichen. Er fand bei dem Bastard, der jedenfalls in Bezug auf den Blütenstaub steril ist, Unregelmässigkeiten aller Art, z. B. zweikernige Pollenmutterzellen und, wahrscheinlich

im Zusammenhang damit, Pollenzellen mit überzähligen Kernen; ferner Amitosen ähnliche Kerndurchschnürungen, monströse achromatische Figuren und vielfach abgesprengte, in der Theilung zurück bleibende und zu Kleinkernen sich umbildende Chromatinkörper.

JUEL glaubt damit erwiesen zu haben, dass die Sterilität des Bastards durch Abnormitäten der Tetradenbildung hervorgerufen werde. Im Speciellen stellt er die Hypothese auf, dass die Absprengung der kleinern Chromatinkörper und ihre Vertheilung im Cytoplasma mit einer Entmischung der elterlichen Kernsubstanzen im Zusammenhang stehe.

GUYER (1900)<sup>1)</sup> verglich die Spermatogenese von Taubenbastarden mit der normalen Spermatogenese. Bei letzterer finden sich nach der Synapsisphase statt 16 nur noch 8 Chromosomen, und GUYER hält es für wahrscheinlich, dass mit dieser Verminderung der Zahl eine Conjugation der väterlichen und mütterlichen Chromosomen verbunden sei. „though why such is necessary, is not apparent“. Die acht, in den Prophasen der ersten Theilung auftretenden Chromatinelemente stellen sich als unregelmässig gestaltete, zuweilen viertheilige (bivalente) Ringe dar, welche dann bei der Theilung im Aequator quer durchbrechen. Bei der zweiten Theilung erscheinen statt 8 nur 4 ring- oder bläschenförmige, viertheilige (bivalente) Elemente, ein Verhalten, welches auf eine nochmalige paarweise Vereinigung der Chromosomen schliessen lässt und an die Befunde bei *Cyclops brevicornis* erinnert. Wie bei der ersten Theilung, so erfahren die Ringe auch bei der zweiten eine Durchschnürung und eine Zerlegung in zweitheilige Elemente.

Bei den Hybriden, namentlich bei sterilen Kreuzungsproducten, fanden sich in den Spermatoeyten erster Ordnung dreipolige und doppelte Spindeln mit grossen (bivalenten) Chromatinringen (Fig. Eb—c) oder mit einer grössern Zahl augenscheinlich univalenter Elemente (Fig. Ea). Für den letztern Fall nimmt GUYER an, dass die Paarung der Chromosomen in der Synapsis unterblieben ist. Abgesehen von der asymmetrischen Vertheilung des Chromatins, wie sie bei dreipoligen Spindeln sich von selber ergibt, wurde vielfach auch eine ungleiche Spaltung der einzelnen Chromosomen beobachtet, und GUYER ist der

1) Die ausführliche Arbeit von GUYER (1900) trägt im Separatum die Jahreszahl 1900, scheint aber erst im Jahre 1903 zur Ausgabe gelangt zu sein. Auch die amerikanischen Autoren (SUTTON, CANNON) bezogen sich bis jetzt nur auf einige kleinere, hauptsächlich in der Science erschienene Mittheilungen GUYER's.



Ansicht, dass alle diese Unregelmässigkeiten in der Vertheilung des Chromatins die beträchtlichen Verschiedenheiten in der Grösse der Spermatozoen bedingen.

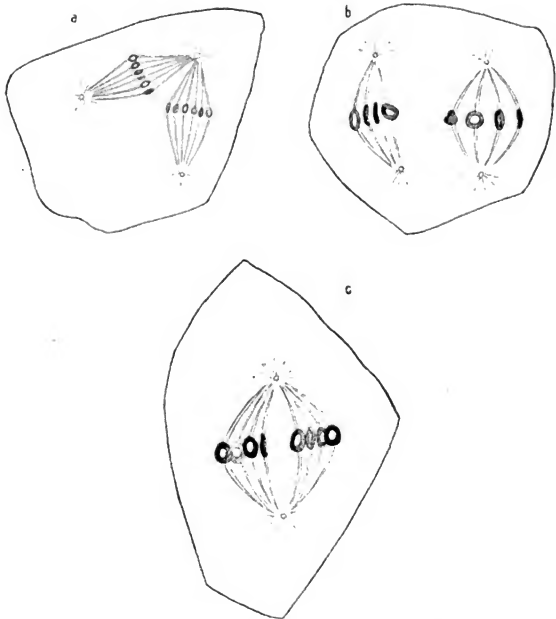


Fig. E.

Doppelspindeln in den Spermatocyten hybrider Tauben nach GUYER.

Die Samenelemente der Vögel gehören nicht zu den günstigern Untersuchungsgegenständen. Um so mehr ist es zu begrüssen, dass GUYER im grossen Ganzen zu recht klaren Ergebnissen gelangt ist, welche sich der Gesammtheit unserer Kenntnisse sehr gut einfügen. Auch die theoretischen Betrachtungen, welche GUYER an seine Er-

gebnisse geknüpft hat, zeigen zahlreiche Berührungspunkte mit den inzwischen von andern Autoren geäußerten Anschauungen, und man ist überrascht, aus einer spätern Mittheilung (1903) zu erfahren, dass GUYER bei der Abfassung seiner grössern Arbeit noch ohne Kenntniss des MENDEL'schen Gesetzes gewesen ist. Wir werden im dritten Capitel Gelegenheit haben, auf einige dieser beachtenswerthen Erwägungen zurückzukommen, hier soll nur kurz darauf hingewiesen werden, dass SUTTON (1903, p. 251) im speciellen Hinblick auf die Ergebnisse GUYER's die Ansicht ausgesprochen hat, es möchten die Unregelmässigkeiten in der Vertheilung der Chromosomen vielleicht zum Theil die Ursache der Sterilität der Bastarde sein.

Ebenso wie GUYER bei seinen Taubenbastarden, so hat auch METCALF (1901)<sup>1)</sup> in den Pollenmutterzellen eines fruchtbaren *Gladiolus*-Bastardes zwei Kernspindeln angetroffen und den Schluss gezogen, dass durch die beiden Chromosomengruppen der väterliche und mütterliche Kernantheil dargestellt werde.

ROSENBERG (1903) hat auf einem Moore bei Tromsø neben *Drosera rotundifolia* und *longifolia* Individuen gefunden, welche er mit Sicherheit als Bastarde zwischen den beiden genannten Arten auffassen zu können glaubt. Die kerngeschichtlichen Verhältnisse scheinen bei *Drosera* nicht sehr günstig zu liegen, immerhin ist ROSENBERG zu dem bemerkenswerthen Resultate gelangt, dass bei den Bastarden die Pollenzellen eine wechselnde Chromosomenzahl zeigen, indem sie sowohl die elterlichen Zahlen (10 und 20) als auch die erwartete Mittelzahl (15) aufweisen können.

Leider gewährt auch das Object CANNON's (1903), der fruchtbare Bastard von zwei Baumwollarten (*Gossypium barbadense* × *G. herbaceum*), keinen Einblick in die Einzelheiten der Pollenbildung. Die im Anfang der Saison gebildeten Antheren wiesen grossen Theils einen normalen Theilungsmodus auf, dagegen zeigte das später untersuchte Material vielfach amitotische Vorgänge, degenerirende Archesporzellen mit zahlreichen Chromosomen, daneben auch einige wenige Zellen mit zwei Kernspindeln oder Zellen mit unregelmässigen achromatischen Figuren und zahlreichen Kleinkernen. Auf die theoretischen Anschauungen CANNON's, der, wie MONTGOMERY und GUYER, eine Paarung der elterlichen Chromosomen annimmt, wird im 3. Capitel zurückzukommen sein.

Als Gesamtresultat der hier referirten Untersuchungen dürfen

---

1) Citirt bei CANNON, 1903, p. 150.

wir wohl die Thatsache anführen, dass bei der Geschlechtszellenbildung der Bastarde abnorme Theilungsvorgänge in grösserer Mannigfaltigkeit und in einem grössern Procentsatz von Zellen zu beobachten sind als bei der normalen Geschlechtszellenbildung.

Eine Eigenthümlichkeit insbesondere scheint für die Geschlechtszellenbildung hybrider Formen charakteristisch zu sein, nämlich das Auftreten von zwei Kernen, beziehungsweise von zwei Kernspindeln, in den vor der ersten Theilung stehenden „Keimmutterzellen“. So hat JUEL bei seinem Syringenbastard zweikernige Pollenmutterzellen angetroffen, GUYER fand doppelte Kernspindeln bei Taubenbastarden, METCALF beim Gladiolus- und CANNON beim Baumwollbastarde.

Die Erklärung für diese übereinstimmenden Befunde ist im Hinblick auf die Erfahrungen bei *Diaptomus denticornis* ohne Weiteres gegeben. Nach den anfänglichen Beobachtungen von mir, RÜCKERT und CONKLIN hätte man zu der Auffassung gelangen können, dass die Autonomie der Kernhälften oder der gonomere Kernzustand keine tiefere biologische Bedeutung habe, sondern lediglich eine Verzögerung der Kernverschmelzung darstelle, also eine Art physiologischer Hemmungsbildung nach Art bekannter pathologischer Entwicklungszustände. Durch den zunächst für *Diaptomus denticornis* geführten Nachweis, dass der gonomere Kernzustand bis zur Bildung der Geschlechtszellen andauert, ist indessen wie ich glaube, die Möglichkeit einer solchen Auslegung wesentlich verringert und der Gedanke, dass es sich bei diesen Verhältnissen um Dinge von allgemeinerer Verbreitung und tieferer Bedeutung handle, gefestigt worden. In Folge dessen wird man überall, wo man auf sexuelle Zellen mit doppelten oder symmetrisch gebauten Kernen stösst, zunächst der Vermuthung Raum geben müssen, dass es sich um gonomere Kernzustände handelt, und die weitere bei der normalen Samenbildung von *Heterocope* gemachte Beobachtung, dass die Selbständigkeit der Kernhälften in den Prophasen der ersten Reifungstheilung wieder viel deutlicher hervortritt als in den unmittelbar voran gehenden Strecken der Keimbahn, würde uns speciell dafür eine Erklärung geben, dass auch bei den Hybriden gerade in diesem Stadium ein Auseinanderfallen der heterogenen Kernhälften besonders leicht stattfindet.

Umgekehrt glaube ich sagen zu dürfen, dass die Doppelkerne und Doppelspindeln, welche schon jetzt bei so verschiedenen Bastarden in den Prophasen der ersten Theilung beobachtet worden sind, eine

besonders schöne Illustration für die von mir bezüglich des gonomenen Kernzustandes entwickelten Anschauungen bilden. Es ist wohl auch zu erwarten, dass man bei der Untersuchung der ersten Entwicklungsstadien der Bastarde auf einen ähnlichen lockern Zusammenhalt der Kernhälften stossen wird, wie er nach dem Obigen bei der Bildung ihrer Geschlechtszellen hervortritt.

---

### 3. Capitel.

#### **Beziehungen zwischen den Ergebnissen der Bastardforschung und den cytologischen Beobachtungen.**

Wir sind nun so weit gelangt, um die Frage erörtern zu können, ob sich zwischen den Ergebnissen der experimentellen Bastardforschung und den morphologischen Beobachtungen über die Veränderungen und Bewegungen der Kernsubstanzen engere Beziehungen nachweisen lassen.

Fortschritte seit WEISMANN. Eine ausführliche historische Darstellung dieses Problems müsste ihren Ausgang nehmen von der WEISMANN'schen Vererbungslehre, ins Besondere von den Betrachtungen über die Vererbungserscheinungen bei geschlechtlicher Fortpflanzung, welche im 3. Capitel des „Keimplasma“ (1892) niedergelegt wurden. Hier wurden thatsächlich zum ersten Mal in eingehender Weise die Bastardirungserscheinungen zu den Ergebnissen der cytologischen Untersuchung in Beziehung gebracht, und die Vorstellungen und Gedankenverknüpfungen, welche an dieser und an andern Stellen der WEISMANN'schen Arbeiten ihren Ausdruck gefunden haben, sind auf die Forschungsrichtung und die Ideengänge der spätern Autoren von viel tiefer greifendem Einfluss gewesen, als es manchen derselben heut zu Tage zum Bewusstsein kommt. Die im Freiburger Institute unternommenen VON GUAITA'schen Mäuseversuche zeigen überdies, wie viel Werth von Seiten WEISMANN's von Anfang an auch auf die experimentelle Bastardforschung gelegt worden ist.

In den 14 Jahren, seit WEISMANN's „Keimplasma“ veröffentlicht wurde, namentlich in den letzten 3 oder 4 Jahren, haben nun aber sowohl die experimentelle Bastardforschung als auch die Geschlechtszellenlehre ihr Gebiet beträchtlich ausgedehnt: auf der einen Seite sind zu nennen die Wiederentdeckung der MENDEL'schen Regeln und

zahlreiche, theils im Anschluss daran, theils unabhängig davon ausgeführte Bastardirungsversuche, auf der andern Seite die Befestigung der Individualitätslehre durch die Untersuchungen von BOYER, MONTGOMERY, McCLENG, SUTTON, dem Verf. u. a., die Feststellung der Autonomie der Gonomeren vom befruchteten Ei bis zu den Prophasen der ersten Reifungstheilung so wie die beginnende Klärung auf dem Gebiete der Reifungsthatfachen.

Die meisten dieser Fortschritte haben in dem voran gehenden Capitel eine ausführliche Besprechung gefunden und sollen bei dem nunmehr folgenden Versuche, die Verknüpfung zwischen Bastardlehre und Zellenforschung aufs Neue zu befestigen, berücksichtigt werden.

Mehrere vorläufige Versuche sind bereits von andern Autoren in dieser Richtung gemacht worden. Dabei wurden jedoch immer nur vereinzelte Erscheinungen, auf der einen Seite gewöhnlich die typischen MENDEL'schen Fälle, auf der andern Seite dieser oder jener besondere Reductionsmodus, heran gezogen. Der Grund, weshalb gerade die MENDEL'schen Fälle zu derartigen Betrachtungen Anregung gaben, ist besonders klar von BATESON<sup>1)</sup> in Worte gekleidet worden: „It is impossible to be presented with the fact that in Mendelian cases the cross-bred produces on an average equal numbers of gametes of each kind, that is to say, a symmetrical result, without suspecting that this fact must correspond with some symmetrical figure of distribution of the gametes in the cell divisions by which they are produced.“

Die Hypothesen, welche bisher auf unserm Grenzgebiete aufgestellt wurden, sind folgende:

1. CANNON'sche Hypothese. CANNON (1902) geht von der Frage aus, ob die charakteristische Eigenthümlichkeit der MENDEL'schen Vererbungserscheinungen, nämlich die Reinheit der Gameten, vielleicht bedingt sein könnte durch die abnormen und unregelmässigen Theilungsprocesse, die man bei der Geschlechtszellenbildung aller hybriden Organismen anzutreffen pflegt. Nun findet er aber bei seinem Baumwollbaste, dass die abnormen Theilungen eine solche Beschaffenheit zeigen, dass die aus ihnen hervorgehenden Geschlechtszellen aller Wahrscheinlichkeit nach überhaupt nicht für die Erhaltung der Rasse in Betracht kommen. CANNON kommt daher zunächst zu dem Schlusse, dass die Variation der Bastard-

1) In: MENDEL's Principles of Heredity, Cambridge, 1902. Citirt bei SUTTON, 1903, p. 232.

abkömmlinge nicht in den abnormen Mitosen, sondern ausschliesslich in den gleichzeitig und zwischen ihnen vorkommenden normalen Theilungsbildern begründet sein müsse.

Auf welche Weise kann nun durch den Reifungsprocess eine Reinheit der Gameten bewirkt werden? CANNON nimmt hier, in Uebereinstimmung mit MONTGOMERY (1901), an, dass die väterlichen und mütterlichen Chromosomen in der Synapsis sich paarweise vereinigen und dann während der Metaphase einer der beiden Reifungstheilungen wieder von einander getrennt werden. Auf Grund dieses Vertheilungsmodus erhalten zwei von den vier Abkömmlingen einer Keimmutterzelle rein väterliche, zwei rein mütterliche Chromosomen. Dagegen würde keine der Zellen sowohl vom Vater als auch von der Mutter Chromosomen erhalten.

Das in Taf. 12 gegebene Schema III erläutert diesen Gedanken-gang für den speciellen Fall, dass die Trennung bei der ersten Theilung vor sich geht: man sieht in den Prophasen der ersten Theilung (3. Horizontalreihe) die paarweise Conjugation der bereits längsgespaltenen rothen und weissen Chromosomen, ihre reinliche Trennung in der Metaphase der ersten Theilung (4.—5. Reihe) und die Entstehung von reinen Gameten in beiden Geschlechtern (6.—7. Reihe). Durch verschiedene Combination derselben werden, wie aus der letzten Horizontalreihe ersichtlich ist, die viererlei MENDEL'schen Zygoten gebildet.

Die Grundvoraussetzung dafür, dass auf die hier beschriebene Weise reine Gameten entstehen, ist offenbar die, dass dafür gesorgt ist, dass bei der betreffenden (Reductions-)Theilung (4. Reihe) wirklich sämtliche väterlichen Chromosomen nach der einen, sämtliche mütterlichen Chromosomen nach der andern Seite gehen. Bei der Gesetzmässigkeit, mit welcher sich die mitotischen Prozesse im Allgemeinen abspielen, sowie im Hinblick auf das thatsächliche Vorkommen von offenbar ganz reinen Gameten ist diese Annahme allerdings nicht unwahrscheinlich, und wir hätten also einen Vertheilungsmodus vor uns, durch welchen Gameten geliefert werden, die thatsächlich in Bezug auf das gesammte elterliche Anlagenmaterial rein sind. Man kann sich sehr gut denken, dass bei monohybriden Kreuzungen, d. h. bei Bastarden, deren Stammformen sich nur in Bezug auf ein einziges Merkmalpaar von einander unterscheiden, auf diesem Wege vollständig reine Gameten geliefert werden, dass z. B. bei einer Kreuzung zwischen einer roth und einer weiss blühenden Form die eine Hälfte aller Gameten die Anlage für die rothe, die andere

die Anlage für die weisse Blütenfarbe erhält, und CANNON (1903, p. 155, Anm.) nimmt denn auch thatsächlich die Gültigkeit des Vertheilungsmodus nur innerhalb des Gebietes der Monohybriden an.

Hier erhebt sich aber sofort eine grosse Schwierigkeit. Wohl die meisten Kreuzungen sind gar nicht monohybrider, sondern dihybrider oder polyhybrider Natur, d. h. die beiden Elternformen unterscheiden sich von einander hinsichtlich mehrerer Merkmalpaare. Nun haben aber, wie wir sahen, die Untersuchungen von MENDEL, CORRENS, BATESON u. a. gezeigt, dass in diesen Fällen die Gameten jeweils nur hinsichtlich eines einzigen Merkmalpaares als reine betrachtet werden können, dass sie dagegen, wenn man die ganze Reihe der Merkmalpaare ins Auge fasst, die Anlagen zu den verschiedenen Charakteren in allen möglichen Combinationen in sich schliessen und demnach sowohl väterliches als mütterliches Anlagenmaterial enthalten. In der grossen Mehrzahl der Kreuzungen wird demnach durch das Experiment bewiesen, dass die Gameten keineswegs in Bezug auf die gesammte elterliche Erbmasse rein sind, sie können demnach auch nicht die in Taf. 12, Schema III (vorletzte Reihe) angegebene Beschaffenheit besitzen.

Eine weitere Schwierigkeit, welche der allgemeinen Gültigkeit des CANNON'schen Vertheilungsmodus im Wege steht, liegt darin, dass bei der Gleichförmigkeit, mit welcher das elterliche Chromosomenmaterial abwechselnd gepaart und wieder geschieden wird, in den Gameten niemals die Anlagen von mehr als zwei Grosseltern mit einander vereinigt werden können. Nun kennen wir allerdings, wie im I. Capitel ausgeführt wurde, noch keine vollständig klaren Beispiele, in welchen sich in einem Enkel die Eigenschaften von 3 oder 4 Grosseltern gemischt vorfinden, aber das empirische Material ist auf der andern Seite auch nicht so beschaffen, dass wir die Möglichkeit einer derartigen mehrfachen Mischung ganz von der Hand weisen dürfen. Es ist daher zweifellos angebracht, bei der Frage nach der Gültigkeit dieser oder jener Hypothese auch diesen Punkt im Auge zu behalten.

---

2. DE VRIES'sche Hypothese. In seiner neuesten Publication (1903b) geht auch DE VRIES von der Anschauung aus, dass bei der Geschlechtszellenbildung die väterlichen und mütterlichen Kernantheile wieder vollkommen von einander geschieden werden. Die Doppelkerne, welche bei der Befruchtung durch Vereinigung der beiden

Vorkerne entstehen, zerfallen nach DE VRIES unmittelbar vor dem nächstfolgenden Befruchtungsacte wieder in die beiden Vorkerne, und es handelt sich also bei der sogenannten numerischen Reduction um einen „Abschied zwischen zwei Personen, welche eine Zeit lang neben einander denselben Weg gegangen sind und welche sich jetzt eine andere Gesellschaft aufsuchen wollen“.

DE VRIES fügt hinzu (l. c., p. 26), die Trennung der Vorkerne bei der Entstehung der Befruchtungszellen sei sowohl im Thierreich wie auch bei den Pflanzen so allseitig festgestellt worden, dass sie als eine der besten Stützen der ganzen Befruchtungslehre betrachtet werden darf.

Ich muss zunächst der Auffassung von DE VRIES widersprechen, wonach es sich hier um eine allseitig festgestellte Thatsache handle. Hinsichtlich des zoologischen Materials ist jedenfalls zu sagen, dass eine reinliche Scheidung der väterlichen und mütterlichen Kernantheile bis jetzt nirgends bewiesen, sondern nur von verschiedenen Seiten hypothetisch angenommen worden ist. Man kann in keinem einzigen Fall mit Sicherheit sagen, dass bei der Reductionstheilung alle väterlichen Elemente nach der einen, alle mütterlichen nach der andern gehen, denn es kann sich ja in allen Fällen das eine Chromosomenpaar sehr gut nach der Formel

$\begin{matrix} p \\ \updownarrow \\ m \end{matrix}$ , das andere in umgekehrter Richtung  $\begin{matrix} m \\ \updownarrow \\ p \end{matrix}$  zerlegen. Ich finde auch

bei STRASBURGER (1900), auf welchen sich DE VRIES ausdrücklich beruft, keine Thatsache angegeben, welche für die Pflanzen eine Scheidung der beiden Vorkerne zwingend beweisen würde. Auf zoologischem Gebiete liegen im Gegentheil bestimmte Beobachtungen vor, welche mit der Hypothese von DE VRIES direct unvereinbar sind, nämlich die Befunde bei *Cyclops brevicornis*, bei welchem die väterlichen und mütterlichen Elemente während der Reifungstheilungen eine anscheinend ganz gesetzmässig verlaufende Umordnung und Durchmischung erfahren.

Nehmen wir nun aber einmal an, es sei wirklich für eine Anzahl von Formen der Nachweis erbracht, dass bei der Reductionstheilung<sup>1)</sup> eine

1) DE VRIES (1903 b, p. 28) nimmt, ebenso wie MONTGOMERY (1903, p. 267), irrtümlicher Weise an, dass der Begriff der Reductionstheilung sich mit dem der heterotypischen Kerntheilung vollkommen decke. Dem ist entgegen zu halten, dass heterotypische Kerntheilungsbilder mit typisch gestalteten, tonnenförmig orientirten Chromatinringen auch bei der



reinliche Scheidung zwischen väterlichen und mütterlichen Kernantheilen erfolge, wie ist es dann zu erklären, dass in den Kindern die Eigenschaften der Eltern und Grosseltern in so verschiedener Weise gemischt sein können?

DE VRIES macht hier die Hülfsypothese, dass die Vorkerne nicht ohne eine gegenseitige Beeinflussung aus einander gehen, sondern dass vor ihrem Abschiede ein Austausch von Anlagen stattfinden könne. Dies geschehe wahrscheinlich erst in dem der Verabschiedung unmittelbar vorangehenden Momente, und zwar in der Weise, dass die väterlichen und mütterlichen Elemente sich paarweise zusammenlegen. Da nun in den Chromatinfäden die einzelnen, den Elementareigenschaften des Organismus entsprechenden Anlagen in derselben Reihenfolge liegen, so werden die gleichnamigen Anlagen der beiden Vorkerne einander opponirt, und es kann ein grösserer oder kleinerer Theil der Anlagen gegen einander ausgetauscht werden. „Wie viele und welche, kann dann einfach dem Zufall überlassen bleiben. Es werden dadurch alle möglichen neuen Combinationen von väterlichen und mütterlichen Anlagen in den beiden Vorkernen auftreten, und wenn diese dann bei der Bildung der Sexualzellen sich von einander scheiden, so wird jede zum Theil väterliche, zum Theil mütterliche Anlagen in sich beherbergen.“ Der DE VRIESschen Hypothese zu Folge würde also die Bedeutung der Chromosomenpaarung darin bestehen, dass durch dieselbe ein Austausch der elterlichen Anlagen ermöglicht werde (vgl. Taf. 12, Schema III).

Da es sich in dem vorliegenden Aufsätze lediglich um die Frage handelt, in wie weit die Ergebnisse der experimentellen Bastardforschung zu den mikroskopisch sichtbaren und controllirbaren Veränderungen und Bewegungen der Kerntheile in Beziehung gebracht werden können, so fällt wenigstens der zweite Theil der DE VRIESschen Hypothese aus dem Bereich unseres Gegenstandes und unserer Discussion heraus, und wir werden uns weiter umsehen müssen, ob nicht andere Möglichkeiten vorliegen, die Föhlung zwischen den beiden in Frage stehenden Forschungsgebieten enger zu gestalten.

---

Furchung und bei der Bildung der Urgeschlechtzellen vorkommen, wie dies von VAN BENEDEEN u. NEYT (1887) zuerst für *Ascaris*, später (1892) von mir für *Cylops* gezeigt wurde.

3. GUYER'sche Hypothese. In sehr eingehender Weise hat GUYER (1900) die möglichen Beziehungen zwischen den Vererbungserscheinungen und den bei normalen und hybriden Formen beobachteten Theilungsvorgängen erörtert. Auf die vielfache Uebereinstimmung der Schlussfolgerungen GUYER's mit den ihm unbekanntem MENDEL'schen Sätzen wurde bereits oben hingewiesen, andererseits zeigen sich in Bezug auf die theoretische Verwerthung der Befunde viele Berührungspunkte mit den von MONTGOMERY und mir vertretenen Anschauungen.

In Bezug auf den normalen Verlauf der Spermatogenese der Tauben konnte GUYER kein vollständig klares Bild gewinnen, er nimmt jedoch an (l. c., p. 26), dass die erste Theilung eine Aequations-, die zweite eine Reductionstheilung sei, und ebenso ist er, anscheinend unabhängig von MONTGOMERY, zu der Auffassung gelangt, dass sich die väterlichen und mütterlichen Chromosomen in der Synapsis mit einander vereinigen und im weiteren Verlauf wieder von einander getrennt werden (l. c., p. 49).

Das Auftreten der mehrpoligen Spindeln in den ersten Spermatocten der Hybriden erklärt nun GUYER in der Weise, dass bei den Hybriden in Folge einer Unverträglichkeit (incompatibility) der beiden verschiedenen Plasmaarten jene Vereinigung nur unvollständig oder überhaupt nicht zu Stande komme (l. c., p. 26, 46). Während nämlich in den gewöhnlichen Zellen die väterlichen und mütterlichen Elemente Seite an Seite neben einander liegen und ungestört den Zellfunctionen vorstehen, macht sich in den Spermatocten erster Ordnung, wo normaler Weise ihre engere Vereinigung stattfinden sollte, ihre Unverträglichkeit geltend. In Folge dessen vereinigen sie sich nicht zur Bildung des bivalenten Typus, und so entstehen an Stelle einer einzigen Spindel mit acht bivalenten Chromosomen multipolare oder doppelte Spindeln mit zwei Gruppen von univalenten Chromosomen (l. c., p. 46; vgl. Fig. E a). GUYER hält es für möglich, dass durch (simultane) Theilung von Zellen mit multipolaren Spindeln reine Gameten erzeugt werden können, er glaubt jedoch, dass die Erscheinungen der Variation und des Rückschlages, welche man bei Bastarden antrifft, weniger zu jenen unregelmässigen Theilungen als zu den daneben vorkommenden normalen Mitosen in Beziehung zu bringen sind, in so fern ja nach GUYER auch durch die letztern die väterlichen und mütterlichen Chromosomen von einander getrennt und mehr oder weniger reine Zellen gebildet werden.

Was speciell die vorderen zweiten Theilung beobachtete, nochmalige paarweise Vereinigung der Chromosomen anbelangt, so glaubt GUYER in Uebereinstimmung mit einer längst von WEISMANN ausgesprochenen Ansicht, dass die so gebildeten ringförmigen, viertheiligen Chromatin-Elemente sich bei der zweiten Theilung nach verschiedenen Richtungen spalten können und dass auf diese Weise die Zahl der Combinationen, in welchen die Einzelchromosomen in die reifen Keimzellen eingehen, vergrößert werde. Im Speciellen könnten dadurch die väterlichen und mütterlichen Elemente, falls dies noch nicht in der ersten Theilung geschehen, von einander getrennt oder aber in verschiedener Weise mit einander vermengt werden. „Both kinds of division occur, perhaps in normal forms — possibly both kinds in the same cell.”

In einer spätern Mittheilung (1903) nimmt GUYER ausdrücklich Bezug auf das MENDEL'sche Gesetz, insbesondere auf die gegenseitige Unabhängigkeit, welche die einzelnen Elementareigenschaften bei den Spaltungsvorgängen zeigen. Er glaubt, dass in den MENDEL'schen Fällen „the germinal incompatibilities must be narrowed down to the qualities themselves rather than confined to the respective germ plasms as a whole”.

Es scheint mir, dass der wichtigste Punkt in den Ausführungen GUYER's darin besteht, dass er gewisse Unregelmässigkeiten bei den Hybriden, insbesondere das Auftreten mehrpoliger Spindeln, auf eine „incompatibility“ der elterlichen Chromosomen zurückgeführt und damit auch das Auftreten reiner Gameten in Zusammenhang gebracht hat. In ersterer Hinsicht zeigt sich eine enge Uebereinstimmung mit der von mir (1902, p. 380 [84]) ausgesprochenen Vermuthung, es dürfte die Unfruchtbarkeit der Bastarde auf dem Fehlen der Affinität zwischen den elterlichen Chromosomen oder der sexuellen Chromotaxis beruhen.

Im Ganzen wird man wohl nach den Erfahrungen bei den Copepoden die Ansicht aussprechen dürfen, dass das Auftreten der dreipoligen und doppelten Spindeln bei den Taubenbastarden bedingt sei durch ein stärkeres Hervortreten des gonomenen Zustandes in Folge geringerer sexueller Karyotaxis und Chromotaxis.

---

4. SUTTON'sche Hypothese. SUTTON (1903) hält die Annahme, es möchte bei der Reductionstheilung eine reinliche Scheidung der elter-

lichen Chromosomen erfolgen, für unzulässig, weil in diesem Falle ein Individuum nicht Chromosomen oder Qualitäten von beiden väterlichen oder beiden mütterlichen Grosseltern erben könnte. Auf Grund seiner Untersuchungen bei *Brachystola* glaubt SUTTON im Gegentheil, dass die Lage der gepaarten Chromosomen in der Aequatorialplatte der zweiten oder Reductionstheilung ganz vom Zufall abhängig sei und demnach die väterlichen und mütterlichen Elemente der einzelnen Paare in den verschiedensten Combinationen in die reifen Geschlechtsproducte eingehen können. Seien z. B. A B C D die väterlichen, a b c d die mütterlichen Chromosomen, so findet in der Synapsis die Bildung der Paare A a, B b, C c, D d, in der Reductionstheilung die Wiederauflösung derselben statt, und es können in den reifen Keimzellen im Ganzen 16 Combinationen: a, B, C, D; A, b, C, D etc. auftreten.

Bei Selbstbefruchtung oder Reinzucht der Bastarde werden dann die Chromosomen jedes einzelnen Paares, z. B. A und a, nach der Proportion AA : 2 Aa : aa auf die Zygoten vertheilt.

SUTTON nimmt nun, auf Grund seiner Befunde bei *Brachystola* und in Uebereinstimmung mit BOVERI, an, dass die einzelnen Chromosomen nicht sämtliche Anlagen in sich schliessen, sondern essentiell verschiedenwerthig, d. h. die Träger verschiedener Elementareigenschaften seien, jedoch so, dass jedem Chromosom A der väterlichen Seite ein Chromosom a der mütterlichen Seite als Träger des gleichen oder correspondirenden Charakters entspricht. Indem nun die Chromosomen jedes Paares gemäss der obigen Proportion auf die Zygoten vertheilt werden, ergibt sich bei hybriden Formen eine Vertheilung der zu einem Merkmalpaare gehörigen Charaktere genau nach dem MENDEL'schen Gesetze, und da ferner die Zerlegung der einzelnen Chromosomenpaare unabhängig von der der andern Paare erfolgt, so finden auch die complicirten, bei dihybriden und polyhybriden Formen auftretenden Spaltungserscheinungen ihre Erklärung.

Diesen Ansichten SUTTON's hat sich neuerdings auch BOVERI in seinem noch nicht veröffentlichten Würzburger Referate angeschlossen.

Nach dem hier Gesagten geht SUTTON's Hypothese, welche im Uebrigen unter den bisher aufgestellten wohl die Erscheinungen in der einfachsten und vollständigsten Weise erklärt, ihrerseits von zwei Voraussetzungen aus, erstens von der Annahme, dass bei der Reductionstheilung die Vertheilung der elterlichen Chromosomen in den ver-

schiedensten Combinationen erfolgen könne, und zweitens von der Anschauung, dass die Chromosomen essentiell ungleichwerthig sind. Bezüglich der erstern Annahme darf wohl erwartet werden, dass in der in Aussicht gestellten ausführlichen Arbeit SUTTON's die noch fehlende nähere Begründung beigebracht wird. Ich selbst möchte es ans den früher (s. oben S. 209) angegebenen Gründen und im Hinblick auf die Verhältnisse bei *Cyclops* allerdings für mindestens ebenso wahrscheinlich halten, dass hinsichtlich der Vertheilung der Paarlinge keine willkürliche, sondern mehr gesetzmässige Verhältnisse bestehen. Was dann die Frage nach der Ungleichwerthigkeit der Chromosomen anbelangt, so werde ich weiter unten ausführlicher auf diesen Punkt einzugehen haben, da meine eigene Auffassung gewissermaassen nur eine Weiterbildung der BOVERI-SUTTON'schen Hypothese darstellt.

---

Wir haben gesehen, dass in rascher Aufeinanderfolge eine ganze Anzahl von Hypothesen aufgestellt worden sind, um die Verbindung zwischen den beiden in Frage stehenden Forschungszweigen herzustellen. Wenn ich nun meinerseits dazu übergehe, den bisherigen Versuchen einen weitem anzureihen, so bin ich mir wohl bewusst, dass auch bei diesem Vorstosse in das eben erschlossene Grenzgebiet das Rüstzeug an gut gesicherten Einzelbeobachtungen auch nicht annähernd die wünschenswerthe Vollständigkeit besitzt. Immerhin glaube ich, durch die Befunde bei *Diatomus denticornis* und *Cyclops brevicornis* einige willkommene Ergänzungen des That-sachenmaterials beigebracht zu haben, und andererseits scheint es mir gerade bei Inangriffnahme eines neuen Arbeitsfeldes von Vortheil zu sein, wenn bei den theoretischen Betrachtungen von Anfang an recht viele Möglichkeiten ins Auge gefasst werden, um auf diese Weise zu verhüten, dass die Meinungen und Untersuchungsziele gleich von vorn herein in bestimmten Richtungen festgelegt werden.

---

Umgestaltung der Individualitätshypothese. Wie bereits früher bemerkt wurde, lässt sich zur Zeit ein Versuch, die Bastardirungserscheinungen morphologisch zu begründen, nicht wohl anders denken, als indem man einerseits auf die WEISMANN'sche Ver-

erbungslehre, andererseits auf die von VAN BENEDEN, RABL und namentlich BOVERI begründete Individualitätshypothese zurückgreift. Erstere besagt, dass der Kern in vererbungsmechanischer Hinsicht eine aus mehreren selbständigen Vererbungsträgern (Idanten und Iden) zusammengesetzte Vielheit darstellt, letztere misst in irgend einem Sinne den Chromosomen eine von Kerngeneration zu Kerngeneration bestehende Continuität oder Autonomie zu. Auf der Verknüpfung jener Vererbungseinheiten mit den Chromosomen basieren in mehr oder weniger ausgesprochener Weise alle auf unserm Grenzgebiete gemachten Versuche.

Die Zahl der Thatsachen, welche zu Gunsten der Individualitätshypothese und damit indirect auch zu Gunsten der WEISMANN'schen Vererbungslehre angeführt werden können, vermehrt sich unablässig. Dabei ist aber nicht zu übersehen, dass es auch zahlreiche Autoren giebt, welche sich aus sehr beachtenswerthen Gründen der Annahme der Individualitätshypothese widersetzen.

Dieser Widerstand scheint mir nun seine letzte Wurzel darin zu haben, dass die Individualitätshypothese sich vielfach noch mit einem dritten Kreis von Vorstellungen kreuzt, wonach die färbare Substanz des Kerngerüsts und der Chromosomen, das Chromatin im FLEMMING'schen Sinne, als die wichtigste Kernsubstanz, die eigentliche substanzielle Grundlage der Vererbungserscheinungen zu betrachten ist. Die innige Verbindung dieser beiden Anschauungsweisen kommt darin zum Ausdruck, dass man allgemein von einer Individualität der „Chromosomen“ zu sprechen pflegt, wobei man sich aber sehr wohl bewusst ist, dass es sich nicht um eine Continuität der Form, sondern höchstens um eine solche der Substanz handeln kann. Man denkt also in letzter Linie bei der Individualität der Chromosomen wohl immer an eine Continuität der chromatischen Substanz.

Dieser letzten Auffassung legen sich aber, wie gesagt, eine Reihe von nicht unbeträchtlichen Schwierigkeiten in den Weg. Ich erinnere an die vielen ruhenden Kerne, in welchen ausser einem grossen Nucleolus keinerlei färbare Substanz wahrzunehmen ist, ferner an die noch sehr unsichern Beziehungen zwischen „Chromatin“ und Nucleolarsubstanz, an das vielfache Versagen der färbungsanalytischen Methoden, an die Befunde bei den Einzelligen. Immer wieder hat man versucht, in diesen verwickelten Verhältnissen Ordnung und Klärung zu schaffen, ich darf hier nur an die neuern Arbeiten von R. HERTWIG (1902) und LUBOSCH (1902) erinnern.

Aber man wird nicht sagen können, dass durch die neuen Hypothesen speciell für die Annahme einer Continuität der chromatischen Substanz eine absolut verlässliche Grundlage geschaffen worden sei.

Seit längerer Zeit habe ich mir die Frage vorgelegt, ob wir nicht der Wucht der Thatfachen, welche zu Gunsten einer Autonomie besonderer Kerntheile sprechen, Rechnung tragen können, ohne auf Schritt und Tritt mit den erwähnten Schwierigkeiten kämpfen zu müssen, und ob vielleicht nicht die Individualitätshypothese in ihrer jetzigen Form mit einem Ballast festgewurzelter Anschauungen behaftet ist, welche ihrer weitem Entwicklung hinderlich ist. Meine Befunde bei den Copepoden und gleich gerichtete Untersuchungen an andern Objecten, namentlich an der durch riesige Kernformen ausgezeichneten Epidermis der Siredon-Larve, haben mich mehr und mehr zu einer Anschauungsweise geführt, welche nach verschiedenen Richtungen hin eine Umgestaltung der Individualitätshypothese anbahnen würde. Bereits in meiner letzten Arbeit (1902, p. 386 [90]) habe ich einige Andeutungen in dieser Richtung gemacht, und R. Fick hat in seinem Referat im Zoologischen Centralblatt die betreffende Anschauung als „Achromatin-Individualitätshypothese“ der „Chromatin-Individualitätslehre“ gegenübergestellt. Eine ausführliche Begründung dieser Ansichten würde auch in der vorliegenden Arbeit zu weit vom Gegenstande abführen, aber da mir daran liegt, für die Verknüpfung der Bastardlehre mit der Morphologie der Geschlechtszellen eine festere Grundlage zu bekommen, so glaube ich mit einer etwas eingehendern Darstellung nicht mehr zurückhalten zu dürfen.

Einzelne der im Folgenden ausgesprochenen Gedanken finden sich in derselben oder in ähnlicher Form auch bei andern Autoren, und wahrscheinlich wird die ins Ungeheure gewachsene Zellen-Literatur noch manche hierher gehörige Bemerkung enthalten, welche mir nicht bekannt geworden ist. Dagegen glaube ich mich nicht zu irren, wenn ich die Art und Weise für neu halte, in welcher diese Anschauungen hier mit einander zu einer Hypothese verknüpft werden sollen.

Der Kern ein Compositum von Theilkernen. Bei der Reconstitution des mütterlichen Vorkerns sowie während der

Furchung bilden sich die Chromosomen bei vielen Formen<sup>1)</sup> zu bläschenförmigen Theilkernen, den FOL'schen Karyomeren oder,

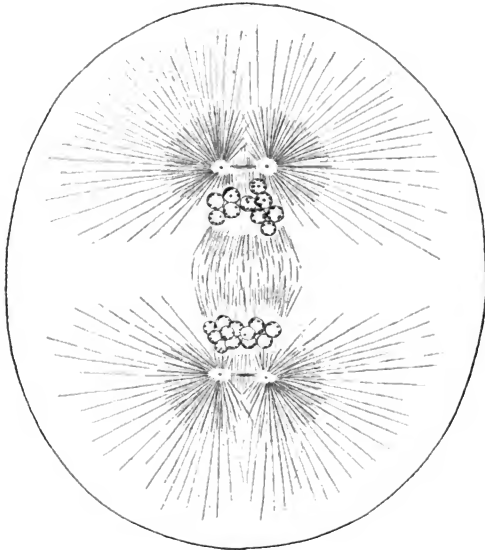


Fig. F.

Erste Furchungsspindel von *Echinus* nach BOVERI.

wie ich sie ohne Kenntniss der FOL'schen Bezeichnung nannte, den Idiomeren<sup>2)</sup> um (Fig. F). Durch successive, bei *Cyclops brevicornis*

1) Eine wohl ziemlich vollständige Zusammenstellung der bisherigen Befunde findet sich bei MONTGOMERY, 1901, p. 219.

2) „Besondere Theilstücke“, in Anlehnung an die Ausdrücke Idioplasma, Idanten u. s. w. gebildet. Vielleicht empfiehlt es sich, die FOL'sche Bezeichnung Karyomeren für die Theilbläschen, die Bezeichnung Idiomeren für die daraus entstehenden Kernterritorien zu reserviren.



in einem gewissen Rhythmus sich vollziehende Verschmelzung entstehen die aus den beiden elterlichen Kernhälften oder Gonomeren bestehenden Doppelkerne, beziehungsweise äusserlich einheitlich erscheinende Furchungkerne.

Man kann bei *Cyclops* die Entstehung der Theilkerne dadurch deutlicher hervor treten lassen, dass man sie durch Aetherisirung der

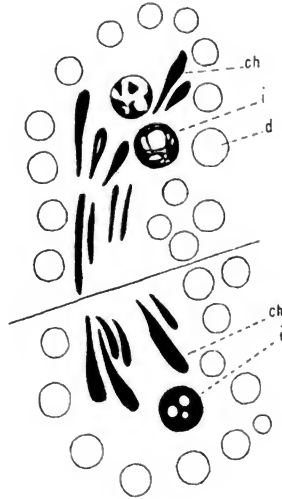


Fig. G.

Furchungstheilung in ätherisiertem *Cyclops*-Ei.

Eier auf eine frühere Phase der dicentrischen Wanderung verlegt (Fig. G) (HÄCKER, 1900). Man sieht dann, dass der Vorgang auf einer zunehmenden Alveolisirung oder Vacuolisirung<sup>1)</sup> der

1) Zwischen Alveolen und Vacuolen bestehen nur Unterschiede hinsichtlich der Grösse. Im Besondern können wohl Vacuolen durch Zusammenfliessen mehrerer Alveolen ihre Entstehung nehmen.

Chromosomen beruht. Dieselben wandeln sich in der gleichen Weise zu den bläschenförmigen Idiomeren um, wie sich der dunkel gefärbte, als compacter, stiftförmiger Körper erscheinende Spermakern zum männlichen Vorkern umwandelt.

Andeutungen des idiomeren und gonomeren Aufbaus der Kerne finden sich auch an andern Stellen der Keimbahn. So dürften ins Besondere die maulbeerförmigen und zweilappigen Kerne in der Sexualzellen der Amphibien hierher zu rechnen sein. Speciell bei der Geschlechtszellenbildung kann sich die Zusammensetzung der Kerne aus Idiomeren und Gonomeren auch bei der Theilung und zwar in dem Auftreten multipolarer und doppelter Spindeln äussern. Namentlich die in den Pollen- und Embryosack-Mutterzellen der Phanerogamen so häufig auftretenden multipolaren Theilungsfiguren scheinen mir mit dem Selbständigkeitstrieb der Idiomeren oder Theilkerne im Zusammenhang zu stehen.

Die beschriebenen Verhältnisse führen zu der Auffassung, dass der Kern, ins Besondere der Furchungskern des Metazoen-Eies, ein Compositum aus mehreren, den einzelnen Chromosomen entsprechenden Theilkernen darstellt (HÄCKER, 1900, p. 20) oder, wie sich MONTGOMERY (1901, p. 220) ausgedrückt hat, „a symbiotic union of as many nuclei as there are chromosomes“.

Es ist noch unentschieden, ob z. B. bei den Amphibien, unter gewissen Verhältnissen, welche auf der Grenze zwischen physiologischen und pathologischen Zuständen schwanken, eine nachträgliche Zerfallung des bereits einheitlichen, ruhenden Kerns in seine Idiomeren erfolgen kann, und ebenso muss noch gezeigt werden, ob durch Einwirkung von Reagenzien während des Ruhestadiums eine künstliche Spaltung bewirkt werden kann.

---

**Bau der Chromosomen.** Die ätherisirten *Cyclops*-Eier zeigen, wenn man die Entstehung der Idiomeren rückwärts verfolgt, besonders schön sämtliche Zwischenstufen zwischen den bläschenförmigen Idiomeren und den mehr oder weniger homogen tingirten, als compacte Körper erscheinenden Chromosomen (Fig. G).

Umgekehrt weisen zahlreiche andere Beobachtungen darauf hin, dass die Chromosomen sich durch zunehmende Vacuolisirung in

die Idiomeren, beziehungsweise in Theile des einheitlichen Kernes umwandeln. So sagen VAN BENEDEEN u. NEYT (1887, p. 257) von den Chromosomen des *Ascaris*-Eies: „Les cordons chromatiques, moniliformes, homogènes au début, au moins en apparence, prennent peu à peu un aspect ponctué; ils se résolvent en fins granules reliés entre eux par des filaments; ils prennent une structure spongieuse.“ In ähnlicher Weise berichten GRÉGOIRE u. WYGAERTS (1903), mit deren Anschauungen sich die meinigen überhaupt in vieler Hinsicht berühren, von den somatischen Kerntheilungen einer Liliacee (*Trillium*), dass sich die Chromosomen in den Telophasen durch Alveolisation zu einem elementaren Netzwerk umbilden und dass durch ihre Vereinigung das Kernnetz als „un réseau de réseaux“ seine Entstehung nimmt.

Ich habe selbst das classische Object der Kerntheilungsforschung, die Epidermiskerne der Amphibien und speciell der Siredon-Larve, auf diesen Punkt hin nochmals untersucht. Nach der gewöhnlichen Auffassung findet hier die Metamorphose der Kernschleifen in der Weise statt, dass die vormalig homogenen und ganzrandigen Chromosomen eine körnige Beschaffenheit und unregelmässige Conturen bekommen und mit einander durch fadenförmige Anastomosen in Verbindung treten. Auf diese Weise wird das netzförmige Kerngerüst erzeugt. Meinen mit FLEMMING'scher Flüssigkeit hergestellten Präparaten zu Folge halte ich die Auffassung für ebenso berechtigt, dass es sich auch hier um einen Alveolisationsprocess handelt, auf Grund dessen sich die Chromosomen zu Bestandtheilen des ruhenden Kernes umformen und welchem sie nicht nur ihr „gekörnelttes“ Aussehen, sondern auch das Auftreten der „fadenförmigen Ausläufer“ verdanken. Ich stütze mich dabei vor Allem auf die Thatsache, dass in den Chromosomen schon während der Prophasen und Metaphasen einzelne Alveolen wahrnehmbar sind und dass die letztern während der Telophasen ganz erheblich an Zahl zunehmen (Fig. Ha). Unter Berücksichtigung dieses Umstandes kann man sich wenigstens bei den Epidermiskernen von Siredon folgendes Bild von den Umwandlungsprocessen machen, welche die Chromosomen bei der Reconstitution der Tochterkerne durchlaufen.

Man erinnere sich daran, dass die Chromosomen in der Endphase des Dyasterstadiums eine ausserordentlich dichte Zusammenlagerung, etwa nach Art eines zusammengeschichteten Haufens von Säcken, aufweisen, und stelle sich nun vor, dass die einzelnen Chromosomen, unter Beibehaltung dieser dichten Aneinanderlagerung, gleichzeitig

jedoch unter Bewahrung ihrer morphologischen Selbständigkeit, eine allmähliche Aufquellung, unter zunehmender Alveolenbildung, erfahren. Diese Alveolen entstehen zum Theil in den axialen Partien der Chromosomen (Fig. Ha), grossentheils aber in deren peripheren, an die Nachbarelemente angrenzenden Zonen, so dass in den einzelnen Chromosomen einerseits ein axialer, gekörnelt erscheinender Chromatinstrang, andererseits ein peripherer grosswabiger Alveolenmantel unterschieden werden kann, welcher letzterer einzelne, besonders starke Wabenwände im optischen Durchschnitt als fadenförmige „Anastomosen“ erkennen lässt. Während also nach der früheren Ansicht die Chromosomen in den Telophasen zunächst aus einander rücken und nachträglich erst wieder durch Anastomosen mit einander in Verbindung treten, quellen nach meiner Auffassung die Kernschleifen unter Beibehaltung ihrer gedrängten Lagerung zu schaumigen Gebilden mit vorwiegend axial gelageretem Chromatin und peripherem Alveolenmantel auf.

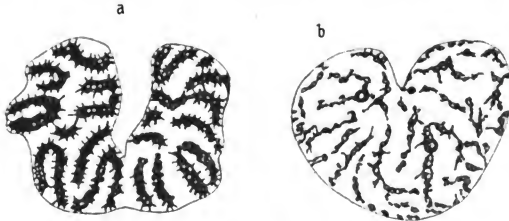


Fig. H.  
Telophasen bei Siredon.

Man könnte gegen diese Auffassung einwenden, dass in diesem Falle noch längere Zeit hindurch membranartige Abgrenzungen zwischen den einzelnen Chromosomen wahrgenommen werden müssten. Indessen ist es ja bekannt, dass auch in andern Fällen Membranbildungen oder abgrenzende Differenzirungen irgend welcher Art mit Bestimmtheit angenommen werden müssen, ohne dass sich dieselben durch ein besonderes Lichtbrechungsvermögen oder sonstwie optisch hervorheben. Ich erinnere an das befruchtungsfähige Seeigellei und an die von mir (1902, p. 311 [15]) im *Diaptomus*-Ei beobachteten Theilungsfiguren, bei welchen die Lagerung der Chromosomen in der

Aequatorialplatte auf das Vorhandensein irgend einer „Trennungsvorrichtung“ zwischen den Gonomeren hinweist.

Bei fortschreitender Aufquellung und Alveolisierung werden die axialen Chromatinstränge dünner und reicher an Alveolen und die hellen Felder zwischen den Strängen breiter (Fig. H b), und durch alle Zwischenstufen, welche auf demselben Epidermisfetzen neben

einander liegen, wird man zu dem Bild des ruhenden Kernes geführt (Fig. J), in welchem nicht nur wie bisher an besonders günstigen Stellen, sondern in ganz gleichmässiger Weise eine deutliche alveoläre Structur zu Tage tritt. Es sind namentlich die kleinern, dunklern Kerne der obern Epidermislage, des Stratum corneum, welche bei Anwendung von ZEISS Imm. 2 mm, Oc. 12 in deutlichster, auch für das ungeübte Auge ohne Weiteres erkennbarer Weise eine wabige Structur im Sinne BÜTSCHLI'S erkennen lassen. Ins Besondere längs der Kernmembran und im Umkreis der beiden, regelmässig in der Zweifzahl vorhandenen Nucleolen treten der „Alveolarsaum“ und die

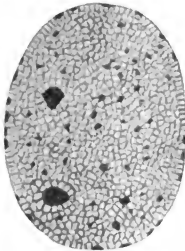


Fig. J.  
Ruhender Epidermiskern  
von Siredon.

daran sich anschliessenden Wabenlagen in schönster Weise hervor. Ausser den beiden Nucleolen sind zahlreiche Chromatinkörner von sehr verschiedener Grösse den Waben in unregelmässiger Weise eingelagert.

Aehnliche Organisationen sind bekanntlich auch bei zahlreichen andern Objecten gefunden, gewöhnlich aber im Sinne einer fädig-netzartigen Structur und nicht als Schaum- oder Wabenstructur gedeutet worden. So sagt z. B. ganz neuerdings CALKINS (1902, p. 8) vom Keimbläschen von *Crepidula*, es enthalte „a great number of chromatin granules which are connected together by linin threads“ und in ähnlicher Weise werden auch die meisten andern Befunde beschrieben. Auf der andern Seite berichten GRÉGOIRE u. WYGAERTS von den ruhenden Trillium-Kernen, dass dieselben keineswegs eine structure filamenteuse-réticulée, sondern eine alveoläre oder allenfalls, wenn die Alveolisierung weiter vorgeschritten ist, eine structure réticulée besitzen.

Nach dem Bisherigen bestehen also zwischen der Organisation der in den Telophasen befindlichen Chromosomen und derjenigen des

ruhenden Kerns nur graduelle Unterschiede, die sich auf Verschiedenheiten in der Dichtigkeit, beziehungsweise auf den Grad der Imbibition oder Alveolisierung beziehen.

Man wird aber noch weiter gehen und, in Form einer vorläufigen Hypothese, auch die weiter zurück liegenden Entwicklungsstadien

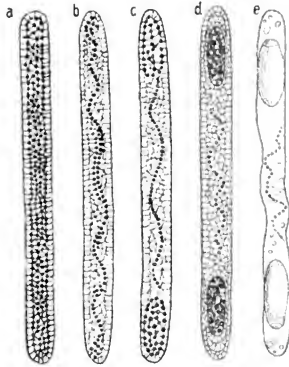


Fig. K.

Sporenbildung bei *Bacillus bütschlii* nach SCHAUDINN.

der Chromosomen, die Metaphasen und die Prophasen, hereinziehen dürfen. Wenn es sich in den Telophasen nur um Dichtigkeitsunterschiede handelt, so wird das Gleiche vermuthlich auch für diese früheren Phasen Gültigkeit haben, und wir werden also die Annahme aussprechen dürfen, dass die Chromosomen auch hier schon einen dicht wabigen Bau besitzen und also hinsichtlich ihrer Organisation mit grössern Bakterienformen, namentlich mit dem kürzlich von SCHAUDINN (1902) beschriebenen *Bacillus bütschlii*, übereinstimmen (Fig. Ka). Ob das Chromatin den Wabenwänden in Form kleinster Körnchen ein- oder angelagert ist, wie beim *Bacillus bütschlii*, oder ob die Alveolarflüssigkeit von Chromatin durchtränkt ist oder ob schliesslich, wie GRÉGOIRE u. WYGAERTS annehmen, die stärkere Färbung der Chromosomen überhaupt nur eine Folge des dichtern Wabengefüges

ist, mag dahin gestellt bleiben. Ich möchte mit Rücksicht auf die Beschaffenheit der ruhenden Kerne die erstere Annahme für die wahrscheinlichste halten.

Ein sicherer Beweis für die Richtigkeit der Auffassung, dass die Chromosomen bereits in den frühern Stadien einen alveolären Bau besitzen, ist mit den heutigen Hilfsmitteln so wenig zu erbringen, als wir im Stande sind, einen Einblick in die Organisation des in das Ei eindringenden Spermakopfes zu erlangen. Wenigstens gilt dies für die überwiegende Mehrzahl der Objecte. Indessen wurde bereits oben angedeutet, dass bei Formen mit besonders grossen Chromatinelementen, z. B. bei der Siredon-Larve, die Chromosomen nahezu in allen Phasen ihrer Entwicklung eine grössere oder geringere Anzahl von Alveolen oder Vacuolen erkennen lassen. Noch deutlicher scheint der alveoläre Bau der Chromosomen in den Blastomeren des Axolotleies hervorzutreten, wie sich aus den Angaben EISMOND's (1898) ergibt. EISMOND sah bei seinem mit Chrom-Essigsäure oder Salpetersäure fixirten Material neben vollständig homogenen Chromosomen solche mit ausgesprochen alveolärer Structur. Dieselben erinnerten vielfach vollkommen an das Bild des ruhenden Kerns, und EISMOND ist der Ansicht, dass diese alveolären Chromosomen aus den homogenen durch progressive Imbibition ihre Entstehung nehmen.

Manche Vorkommnisse besonderer Art lassen sich von dieser Annahme aus leicht verstehen, so z. B. die von VAN DER STRICHT



Fig. L.

Nucleolen von *Triton* „en résolution“ nach CARNOY u. LEBRUN.

(1898, p. 413) beschriebene blasige Deformation, welche die Chromosomen der ersten Richtungsspindel von *Thysanozoon* zuweilen erleiden. Auch die bekannten von CARNOY u. LEBRUN, R. FICK und LUBOSCH<sup>1)</sup> für das Tritonenkeimbläschen beschriebenen Figuren, welche auf einen engern Zusammenhang zwischen Chromatin- und Nucleolarsubstanz hinzuweisen scheinen, dürften hier ihre Stelle finden. Die eigenthümliche Form dieser Chromatinfikuren (Fig. L), besonders auch ihre Unbeständigkeit und Unregelmässigkeit (vgl. LUBOSCH, 1902, p. 758), findet vielleicht in der Weise

1) Vgl. die Zusammenstellung bei LUBOSCH, 1902, p. 757.

ihre Erklärung, dass während des so lange dauernden Keimbläschenstadiums einzelne Abschnitte der aus dem Kerngerüst sich hervor arbeitenden Chromosomen vorübergehend und gewissermaassen verfrüht eine blasig-vacuoläre Beschaffenheit annehmen, ebenso wie dies bei den *Thysanozoon*-Chromosomen in der Wochen und Monate anhaltenden „Bereitschaftsstellung“ der ersten Richtungsspindel der Fall sein kann. Mit den blasigen Anhängseln und Auftreibungen der Chromosomen haben selbstverständlich die echten, in den spätern Stadien gewöhnlich peripher gelegenen Nucleolen nichts Directes zu schaffen.

Die Aehnlichkeit der Chromosomen mit den Bakterien ist eine um so grössere, als auch den erstern von manchen Autoren eine Membran oder Lininhülse zugeschrieben wird, innerhalb deren eine Contraction des Chromosomenleibes in Folge der Wirkung der Reagentien erfolgen kann. Es sei hier nur kurz auf die neuern Angaben von GUYER (1900, p. 22) und CALKINS (1895, p. 12) verwiesen.

---

Entstehung der Chromosomen. Wir sind jetzt bei der für uns wichtigsten Frage angelangt, in welchem genetischen Zusammenhang die Chromosomen der verschiedenen auf einander folgenden Kerngenerationen stehen.

Wir haben gesehen, dass der Kern als ein Compositum von Theilkernen oder Idiomeren seine Entstehung nimmt. Die Befunde bei den Copepoden und die neuern Beobachtungen bei hybriden Formen zeigen ferner, dass mindestens die beiden als Gonomeren bezeichneten Chromosomengruppen als räumlich und functionell selbständige Territorien oder, um einen von SACHS eingeführten Ausdruck wieder aufzunehmen, als autonome Energiden zweiter Ordnung innerhalb des Gesamtkerns fortbestehen. Da nun aber der gonomere Kernzustand gewissermaassen nur einen speciellen Fall des idiomeren darstellt, so gelangen wir zunächst zu der Auffassung, dass auch die einzelnen Chromosomen oder Idiomeren als selbständige Territorien im ruhenden Kerne fortbestehen. Membranartige Abgrenzungen zwischen diesen Territorien sind allerdings im ruhenden Kerne nicht zu erkennen, auch scheint die freie Beweglichkeit der echten Nucleolen gegen das Vorhandensein solcher Abgrenzungen zu sprechen. Wollte man trotzdem versuchen, sich eine Vorstellung



von einer morphologischen Unabhängigkeit dieser Territorien zu machen, so müsste man auf Verschiedenheiten in ihrem molecularen Aufbau oder in den physikalischen Verhältnissen zurück greifen. Wie dem auch sei, jeden Falls scheint mir die Annahme einer physiologischen Autonomie, also die Vorstellung, dass die ursprünglich räumlich gesonderten Territorien wenigstens als physiologische Centren fortbestehen, kaum auf grössere Schwierigkeiten zu stossen als die Annahme von Energiden in thierischen oder pflanzlichen Syncytien.<sup>1)</sup>

Als Stützen für diese Auffassung, welche sich im Wesentlichen mit der BOVERI'schen decken dürfte, können die bekannten Beob-

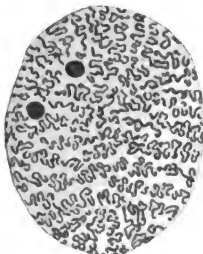


Fig. M.

Frühestes Spirem-Stadium bei Siredon.

achtungen von VAN BENEDEK, RABL und BOVERI herangezogen werden, wonach die Chromosomen in den Prophasen der Theilung beinahe oder vollständig in der nämlichen Stellung wieder erscheinen, welche sie in den Telophasen der vorhergehenden Theilung eingenommen hatten. Ich selbst habe mich bei den Siredon-Kernen davon überzeugen können, dass das dichte, feinfädige Spirem bereits in den allerersten Anfangsstadien in bestimmten Zügen oder Zonen orientirt erscheint, welche ihrer Zahl und Anordnung nach den Schleifen der Telophasen entsprechen (Fig. M).

Auf welche Weise findet nun die Neubildung der Chromosomen statt? Wir haben bei der Beantwortung dieser Frage im Auge zu behalten, dass sich die verschiedenen Kernformen hinsichtlich ihres Verhaltens in den Prophasen der Theilung hauptsächlich in zweierlei Richtungen unterscheiden können, einmal in Bezug auf die Menge der im ruhenden Kerne vorhandenen Chromatinkörnchen, und zweitens in Bezug darauf, ob bei der Neubildung der Chromosomen die ganze Kernsubstanz oder nur ein Theil derselben Verwendung findet.

1) Es liegt nahe, zum Vergleich die Auffassung derjenigen Nerven-Histologen heranzuziehen, welche, im Gegensatz zu den Anhängern der Neuronenlehre, eine morphologische Continuität des Fibrillennetzes im ganzen Nervensystem trotz des zweifellosen Bestehens einer physiologischen Localisation annehmen.

In ersterer Hinsicht sei nur auf die grossen Unterschiede hingewiesen, welche bei Siredon die blassen, sehr chromatinarmen Kerne der untern Epidermislage und die dunklen, mit sehr zahlreichen Chromatinkörnchen ausgestatteten Kerne der obern Schicht zeigen.<sup>1)</sup> In letzterer Hinsicht mögen einerseits die Beobachtungen von GRÉGOIRE u. WYGAERTS angeführt werden, nach welchen bei Trillium die Chromosomen einfach durch zonenweise Verdichtung und Homogenisierung der alveolär-reticulären Kernsubstanz, also unter vollständigem Verbrauch derselben, ihre Entstehung nehmen, andererseits auf die neuen Befunde von CALKINS (1902), welcher im Keimbläschen und in den Furchungskernen von *Crepidula* die Chromosomen durch Aneinanderreihung eines verhältnissmässig kleinen Theils der Chromatinkörnchen hervorgehen sah, während der Rest der letztern, im Keimbläschen sogar ihre überwiegende Mehrheit, sich auflöst oder ins Cytoplasma übertritt.

Noch ein dritter Punkt sei hier erwähnt, nämlich die beinahe immer zu constatirende beträchtliche Vermehrung der Chromatinkörnchen vor der Chromosomenbildung. Es sei auch hier auf das Siredon-Epithel verwiesen, wo die Kerne unmittelbar vor der Spirembildung eine reichliche Vermehrung der färbbaren Körnchen und eine gleichmässige Vertheilung derselben durch den ganzen Kernraum zeigen.

Unter Berücksichtigung dieser drei Punkte wird man wohl sagen dürfen, dass 1. in den Prophasen der Kerntheilung eine Vermehrung der Chromatinkörnchen stattfindet, dass 2. innerhalb jedes selbständigen Kernterritoriums und zwar in dessen axialer Zone ein grösserer oder kleinerer Theil der Chromatinkörnchen sich in Form eines geschlängelten Bandes oder eines in engen Windungen um eine imaginäre Axe angeordneten Fadens<sup>2)</sup> zusammenschliesst, und dass 3. die axialen, mit den Chromatinkörnchen beladenen Partien jedes Kernbezirks von dem

1) Vgl. meine frühere Schrift, 1902, tab. 4, fig. 44.

2) Hier finden sich wohl alle Uebergänge zwischen schwach wellig verlaufenden Chromosomenanlagen, zwischen den nach Art eines Vas deferens aufgeknäuelten Fäden bei Siredon und den bekannten „Lampenbürsten“ im Tritonen-Keimbläschen. Sollten bei der Erzeugung dieser verschiedenen Gebilde nicht Wachsthumshindernisse eine Rolle spielen?

peripheren Reste desselben als junge Chromosomen herausdifferenzirt oder abgespalten werden. In der Mehrzahl der Fälle würden danach die neuen Chromosomen endogen, d. h. innerhalb der alten Kernterritorien, ihre Entstehung nehmen und so auch in diesem Punkte zum Vergleich mit den Bakterien, insbesondere mit dem *Bacillus bütschlii*, herausfordern. Bei dieser Form gestaltet sich nämlich nach SCHAUDINN die Sporenbildung in der Weise, dass die färbbaren Körnchen des Bacillus grösser werden und sich dann, unter der Wirkung einer Plasmaströmung, in den axialen Theilen des Stäbchens zusammenstauen, um daselbst die Configuration eines geschlängelten Bandes anzunehmen (Fig. K b). An den beiden Enden des Bandes finden stärkere Gruppierungen von Körnchen statt (Fig. K c), und aus diesen gehen die beiden Sporen als endogene Plasmadifferenzierungen hervor, während die mittlern Partien des Bandes bis auf eine schmale Körnerreihe verbraucht werden (Fig. K d—e). Bei *Bacillus bütschlii* findet also, im Gegensatz zu den meisten andern Bakterien, die gleichzeitige Bildung zweier Sporen statt, und zwar kommen dieselben als terminale Differenzierungen einer zunächst einheitlichen Anlage zu Stande. Abgesehen von der damit verbundenen Complication des Vorgangs scheint mir die Sporenbildung bei *Bacillus* eine ziemlich weit gehende Analogie zur Chromosomenbildung zu zeigen, namentlich was die bandförmige Gruppierung der Körnchen und die Herausbildung der Grundsubstanz der Sporen aus dem mütterlichen Plasma anbelangt.

Nach dieser Auffassung würden also die jungen Chromosomen nicht dieselben Individuen wie die alten darstellen, sie bilden nicht deren einfache Fortsetzung, sondern sie stehen zu ihnen im Verhältniss der Tochter zur Mutter, der Spore zum Mutterorganismus. Die Individualitätshypothese würde sich somit zu einer Successionshypothese umgestalten, in so fern in den meisten Fällen nur ein Theil der Grundsubstanz der alten Chromosomen, beziehungsweise der Idiomen oder Kernbezirke, in die Differenzierung der neuen Chromosomen eingeht. Die Continuität der Kerntheile liegt demnach in der Grundsubstanz, welche dem Achromatin oder Linin, zum Theil wohl auch dem Platin der Autoren entspricht; die Chromatinkörnchen dagegen weisen schon durch ihre ausserordentlich wechselnde Menge darauf hin, dass ihnen das Attribut der Continuität oder Autonomie nur in beschränktem Maasse beigelegt werden kann.

In vielen Fällen, so namentlich in manchen Keimbläschen, findet die Differenzirung und vollständige Abgliederung der jungen Chromosomen sehr frühe statt. Im Stadium der „Diakinese“ sind dann die innerhalb der einzelnen Kernterritorien gebildeten Chromosomen noch längere Zeit in der Kernmembran eingeschlossen, wie die Sporen eines Sporozoos in der Cystenhülle. Auf viele andere Varianten, auf die Bildung eines zusammenhängenden Fadenknäuels, auf die Verdoppelung der Chromosomen bei parthenogenetischen Eiern, auf die Elimination von Chromatintheilen u. s. w., will ich hier nicht weiter eingehen, obwohl es verlockend sein würde, zu zeigen, dass manche dieser Erscheinungen von den gewonnenen Gesichtspunkten aus sich in einfacherer Weise erklären lassen, als dies bisher möglich war.

Wie oben angedeutet, kam es mir bei diesen Ausführungen wesentlich darauf an, dem möglichen Einwurfe zu begegnen, dass eine Verknüpfung der Bastardlehre mit der Geschlechtszellenforschung wegen unzureichender Begründung der Individualitätshypothese zur Zeit noch nicht angebracht sei. Bei dieser Sachlage konnte es sich also auch nur um einen Entwurf handeln, durch welchen verschiedene, zum Theil auch von andern Autoren zum Ausdruck gebrachte Anschauungen in einer neuen Combination mit einander verbunden werden sollten. Die wesentlichsten dieser Anschauungen sind, kurz zusammengefasst, folgende:

1. Die Rückverlegung des Schwerpunktes der Continuitätsfrage von der Chromatinsubstanz auf das alveolär oder alveolär-reticulär structurirte Grundplasma des Kerns und der Kerntheile;

2. die Annahme einer alveolären Structur und damit einer bakterienähnlichen Organisation der Chromosomen;

3. die Annahme, dass die Neubildung der Chromosomen auf endogenem Wege die Regel bilde (Successionshypothese).

Es ist klar, dass die hier zusammengefassten Anschauungen auch zu einer Modification oder wenigstens einer Einschränkung des Satzes führen, wonach die eigentliche Vererbungssubstanz, das Idioplasma NÄGELI'S, durch das Chromatin repräsentirt werde, jedoch scheint es mir ausserhalb der Aufgabe dieses Aufsatzes zu liegen, in hypothetische Erörterungen über die wechselseitigen Beziehungen zwischen Grundplasma und Chromatin und die Rolle, welche diese beiden Substanzen bei der Vererbung spielen, einzugehen.

Ungleichwerthigkeit der Chromosomen. Bekanntlich ist BOVERI (1902) auf Grund seiner Versuche am Seeigelei zu der Anschauung gelangt, dass die einzelnen Chromosomen verschiedene Qualitäten besitzen, dass demnach die Anlagen der verschiedenen Charaktere, aus welchen sich der Eigenschaftencomplex einer Art zusammensetzt, nicht sämmtliche in jedem einzelnen Chromosom enthalten, sondern dass sie auf die verschiedenen Chromosomen vertheilt sind. Für die normale Entwicklung genügt daher nicht eine bestimmte Zahl, sondern es ist eine bestimmte Combination von Chromosomen nöthig. Aehnliche Anschauungen hat, wie wir sahen, SUTTON (1903) aus der Beobachtung gewonnen, dass in den Geschlechtszellen von *Brachystola* die Chromosomen in ganz bestimmten Grössenabstufungen auftreten. Die verschiedene Grösse der Chromosomen würde danach mit der verschiedenen Rolle zusammenhängen, welche dieselben in der Entwicklung spielen.

Es liegt keine Veranlassung vor, die Richtigkeit der Schlussfolgerungen BOVERI's anzufechten oder in seinen Versuchen irgend welche versteckt liegende Fehlerquellen zu muthmaassen, und ebenso wenig wird die Möglichkeit der SUTTON'schen Deutung bestritten werden können.

Indessen wird man die Frage erheben dürfen, ob sich die Schlüsse der beiden Autoren unter allen Umständen auf andere Formen übertragen lassen und ob es sich bei ihren Objecten nicht vielleicht um specielle Fälle einer allgemeineren Erscheinung handelt.

In der That würden sich bei dem Versuch, die BOVERI-SUTTON'sche Hypothese zu verallgemeinern, Schwierigkeiten ergeben, die sich namentlich auf die gegenseitige Abgrenzung der einzelnen elementaren Eigenschaften einer Art beziehen.

Es ist theoretisch selbstverständlich möglich und, wie wir sahen, sogar ein analytisches Erforderniss, den Eigenschaftencomplex eines Organismus in seine Elemente aufzulösen, ohne dass ein „Ding an sich“ übrig bleibt, aber, in Folge der zahlreichen correlativen Beziehungen zwischen den einzelnen Charakteren scheint es fast unmöglich zu sein, sich eine gruppenweise Localisation der betreffenden Anlagen in den verschiedenen Chromosomen vorzustellen. Allerdings müssen wir uns jede einzelne Eigenschaft durch ein bestimmtes im Keim bestehendes Strukturverhältniss, durch ein bestimmendes System, eine Determinante im Sinne WEISMANN's bedingt denken, aber diese Strukturverhältnisse können unmöglich so fest localisirt sein wie

etwa die Fixsterne am Firmamente, sondern sie greifen sicherlich in der mannigfachsten Weise in einander über und sind von einander abhängig, mindestens in dem Sinne, in welchem die Bahnen der Planeten durch die Nachbarn bestimmt und gestört werden können. Welche Schwierigkeiten ergeben sich zudem bei der Vorstellung, dass die Anlagen so verschiedener Formen wie der Weinbergschnecke, der Feuerwanze (*Pyrrhocoris*), des Salamanders und der Lilie jedesmal auf die gleiche Anzahl von Chromosomen, nämlich auf 24, vertheilt sein sollen; und wie würde es zu erklären sein, dass gerade die Zahlen 12, 16, 24 so häufig wiederkehren oder dass bei einem Thier von so einfacher Grundform, wie bei der zu den Radiolarien gehörigen *Aulacantha scolymantha*, gerade die höchste bisher bekannte Chromosomenzahl, nach den Untersuchungen von BOBERT etwa 1000, auftritt?

Angesichts aller dieser Schwierigkeiten wird man sich die zweite Frage vorlegen, ob die vergleichende Betrachtung der morphologischen Verhältnisse und die Berücksichtigung der Vererbungserscheinungen nicht etwa zu andern allgemeineren Vorstellungen führt, von welchen aus vielleicht der BOBERT'sche und SUTTON'sche Fall als Specialfälle verstanden werden können.

Der Umstand, dass die Chromosomenzahlen der Thiere und Pflanzen in der Mehrzahl der Fälle zwei einfachen Zahlenreihen, dem „Zweiersystem“ (BOBERT'sche Reihe, 2, 4, 8, 16, 32...) und dem „gemischten Zweier- und Dreiersystem“ (6, 12, 18, 24...) angehören, scheint zunächst darauf hinzuweisen, dass die Chromosomenzahl auf irgend welchen Stufen der Phylogenese als das Product von Vermehrungsvorgängen entstanden ist, wie denn auch bei niederen Organismen, z. B. bei den Pandoraceen und Hämosporidien, obige Zahlen vielfach als die Endzahlen der Vermehrungsthätigkeit auftreten. In Uebereinstimmung mit dieser Anschauung steht die Beobachtung, dass im Keimbläschen von *Canthocamptus* die Segmentirung des zunächst einheitlichen Doppelfadens in einem bestimmten Rhythmus, nämlich mittels der Divisoren 2, 3, 2, 2 erfolgt, und dass auf der andern Seite bei der Furchung von *Cyclops brevicornis* die successive Verschmelzung der Idiomeren augenscheinlich nach einem ähnlichen Rhythmus vor sich geht.

Die erwähnten Thatsachen und nicht minder die augenscheinliche morphologische Gleichförmigkeit, welche bei den meisten Objecten

die Chromosomen und namentlich die Idiomeren zeigen (vgl. die nach BOVERI copirte Fig. F, S. 219), lassen offenbar auf eine Gleichwertigkeit der Chromosomen in vererbungsgeschichtlicher Hinsicht als die am nächsten liegende Annahme schliessen. Wir gelangen damit zunächst zu der von WEISMANN vertretenen Ansicht zurück, wonach jedes Chromosom den gesamten Anlagencomplex der Art beherbergt und demgemäss nur individuelle Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Chromosomen bestehen.

Was die Ursachen dieser individuellen Verschiedenheiten anbelangt, so hat WEISMANN bekanntlich dieselben theils in der Amphimixis, theils in passiven, die homologen Determinanten in verschiedener Weise treffenden Ernährungsschwankungen gesucht (1902, V. 2, p. 141).

Eine dritte Quelle für diese Verschiedenheiten liegt vielleicht in den neuerdings ermittelten morphologischen Verhältnissen, deren Kenntniss wir namentlich den amerikanischen Forschern verdanken.

Es ist bekannt, dass nahe verwandte, zu derselben Gattung oder Familie gehörige Formen vielfach in Bezug auf die Chromosomenzahl differiren. So besitzt *Cyclops brevicornis* 12 bivalente oder 24 univalente Chromosomen, während die von RÜCKERT untersuchte pelagische Form von *Cyclops strenuus* nur 22 aufweist. Noch drastischer sind die Beispiele, welche MONTGOMERY in seiner verdienstvollen, hauptsächlich diese Punkte berücksichtigenden Monographie (1901) gegeben hat. Danach schwankt z. B. innerhalb der Familie der Pentatomiden die Chromosomenzahl zwischen 12 und 16, und zwar ist die Zahl 14 die häufigste. In der Familie der Coreiden finden wir neben einander 11, 12 und 20 Chromosomen.

Es wird wohl Niemand daran zweifeln, dass in dem Falle von *Cyclops* die Zahlen 24 und 22 irgendwie phylogenetisch zusammenhängen und dass dasselbe für die Zahlenreihe 12, 14, 16, die man bei den Pentatomiden findet, Geltung hat. Man könnte nun zunächst daran denken, dass die vom Zweier- und vom gemischten Zweier- und Dreiersystem abweichenden Zahlenwerthe (14, 22 u. s. w.) auf Kreuzungen zurückzuführen sein, und dabei an die bekannten von BOVERI, HERLA und ZOJA beschriebenen *Ascaris*-Bastarde mit drei Chromosomen erinnern. Aber dadurch wird offenbar das Problem nur um eine Stufe zurück verschoben, und es erhebt sich sofort die

Frage, auf welche Weise die verschiedenen Zahlen der muthmaasslichen Stammformen solcher Kreuzungen (12 und 16, 2 und 4) zu Stande gekommen sind.

Vielleicht lässt sich die Frage dahin beantworten, dass diese innerhalb einer Familie oder Gattung auftretenden Differenzen durch eine im Laufe der Phylogenese sich vollziehende Elimination, einen allmählichen Abbau einzelner Chromosomen zu Stande kommen. Ebenso, wie bei segmentirten Thierformen die homologen, ursprünglich gleichwerthigen Metameren von einem Körperende aus nach und nach eine Rückbildung erfahren können, und ebenso, wie bei den Eiern mancher Räderthiere, Anneliden und Mollusken eine stufenweise Umbildung gewisser Blastomeren zu Zwergzellen zu verfolgen ist, so kann auch innerhalb dieser oder jener Thier- und Pflanzengruppe eine allmähliche Zurückbildung bestimmter Chromosomenindividuen erfolgen. Dieser phylogenetische Rückbildungsprocess wird nun nach meiner Ansicht illustriert durch die von MONTGOMERY und SUTTON bei Hemipteren und Orthopteren beschriebenen Verhältnisse. Wenn MONTGOMERY bei *Protenor belfragei* durch die Reihe der spermatogenetischen Theilungen hindurch, abgesehen von den „Chromatin-Nucleoli“, drei verschiedene Grössenabstufungen von Chromosomen verfolgen konnte und SUTTON bei dem Acridier *Brachystola* eine ganze Scala von solchen beobachtete, so hat man es hier, wie ich glaube, in erster Linie mit Rückbildungsprocessen der vorhin erwähnten Art zu thun. Ins Besondere dürften die „Chromatin-Nucleoli“ oder „accessorischen Chromosomen“, welche sich bei der Theilung wie echte Chromosomen verhalten, von diesen aber durch ihre tinctoriellen Eigenschaften und ihre rundliche Gestalt unterschieden sind, eine der letzten Phasen der Rückbildung zur Anschauung bringen, wie sie denn auch schon von PAULMIER (1899) als „degenerate chromosomes“ gedeutet worden sind. Das eigenthümliche Verhalten dieser Elemente während der Reifungstheilungen, namentlich ihre asymmetrische Vertheilung auf die Geschlechtszellen, weist ins Besondere auf den Weg hin, auf welchem die endgültige Elimination dieser Gebilde erfolgen könnte.

Nun kann man sich vorstellen, dass die auf verschiedenen Stufen der Umbildung begriffenen Chromosomen einer Thier- oder Pflanzenform in verschiedenem Grade durch die Einwirkung äusserer Factoren getroffen und abgeändert werden, dass z. B. durch diejenigen klimatischen Factoren, durch welche eine vermehrte Disposition zur Pigmentbildung hervorgerufen wird, einzelne Chromosomen in hohem



Maasse, andere nur wenig und wieder andere gar nicht beeinflusst werden. Ich möchte daraus die Folgerung ziehen, dass nicht nur die verschiedene Ascendenz der einzelnen Chromosomen, sondern auch ihr besonderer phylogenetischer Zustand ein verschiedenes Verhalten derselben gegenüber äusseren Bedingungen zur Folge hat. Auf diese Weise würde eine weitere Quelle für die individuellen Verschiedenheiten der Chromosomen gegeben sein.

Wenn wir zugeben, dass die Glieder eines Chromosomencomplexes zum Theil in einer Art von phylogenetischer Rückbildung begriffen sein können, so ergibt sich von selber die weitere Möglichkeit, dass mit dieser Umbildung auch eine Arbeitstheilung verbunden ist. Ebenso wie bei segmentirten Thierformen aus dem homonomen Zustand die Heteronomie der Metameren abgeleitet werden kann, so kann man sich leicht die Vorstellung machen, dass wenigstens einige Qualitäten eine Concentrirung auf bestimmte Chromosomen erfahren. Offenbar steht also der Ansicht MONTGOMERY'S nichts im Wege, dass die Chromatin-Nucleoli für eine metabolische Function specialisirt sind, und ebenso wenig ist etwas gegen die Hypothese von McCLUNG einzuwenden, der zu Folge das accessorische Chromosom, je nachdem es in den definitiven Geschlechtszellen vorhanden ist oder nicht, das männliche oder weibliche Geschlecht der Keime bestimme. Bis zu welchem Umfange eine derartige Arbeitstheilung eintreten und auf welche speciellen Qualitäten sich die Gültigkeit der BOVERI-SUTTON'schen Hypothese erstrecken kann, das müsste für jeden einzelnen Fall der speciellen Untersuchung überlassen werden. Durch die Experimente BOVERI'S ist bereits der erste erfolgreiche Schritt auch in dieser Richtung geschehen.

Das Gesamtergebniss der in diesem Abschnitte angestellten Ueberlegungen lässt sich in folgenden Sätzen zusammenfassen: die regelmässigen Chromosomenzahlen der meisten Thier- und Pflanzenformen sind ursprünglich das Product von Vermehrungsvorgängen. Als ursprünglichen Zustand haben wir demnach die morphologische und physiologische Gleichwerthigkeit oder Homonomie zu betrachten. Individuelle Verschiedenheiten im WEISMANN'schen Sinne können durch Amphimixis, durch Ernährungsschwankungen oder andere äussere Factoren hervorgerufen werden. Bei gewissen Gruppen kann ein Abbau und eine schliessliche Elimination einzelner Chromosomen stattfinden, wodurch unregelmässige Zahlen geschaffen werden. Mit diesem Uebergang aus dem homonomen Zu-

stand zur morphologischen Heteronomie wird nicht nur die Möglichkeit einer ungleichartigen Beeinflussung der Chromosomen durch äussere Factoren vergrössert, sondern es kann damit eine Arbeitstheilung verbunden sein. Gewisse Qualitäten können auf bestimmte Chromosomen concentrirt werden, so dass eine essentielle Ungleichwerthigkeit im Sinne BOVERI's geschaffen wird.

---

Ungleichwerthigkeit und wechselnde Combination der Chromosomen. Die am Schluss des letzten Abschnittes zusammengestellten Sätze enthalten, wie dem Leser nicht entgangen sein wird, noch einen Widerspruch, dessen Beseitigung unsere nächste Aufgabe sein muss.

Nach den von WEISMANN (1892, p. 325; 1902, p. 230) entwickelten Anschauungen können die durch die Chromosomen repräsentirten individuellen Vererbungsträger oder Idanten durch die Reductionstheilung in jeder nur denkbaren Weise in zwei Gruppen getheilt werden, und es können daher in die Geschlechtszellen alle möglichen Combinationen von Idanten eintreten. Bei 8 Idanten wären demgemäss 266, bei 12 8073 Combinationen möglich.

Im Gegensatz dazu ist sowohl die Annahme der morphologischen Heteronomie als auch der essentiellen Ungleichwerthigkeit der Chromosomen an die Voraussetzung geknüpft, dass von jeder besondern Sorte von Chromosomen wenigstens eines in jeder Geschlechtszelle vertreten ist. Damit wird selbstverständlich die Zahl der möglichen Combinationen bedeutend verringert.

Es sind hier zwei Thatsachen anzuführen, welche offenbar zu Gunsten der letztern Auffassung und somit also gegen die WEISMANN'sche Annahme sprechen, soweit es sich nach dieser um eine ganz unbeschränkte Zerlegungsmöglichkeit des Chromosomencomplexes handelt.

Zunächst zeigen meine eignen Befunde bei *Cyclops brevicornis*, dass bei dieser Form jedes einzelne der elterlichen Chromosomen sich mit je einer Hälfte am Aufbau der Geschlechtskerne betheiliget. Seien A, B, C, D die väterlichen und a, b, c, d die mütterlichen Chromosomen, so erhält jede der

Geschlechtszellen von jedem der Chromosomen eine Hälfte. Es wird also stets die Combination

$$\frac{A}{2}, \frac{B}{2}, \frac{C}{2}, \frac{D}{2}, \frac{a}{2}, \frac{b}{2}, \frac{c}{2}, \frac{d}{2}$$

zu Stande kommen, niemals aber eine Combination, in welcher beide Hälften von A oder von einem beliebigen andern Stammchromosom zusammen auftreten. Damit ist nun allerdings keineswegs gesagt, dass die Chromosomencomplexe in sämtlichen, von einem Individuum producirten Geschlechtszellen die nämliche Zusammensetzung haben, dass also überhaupt keine Verschiedenheiten in der Combination der Chromosomen möglich sind. Vielmehr wissen wir, dass die beiden Hälften nichts anderes sind als ein grossväterlicher und ein grossmütterlicher Antheil, dass sie demnach individuell verschieden sind und dass während der Reifungstheilungen von *Cyclops* zwischen den Chromosomen der beiden Gruppen eine Auswechslung der grosselterlichen Hälften stattfindet, also ein Process, der sehr an die Auswechslung der Wanderkerne bei den Infusorien erinnert. Damit ist selbstverständlich die Möglichkeit für eine ganze Anzahl von Neucombinationen gegeben.

Besteht z. B. das väterliche Stammchromosom A aus den beiden grosselterlichen Hälften A' und A'', das mütterliche Chromosom a aus den Hälften a' und a'', so kann die Paarung der Stammchromosomen und die Auswechslung der Einzelchromosomen entweder nach dem Schema

$$\begin{array}{c} \widehat{A' a'} \\ \widehat{A'' a''} \end{array} \text{ oder nach dem Schema } \begin{array}{c} \widehat{A' a''} \\ \widehat{A'' a'} \end{array}$$

erfolgen, und das Nämliche gilt für jedes andere Chromosomenpaar Bb, Cc, Dd.

Der bei *Cyclops* beobachtete Reductionsmodus erfüllt demnach nach zweierlei Richtung hin ein theoretisches Postulat: er schliesst thatsächlich die Möglichkeit in sich, dass von jeder Sorte von Chromosomen, mag es sich bloss um eine morphologische Heteronomie oder um eine essentielle Ungleichwerthigkeit handeln, je ein Element jeder Geschlechtszelle zugewiesen wird, und er macht andrerseits die von WEISMANN geforderte Mannigfaltigkeit von Combinationen, wenn auch allerdings nicht in dem ganzen von WEISMANN angenommenen Umfange, wahrscheinlich.

Die zweite hierher gehörige Thatsache ist die von SUTTON festgestellte paarweise Vereinigung je zweier morphologisch gleichartiger Elemente in der Synapsis und ihre Verabschiedung in der Reductionstheilung. Sind alle Voraussetzungen und Annahmen richtig, welche SUTTON mit seinen Befunden verknüpft hat, so würden wir auch hier einen Fall vor uns haben, in welchem die Ausstattung jeder Geschlechtszelle mit je einem Chromosom von jeder Sorte garantiert ist und in welchem trotzdem die Möglichkeit für eine ziemlich grosse Anzahl von Combinationen vorliegt.

Durch diese Betrachtungen scheint mir der am Anfang dieses Abschnittes erwähnte Widerspruch beseitigt zu sein, und damit ist vollends die Bahn frei gemacht für die Behandlung unseres eigentlichen Gegenstandes, für die Verknüpfung der Bastardirungserscheinungen mit den cytologischen Verhältnissen.

---

Chromosomen-Bewegungen und Bastardirung. Es soll nunmehr der Versuch gemacht werden, zu zeigen, dass die vorliegenden cytologischen Thatsachen, insbesondere der bei den Copepoden festgestellte Reductionsmodus, eine viel mehr ins Einzelne gehende Uebereinstimmung mit den Ergebnissen der Bastardforschung zeigen, als dies in den von meinen Vorgängern aufgestellten Hypothesen zum Ausdruck kommt.

Die hauptsächlich in Betracht kommenden morphologisch-physiologischen Momente sind folgende:

Die Fortdauer des gonomenen Zustandes vom befruchteten Ei bis zum Beginn der Reifungsperiode, wie sie zunächst für die Copepoden festgestellt wurde, seitdem aber mit immer zunehmender Wahrscheinlichkeit für weite Gebiete angenommen werden kann (Autonomie der Gonomenen);

die Paarung der elterlichen Stammchromosomen und die Auswechslung der grosselterlichen Theilchromosomen bei *Cyclops* (Symmixis)<sup>1)</sup>;

die Möglichkeit einer wechselnden Combination der Chromosomen oder Idanten in den auf einander folgenden Generationen, insbesondere der Nachweis einer erst bei den Enkeln hervortretenden

---

1) Siehe oben S. 192.

Neucombination der grosselterlichen Elemente (beschränkte Combinationenmöglichkeit);

die Möglichkeit, dass trotz dieser wechselnden Combinationen gewisse, sei es durch rein morphologische, sei es durch qualitative Besonderheiten gekennzeichnete Chromosomen von Generation zu Generation stetig weiter geführt werden und also jedem neu combinirten Chromosomencomplex einverleibt bleiben (beschränkte Constanz der Chromosomencomplexe);

die von SUTTON für *Brachystola* bewiesene Affinität zwischen gleichwerthigen Elementen (Affinität zwischen homologen Elementen);

die durch die Beobachtung bei den Bastarden sicher gestellte Abneigung heterogener Gonomeren, während der Reifungsperiode engere Beziehungen einzugehen (Repulsion zwischen heterogenen Gonomeren).

Zu diesen, wenigstens für einzelne Fälle erwiesenen sechs Sätzen kommt noch die aus dem letzten Satz abgeleitete Annahme, dass heterogene Chromosomen im Allgemeinen nicht in die Syndesis und Symmixis eintreten, sowie die früher entwickelte, mit gewissen Vererbungerscheinungen in Einklang stehende Zusatzhypothese, dass durch die Wirkung äusserer Factoren nicht immer alle, sondern zunächst nur bestimmte Chromosomengruppen beeinflusst werden, eine Anschauung, welche in ähnlicher Form bereits in den WEISMANN'schen Schriften zu finden ist.

Bei unserm Versuche, die bei den Art- und Rassekreuzungen sich abspielenden Vorgänge morphologisch begreiflich zu machen, werden wir von der Annahme ausgehen, dass thatsächlich sämtliche oben angeführten Sätze für irgend eine beliebige Thier- oder Pflanzenform Gültigkeit haben, und werden uns ausserdem auf den allgemeineren Fall beschränken, dass die Chromosomen nur individuelle Verschiedenheiten im Sinne WEISMANN'S aufweisen.

Wir nehmen als Ausgangspunkt eine längere Zeit hindurch rein gezüchtete Haustierrasse mit nahezu constant gewordenen Merkmalen und denken uns, dass von dieser Stammmasse (R) eine Anzahl von Thieren aus dem Heimathlande in ein Gebiet mit wesentlich abweichenden klimatischen Verhältnissen verpflanzt werde. Es wird dann, um mit WEISMANN zu reden, eine Umstimmung gewisser Determinanten erfolgen, und zwar werden, nach unserer Hypothese, die betreffenden Determinanten nicht in allen Idanten oder Chromosomen, sondern zunächst nur in einigen derselben beeinflusst werden.

Diese Umstimmung wird, sei es, dass die Idanten mit den abgeänderten Determinanten die Majorität, sei es, dass sie eine stärkere Potenz als die übrigen besitzen, früher oder später in dem Auftreten entsprechender Abänderungen äusserlich zum Vorschein kommen,<sup>1)</sup> so dass eine neue Unterrasse (*r*) gebildet wird.

In einer solchen Unterrasse dürfte, wie die häufig so lange behaltene Tendenz zu Rückschlägen zeigt, das Uebergreifen der Umstimmung auf andere Idanten nur ganz allmählich erfolgen, und auch die in der Reifungsperiode von Generation zu Generation vor sich gehenden Neucombinationen werden die Zahl der abgeänderten Idanten im Allgemeinen nicht erhöhen, da die letztern der Regel nach nur mit ihres Gleichen, d. h. mit gleichfalls abgeänderten Idanten, in Symmixis eintreten werden, wie aus dem Satze von der Affinität zwischen homologen Elementen hervorgeht. Es wird demnach eine Art von Inzucht zwischen den abgeänderten Idanten stattfinden, und der Bestand an solchen wird daher langsamer zunehmen, als wenn bei jeder Amphimixis eine unbeschränkte Möglichkeit von Combinationen vorliegen würde.

Aus der beigegebenen Fig. N (A) ergibt sich das Verhalten der elterlichen Chromosomencomplexe einerseits bei ihrer Gegenüberstellung in den Prophasen der ersten Theilung (vgl. p. 190, Fig. Ca), andererseits in der Aequatorialplatte der zweiten Theilung, also während des Zustandekommens der Symmixis (vgl. Fig. Cd). Die schwarz gehaltenen Elemente sind diejenigen, bei welchen die Determinanten in einer bereits wirksamen Weise eine Abänderung erfahren haben, die schraffirten Elemente dagegen sind von der Umstimmung erst in geringerm Grade betroffen. Die Reihe Aa zeigt nun, wie sich die väterlichen Elemente jeweils den ihnen homologen mütterlichen Elementen gegenüberstellen, und aus A b geht hervor, wie die Symmixis und Auswechslung der grosselterlichen Hälften eben zwischen diesen homologen Elementen erfolgt, wodurch eine gewisse Constanz in der Zahl der abgeänderten Idanten bedingt wird.

Wir setzen nun weiter den Fall, dass die durch abgeänderte Idanten gekennzeichnete Unterrasse *r* mit der Stammrasse *R* gekreuzt wird, und wenden auf die Geschlechtszellenbildung der

1) Einige weniger bekannte, aber sehr instructive Beispiele, durch welche der Einfluss der geologischen Beschaffenheit des Bodens und der meteorologischen Verhältnisse auf die Umbildung der Hausthierrassen illustriert wird, finden sich in dem bereits citirten Aufsätze von DÜNKELBERG (1903).

Bastarde wiederum die Sätze über die Affinität der Elemente an. In den Prophasen der zweiten Theilung werden dann zweierlei Erscheinungen zu Tage treten (Bb): Die nicht-abgeänderten Idanten von *r* werden mit den Idanten von *R* in ganz normaler Weise die *Symmixis* vollziehen, d. h. die hufeisenförmigen Chromosomen legen

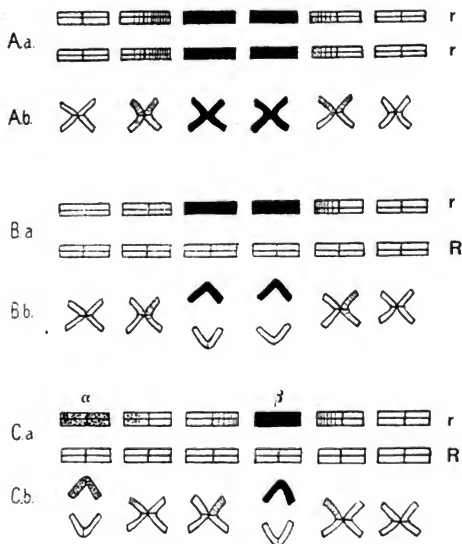


Fig. N.

sich mit ihren Umbiegungsstellen an einander (Bb, linker und rechter Flügel), sie brechen dann in ihre Hälften oder Einzelchromosomen aus einander, und es findet die für den Vorgang der *Symmixis* charakteristische Auswechslung der letztern statt. Dagegen werden die abgeänderten Elemente von *r* nach dem Satz von der *Repulsion* zwischen heterogenen Idiomeren in keine *Symmixis* mit den für sie

übrig bleibenden Partnern treten, und die Folge wird sein, dass sie ohne vorangegangene Auswechslung auf die Geschlechtszellen vertheilt werden (Bb, Mitte). Findet nun, was bei der strengen Regelmässigkeit der übrigen Vorgänge wahrscheinlich ist, die Vertheilung in der Weise statt, dass bei der dicentrischen Wanderung die gleichsinnig abgeänderten Idanten nach demselben Pole befördert werden, oder ist überhaupt nur ein einziger Idant von  $r$  abgeändert, so werden bezüglich der neuen Rassenmerkmale, welche den abgeänderten Determinanten entsprechen, reine Gameten gebildet werden. Es werden demnach im weitem Verlaufe die dem MENDEL'schen Gesetze folgenden Spaltungen eintreten können.

Nehmen wir nun schliesslich an, dass bei der Unterrasse  $r$  durch die Wirkung der äussern Factors zwei verschiedene Idantengruppen beeinflusst worden sind (Ca,  $r$ ). Es seien z. B. durch die dauernde Wirkung der Insolation gewisse Idanten in der Weise modificirt worden, dass daraus eine veränderte Färbung resultirt, während durch die Wirkung der Trockenheit der Luft, der geologischen Verhältnisse des Bodens oder gewisser Eigenschaften der Futterpflanzen eine zweite Gruppe von Idanten abgeändert und damit die Beschaffenheit des Haarkleides beeinflusst worden ist. In diesem Falle wird sich offenbar der vorhin beschriebene Vorgang wiederholen: ein Theil der  $r$ -Idanten wird allerdings noch mit den  $R$ -Idanten in die Symmixis eintreten (Cb, 2., 3., 5. und 6. Paar), dagegen wird bei zwei verschiedenen Gruppen von Idanten (Cb, 1. und 3. Paar) die Paarung und Auswechslung nicht zu Stande kommen, und es werden demnach in zweierlei Hinsicht reine Gametenpaare gebildet werden: Die eine Hälfte der Gameten enthält die Anlage des Unterrassenmerkmals  $\alpha$ , der andern fehlt dasselbe, und ebenso werden 50% aller Gameten Träger der Anlage  $\beta$  sein und zwar unabhängig davon, ob in denselben Gameten die Anlage  $\alpha$  vorhanden ist oder nicht. So werden bei der Weiterzüchtung der Bastarde in den Zygoten alle jene Anlagencombinationen zu Stande kommen, welche bei den von MENDEL, CORRENS und BATESON beschriebenen dihybriden Bastardirungen theoretisch erdacht und praktisch beobachtet worden sind, d. h. es werden die auf S. 165 erwähnten Spaltungserscheinungen zu Tage treten.

Es ergibt sich demnach, dass der bei *Cyclops* festgestellte Reductionsmodus bei Heranziehung der Sätze von der Affinität und Repulsion der Elemente eine befriedigende Erklärung für die MENDEL'schen Erscheinungen liefert, ohne dass auf die mit grossen Schwierig-



keiten verbundene Annahme einer essentiellen Ungleichwerthigkeit aller Chromosomen oder auf die DE VRIES'sche Hypothese eines Stoffaustausches zwischen den elterlichen Elementen zurückgegriffen werden muss.

Es sei hier noch auf die zweite Verticalreihe (II) der Tafel verwiesen, welche den genauern Verlauf der Reifungstheilungen schematisch wiedergiebt, für den Fall, dass der Chromosomencomplex nur zwei Paare von Chromosomen enthält, von denen das eine (nicht-schraffierte) aus einem väterlichen und einem mütterlichen Element von nur individueller Verschiedenheit, das andere (schraffierte) aus zwei heterogenen, in Bezug auf eine bestimmte Determinantengruppe spezifisch verschiedenen Elementen besteht (s. Tafel-Erklärung).

Noch in einer andern Richtung gewährt der Reductionsmodus bei *Cyclops* die Möglichkeit einer einfachen Erklärung, und zwar handelt es sich hierbei um Fälle, in denen alle Hypothesen, welche die Bildung reiner Gameten als das normale Verhältniss betrachten, versagen: ich meine die sogenannten constanten Bastardrassen (s. oben S. 176). Wir können uns die Entstehung derselben in der Weise erklären, dass trotz der Verschiedenheiten, welche die Idanten zweier Rassen  $r$  und  $s$  aufweisen, unter Umständen doch eine normale Symmixis zwischen ihnen stattfinden kann, nämlich dann, wenn die Affinität zwischen den Idanten, die sexuelle Chromotaxis, trotz der betreffenden Rassenverschiedenheiten nicht geschädigt worden ist. Ein solches Verhältniss würde in der Bastardlehre nicht ohne Analogie dastehen. Ist es doch bekannt, dass in vielen Fällen zwei Formen, welche sehr erhebliche Differenzen aufweisen und in Folge dessen verschiedenen Gattungen zugetheilt werden, unter Umständen dennoch eine sexuelle Affinität zeigen und sich erfolgreich kreuzen können, während andere Formen, deren Differenz ebenso gross oder sogar geringer ist, in keine Verbindung mit einander treten. Ich möchte auf die bekannte Thatsache hinweisen, dass z. B. Pfirsich und Mandel Bastarde bilden, während sich Apfel und Birne nicht kreuzen, sowie auf die zahlreichen in der zoologischen und botanischen Litteratur angeführten Fälle, in welchen reciproke Kreuzungen zwischen zwei Formen verschiedene Resultate liefern.<sup>1)</sup>

Als Gegenstück zu den constanten Bastardrassen können in cytologischer Hinsicht die allerdings nicht vollständig sicher gestellten

1) Vgl. hierzu auch DE VRIES, 1903, V. 2, p. 654.

GALTON'schen Fälle betrachtet werden, in welchen im Bastarde die Eigenschaften von mehr als zwei Grosseltern vereinigt erscheinen (s. oben S. 177). Auch in Bezug auf die Entstehung dieser Fälle geben, wie wir gesehen haben, die Hypothesen, welche die Reinheit der Gameten als eine normale Erscheinung betrachten, keine Auskunft, während man sich auf Grund der bei *Cyclops* vorliegenden Verhältnisse denken könnte, dass bei solchen Kreuzungen in Folge mangelnder Affinität die *Symmixis* vollkommen unterblieben ist. Es würden dann bei Weiterzüchtung der Bastarde offenbar alle möglichen Combinationen zwischen den Idanten auftreten können, ähnlich, wie sich dies WEISMANN als normales Verhalten gedacht hatte, und es wäre damit auch die Möglichkeit gegeben, dass in den Nachkommen mehr als zwei Stammformen mit einander verbunden werden könnten.

Die GALTON'schen Fälle führen schliesslich hinüber zu der bekanntlich weit verbreiteten Unfruchtbarkeit der Bastarde. In meiner frühern Arbeit (1902, p. 381 [85]) habe ich zur Erklärung dieser Erscheinung die Annahme gemacht, dass bei ungenügender Affinität zwischen den elterlichen Chromosomen die complicirten Umordnungsprocesse, welche normaler Weise der Reife der Eizellen voran gehen, Störungen erfahren und dass in Folge dessen eine unvollkommene Ausbildung der Geschlechtszellen stattfindet. Unter Berücksichtigung aller Einzelheiten, welche die Reifungserscheinungen im normalen und hybriden Zustande zeigen, bin ich indessen zu der Auffassung gekommen, dass die ungenügende Affinität oder sexuelle Chromotaxis der einzelnen Elemente nicht nothwendiger Weise zu vollständiger Impotenz der Geschlechtszellen führen muss und dass sie zunächst nur die Bildung partiell oder vollkommen reiner Gameten zur Folge hat.

Wenn also die Dinge so liegen, dass in den Prophasen der ersten Theilung eine vollkommene Verschmelzung der Gonomeren stattfindet, dass aber die elterlichen Chromosomen, trotzdem sie nunmehr in einem einheitlichen Kernraum liegen, die *Syndesis*, beziehungsweise *Symmixis* verweigern, so werden nach meiner Ansicht Verhältnisse geschaffen, welche nur zur Bildung reiner Gameten und weiterhin zu MENDEL'schen Spaltungen führen oder aber in das Gebiet der GALTON'schen Fälle gehören. Anders liegt dagegen der Fall, wenn überhaupt keine Verschmelzung der Gonomeren stattfindet und wenn die zwischen denselben bestehende „incompatibility“ (GUYER) zur Bildung von eigentlichen Doppelkernen,

Doppelspindeln oder vollständig irregulären Theilungsfiguren führt. In diesem Fall dürften wohl, wie ich in theilweiser Uebereinstimmung mit JUEL, GUYER und CANNON annehmen möchte, Degenerationen aller Art zu Stande kommen, welche zu einer mangelhaften Entwicklung der Geschlechtszellen und damit zur Unfruchtbarkeit der Bastarde führen.

Fassen wir alle hier aufgezählten Fälle übersichtlich zusammen, so gelangen wir zur Aufstellung folgender Reihe:

1. Vollkommene Affinität oder Chromotaxis zwischen sämtlichen elterlichen Elementen und gleichmässige Symmixis (normale Durchmischung der grosselterlichen Kernantheile bei Reinzucht, eventuell Bildung constanter Bastardrassen);

2. Repulsion zwischen einer väterlichen und einer mütterlichen Chromosomengruppe (Spaltung eines einzigen Merkmalspaares, Bildung von Gameten, welche in Bezug auf dieses Merkmalspaar rein sind; monohybride MENDEL'sche Kreuzungen);

3. Repulsion zwischen mehreren väterlichen und mütterlichen Chromosomengruppen (Spaltung mehrerer Merkmalspaare, Bildung von Gameten, welche in Bezug auf je ein einzelnes Merkmalspaar rein sind; dihybride oder polyhybride MENDEL'sche Kreuzungen);

4. Repulsion zwischen sämtlichen väterlichen und mütterlichen Chromosomen (unbeschränkte Combinationsmöglichkeit; GALTON'sche Fälle; WEISMANN's Hypothese);

5. Repulsion zwischen den Gonomeren selber, Entstehung von Doppelkernen, Doppelspindeln und irregulären Theilungsfiguren aller Art (Unfruchtbarkeit der Bastarde).

Die Verhältnisse bei den Copepoden, welche zusammen mit den Beobachtungen bei verschiedenen Bastarden die hauptsächlichliche Grundlage für die Aufstellung obiger Reihe gebildet haben, führen leicht hinüber zu den MONTGOMERY'schen und SUTTON'schen Fällen.

Denken wir uns z. B., dass bei *Cyclops* in der Phase des secundären Keimbläschens (Fig. C a) in Folge irgend welcher Störungen ein Auseinanderweichen der einander opponirten, längs gespaltenen Elemente als solcher erfolgt, dass also die erste Theilung zur Reductionstheilung wird, so haben wir die von MONTGOMERY bei den Hemipteren beobachteten Verhältnisse vor uns.

Stellen wir uns jedoch vor, dass in den Prophasen der zweiten Theilung die Symmixis unterbleibt, so gelangen wir zu einer Modifikation, welche den Beobachtungen von SUTTON bei *Brachystola* entspricht.

Es sei im Uebrigen ausdrücklich betont, dass mit der Hervorhebung dieser Beziehungen keineswegs gesagt sein soll, dass etwa der Typus von *Cyclops* der phylogenetisch ursprüngliche sei. Vielmehr soll damit nur ganz allgemein angedeutet werden, dass zwischen den verschiedenen Typen irgend welche phylogenetische Zusammenhänge bestehen dürften, dass sie also Varianten eines und desselben Grundvorgangs darstellen.

Es wurde in diesem Abschnitt zu zeigen versucht, dass die cytologischen Beobachtungen bei den Copepoden ein verhältnissmässig weites Feld von experimentell erforschten Vererbungserscheinungen decken, ohne dass ein zu grosser Apparat von Hypothesen nöthig wäre. Gegen die beiden hauptsächlich herangezogenen Hilfsannahmen, dass zwischen heterogenen Chromosomen eine Repulsion stattfindet und dass durch die Wirkung äusserer Factoren zunächst nur einzelne Chromosomengruppen beeinflusst werden, lassen sich wohl keine Einwände principieller Natur erheben, es können im Gegentheil eine ganze Reihe theils cytologischer, theils vererbungsgeschichtlicher Thatsachen zu ihren Gunsten angeführt werden.

Es fragt sich nun, ob denn auch wirklich Alles, was auf dem Gebiete der Bastardlehre zur Zeit Geltung hat oder als Hypothese ausgesprochen worden ist, mit der in diesem Abschnitt entwickelten Hypothese im Einklang steht. Ich glaube sagen zu dürfen, dass ich in der Literatur bis jetzt keine Angaben über thatsächliche Beobachtungen gefunden habe, welche sich nicht in zwangloser Weise von den gewonnenen Gesichtspunkten aus erklären liessen, dagegen habe ich namentlich in DE VRIES' grossem Werke eine Reihe von theoretischen Anschauungen vertreten gefunden, welche, falls ihre Richtigkeit erwiesen würde, zu mehrfachen Einwänden gegen meine Hypothese Veranlassung geben können. So lange es sich aber bei den hierher gehörigen Ausführungen von DE VRIES mehr um einen Entwurf als um ein fertiges System handelt, darf wohl von einer Erörterung der möglichen Einwände abgesehen werden.

Anders verhält es sich mit Bedenken mehr allgemeiner Natur, welche gegen meine Hypothese erhoben werden können. Man kann die Frage stellen, ob es erlaubt ist, unter Hinweis auf eine Anzahl von morphologischen Thatsachen, welche im Wesentlichen nur bei einer einzigen Gruppe von Thieren festgestellt worden sind, eine Erklärung zu versuchen für die Bastardirungs- und Vererbungserscheinungen, welche bei einer Reihe fern abstehender Thier- und Pflanzenformen zur Beobachtung gelangt sind.

Diesen Bedenken gegenüber darf wohl gesagt werden, dass auf dem Gebiete der allgemeinen Biologie die Zusammenziehung von Thatsachen aus weit aus einander liegenden Formenkreisen kaum mehr einer besondern Begründung bedarf, seit wir wissen, dass so verwickelte Vorgänge wie die Befruchtungs- und Reifungsvorgänge bei den verschiedensten ein- und vielzelligen Thieren und Pflanzen bis in kleinste Einzelheiten hinein übereinstimmen. In unserm speciellen Falle jedoch ist noch besonders zu betonen, dass einerseits zahlreiche Hinweise darauf vorhanden sind, dass die bei den Copepoden beobachteten morphologischen Verhältnisse auch bei zahlreichen andern Formen vorkommen und dass andererseits die in Frage stehenden Vererbungserscheinungen — es sei nur an die MENDEL'schen Spaltungen erinnert — sowohl bei höhern Thieren als bei Pflanzen in übereinstimmender Weise sicher gestellt worden sind.

Sollten aber auch hierdurch jene Bedenken nicht ganz beseitigt werden, so dürfte doch dieser Versuch, in ein neues Grenzgebiet einzudringen, mit dazu beitragen, den Boden für neue Fragestellungen vorzubereiten, und so, wie schon früher erwähnt wurde, durch Eröffnung möglichst vielseitiger Perspectives einer allzu frühen Festlegung der theoretischen Anschauungen entgegen wirken.

Ueberlingen a. Bodensee, September 1903.

---

Nachtrag zu S. 176 (abgeleitete Bastarde). Nach Beendigung der Correctur habe ich nochmals STANDFUSS' Schmetterlingswerk in die Hand nehmen können. STANDFUSS hat verschiedentlich die Bastarde von 2 *Saturnia*-Arten mit einer der Stammformen zurückgekreuzt. Die so erzeugten abgeleiteten Bastarde liessen vielfach im Stadium der Raupe, der Puppe und des Falters einen verstärkten Einfluss der Stammform erkennen, also in ähnlicher Weise, wie dies bei den S. 178 beschriebenen „Dreiviertelbastarden“ der Bären der Fall ist. Eine Spaltung der Charaktere im Sinne MENDEL's (vgl. S. 168) ist bei den abgeleiteten *Saturnia*-Bastarden jeden Falls nicht zu erkennen.

---

### Literaturverzeichnis.

---

Die mit \* bezeichneten Arbeiten sind mir unzugänglich gewesen.

1. ACKERMANN, R., (1898), *Thierbastarde*. Zusammenstellung der bisherigen Beobachtungen über Bastardirung im Thierreiche nebst Literaturnachweisen, Kassel.
2. BATESON, W., (1902a), Note on the resolution of compound characters by cross-breeding, in: *Proc. Cambridge phil. Soc.*
3. BATESON, W. and SAUNDERS, Miss E. R., (1902), *Experimental Studies in the Physiology of Heredity*, in: *Journ. Roy. Soc. London* 1902. Auch als Sep. erschienen.
4. BOVERI, TH., (1902), Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns, in: *Verh. phys.-med. Ges. Würzburg (N. F.)*, V. 35.
5. CALKINS, G. N., (1895), The spermatogenesis of *Lumbricus*, in: *Journ. Morph.*, V. 11.
6. CANNON, W. A., (1902), A cytological basis for the Mendelian laws, in: *Bull. Torrey bot. Club*, V. 29.
7. —, (1903), Studies in plant hybrids: the spermatogenesis of hybrid cotton, *ibid.*, V. 30.
8. CASTLE, W. E., and GLOVER M. ALLEN (1903), The heredity of Albinism, in: *Proc. Amer. Acad. Arts Sc.*, V. 38.
9. CORRENS, C., (1900), G. MENDEL's Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde, in: *Ber. Deutsch. bot. Ges.*, V. 18.
10. —, (1900a), Ueber Levkoyenbastarde. Zur Kenntniss der Grenzen der MENDEL'schen Regeln, in: *Bot. Ctrbl.*, V. 84.

11. CORRENS, C., (1901), Bastarde zwischen Maisrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Xenien, in: *Bibl. bot.*, Heft 53.
12. — (1902), Die Ergebnisse der neuesten Bastardforschungen für die Vererbungslehre, in: *Ber. Deutsch. bot. Ges.*, V. 19.
13. DARWIN, CH., (1868), *Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation*. Uebers. von J. V. CARUS. Stuttgart.
14. DAVENPORT, C. B., (1900), Review of VON GUAITA's experiments in breeding mice, in: *Biol. Bull.*, V. 2.
15. DE VRIES, HUGO, (1903), *Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung der Arten im Pflanzenreich. 2. Band, Elementare Bastardlehre*. Leipzig 1903.
16. —, (1903 a), Anwendung der Mutationslehre auf die Bastardirungsgesetze, in: *Ber. Deutsch. bot. Ges.*, V. 21.
17. —, (1903 b), *Befruchtung und Bastardirung*. Leipzig.
18. DÜNKELBERG, W., (1903), Erfahrungen über Rassenzucht, Inzucht und Kreuzung, in: *Polit.-anthr. Revue*, Jg. 2, No. 4 und 5.
19. EISMOND, J., (1898), Sur la structure des chromosomes. *Croquis cytologique*, in: *Bibl. Anat.*, fasc. 5.
20. GRÉGOIRE, V. et WYGAERTS, A., (1903), La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. I. Racines de *Trillium grandiflorum* etc., in: *Cellule*, V. 21.
21. GUYER, M. F., (1900), *Spermatogenesis of normal and hybrid pigeons*, Chicago.
22. —, (1903), The germ cell and the results of MENDEL, in: *Cincinnati Lancet Clinic*.
23. HÄCKER, V., (1899), *Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungsllehre*, Jena.
24. —, (1900), Mitosen, im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge, in: *Anat. Anz.*, V. 17.
25. —, (1902), Ueber das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernantheile. *Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre*, in: *Jena. Z. Nat.*, V. 37. Auch als Sep. erschienen.
26. HERTWIG, R., (1902), Die Protozoen und die Zelltheorie, in: *Arch. Protistenk.*
- 26a. JUEL, H. O., (1900), Beiträge zur Kenntniss der Tetradentheilung. II. Die Tetradentheilung bei einer hybriden Pflanze, in: *Jahrb. wiss. Bot.*, V. 35.
27. KORSCHULT, E., (1895), Ueber Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 60.
28. KORSCHULT, E., und K. HEIDER, (1903), *Lehrb. d. vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbell. Thiere*. Allg. Theil, 2. Lief., 1. und 2. Aufl.
29. LUBOSCH, W., (1902), Ueber die Eireifung der Metazoen etc., in: *Ergebn. Anat. Entw.*, V. 11 (1901).

30. MAC FARLANE, J. M., \*(1892), A comparison of the minute structure of plant hybrids with that of their parents, and its bearing on biological problems. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, V. 37.
31. MC CLUNG, C. E., (1899), A peculiar nuclear element in the male reproductive cells of insects, in: Zool. Bull., V. 2.
32. —, (1900), The spermatocyte divisions of the Acridiidae, in: Bull. Univ. Kansas, V. 1.
33. —, (1902), The spermatocyte divisions of the Locustidae, *ibid.*, V. 1.
34. —, (1902 a), The accessory chromosome sex determinant? in: Biol. Bull., V. 3.
35. METCALF, \*(1901), Certain problems relating to the individuality of chromosomes, in: Proc. Nebraska Acad. Sc.
36. MONTGOMERY, TH. H., (1900), The spermatogenesis of *Peripatus* (*Peripatopsis*) balfouri up to the formation of the spermatid, in: Zool. Jahrb., V. 14, Anat.
37. —, (1901), A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa, in: Trans. Amer. phil. Soc., V. 20.
38. —, (1903), The heterotypic maturation mitosis in Amphibia and its general significance, in: Biol. Bull., V. 4.
39. PAULMIER, F. C., (1899), The spermatogenesis of *Anasa tristis*, in: Journ. Morph., V. 15, Suppl.
40. PLATE, L., (1903), Ueber die Bedeutung des DARWIN'schen Selections-principis und Probleme der Artbildung. 2. Aufl., Leipzig.
41. PROWAZEK, S., (1901), Spermatologische Studien, in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 13.
42. ROSENBERG, O., (1903), Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze, in: Ber. Deutsch. bot. Ges., V. 21.
43. SCHAUDINN, F., (1902). Beiträge zur Kenntniss der Bakterien und verwandter Organismen. 1. *Bacillus bütschlii* n. sp., in: Arch. Protistenk., V. 1.
44. STANDFUSS, M., (1896), Handbuch der paläarktischen Gross-Schmetterlinge für Forscher und Sammler, 2. Aufl., Jena.
45. STRASBURGER, E., (1900), Ueber Reductionstheilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich, Jena.
46. SUTTON, W. S., (1900), The spermatogonial divisions in *Brachystola magna*, in: Bull. Univ. Kansas, V. 1 (Kans. Un. Quart., V. 9).
47. —, (1902), On the morphology of the chromosome group in *Brachystola magna*, in: Biol. Bull., V. 4.
48. —, (1903), The chromosomes in heredity, *ibid.*, V. 4.
49. TSCHERMAK, E., \*(1902), Ueber die gesetzmässige Gestaltungsweise der Mischlinge, in: Ztschr. landw. Versuchswesen Oesterr.
50. —, (1902 a), Ueber Correlation zwischen vegetativen und sexuellen Merkmalen in Erbsenmischlingen, in: Ber. Deutsch. bot. Ges., V. 20.



51. VAN BENEDEN, E. und A. NEYT (1887), Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale, in: Bull. Acad. Sc. Belg. (3), V. 14.
52. VAN DER STRICHT, O., (1898), La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'œuf de Thysanozoon Brocchi, in: Arch. Biol., V. 15.
53. VEJDOVSKÝ, F. und A. MRÁZEK, (1903), Umbildung des Cytoplasma während der Befruchtung und Zelltheilung. Nach den Untersuchungen am Rhynchelmi-Ei, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 62.
54. WEISMANN, A., (1892), Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung, Jena.
55. —, (1902), Vorträge über Descendenztheorie, gehalten an der Universität zu Freiburg im Breisgau, Jena.

---

Die Arbeit von G. TISCHLER, Ueber Embryosack-Obliteration bei Bastardpflanzen, in: Beihefte Bot. Ctrbl., V. 15, 1903, konnte leider nicht mehr berücksichtigt werden.

---

## Erklärung der Abbildungen.

## Tafel 12.

Die Tafel 12 stellt das Verhalten der elterlichen Chromosomen während der Geschlechtszellenbildung der Bastarde ( $F_1$ -Generation) und bei dem die folgende ( $F_2$ -)Generation einleitenden Befruchtungsacte dar, und zwar wurde der Eibildungsmodus von *Cyclops brevicornis* im Falle essentiell gleichwerthiger Idanten in Vertical-Reihe I, im Falle ungleichwerthiger Idanten in V.-R. II, ferner der Samenbildungsmodus von *Pentatoma* in V.-R. III, derjenige von *Brachystola* in V.-R. IV zu Grunde gelegt.

Vertical-Reihe I (*Cyclops brevicornis*). In der 1. Horizontal-Reihe (P) ist von jedem der beiden elterlichen Individuen, welche 2 sehr nahe verwandten Formen angehören mögen, je ein Doppelkern aus einem beliebigen Punkte der Keimbahn, beispielsweise der Kern einer der Stammzellen der Urgeschlechtszellen, dargestellt. Die Chromosomen sind bei einem der Eltern weiss, beim andern roth gehalten. In jeder der Kernhälften oder Gonomeren sind, statt 6, nur 2 Chromosomen eingetragen. Sie sind durch einen Querstrich in 2 Hälften getheilt, entsprechend ihrer Zusammensetzung aus einem grossväterlichen und einem grossmütterlichen Antheil. Der Einfachheit halber ist angenommen, dass die beiden grosselterlichen Hälften jedes Chromosoms in vererbungsgeschichtlicher Hinsicht einander vollkommen gleichwerthig seien, beziehungsweise, dass ihre individuellen Unterschiede so geringfügig seien, dass sie im Verlauf der folgenden Prozesse ignoriert werden können.

Die 2. Horizontal-Reihe zeigt in der 1. Verticalspalte den Erfolg der Paarung der weissen und rothen Stammform und zwar den 1. Furchungskern ( $F_1$ -Zygote). Das eine Gonomer enthält väterliche, das andere mütterliche Chromosomen, welche bivalent sind, d. h. eine Zusammensetzung aus je 2 grosselterlichen Einzelchromosomen erkennen lassen.

In dieser Form erhält sich die Autonomie der elterlichen Kernhälften durch die ganze Keimbahn hindurch bis zu den Oocyten 1. Ordnung. Hier tritt (3. Horizontal-Reihe) der als „secundäres Keimbläschen“ zu bezeichnende Doppelkern an die Eiperipherie und zwar so, dass die Scheidewand zwischen den Gonomeren tangential zur Eioberfläche zu liegen kommt. Die elterlichen Elemente, an welchen die Längsspaltung deutlich hervortritt, stellen sich paarweise einander gegenüber (S. 190, Fig. Ca), um sodann (4. Horizontal-Reihe) je eine (bivalente) Spalthälfte in den 1. Richtungskörper, eine in die Oocyte 2. O. abzugeben (Aequationstheilung).

In der Oocyte 2. Ordnung (5. Horizontal-Reihe) erfolgt die kreuzweise Zusammenordnung je eines väterlichen und eines mütterlichen Elementes und die Auswechslung der Einzelchromosomen (Symmixis) in der S. 193 beschriebenen Weise. Von der 2. Reifungstheilung an ist hypothetisch angenommen, dass sich bei der Spermatogenese die Vorgänge in der nämlichen Weise vollziehen, wie in der Ovogenese. Dem entsprechend sehen wir (6. Horizontal-Reihe) sowohl beim männlichen als beim weiblichen Bastarde während der 2. Reifungstheilung die neuformirten bivalenten Elemente, welche aus je einer väterlichen und einer mütterlichen, beziehungsweise, da es sich um den Anfang einer neuen Generation handelt, aus je einer grossväterlichen und einer grossmütterlichen Hälfte zusammengesetzt sind, in die Gameten (Samenzellen, bezw. Eizelle und 2. Richtungskörper) eintreten.

Unter der Voraussetzung, dass obige Hypothese richtig ist, enthalten also (vorletzte Horizontal-Reihe) die Gameten der männlichen und weiblichen Bastarde Chromosomen von der nämlichen zusammengesetzten Beschaffenheit.

Bei der die  $F_2$ -Generation einleitenden Befruchtung entstehen demnach (letzte Horizontal-Reihe) ausschliesslich Zygoten von einerlei Beschaffenheit.

Vertical-Reihe II (*Cyclops brevicornis*). Die Vertical-Reihe II zeigt, wieder unter Zugrundelegung des Eibildungsmodus von *Cyclops*, die Geschlechtszellenbildung der Bastarde, unter der Voraussetzung, dass die Chromosomen wenigstens zum Theil essentiell verschieden sind, d. h. dass die Anlagen bestimmter Rassencharaktere auf bestimmte Chromosomen oder Chromosomen-Gruppen localisirt sind. Im Speciellen ist angenommen, dass sich die beiden mit einander zur Kreuzung gelangenden Stammrassen nur hinsichtlich eines einzigen Merkmalpaares unterscheiden. Bleiben wir bei den Copepoden, so können wir beispielsweise annehmen, es werde eine roth gefärbte Varietät einer *Diaptomus*-Art mit einer blauen gekreuzt.

Im Schema sind diejenigen Chromosomen, welche die Träger der antagonistischen, einander correspondirenden Rassenmerkmale darstellen, schraffirt, die übrigen nicht-schraffirt gehalten.

Die Geschlechtszellenbildung verläuft bis zum Schluss der 1. Reifungstheilung (4. Horizontal-Reihe) wie im ersten Falle. Bei der Vorbereitung zur 2. Theilung verweigern die Träger der antagonistischen Merkmale,

also die schraffirten Chromosomen, die Symmixis. Sie stellen sich also nicht, wie die übrigen (nicht-schraffirten), so in die Aequatorialebene ein, dass von jedem Element je eine Hälfte auf jede Seite des Aequators zu liegen kommt (S. 191, Fig. C d und e), sondern die beiden Elemente dieses Paares stellen sich symmetrisch zum Aequator ein, so wie sich bei gewöhnlichen Kerntheilungsprocessen die beiden Spaltheilungen eines Chromosoms orientiren (5. Horizontal-Reihe). Es findet demnach keine Auswechslung der Einzelchromosomen statt, sondern die betreffenden Elemente werden bei der 2. Theilung (6. Horizontal-Reihe) als ganze auf die Pole vertheilt. Sowohl der männliche als der weibliche Bastard liefert demnach zwei verschiedene Gameten, je nachdem von dem die Symmixis verweigernden, antagonistischen Chromosomenpaare das eine (roth schraffirte) oder das andere (weiss schraffirte) Element dem Gamet zugetheilt wurde. Die Gameten sind folglich in Bezug auf das betreffende Merkmal-paar rein (vorletzte Horizontal-Reihe), und so entstehen durch wechselseitige Verbindung der Gameten die 4 MENDEL'schen Combinationen (letzte Horizontal-Reihe).

**Vertical-Reihe III (*Pentatoma*).** In der Prophase der 1. Theilung (3. Horizontal-Reihe) tritt nach den Angaben von MONTGOMERY eine Conjugation je eines väterlichen und eines mütterlichen (längs gespaltene) Chromosomas ein (vgl. S. 189). Während dieser Vereinigung würde nach DE VRIES ein Austausch von Anlagen zwischen den elterlichen Chromosomen stattfinden (s. Nebenfigur; vgl. S. 212).

In der 1. Theilung erfolgt eine reinliche Scheidung der bisher gepaarten, elterlichen Elemente auf Grund einer Reductionstheilung (4. Horizontal-Reihe), so dass die Spermatoocyten bezw. Oocyten 2. O. entweder nur väterliche oder nur mütterliche Elemente enthalten. Durch die auf Grund des Längsspaltungsprocesses vor sich gehende 2. Theilung (6. Horizontal-Reihe) wird naturgemäss in Bezug auf die Vertheilung der elterlichen Antheile nichts geändert, es entstehen demnach Gameten, welche in Bezug auf die Rassencharaktere vollkommen rein sind (vorletzte Reihe), und bei der wechselseitigen Kreuzung kommen abermals die MENDEL'schen Combinationen zu Stande (letzte Reihe).

**Vertical-Reihe IV (*Brachystola*).** Bei *Brachystola* sind nach den Angaben von SUTTON die Chromosomen in verschiedenen, constanten Grössenabstufungen vorhanden (S. 193). Je einem väterlichen Chromosom entspricht ein gleich grosses mütterliches (2. Horizontal-Reihe). Bei der in den Prophasen der 1. Theilung stattfindenden Conjugation vereinigen sich die einander entsprechenden Chromosomen zu bivalenten (längs gespaltene) Elementen (3. Horizontal-Reihe), und von diesen bivalenten Elementen tritt bei der 1. Theilung auf Grund einer Aequation je eine bivalente Spaltheilung in jede der Spermatoocyten bezw. Oocyten 2. O. (4. Horizontal-Reihe).

Bei der 2. Theilung erfolgt eine Zerlegung der bivalenten Elemente, also eine Reduction. Die bivalenten Elemente können sich dabei in

beliebiger Weise im Aequator einstellen (5. Horizontal-Reihe), so dass sowohl beim männlichen als beim weiblichen Bastarde (im Falle, dass bloss 2 Chromosomenpaare vorhanden sind) je viererlei Gameten auftreten (6. und 7. Horizontal-Reihe). Es ergeben sich danach bei der Zygotenbildung (letzte Reihe) zahlreiche Combinationsmöglichkeiten, und wenn wir uns daher denken, dass jedes Paar von gleich grossen Chromosomen einem besondern Merkmalspaare entspreche, so werden die Merkmale der mit einander gekreuzten Rassen in der  $F_2$ -Generation in den verschiedensten, auf Grund der Wahrscheinlichkeitsrechnung festzustellenden Combinationen auftreten.

D 945



-----  
Lippert \* Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.  
-----



This book should be returned to  
the Library on or before the last date  
stamped below.

A fine is incurred by retaining it  
beyond the specified time.

Please return promptly.

