

Blätter und der Blattzeichnung keine eindeutigen Beziehungen feststellen konnten (vgl. Tabelle 2), wurden bei der Auslese Pflanzen mit ungezeichneten Blättern, die zudem einem Kleebestand ein einheitliches und ansehnlicheres Bild geben, bevorzugt. Nach KAJANUS (1) wird die Zeichnung der Blätter, die über Fehlen derselben dominiert, durch zerstörtes Chlorophyll und durch mit Luft erfüllte Interzellularen bedingt. Es liegt daher nahe, mit NESSLER (3) zu vermuten, „daß die Assimilationstätigkeit der gezeichneten Blätter geringer ist als die der ungezeichneten“.

In Tabelle 5 ist das Auftreten der Blattzeichnung in Nachkommenschaften verschieden stark gezeichneter Pflanzen angegeben.

Tabelle 5.

Blattzeichnung der Nachkommenschaften von	stark gezeichnet %	mittelstark gezeichnet %	ungezeichnet %
13 Pflanzen ohne Blattzeichnung	3,6	29,9	66,5
12 Pflanzen mit mittelstarker Blattzeichnung...	4,7	55,6	39,7
10 Pflanzen mit starker Blattzeichnung.....	21,0	61,1	17,9

Im Mittel von 13 Nachkommenschaften von Pflanzen ohne Blattzeichnung betrug der Prozentsatz ungezeichneter Pflanzen 66,5, so daß,

ähnlich wie bei der Blattfarbe, die Verdrängung unerwünschter Formen auf dem Wege weiterer Auslese ohne Schwierigkeiten mit Erfolg durchgeführt werden kann.

Zusammenfassend können wir feststellen, daß der Blattfarbe für die Kleezüchtung eine erhebliche Bedeutung zukommt. Wenngleich ihre Variationsbreite bei den übrigen Leguminosen, Gräsern und sonstigen Futterpflanzen sehr verschieden und mitunter sehr gering ist, werden wir auch bei ihnen bestrebt sein müssen, vorhandene Unterschiede unbedingt auszunutzen. Die Blattfarbe stellt ein einfaches, leicht zu handhabendes Merkmal für die Auslesezüchtung auf höheren Eiweißgehalt dar und gibt uns ein Mittel an die Hand, das auf züchterischem Wege gewonnene Eiweiß, das mit Recht als das billigste gilt, in stärkerem Maße als bisher zu erzeugen.

Literatur:

(1) KAJANUS, B.: Über die Blattzeichnung des Rotklee. Botaniska Notiser, 1912.

(2) LOWIG, E., und E. DEICHMANN: Untersuchungen über Korrelationen zwischen Merkmalen und Leistungseigenschaften bei Grünfutterpflanzen. Zeitschr. f. Züchtung, Reihe A, 17, Heft 3, 1932.

(3) NESSLER, H.: Der Rotklee, *Trifolium pratense*. Eine Monographie. Arch. für Pflanzenbau, 5, Heft 4, 1931.

(4) STECHE, TH.: Die Bestimmung des Chlorophylls nach WILLSTÄTTER in landwirtschaftlichen Massenuntersuchungen. Journ. f. Landw. 75, 1927.

Die Störungserscheinungen in den Reifungsteilungen und die Entstehung orthoploider Gonen bei Haplodiplonten.

(Sammelreferat.)

Von H. Bleier, Wageningen.

Als Haplodiplonte werden Organismen bezeichnet, die in der Diplophase die Chromosomenzahl der Haplophase, also in somatischen Zellen Kerne mit reduzierter Chromosomenzahl besitzen (BLEIER 1933). Bei verschiedenen Metazoen sind die männlichen Tiere regelmäßig Haplodiplonte; das bekannteste Beispiel bieten die Drohnen. Bei Pflanzen kommen haplodiplonte Formen neben den Diplonten als natürliche Vertreter einer Art nicht vor. Dagegen sind in den letzten 10 Jahren bei einigen Angiospermen als seltene Ausnahmen einzelne haplodiplonte Pflanzen gefunden worden. Meistens traten sie nach erfolglosen Artbastardierungsversuchen auf. Diese Haplodiplonten gleichen den Diplonten in jeder Beziehung so genau, daß sie meistens erst erkannt werden, wenn sie bei

der Blüte Sterilitätserscheinungen zeigen und deshalb cytologisch untersucht werden. Da man früher Bastardierungsversuche fast nie mit gleichzeitigen cytologischen Untersuchungen verband, wurden die ersten Fälle von Haplodiplonten bei Angiospermen nicht vor dem Jahre 1922 (BLAKESLEE, BELLING, FARNHAM und BERGNER) bekannt. Nicht einmal in allen Fällen wurde ein schwächeres Aussehen der Haplodiplonten beobachtet, wenn auch die Zellengröße wohl immer geringer ist als bei den normalen Pflanzen. Ein einziger haploider Chromosomensatz ist demnach bei Angiospermen prinzipiell fähig, die normale Entwicklung einer Pflanze zu garantieren. Dagegen treten Störungen bei der Reduktionsteilung auf, wenn die Haplodiplonten nicht autopolyploid sind. Ent-

wicklungs- und zellmechanisch besteht somit eine vollkommene Übereinstimmung mit Artbastarden. Im Gegensatz zu den Pflanzen konnten bisher bei den Tieren künstlich zur Entwicklung angeregte haploide Zellen nur bis zu den jüngsten Entwicklungsstadien gebracht werden.

Die Störungen bei den Reifungsteilungen der verschiedenen Haplodiplonten verlaufen nicht übereinstimmend. Bei den Tiermännchen sind sie so abgeändert und entwicklungs- und zellmechanisch fixiert worden, daß immer normale Geschlechtszellen entstehen können. Bei den haplodiplonten Pflanzen ist der Verlauf wie bei Bastarden weitgehend davon abhängig, wie viele Gemini gebildet werden und wie viele Chromosomen als Univalente die heterotype Teilung beginnen. Unter diesen Gesichtspunkten lassen sich die Störungserscheinungen in engem Anschluß an die Bastardstörungen gruppieren: 1. Haplodiplonte Tiermännchen; in der Regel nur Univalente. 2. Haploide und allopolyploide haplodiplonte Pflanzen; in der Regel nur Univalente. 3. Autopolyploide haplodiplonte Pflanzen; in der Regel nur Gemini. 4. Autoallopolyploide haplodiplonte Pflanzen; Gemini und Univalente.

Haplodiplonte Tiere

Ob alle haplodiplonten Tiere auch haploid sind, läßt sich nicht mit Sicherheit sagen; es ist wohl möglich, daß einige dieser Männchen mit höheren Chromosomenzahlen, wie z. B. die Drohnen (x und $2x = 16$) polyploid sind. Da in der heterotypen Teilung manchmal bei ihnen auch Paarung vorzukommen scheint (vgl. NACHTSHEIM), allerdings als Ausnahme, könnte man auf Polyploidie schließen. Auf den Verlauf der Reifungsteilungen haben diese Ausnahmen aber keinen Einfluß. Es lassen sich 2 verschiedene Typen unterscheiden: Der *Apis*-Typus und der *Icerya*-Typus.

Apis-Typus.

Bei den Vertretern des *Apis*-Typus verläuft die erste Reifungsteilung, die heterotype Teilung, abortiv; es findet keine Kernteilung sondern nur eine Zellteilung statt, durch die aber nur ein kleines Stück Cytoplasma abgetrennt wird. Sie wurde zuerst von MEVES (1907) für *Apis mellifica* ausführlich beschrieben, weshalb ich sie als *Apis*-Typus bezeichnen möchte. Sie wurde für folgende Arten festgestellt (Tab. 1):

In Abb. 1 gibt MEVES (1907, Tafel 24) Zeichnungen des Verlaufs der beiden Reifungsteilungen bei der Drohne. In der Prophase ($a-c$)

Tabelle 1. Haploide Tiermännchen.

Art	2 x u. x	Autor
<i>Apis mellifica</i>	16	MEVES 1907
<i>Vespa maculata</i>	?	MARK u. COPELAND 1907
<i>Vespa crabro</i>	?	MEVES u. DUES- BERG 1908
<i>Camponotus herculeanus</i>	?	LAMS 1908
<i>Xylocopa violacea</i>	16	GRANATA 1913
<i>Dryophania erinacei</i>	12	WIEMAN 1915
<i>Paracopidoscopsis flo-</i>	8	PATTERSON u.
<i>vidanus</i>		PORTER 1917
<i>Pteronidea melanaspis</i>	8	PEACOCK 1928
<i>Pteronidea ribesii</i>	8	SANDERSON 1932
<i>Sirex cyaneus</i>	8	PEACOCK u. GRESSON 1931.

zeigen die Chromatinfäden Doppelnatur, noch deutlicher in der Diakinese (c u. d). Zwischen den beiden Centriolen wird die Polarisierung des Cytoplasmas in der Form von Spindelfasern sichtbar; auch der Kern geht allmählich aus der runden (d) in eine Spindelform über (e). Die Bipolarisierung der Zelle und des Kerns wird immer deutlicher ($f-h$); diese Stadien sind wohl als Prometaphase zu betrachten. Die 16 Chromosomen lassen ihre Längsspaltung als Doppelkugeln erkennen. Sie wandern gegen die Mitte der Kernspindel, bilden aber keine eigentliche Äquatorialplatte, sondern bleiben immer etwas unregelmäßig verstreut liegen. Die Kernmembran wird nicht aufgelöst. Inzwischen hat sich am einen Zellpol auch eine Cytoplasmaknospe ausgebildet. Es findet aber keine Anaphasenwanderung der Chromosomen statt ($i-m$); die Chromosomen gehen vielmehr in den Interkinesezustand über ($k-n$). Auch die Bipolarisation des Kerns wird schwächer, während die Abschnürung der Cytoplasmaknospe oder des „Richtungskörpers“ fortschreitet. Die heterotype Teilung verläuft abortiv. Eine Zellteilung kann zwar durchgeführt werden, doch wird nur ein kleines Stück Cytoplasma abgeschnürt, da keine Kernteilung stattfindet. Die Chromosomen machen zwar alle Entwicklungsstadien der heterotypen Teilung durch, da aber nur ein haploider Chromosomensatz vorhanden ist, kann keine Paarung erfolgen. Der Bewegungsmechanismus der Chromosomen ist dadurch gestört, und die Chromosomen können keine Äquatorialplatte bilden, es kann keine Abstoßung von Gemini-partnern an die Pole eintreten. Artbastarde mit nur univalenten Chromosomen zeigen ganz identische Erscheinungen, keine Äquatorialplatte, keine regelmäßige Polwanderung und häufig auch Restitutionskernbildung. Da bei den haploiden Tieren die Kernmembran bei der

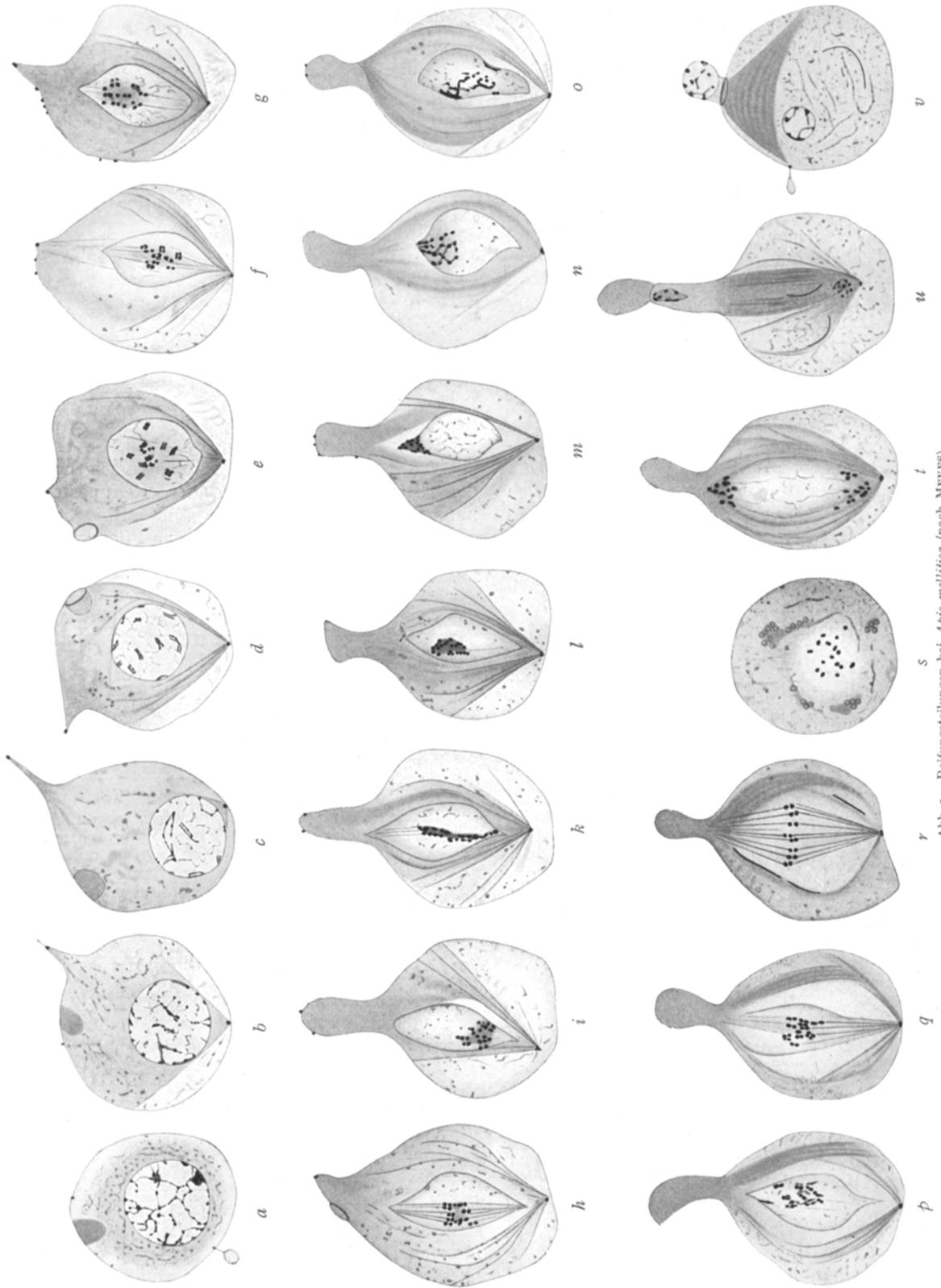


Abb. 1. Reifungsteilungen bei *Apis mellifica* (nach MEVES).

heterotypen Teilung erhalten bleibt, so ist die Restitutionskernbildung in allen Fällen gesichert. Es folgt nun die zweite Teilung als Äquationsteilung. Die Bipolarisation in Zelle und Kern beginnt wieder deutlicher zu werden, auch die Chromosomen differenzieren sich wieder als deutliche Doppelkugeln aus ($o-g$). Die Spindelachse behält die gleiche Richtung wie in der ersten Teilung bei; den einen Pol bildet die Centriole, den zweiten die Zellknospe; die Kernmembran verschwindet. Die Metaphase (r und s , Polansicht) und Anaphase (t) verlaufen normal. An die beiden Pole gelangen je 16 Chromosomenhälften. Der eine Kern wandert in eine zweite Cytoplasmaknospe hinein (u) und wird auch abgetrennt (v). Die Abschnürung von 2 Cytoplasmastücken und einem Kern zeigt eine gewisse Ähnlichkeit mit der Richtungskörperbildung von Eiern.

Obwohl bei den haploiden Tieren keine Befruchtung stattgefunden hat und auch die Chromosomenzahl nie verdoppelt war, also auch nicht reduziert zu werden braucht, beginnen dennoch zum normalen Entwicklungszeitpunkt die Spermatocyten die Reifungsteilungen. Da aber keine Chromosomenpaarung möglich ist, versagt der Chromosomenbewegungs- und -verteilungsmechanismus, die Kernmembran wird überhaupt nicht mehr aufgelöst (wohl eine phylogenetische Neuerwerbung), der Kern der heterotypen Teilung geht in einen Interkinetikern über, und der ganze erste Reifungsteilungsschritt endigt in der Abtrennung einer Cytoplasmaknospe als Rudiment einer Zellteilung. Für die Äquationsteilung liegen die Verhältnisse dadurch ganz normal und sie verläuft auch normal.

Im wesentlichen ganz gleich verhalten sich die Reifungsteilungen auch bei den anderen oben aufgezählten Arten, nur entstehen bei *Vespa*, *Pteronidea*, *Dryophanta*, *Camponotus* und *Paracopidosimopsis* nach der Äquationsteilung statt nur einer zwei Zellen.

Icerya-Typus.

Bei den haploiden Tiermännchen wurde noch ein anderer Typus der Reifungsteilungen festgestellt. Bei ihm sind die Reifungsteilungen zu einer Äquationsteilung rückgebildet. Er soll als *Icerya*-Typus bezeichnet werden, weil die Teilungsvorgänge zum erstenmal bei *Icerya purchasi* durch SCHRADER u. HUGHES-SCHRADER (1926) vollständig festgestellt worden sind. Bei *Aleurodes proleptella* (THOMSEN) kann man zwar noch erkennen, daß es sich um die zweite Reifungsteilung handelt, in allen anderen Fällen

aber, *Icerya purchasi* (SCHRADER u. HUGHES-SCHRADER 1926), *I. littoralis*, *I. montseratensis*, *Echinicerya anomola* (HUGHES-SCHRADER 1930), *Tetranychus bimaculatus* (SCHRADER 1923) und *Trialeurodes vaporariorum* (THOMSEN), ist diese Teilung von einer gewöhnlichen somatischen Teilung nicht mehr zu unterscheiden. *Tetranychus* besitzt 3, alle anderen Arten haben nur 2 Chromosomen.

Haplodiplonte Pflanzen.

Die haplodiplonten Pflanzen sind Ausnahmefälle. Die Reifungsteilungen sind deshalb in den meisten Typen in ihrem Verlauf lange nicht so konstant wie bei den Tiermännchen. Trotzdem kann man auch hier, wie weiter oben schon erwähnt, ganz charakteristische Typen unterscheiden.

Datura-Typus.

Die haplodiplonte *Datura* ist haploid. Sie und alle anderen haploiden Haplodiplonten zeigen in den Störungserscheinungen der Reifungsteilungen große Übereinstimmung. Es ist bis jetzt schon eine große Anzahl haploider Pflanzen in den verschiedensten Familien der Angiospermen gefunden worden, wie Tab. 2 zeigt.

Tabelle 2. Haploide Pflanzen.

Art	2x u. x	Autor
<i>Datura stramonium</i> . . .	12	BELLING u. BLAKESLEE 1927
<i>Matthiola incana</i> . . .	7	LESLEY u. FROST 28
<i>Solanum lycopersicum</i> .	12	LINDSTROM 1929
<i>Nicotiana Langsdorffii</i> .	9	KOSTOFF 1929
<i>Nicotiana glutinosa</i> . .	12	GOODSPEED u. AVERY 1929
<i>Oenothera franciscana</i> .	7	EMERSON 1929 u. a.
<i>Oenothera Hookeri</i> . . .	7	STOMPS 1930 u. a.
<i>Oenothera blandina</i> . . .	7	CATCHESIDE 1932
<i>Crepis capillaris</i>	3	HOLLINGSHEAD 1930
<i>Pharbitis Nil</i>	15	U 1932
<i>Triticum monococcum</i> .	7	KIHARA und KATAYAMA 1932
<i>Zea Mais</i>	10	RANDOLPH 1932

Alle diese Haploiden zeigen in der heterotypen Teilung keine Chromosomenpaarung, wenn auch bei einigen als Ausnahme einige Bivalenten festgestellt werden konnten. Die eingehendsten Untersuchungen liegen von *Oenothera* vor, weshalb sie als Beispiel beschrieben werden soll.

In der Prophase der ersten Reifungsteilung findet im allgemeinen keine Chromosomenpaarung statt, dagegen sind die univalenten Chromosomen längsgespalten, wie dies am deutlichsten RANDOLPH für das Leptoten beim haploiden Mais nachgewiesen hat. Alle Stadien der Prophase, auch die Synapsis, werden von den Chro-

mosomen ganz normal durchlaufen, nur fehlt die Paarung.

In der Diakinese (Abb. 2, a) sind 7 univalente Chromosomen und der Nucleolus zu sehen. In

Metaphase enthält eine normale zweipolige Spindel und die 7 Chromosomen regellos über sie verstreut. Die Kernspindel kann also ganz normal ausgebildet werden, während die Chro-

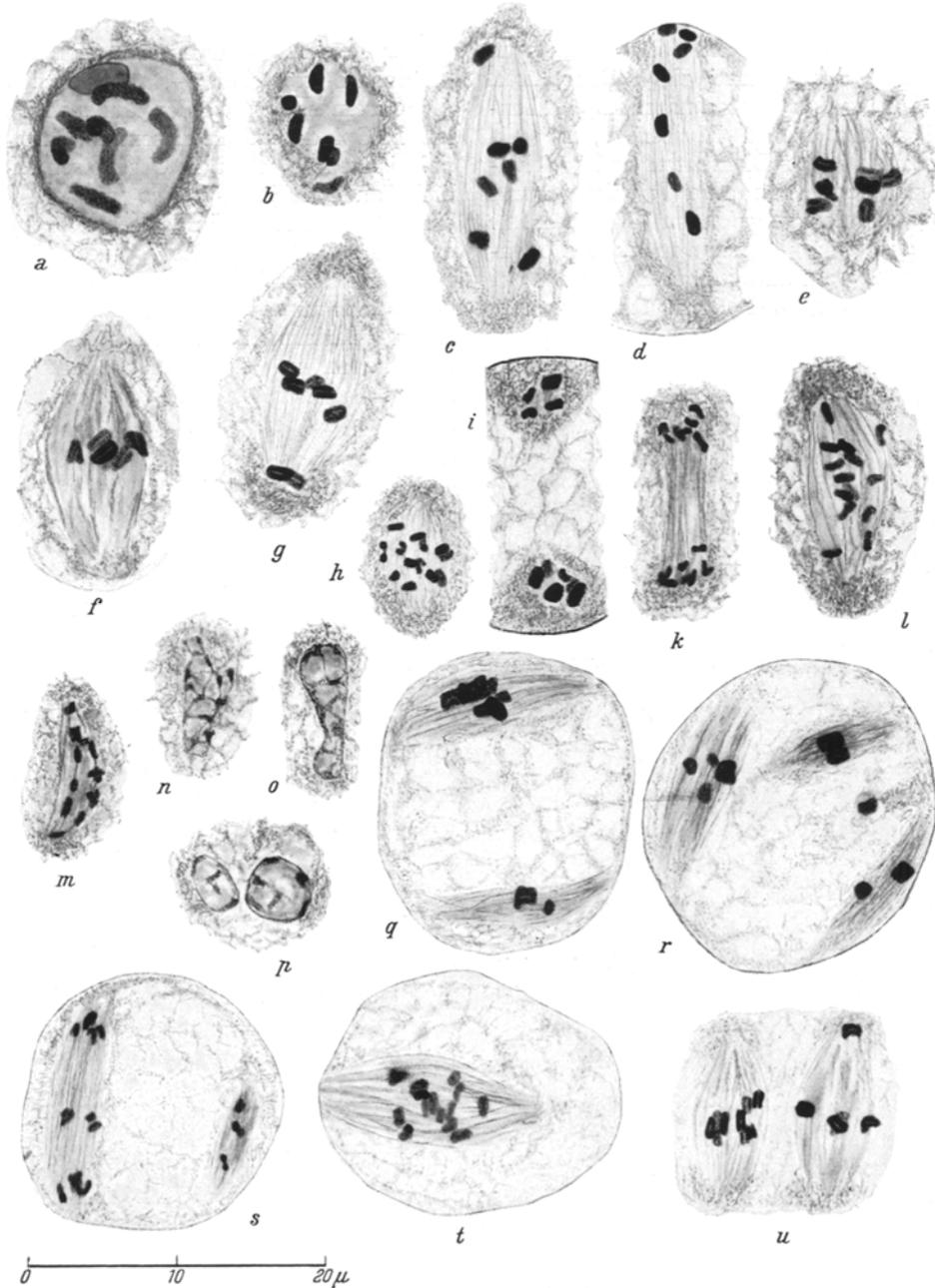


Abb. 2. Reifungsteilungen bei *Oenothera franciscana* und *Oe. Hookeri* (nach BLEIER).

der Prometaphase (b) ist die Kernmembran und der Nucleolus verschwunden und die Kerngrundsubstanz (Paragenoplast) bildet über ein mehrpoliges Zwischenstadium die Spindel. Die

mosomen keine Äquatorialplatte bilden können, da die Voraussetzungen für eine geregelte Bewegung, die Chromosomenpaarung fehlt. Halbspindeln kommen nicht vor. In den Ausnahm-

fällen aber, wo ein oder mehrere Chromosomenpaare entstanden sind, findet man diese immer im Äquator, während die übrigen univalenten Chromosomen zufallsmäßig über die Spindel verteilt bleiben. In Abb. 3 sind einige Fälle mit Bi-Tri- und Tetravalenten von *Oenotheren* wiedergegeben. Statistische Untersuchungen über die Häufigkeit liegen für einige *Oenotheren* vor. Bei *Oe. blandina* wurden unter 1245 Pollenmutterzellen 222 mit 1 Bivalenten, 17 mit 2 Bivalenten, 2 mit 1 Bivalenten und 1 Trivalenten, 1 mit Gemini, 12 mit 1 Trivalenten und 1 mit 1 Quadivalenten gefunden (CATCHESIDE). Bei *Oe. franciscana* hatten von 2437 Pollenmutterzellen 143 ein und 3 zwei Bivalente, bei *Oe. Hookeri* von 1310 Pollenmutterzellen 145

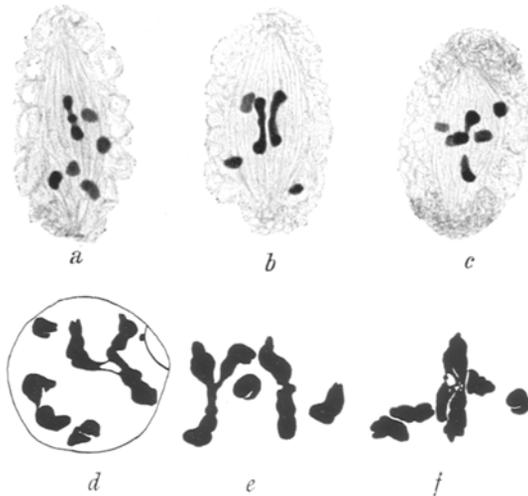


Abb. 3. Multivalente Chromosomenkomplexe in der heterotypen Teilung haploider *Oenothera Hookeri* (a—c nach BLEIER) und *Oenothera blandina* (d—f nach CATCHESIDE).

ein und 9 zwei Bivalente (BLEIER). Es handelt sich also immer nur um Ausnahmen und es ist noch vollkommen unbekannt, weshalb manchmal Paarung stattfindet (vgl. BLEIER). Daß Außenfaktoren vielleicht eine Rolle spielen, legen die Beobachtungen EMERSONS bei *Oe. franciscana* nahe, der in einer Knospe ganz selten, in einer anderen fast immer ein Bivalentes gefunden hat.

Da der Bewegungsmechanismus der Chromosomen in der heterotypen Teilung ausgeschaltet ist — ausgenommen sind die Bivalenten, die sich normal an die Pole bewegen —, so werden die Chromosomen bei der Spindelteilung so auf die beiden Pole und auf die Tochterkerne verteilt, wie man nach ihrer zufälligen Lage in der Spindel erwarten muß, nämlich zufallsmäßig. Dies gilt aber nur für den Fall, daß nicht andere

Entwicklungsvorgänge diese Verteilung verhindern. In der späteren Anaphase setzt nämlich die Längsspaltung der Chromosomen, die schon in der frühen Prophase sichtbar, dann aber wieder verschwunden war — auch z. B. bei *Dryophanta* konnte WIEMAN die Längsspaltung in der Prophase und ihre Rückbildung in der Metaphase feststellen —, von neuem ein, und die Chromosomen werden dadurch beweglich. Ist die Spindel nun in diesem Stadium noch bipolarisiert und liegen die Chromosomen nicht zu dicht an den Polen (g), so wandern alle oder einige Chromosomen in den Äquator (e) und bilden eine Äquatorialplatte (f, g); die Längshälften trennen sich und die Tochterchromosomen bewegen sich an entgegengesetzte Pole (h), wie in einer Äquationsteilung. In der ersten Telophase liegen dann an jedem Pol 7 „halbe“ Chromosomen (k), oder wenn nicht alle Chromosomen sich längsgeteilt haben, halbe und ganze Chromosomen (i). Fast für alle Haploiden wird zufallsmäßige Verteilung der Chromosomen auf die Tochterkerne als die Regel angegeben. Statistische Untersuchungen, die alle Fälle der verschiedenen Teilungsmöglichkeiten umfassen, wurden aber nur bei *Oe. Hookeri* durchgeführt, und diese haben gezeigt, daß höchstens bei 22% Pollenmutterzellen eine Zufallsverteilung ganzer Chromosomen stattgefunden hatte. Im Rest der Zellen hatten sich einige oder alle Chromosomen längsgeteilt, oder es waren Restitutionskerne (l—o) entstanden (BLEIER). In der Interkinese sind dann 1, 2 oder mehr Kerne vorhanden, und jeder Kern bildet in der zweiten Reifungsteilung eine Spindel (q—u). Die Spindeln enthalten ganze Chromosomen mit deutlichem Längsspalt oder Längshälften (q, r). Auch in der homiootypen Teilung führen nur die Chromosomen, die sich spalten, normale Bewegungen aus. Daß sich die Chromosomen aber auch zweimal längsspalteln können, zeigt Abb. 11 mit 14 Doppelchromosomen in 2 Spindeln. Auch bei *Crepis* scheinen zwei Längsspaltungen vorkommen zu können (HOLLINGSHEAD).

Nicotiana-Typ.

Der *Nicotiana*-Typ umfaßt die allopolyploiden Haplodiplonten. Er wurde bisher bei *Nicotiana Tabacum* (CHIPMAN u. GOODSPEED, CHRISTOV, CLAUSEN u. LAMMERTS, CLAUSEN u. MANN, McGRAY u. RUTTLE) und *Triticum compactum* (GAINES u. AASE) gefunden. Die zellmechanischen Verhältnisse zeigen keine wesentlichen Unterschiede von den Haploiden. Sie besitzen in der Regel auch nur Univalente, ausnahmsweise einige bivalente Chromosomen. Die Be-

schreibung der Reduktionsteilung der Haploiden gilt deshalb auch für die Allopolyploiden.

Eine Besonderheit des haplodiplonten *Triticum* ist erwähnenswert. Manchmal waren alle Zellen einer Anthere zu einem vielkernigen Plasmodium verschmolzen, wobei auch Kernverschmelzungen eingetreten waren (Abb. 4, a, b). Auch beim Pollen kamen derartige Verschmelzungen vor (Abb. 4 c).

Entstehung haploider und polyplorder Gonon.

Die haploiden Tiermännchen entwickeln nur haploide Spermatozoen. In der Spermatogenese existiert beim *Iceryatyp* nur noch eine Äquationsteilung, die heterotype Teilung ist vollkommen ausgefallen; beim *Apis*-Typ ist die rudimentäre heterotype Teilung so ungeändert, daß praktisch auch nur eine Äquationsteilung erfolgt. Es findet also keine Reduktion der Chromosomenzahl statt.

Bei den haploiden und allopolyploiden Pflanzen kann die Reduktionsteilung ganz verschieden verlaufen, wie oben gezeigt wurde. Aber auch bei diesen Objekten wurden haploide und polyplorde Gonon erhalten. Die verschiedenen Möglichkeiten möchte ich in einem Schema zusammenfassen.

Ganz selten kommt es bei *Crepis* (HOLLINGSHEAD) und *Oenothera* (BLEIER) vor, daß schon einige Pollenmutterzellen wieder diploid geworden waren (Schema, Fall I). Die Reduktionsteilung verläuft dann ganz normal, und es entstehen normale, haploide Gonon.

Hat aber keine Erhöhung der Chromosomenzahl auf die somatische Anzahl vor der Reduktionsteilung stattgefunden, dann kann die heterotype Teilung durch Bildung eines Restitutionskerns abgeschlossen werden; durch die darauf folgende homiootype Teilung entstehen Dyaden. Die Reifungsteilungen verlaufen dann wie bei den Tiermännchen des *Apistyps*. Der Restitutionskern der Interkinese kann die reduzierte (Fall II), oder wenn die Längsspaltung der

Chromosomen schon durchgeführt ist, die somatische Chromosomenzahl (Fall VIII) enthalten. Entsprechend besitzen dann die Dyaden Kerne mit reduzierter oder somatischer Chromosomenzahl. Sie kommen bei manchen Haplodiplonten sehr häufig vor (vgl. Tab. 3).

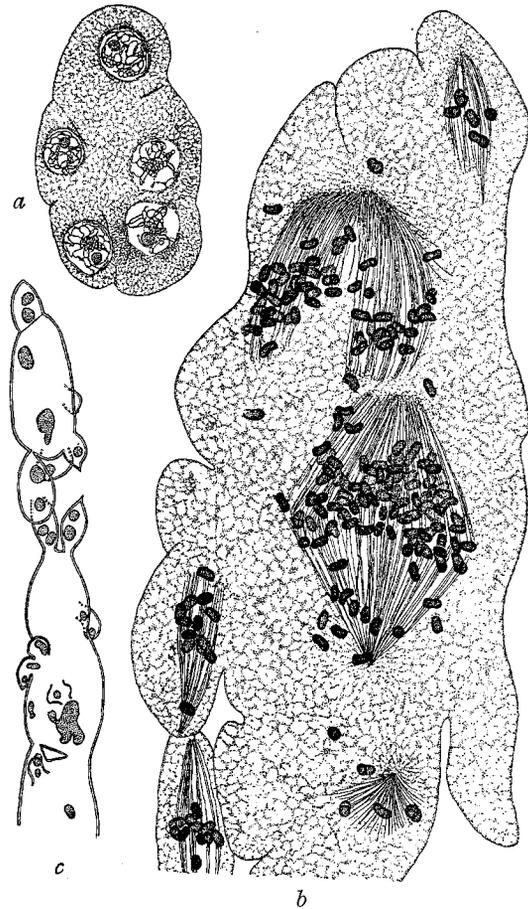


Abb. 4. Zellverschmelzungen und Riesenspindeln bei den Reifungsteilungen (a, b) und Pollenverschmelzungen (c) des haploiden *Triticum compactum* (nach GAINES und AASE).

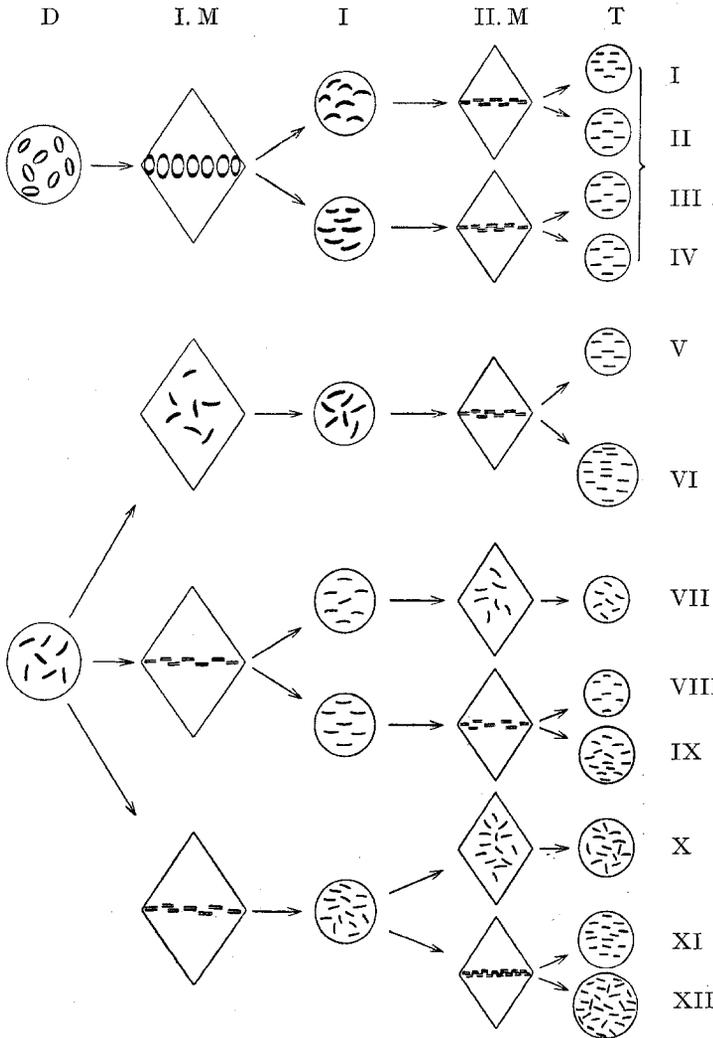
Wenn nach beiden Reifungsteilungen Restitutionskerne gebildet werden, so entstehen Mo-

Tabelle 3. Anzahl Zellen im Tetradenstadium bei haplodiplonten Pflanzen.

Art	Anzahl Zellen im Tetradenstadium					Summe	Autor
	1	2	3	4	> 4		
<i>Datura stramonium</i>	—	187	wenig	1385	278	1867	BELLING und BLAKESLEE
<i>Matthiola incana</i>	—	1160	—	2840	—	4000	LESLEY und FROST
<i>Nicotiana tabacum</i>	3	285	99	19	—	406	CHIPMAN und GOODSPEED
<i>Nicotiana glauca</i>	—	18	34	692	43	787	CHIPMAN und GOODSPEED
<i>Crepis capillaris</i>	—	195	57	19	—	282	HOLLINGSHEAD
<i>Oenothera blandina</i>	12	63	21	93	2	180	CATCHESIDE
<i>Oenothera franciscana</i>	1	73	16	104	44	237	BLEIER
<i>Oenothera Hookeri</i>	—	13	3	156	14	186	BLEIER

naden statt Tetraden. Sie wurden bisher nicht häufig gefunden (Tab. 3). Sie können die somatische (Fall III, VII) oder doppelte somatische Chromosomenzahl (Fall IX) besitzen.

Tritt eine Restitutionskernbildung in der zweiten Reifungsteilung ein, dann enthalten die Kerne die reduzierte Chromosomenzahl, wenn



Schema. Entstehung orthoploider Gonen bei Hapliden. Die untereinander liegenden Stadien sind von links nach rechts: Diakinese (D), heterotype Metaphase (I. M), Interkinese (I); homoitype Metaphase (II. M) und Tetradenstadium (T). (Nach BLEIER.)

eine einmalige Längsspaltung in der I. Teilung erfolgt war (Fall IV) und die somatische Chromosomenzahl, wenn sich die Chromosomen zweimal längsgespalten haben (Fall VI).

Führen die Chromosomen zwei Längsspaltungen durch und bilden sich keine Restitutionskerne, dann entstehen Tetraden mit reduziertem Chromosomenbestand (Fall V).

Restitutionskernbildung ist wohl eine der häufigsten Ursachen für die Bildung haploider und polyploider Gonen; weniger häufig scheint doppelte Längsspaltung der Chromosomen vorzukommen.

Oenothera-Typ.

Bei zwei tetraploiden Gigasformen von Oenotheren, *O. Lamarckiana gigas* (HÅKANSSON) und *O. biennis gigas* (STOMPS 1928) wurden diploide Nachkommen gefunden. Verglichen mit ihren Eltern sind sie als diploide Haplodiplonte zu bezeichnen. In ihren Chromosomenverhältnissen — auch fast ganz geno- und phaenotypisch — stimmen sie mit den diploiden Ausgangsarten der Gigasformen überein. HÅKANSSON berichtet über den Verlauf der Reduktionsteilung in ihren Pollenmutterzellen. Sie unterscheidet sich nicht von dem der diploiden Stammform. In der Diakinese (Abb. 5 a) bilden 12 Chromosomen einen Ring, 2 sind gepaart. In der heterotypen Metaphase zeigt der Ring die bekannte Zickzackanordnung der Oenotherenchromosomen (Abb. 5 b). Es entstehen zwei normale Interkinesekerne (Abb. 5 c). Die Haplonten werden haploid, die Diplonten diploid, so daß man diese Formen überhaupt nur unter Berücksichtigung ihrer Abstammung von den Gigasformen als Haplodiplonte feststellen und bezeichnen kann.

Solanum-Typ.

Das haplodiplonte *Solanum nigrum* ist nach einer erfolglosen Artbastardierung von JØRGENSEN erhalten worden. *Solanum nigrum* selbst ist hexaploid ($2 \times = 72$) und der Haplodiplont triploid ($2 \times = 36$). Von diesen 3 Chromosomensätzen sind 2 homolog und bilden bei der Reduktionsteilung Gemini. Die Anzahl der Gemini schwankt zwischen 3 und 12, am häufigsten sind 5—8 Gemini gefunden worden. Abbildung 6 a ist eine Diakinese mit 3—4 Gemini. In Abb. 6 b wird gerade

die Kernmembran aufgelöst. Während der Metaphase liegen die Gemini im Äquator (Abb. 6 c, d, e), die Univalenten regellos über die Spindel zerstreut. Die Geminipartner wandern an entgegengesetzte Pole und die Univalenten werden gleichzeitig zufallsmäßig auf die 2 Pole verteilt (Abb. 6 f). Zurückbleibende Chromosomen können sich auch längsspalten. Im allgemeinen erfolgt die Längs-

spaltung aller Chromosomen erst in der zweiten Teilung, wodurch diese recht normale Bewegungsverhältnisse zeigt. Es entstehen meistens vier Kerne. Die Reduktionsteilung verläuft also

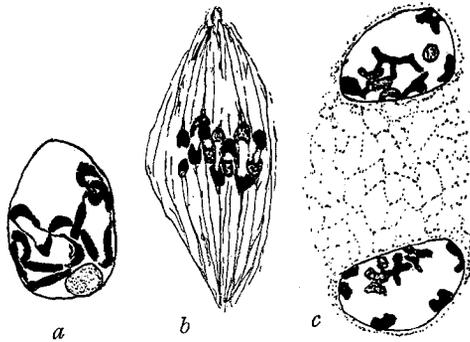


Abb. 5. Diakinese, Metaphase und Interkinese, der haplodiplonten *Oenothera Lamarchiana gigas* (nach HAKANSSON).

ganz ähnlich wie bei triploiden Bastarden des *Drosera*-Typs. Restitutionskerne wurden nicht gefunden.

Ein im Typus gleicher Haplodiplont ist auch bei dem allohexaploiden *Nicotiana rustica-pani-*

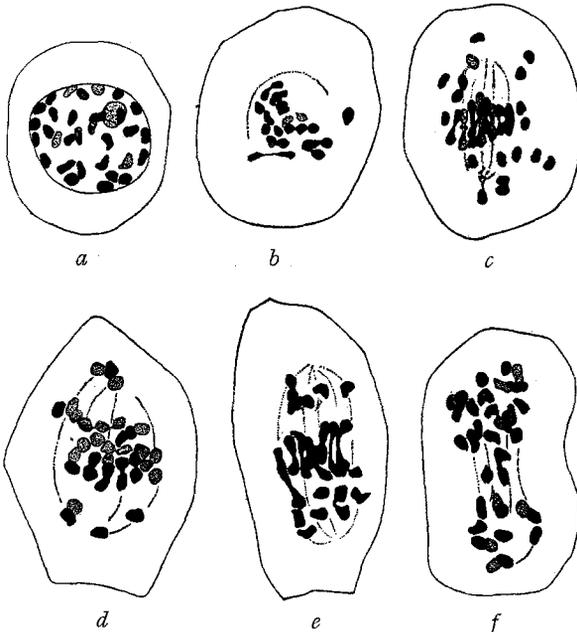


Abb. 6. Diakinese, Prometaphase, Metaphasen und Anaphase des haplodiplonten *Solanum nigrum* (nach JØRGENSEN).

culata ($2 \times = 72$) aufgetreten (LAMMERTS). In der Reduktionsteilung werden gleichfalls 12 Bi- und 12 Univalente gebildet (Abb. 7).

Zusammenfassung.

Bei den haplodiplonten Tiermännchen der Metazoen haben sich zwei konstante Typen der

Reifungsteilungen herausgebildet. Beim *Apis*-Typus verläuft die erste Teilung abortiv, die zweite äquationell, beim *Icerya*-Typus sind die beiden Reifungsteilungen unter gänzlichem Verlust der heterotypen Teilung zu einer Äquationsteilung rückgebildet. In beiden Fällen entstehen haploide Gameten.

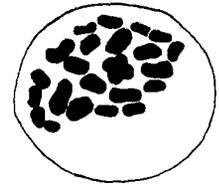


Abb. 7. Heterotype Metaphase der haplodiplonten *Nicotiana rusticapaniculata* (nach LAMMERTS).

Bei den künstlichen Haplodiplonten der Angiospermen kommen 3 verschiedene Typen von Reifungsteilungen vor. Die zellmechanischen Vorgänge besitzen eine auffallende Übereinstimmung mit den verschiedenen Typen von Bastarden, wie folgende Übersicht zeigt.

	Haplodiplonte	Bastarde
Nur Univalente	<i>Datura</i> - und <i>Nicotiana</i> -Typus	<i>Pygaera</i> -Typus
Uni- u. Bivalente	<i>Solanum</i> -Typus	<i>Drosera</i> -Typus
Nur Bivalente	<i>Oenothera</i> -Typus	Homochromomere Bastarde

Durch Restitutionskernbildung oder doppelte Längsspaltung der Chromosomen wird bei den meisten haplodiplonten Angiospermen ein kleiner Prozentsatz Gonen mit der reduzierten, somatischen oder doppelt-somatischen Chromosomenzahl gebildet (vgl. Schema).

Literatur.

BELLING, J., and A. F. BLAKESLEE: The assortment of chromosomes in haploid *Daturas*. *La Cellule* 37, 355—361 (1927).
 BLAKESLEE, A. F., J. BELLING, M. E. FARNHAM u. A. D. BERGNER: A haploid mutant in the jimson weed, *Datura stramonium*. *Science* 55, 646—647 (1922).
 BLEIER, H.: Die Meiosis von Haplodiplonten (*Oenothera franciscana* und *Oe. Hookeri*). *Genetica* 15, 129—176 (1933).
 CATCHESIDE, D. G.: The chromosomes of a new haploid *Oenothera*. *Cytologia* 4, 68—113 (1932).
 CHIPMAN, R. H., and T. H. GOODSPEED: Inheritance in *Nicotiana tabacum*. VIII. Cytological features of purpurea haploid. *Univ. Cal. Publ. Bot.* 11, 141—158 (1927).
 CHRISTOV, M.: A haploid tobacco plant. *Yearb. Univ. Sofia, Fac. Agric.* 8, 285—296 (1929/30).
 CLAUSEN, R. E. and W. E. LAMMERTS: Interspecific hybridization in *Nicotiana*. X. Haploid and diploid merogony. *Am. Nat.* 63, 279—282 (1929).
 CLAUSEN, R. E., and M. C. MANN: Inheritance in *Nicotiana tabacum*. V. The occurrence of haploid plants in interspecific progenies. *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.* 10, 121—124 (1924).
 EMERSON, S. H.: The reduction division in a haploid *Oenothera*. *La Cellule* 39, 157—166 (1929).
 DAVIS, B. M., and C. G. KULKARNI: The cytology and genetics of a haploid sport from *Oenothera franciscana*. *Genetics* 15, 55—80 (1930).

GAINES, E. F., and H. C. AASE: A haploid wheat plant. *Am. J. Bot.* **13**, 373—385 (1928).

GOODSPEED, T. H., and P. AVERY: The occurrence of a *Nicotiana glutinosa* haplont. *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.* **15**, 502—504 (1929).

GRANATA, L.: Ancora sulle divisioni degli spermatoцитi de *Xylocopa violacea* L. *Monit. Zool. Ital.* **24** (zitiert nach SCHRADER u. HUGHES-SCHRADER) (1913).

HOLLINGSHEAD, L.: A cytological study of haploid *Crepis capillaris* plants. *Univ. Cal. Publ. Agr. Sci.* **6**, 107—134 (1930).

HUGHES-SCHRADER, S.: The cytology of several species of iceryine coccids with special reference to parthenogenesis and haploid. *J. Morph. a. Phys.* **50**, 475—495 (1930).

HÅKANSSON, A.: Über das Verhalten der Chromosomen bei der heterotypischen Teilung schwedischer *Oenothera Lamarckiana* und einiger ihrer Mutanten und Bastarde. *Hereditas* **8**, 255—304 (1926).

ILLICK, J. T.: Chromosomal configurations of *Oenothera* species and crosses and their probable significance. *Bot. Gaz.* **94**, 1—50 (1932).

JØRGENSEN, C. A.: The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. *J. Genet.* **19**, 133—211 (1928).

KIHARA, H., u. Y. KATAYAMA: Über das Vorkommen von haploiden Pflanzen bei *Triticum monococcum*. *Kwagaku* **2**, 408—410 (1932).

KOSTOFF, D.: An androgenic *Nicotiana* haploid. *Z. Zellforsch. u. mikr. Anat.* **9**, 640—642 (1929).

LAMMERTS, W. E.: The *Nicotiana rustica-paniculata* amphidiploid derivatives. *Cytologia* **4**, 46—51 (1932).

LAMS, M. H.: Les divisions des spermatoцитes chez la fourmi (*Camponotus herculeanus*). *Arch. Zellforsch.* **1**, 528—537 (1908).

LESLEY, M. M., and H. B. FROST: Two extreme small *Matthiola* plants: a haploid with one and a diploid with two additional chromosome fragments. *Amer. Naturalist* **62**, 22—33 (1928).

LINDSTROM, E. W.: A haploid mutant in the tomato. *J. Hered.* **20**, 23—30 (1929).

LINDSTROM, E. W., and K. KOOS: Cyto-genetic investigation of a haploid tomato and its diploid and tetraploid progeny. *Amer. J. Bot.* **18**, 398—410 (1931).

MCGRAY, F. A.: Another haploid *Nicotiana tabacum* plant. *Bot. Gaz.* **93**, 227—230 (1932).

MARK, E. L., and M. COPELAND: Maturation stages in the spermatogenesis of *Vespa maculata* Linn. *Proc. Amer. Acad. Arts and Sci.* **43**, 69—74 (1907).

MEVES, F.: Die Spermatoцитenteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. *Arch. mikr. Anat.* **70**, 414—491 (1907).

MEVES, F., u. J. DUESBERG: Die Spermatoцитenteilungen bei der Hornisse (*Vespa crabro* L.). *Arch. mikrosk. Anat.* **71**, 571—587 (1908).

NACHTSHEIM, H.: Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. *Arch. Zellforsch.* **11**, 169—241 (1913).

PATTERSON, T. J., and L. T. PORTER: Studies on the biology of *Paracopidosomopsis*. II. Spermatogenesis of males reared from unfertilized eggs. *Biol. Bull.* **33**, 38—50 (1917).

PEACOCK, A. D.: Parthenogenetic male and female production by two kinds of females in one and the same species of saw fly. *Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci.* 1928, 560. (Zitiert nach SANDERSON).

PEACOCK, A. D., and R. A. R. GRESSON: Male haploidy and female diploidy in *Sirex cyaneus* F. (Hymen.). *Proc. roy. Soc. Edinburgh* **51** (zitiert nach SANDERSON) (1931).

RANDOLPH, L. F.: The chromosomes of haploid maize, with special reference to the double nature of the univalent chromosomes in the early meiotic prophase. *Science* **75**, 566—567 (1932).

SANDERSON, Ann. R.: The cytology of Parthenogenesis in Tenthredinidae. *Genetica* **14**, 321—451 (1933).

SCHRADER, F.: Sex determination in the white fly (*Trialeurodes vaporariorum*). *J. Morph. a. Physiol.* **34** (zitiert nach SCHRADER u. HUGHES-SCHRADER) (1920).

SCHRADER, F.: Haploidie bei einer Spinnmilbe. *Arch. mikrosk. Anat.* **97**, 610—622 (1923).

SCHRADER, F., and S. HUGHES-SCHRADER: Haploidy in *Icerya purchasi*. *Z. Zool.* **128**, 182—200 (1926).

SCHRADER, F., and S. HUGHES-SCHRADER: Haploidy in Metazoa. *Quart. Rev. Biol.* **6**, 411—438 (1931).

STOMPS, TH. J.: Über Mutationserscheinungen der *Oenothera biennis*. *Z. Abstammungslehre Suppl.-Bd.* **2**, 1405—1414 (1928).

STOMPS, TH. J.: Über Parthenogenesis infolge Fremdbefruchtung bei *Oenothera*. *Z. Abstammungslehre* **54**, 243—245 (1930).

STOMPS, TH. J.: Über parthenogenetische *Oenotheren*. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **48**, 119—126 (1930).

STOMPS, TH. J.: Weiteres über Parthenogenesis bei *Oenothera*. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **49**, 258—266 (1931).

THOMSEN, M.: Studien über die Parthenogenese bei einigen Cocciden und Aleurodiden. *Z. Zellforsch.* **5**, 1—116 (1927).

U, N.: On the reappearance of haploid in the Japanese morning glory. *Jap. J. of Bot.* **6**, 225 bis 243 (1932).

WIEMANN, H. L.: Observations on the spermatogenesis of the gall-fly, *Dryophantia erinacei* (Mayr.). *Biol. Bull.* **28**, 34—46 (1915).

Das Titelbild auf dem Umschlag

zeigt die Blattbürtigkeit beim Löwenmäulchen, die von Dr. SCHERZ 1925/26 im Institut für Vererbungsforschung der Landwirtschaftlichen Hochschule erstmalig beobachtet wurde. Über den Erbgang dieser Erscheinung wird in absehbarer Zeit berichtet werden.