

(Aus dem botanischen Institut der Universität Wien.)

## Neueste Forschungen über den Chromosomenbau.

(Sammelreferat.)

Von **Lothar Geitler**.

Die Chromosomen sind die Träger der Gene. Es ist daher verständlich, daß ihr Aufbau besonderes Interesse beansprucht. Gerade in den letzten Jahren wurden derartige Untersuchungen von zahlreichen Forschern mit großer Intensität durchgeführt und haben auf manchen Teilgebieten Ergebnisse geliefert, die vor kurzer Zeit kaum zu erhoffen waren. Im folgenden soll eine kurze, der ersten Orientierung dienende Übersicht über den wesentlichen Inhalt des mächtig angewachsenen neuen Schrifttums gegeben werden.

Einleitend sei die *äußere Chromosomenmorphologie* kurz geschildert (vgl. LEWITSKY). Im Einklang mit unseren Vorstellungen von der linearen Anordnung der Gene besitzt jedes Chromosom eine bestimmte, sichtbare *Längsdifferenzierung*. Sie drückt sich zunächst in jener Längsgliederung aus, die durch die bestimmte Lage der *Spindel-anheftungsstelle* hervorgerufen wird. Es ist dies ein kurzer achromatischer Abschnitt des Chromosoms, an welchem die Spalzhälften (Chromatiden) in der Anaphase an die Spindelpole gezogen werden; er teilt das Chromosom in zwei Arme, deren Längenverhältnis konstant ist. Ist die Anheftungsstelle einem Ende sehr nahe gerückt („terminale Insertion“), so erscheint das Chromosom einarmig. *Wirkliche* terminale Insertion kommt wahrscheinlich überhaupt nicht vor; vielmehr ist in derartigen scheinbaren Fällen jenseits der Anheftungsstelle noch ein nicht immer leicht nachweisbarer, winziger knopfförmiger „Arm“ vorhanden (neuerdings von WHITE für Heuschreckenchromosomen nachgewiesen). Die Morphologie und das Verhalten der Anheftungsstelle, die man mit LORBEER anschaulich als Gelenk (*commissura chromosomal*) bezeichnen kann, hat zuletzt LORBEER eingehend behandelt. Diese Stelle ist „weicher“ als der übrige Chromosomenkörper; hier kann das Chromosom bei mechanischer Inanspruchnahme eine Abbiegung erfahren (daher die alte Bezeichnung „Umbiegungsstelle“, in Abb. 5 links gut erkennbar). Der Bau des Gelenks weicht von dem der anderen Chromosomenabschnitte durch das Fehlen des Chromonemas (vgl. unten) ab (MATSUURA). In der Prophase, während welcher die Chromosomen langgestreckt sind, erscheint es manchmal als achromatische Chromomere (BELLING 1928 b, MC CLINTOCK 1931, 1933, DARLINGTON 1933,

GEITLER 1933); im übrigen wechselt das Aussehen mit dem Stadium des Chromosoms und der Art der Fixierung: die Commissur erscheint bald als Einschnürung oder Kerbe oder als farblosere Querstreifen, oder ist auch manchmal distinkt überhaupt nicht wahrzunehmen. Die wesentliche *Funktion* dieser Stelle bei der Chromosomenbeförderung zeigt sich auffallend darin, daß künstlich erzeugte *commissurlose* Chromosomenfragmente bei weiteren Teilungen dem Untergang geweiht sind, da sie an ihnen nicht mehr teilnehmen können; durch Translokationen erzeugte Chromosomen mit *zwei* Commissuren werden in der Anaphase gezerrt (MC CLINTOCK, MATHER u. STONE).

Außer dieser „primären Einschnürung“ (BELLING) können die Chromosomen ähnlich



Abb. 1. Mitosestadien aus der Wurzelspitze von *Lactuca denticulata*: a Prophase, b Anaphase, c telophasische Schwesterkerne; in a sind die heterochromatischen (schwarz) und euchromatischen Chromosomenbezirke sichtbar, in c nur die heterochromatischen. Nach HEITZ 1932.

aussehende, aber grundsätzlich verschiedene sekundäre achromatische Lücken von bestimmter Lage besitzen. Allgemein bekannt sind die Trabanten oder Satelliten, kleine oder kleinste Chromosomenendabschnitte, die mittels eines achromatischen Fadens mit dem übrigen Chromosomenkörper zusammenhängen.

Neben diesen mehr äußerlichen Ausdrucksformen der chromosomalen Längsdifferenzierung ist eine gesetzmäßige innere Längsgliederung vorhanden. Die auffallendste Innengliederung besteht darin, daß hintereinander liegende bestimmte Abschnitte zwei verschiedene Sorten von Chromatin, *Euchromatin* und *Heterochromatin* führen (HEITZ). Auf dem Höhepunkt der Ausbildung der Chromosomen während der Mitose, also unmittelbar vor und

nach der Metaphase, sind die beiden Chromatine zwar nicht unterscheidbar; in der Telophase verhalten sie sich aber auffallend verschieden, indem das Euchromatin die bekannte telophasische Rückbildung unter Verlust der Färbbarkeit erfährt, während das Heterochromatin diesen Abbau nicht mitmacht, sondern kompakt und färbbar erhalten bleibt; heterochromatische Abschnitte bleiben nach der alten Ausdrucksweise „heteropyknotisch“<sup>1</sup>. Das Heterochromatin überdauert die Kernruhe und tritt in der nächsten Prophase auffallend inmitten der erst allmählich färbbar werdenden euchromatischen Abschnitte hervor. Heterochromatische Chromosomenteile erscheinen im Ruhekern als die schon lange bekannten Chromozentren (Abb. 1, 2)<sup>2</sup>. Untersuchungen von Pflanzen und Tieren aus den verschiedensten systematischen Gruppen haben gezeigt, daß diese gesetzmäßigen Baueigentümlichkeiten überall auftreten können (HEITZ an Moosen und Blütenpflanzen, HEITZ und BAUER an Insekten, GRÉGOIRE und DOUTRELIGNE an Blütenpflanzen, LORBEER an Moosen, KRETSCHMER und GEITLER 1935 an Grünalgen, HEITZ an der Characee *Nitella*). Im einzelnen herrschen Unterschiede in der Ausbildungsweise, indem kleine oder große Abschnitte von Chromosomen, im Extremfall auch ganz Chromosomen heterochromatisch (Geschlechtschromosomen) oder euchromatisch sein können.

Der eu-heterochromatischen Gliederung der Chromosomen kommt nicht nur eine wesentliche Bedeutung als Markierung des inneren linear verschiedenen Aufbaus zu; HEITZ (1933 b) konnte an *Drosophila* zeigen, daß die heterochromatischen Chromosomenabschnitte im Vergleich mit den euchromatischen arm an Genen (fast leer) sind. Es ist damit eine wichtige Beziehung zwischen sichtbarer Struktur und genischem — bereits vorher aus dem Vererbungsexperiment erschlossenem — Aufbau hergestellt.

<sup>1</sup> Der Ausdruck „Erhaltenbleiben“ ist jedenfalls nur relativ richtig; es bleibt noch zu untersuchen, ob nicht, was wahrscheinlich ist, auch das Heterochromatin Veränderungen erfährt.

<sup>2</sup> Es ist verwirrend, daß GRÉGOIRE und ihm folgend DOUTRELIGNE den Namen „Euchromozentren“ für diese heterochromatischen Bildungen geprägt haben; da diese Ausdrucksweise zu der von HEITZ früher geschaffenen Terminologie in Gegensatz steht, ist sie fallen zu lassen.

An die verhältnismäßig „grobe“ Differenzierung in Eu- und Heterochromatin schließt sich der eigentliche *Feinbau der Chromosomen* an. Nicht nur der historischen Entwicklung zuliebe sondern auch aus sachlichen Gründen ist es angezeigt, die „normalen“ somatischen und meiotischen Chromosomen vor den Riesenchromosomen spezieller Ausbildung zu besprechen, obwohl gerade diese die wichtigsten und die weitere Entwicklung bestimmenden Aufschlüsse gebracht haben.

Die Chromosomen besitzen wohl allgemein eine Organisation, die sich durch die beiden Schlagworte *Chromomerenbau* und *Spiralbau* kennzeichnen läßt. Diese beiden Strukturen sind keine Gegensätze, sondern nur verschiedene Erscheinungsformen. Ihre Besprechung erfolgt aber vorteilhafter getrennt.

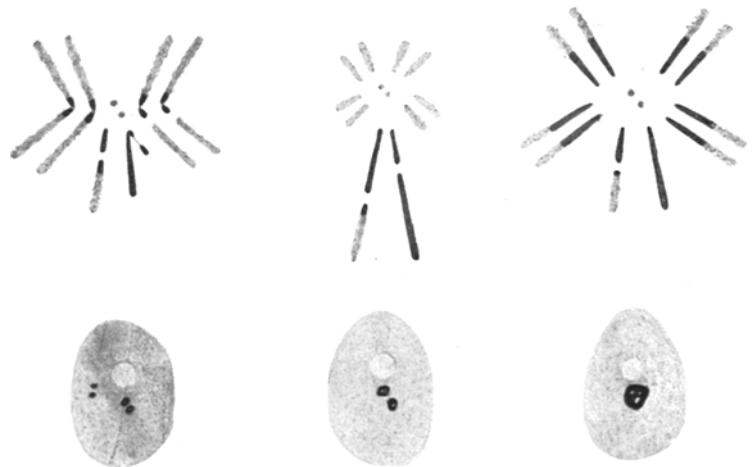


Abb. 2. Schema („cytologische Karte“) der strukturell-sichtbaren Längsdifferenzierung der Chromosomen dreier *Drosophila*-Arten. Dargestellt sind Polansichten von Metaphasen. Unter jedem Chromosomensatz Schema der Zellkerne. Dem grauflockigen Euchromatin der Chromosomen entspricht die graupunktierte Grundsubstanz der Kerne, dem dunklen Heterochromatin die dunklen, vakuolierten Chromozentren; Nukleolus hell. In Wirklichkeit ist die Unterscheidung von Eu- und Heterochromatin gerade in der Metaphase nicht möglich; es handelt sich also um eine Rekonstruktion aus den Beobachtungen der Pro- und Telophase. Nach HEITZ 1933 b.

In den Stadien der stärksten Streckung zu Beginn der meiotischen Prophase erscheinen die Chromosomen nicht glatt, sondern der Länge nach aus zahlreichen  $\pm$  kugeligen stärker färbbaren Körpern, den *Chromomeren*, und schwächer gefärbt erscheinenden, fadenförmigen Zwischenstücken aufgebaut. Der Durchmesser der Chromomeren schwankt z. B. bei *Lilium martagon* zwischen etwa 0,2 und 0,6  $\mu$  (SCHAFFSTEIN). Die Gesamtzahl in einem Kern ist nach BELLING (1928 a) und SCHAFFSTEIN von der Größenordnung 1500—2000 (eine genaue Auszählung ist naturgemäß unmöglich). Obwohl eine vollständige Untersuchung der Chromosomen in ihrer ganzen Ausdehnung aus tech-

nischen Gründen ausgeschlossen ist, so folgt doch aus zahlreichen Beobachtungen einzelner Abschnitte, daß die Zahl, Lage und Größe der Chromomeren konstant ist; es ergibt sich daraus die bekannte Tatsache, daß bei der Chromosomenpaarung homologe Orte identische Struktur aufweisen (vgl. z. B. BELLING, DARLINGTON, GEITLER 1933, HUSKINS u. SMITH, SCHAFF-

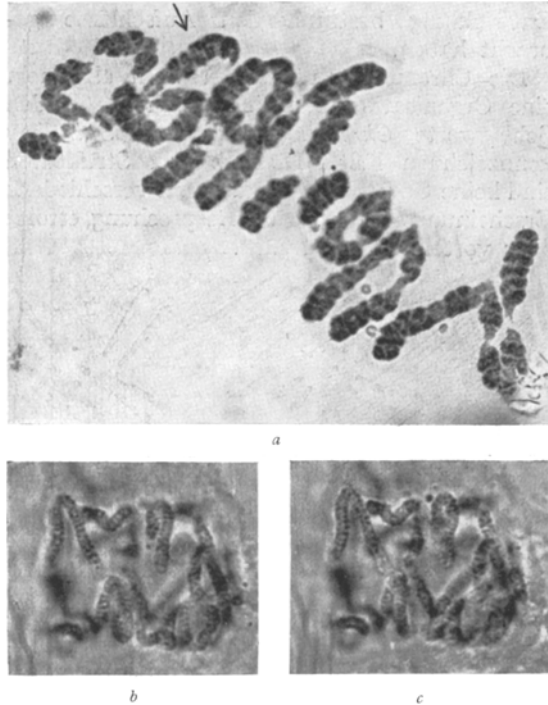


Abb. 3. Spiralstruktur der Chromosomen in der I. Metaphase (a) und II. Anaphase (b, c) der Meiose von *Tradescantia virginica*; in a sind nur die maior-Spiralen erkennbar; b, c stellt die gleiche Mitose bei verschiedener optischer Einstellung dar. Photo, nach SHINKE.

STEIN, YASUI). In den Stadien stärkerer Verkürzung (auch in der Pro- und Telophase) werden weniger, aber größere Chromomerenartige Bildungen sichtbar, die wohl als Sammelchromomeren im Gegensatz zu den erstgenannten (ultimate chromomeres BELLINGs) aufzufassen sind. (Nach den Befunden an den Schleifenkernen [s. unten] besteht die Möglichkeit, daß auch die größeren der „ultimate“ Chromomeren aus mehreren zusammengedrängten kleinen bestehen.) In den Stadien stärkster Verkürzung der Chromosomen unmittelbar und nach der Metaphase sind in der Regel Chromomeren überhaupt nicht sichtbar; ebensowenig ist dies meist der Fall in den Leptonemachromosomen der frühesten meiotischen Prophase, obwohl hier die Chromosomen beträchtliche Länge besitzen. Das Sichtbarwerden der Chromomeren hängt also nicht allein von der

Chromosomenlänge ab, sondern kommt offenbar durch eine bestimmten Stadien des Chromosomenformwechsels eigentümliche lokale Ansammlung chromatischer Substanz um an sich unsichtbaren Zentren zustande.

Jedenfalls ist der Chromomerenbau ein wichtiges sichtbares Anzeichen der linearen Chromosomendifferenzierung (vgl. auch den Abschnitt über die Schleifenkerne). Die in mancher Hinsicht suggestive Ansicht, daß die ultimate chromomeres — oder wenigstens die kleineren von ihnen — je einem Gen entsprechen, daß somit die Gene gewissermaßen sichtbar wären, läßt sich allerdings nicht beweisen (vgl. z. B. REUTER). Doch läßt sich dieser Frage näher kommen durch das Studium der Struktur der Schleifenkerne (vgl. unten).

Chromosomen auf dem Höhepunkt der Ausbildung, d. h. im Zustand der stärksten Verkürzung, lassen, wie erwähnt, den Strang mit den aufgereihten Chromomeren, wie er in der meiotischen Prophase sauber entgegentritt, nicht erkennen. Diese Ausbildung der vollentwickelten Chromosomen beruht im wesentlichen darauf, daß sich der Chromomerenstrang zu einer Schraube („Spirale“) staucht. An günstigen Objekten und bei entsprechender Präparationsmethode läßt sich dieser *Spiralbau der Chromosomen* unmittelbar sichtbar machen (Abb. 3, 5); in manchen Stadien ist er auch im Leben erkennbar. Die wichtige Bedeutung, die diesen Tatsachen zukommt, besteht darin, daß mit der Verkürzung des Chromosoms der „Genstrang“ keine derartige Verkürzung erfährt, daß die Gene keinen Platz finden würden.



Abb. 4. Schema des Spiralbaus somatischer Chromosomen nach der neuen (a) und alten (b) Auffassung; Chromonema schwarz, Matrix weiß. Das in Wirklichkeit der Länge nach vielleicht doppelte Chromonema in a ist einfach dargestellt. Nach GEITLER 1935 b.

Über den Spiralbau somatischer und meiotischer Chromosomen liegt eine kaum zu überblickende Menge von Schriften aus den letzten Jahren vor; dies zeigt bereits, daß noch manches unklar blieb. Die aus methodischen, vor allem rein optischen, aber auch präparationstechnischen Gründen oft vieldeutigen Beobachtungen der Strukturen widersprechen einander oft nicht unerheblich (vgl. DARLINGTON 1935 b). Sämtliche mit dem Thema zusammenhängende Probleme, im weiteren Sinne der ganze Chromosomenformwechsel überhaupt, können an dieser Stelle nicht erörtert werden. Im wesentlichen kann folgendes Bild entworfen werden.

Schon auf Grund älterer Untersuchungen (vgl. SHARP) entstand die Auffassung, daß die somatischen Chromosomen voller Ausbildung — von den meiotischen sei zunächst abgesehen — aus einem Spiralfaden, genannt *Chromonema* und einer restlichen Zwischensubstanz, der sog. *Matrix*, bestanden<sup>1</sup>. Von der späten Pro- bis zur frühen Telophase sehen die Chromosomen allerdings meist einheitlich aus, wie anzunehmen ist deshalb, weil die Matrix so mächtig ausgebildet ist, daß sie alles andere verhüllt. In der Telophase beginnt dagegen die Matrix zu schwinden, und es wird dadurch das spiralförmige „Chromosomengerippe“ sichtbar. In diesem Zustand überdauert das Chromosom die Kernruhe und bildet erst in der nächsten Prophase wieder Matrixsubstanz aus. Dies gilt zunächst nur für euchromatische Chromosomen oder Chromosomenteile; heterochromatische Teile bleiben im wesentlichen „unverändert“ erhalten. Die Einzelheiten sind allerdings noch sehr untersuchungsbedürftig.

In den relativ günstigsten, aber optisch doch sehr schwer eindeutig auflösbaren und auch durch verschiedene Fixierung weitgehend veränderbaren Telophasestadien der Chromosomen sehen verschiedene Autoren verschieden viele Chromonemata in verschiedener Anordnung. SHARP, TELEZYŃSKI, KOSHY, SMITH, HEDAYETULLAH, SHIGENAGA u. a. nehmen das Vorhandensein von zwei *umeinander* gewickelten Schraubenfäden an; nach ROBERTSON sind zwei *nebeneinander* laufende Chromonemata vorhanden; NEBEL nimmt für die Anaphase zwar ebenfalls das Vorhandensein von zwei, für die Telophase aber vier Chromonemata an. DARLINGTON (1935 a, b) beobachtete nur ein einziges Chromonema.

Das Vorhandensein von zwei Chromonemata würde bedeuten, daß bereits in der Telophase die Längsspaltung für die nächste Teilung vorweggenommen ist (was an sich nicht unwahrscheinlich ist; s. unten). Ist die tatsächliche Beobachtung von zwei Chromonemata aber schon problematisch, so gilt dies erst recht von der Feststellung von vier; NEBELs Bilder sind kaum überzeugend und beruhen auf der Rekonstruktion von kleinsten Strukturen, die als optische Querschnitte durch die Chromonemata *gedeutet* werden. Ich selbst (1935 b) fand nur

<sup>1</sup> Über die Ansicht, daß jedes Chromosom mehrere Chromonemata enthalte, vgl. weiter unten.

ein einziges Chromonema, und zwar auch in jenen Stadien (späte Pro-, Meta-, Anaphase), die sonst homogen erscheinen (Abb. 5). Die durch gewaltsame Behandlung hervorgerufenen Strukturen in diesen Stadien vor der Telophase, die andere Autoren als zwei umeinander gewundene Chromonemata deuten (Abb. 4 b),

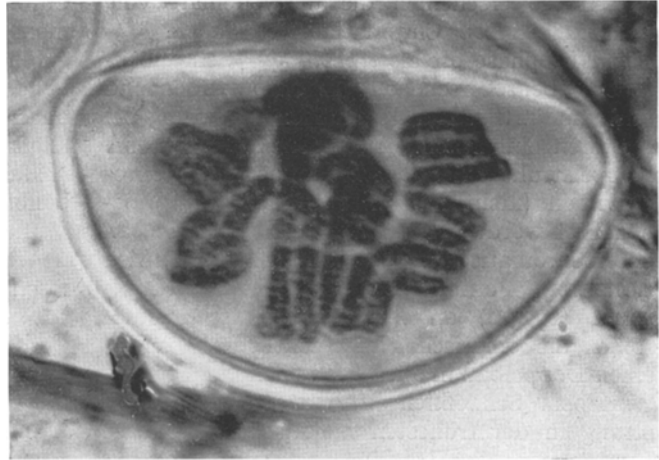


Abb. 5. Polansicht einer Metaphase der postmeiotischen Teilung im Pollenkorn von *Allium nutans*. In den Chromatiden ist je eine Chromonemaschraube erkennbar, Photo, Karminessigsäure; Orig. (vgl. GEITLER 1935 b).

halte ich nicht für „significant artifacts“ im Sinne DARLINGTONs, sondern für durch eine Art von Vakuolisierung entstandene *Zerstörungsbilder* des tatsächlichen Baus.

Es ist möglich, daß in den Fällen, wo nur ein Chromonema sichtbar ist, dieses der Länge nach tatsächlich doppelt ist; im Modellversuch entsteht diese Anordnung dann, wenn man zwei gleichgewickelte Drahtschrauben seitlich bis zur Berührung der Windungen ineinander schiebt (Abb. 6a). Von dieser Anordnung verschieden ist aber die von den meisten Autoren behauptete zopfartige *Umeinanderschlingung* der beiden Schrauben, die sich dann bei seitlicher Verschiebung nicht voneinander trennen lassen, sondern ineinander hängen bleiben (Abb. 4b); für diese Anordnung fehlen meiner Meinung nach die tatsächlichen Beweise; sie läßt sich nur in stark zerstörte Chromosomen hineininterpretieren (ausführlichere Begründung bei GEITLER 1935 b).

Die Frage, ob ein Chromonema oder in der oben angenommenen Weise — *zwei* Chromo-

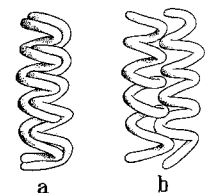


Abb. 6. Schema des Chromonemabaus, verändert nach KUWADA-NAKAMURA. a zwei Tochterchromonemata noch in Kontakt miteinander, ineinandergeschoben; b auseinandergeschoben.

nemata vorhanden sind, ist in Zusammenhang mit der *precocity theory* DARLINGTONS von Wichtigkeit (vgl. die Darstellung PROPACHS in dieser Zeitschrift). Die Annahme von zweien ist keine Konstruktion ad hoc, sondern wird durch verschiedene Befunde sogar wahrscheinlich gemacht. Die Unsichtbarkeit tatsächlich vorhandener ähnlicher Doppelstrukturen ist erwiesen: so erscheinen die unzweifelhaft vorhandenen *beiden* Chromatiden in der meiotischen Prophase oft als *einheitlicher* Schraubenfaden; ebenso erscheinen die Chromatiden und auch die Partner in der somatischen Paarung bei Dipteren einheitlich. Außerdem ist sogar eine Doppelstruktur der *ganzen* telophasischen Chromosomen (nicht nur ihres Chromonemas) beobachtet worden (bei *Allium* durch BĚLĀR, an heterochromatischen Chromosomen zuletzt durch LORBEER). Ferner haben KUWADA und NAKAMURA (1935 b) an homöotypischen Chromosomen, die somatischen im wesentlichen gleichen, einen Doppelbau in allen Einzelheiten genau beschrieben. Schließlich wurde der Chromosomenstrang in der frühesten meiotischen Prophase (Leptonema), der bei Vorhandensein nur *eines* Chromonemas in der vorangehenden Telophase einheitlich sein sollte, doppelt befunden (zuletzt LORBEER).

Enthalten die Chromatiden zwei Chromonemata im angenommenen Sinn, so sind zwei Möglichkeiten vorhanden: entweder sind die Schrauben ineinander oder seitlich auseinander geschoben (Abb. 6). Im ersten Fall ist es verständlich, daß sie optisch nicht auflösbar sein können, und daß ein einziges Chromonema erscheint, wie es DARLINGTON gesehen hat und wie es Abb. 5 darstellt. Im anderen Fall können die Chromonemata distinkt wahrgenommen werden (KUWADA u. NAKAMURA 1935 b); oder es erscheint, wenn die Windungen selbst nicht wahrnehmbar sind, ein Längsspalt wie oben erwähnt<sup>1</sup>. Im Grunde genommen ist es kein wesentlicher Unterschied, ob die Schrauben in- oder auseinander geschoben sind; verschiedene Objekte verhalten sich in den gleichen Stadien hierin wahrscheinlich verschieden. In der späten meiotischen Prophase von *Tradescentia* sind die Schrauben (allerdings Schrauben anderer Ordnung, vgl. weiter unten) zunächst *ineinander* geschoben und treten im weiteren Verlauf *auseinander*.

<sup>1</sup> Doch wurde wohl in vielen Fällen eine bloß optisch bedingte mediane Aufhellung irrtümlich als ana- oder telophasischer Spalt gedeutet. Auffallend ist immerhin, daß manche telophasischen Chromosomen *bandartig* sind, also keinen kreisförmigen Querschnitt besitzen.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß mit völliger Sicherheit in somatischen Chromosomen *ein* Chromonema gesehen wurde. Dies ergibt sich nicht nur aus der Beobachtung fixierter Chromosomen; vielmehr konnte WADA *an lebenden Chromosomen mittels einer Nadel die Chromonemaschraube in die Länge ziehen und dadurch unmittelbar sichtbar machen*. In homöotypischen Chromosomen wurden mit Sicherheit *zwei* Chromonemata beobachtet. Nach den früher angeführten Beobachtungen ist es wahrscheinlich, daß ein Doppelbau ana- und telophasischer Chromosomen weit verbreitet oder allgemein ist.

Manche Unklarheiten, die noch bestehen bleiben, beziehen sich auf den Begriff „Matrix“. Während nach älterer Vorstellung die Chromonemata etwa nach Art der Abb. 4b in einer formlosen Grundsubstanz eingebettet gedacht wurden, liegt jetzt die Auffassung näher, daß jedes Chromonema seine eigene Matrix hat, daß die Matrix also eigentlich nichts anderes als die äußere Schichte des Chromonemafadens ist (NEBEL 1932, DARLINGTON, GEITLER, Abb. 4a). Die sich berührenden Matrixteile benachbarter Windungen sind bei Anwendung der meisten Fixierungsmittel „verklumpt“. Erst bei Anwendung von Mitteln, welche die Matrix mehr oder weniger zerstören, wird der Schraubenbau sichtbar; in der Telophase erfolgt dieser Prozeß auf natürlichem Wege.

Besonders auffallend — oft auch im Leben — ist der Spiralbau in den *heterotypischen* Chromosomen (HUSKINS u. SMITH, ISHII, IWATA, KATO, KAUFMANN, KUWADA, KUWADA u. NAKAMURA, LORBEER, MATSUURA, NEBEL, SAX, SHINKE, SMITH, TAYLOR). KUWADA u. a., neuerdings auch DARLINGTON (1935), konnten jedoch zeigen, daß die zunächst auffallende Chromonemaschraube selbst wieder aus einer Schraube besteht, die zahlreichere und zartere Windungen besitzt. Mit DARLINGTON kann man anschaulich von einer *minor-* und *maior-Spirale* sprechen (die japanischen Forscher sprechen nicht unmißverständlich von primären und sekundären Spiralen). Die *minor-Spirale* entspricht wohl dem Chromonema somatischer Chromosomen; die *maior-Spirale* stellt dagegen gewissermaßen das ganze, schraubig gewundene Chromosom (eine Chromatide) dar. Die Besonderheit dieser „*spiral within spiral*“-Struktur ist durch die Besonderheit der Meiose bedingt, deren beide Teilungsschritte in Hinblick auf die chromosomalen Vorgänge (nur *eine* Längsspaltung) eigentlich eine einzige Teilung darstellen: die *minor-Spirale* der heterotypischen Chromosomen

gehört eigentlich bereits den homöotypischen Chromosomen an<sup>1</sup>.

Die Frage, ob die Windungsrichtung der Spiralen bestimmte, im Chromosomenbau begründete Gesetzmäßigkeiten aufweist, wurde von NEBEL (1932) und DARLINGTON bejaht; MATSUURA und IWATA zeigten dagegen, daß die Windungsrichtung regellos innerhalb eines Chromosoms und auch innerhalb eines Chromosomenarms wechseln kann.

Aus dieser vereinfachten und keineswegs alle Probleme schildernden Darstellung folgt, daß die somatischen wie die meiotischen Chromosomen voller Ausbildung Spiralbau überhaupt besitzen. Er beruht im wesentlichen darauf, daß das in der meiotischen Prophase gestreckte und matrixlose Chromonema gestaucht und von Matrix bedeckt wird. Allerdings sind gerade die Stadien, während welcher die Windungen angelegt werden, der direkten Beobachtung unzugänglich, da dann eine saubere Unterscheidung von Matrix und Chromonema nicht möglich ist. Sicher ist jedenfalls, daß die Windungen als solche nicht persistieren, sondern daß sich in jeder Teilung die alten ausglätten, während sich das Chromonema in neue Windungen legt.

Neben diesen beiden Elementen: Matrix und Chromonema, nehmen manche Autoren noch eine „Chromosomscheide“ an, d. h. eine besondere Rindenschichte, welche das Chromosom bedeckt (zuletzt METZ. LORBEER meint dazu wohl mit Recht: „Mir erscheint dieser Terminus vorerst unnötig, da sich im Hinblick auf die Matrix kein Unterschied in der Funktion erkennen läßt und außerdem die Chromosomscheide unsichtbar ist.“ Allerdings zeigen die Chromosomen bei Anwendung von Fixierungsmitteln, die den Chromonemabau *nicht* sichtbar machen, eine dichtere Rindenschichte, wodurch die Chromosomen das Aussehen von Hohl-

<sup>1</sup> Die aber bei manchen Arten ebenfalls in maior-Spiralen gewunden sein können (vgl. z. B. SHINKE 1934). Bei manchen Arten sind minor-Spiralen in den heterotypischen Chromosomen nicht nachweisbar (HUSKINS u. SMITH für *Trillium*, SHINKE für *Sagittaria Aginashi*).

zylindern erhalten. HRUBY hat diesen Bau neuerdings an stark überfärbten, bei Beobachtung im gewöhnlichen Licht undurchsichtig erscheinenden Chromosomen durch Infrarotphotographie dargestellt. Auch ohne dieses komplizierte Verfahren ist das gleiche Aussehen bei richtiger Färbung jederzeit beobachtbar; die Infrarotphotographie fördert also keineswegs eine besondere neuartige Struktur zutage. Daß es sich dabei wohl nur um einen bestimmten artifiziellen Erhaltungszustand handelt, folgt daraus, daß z. B. an Metaphasechromosomen



Abb. 7. Schleifenkern aus der Speicheldrüse von *Simulium* sp.; Oberflächenbild, daher die gepaarten, verschlungenen Riesenchromosomen stellenweise außerhalb der Einstellungsebene. Karminessigsäure, Photo, ca. 900fach; nach GÜTLER 1934.

nicht die beiden Chromatiden getrennt sichtbar werden (HRUBYS Photo 8). Ein wesentlich gleicher Bau zeigt sich z. B. an heterotypischen Chromosomen, in welchen das Vorhandensein von maior-Spiralen ganz klar ist, bei Anwendung kochender Essigsäure.

Alle bisher geschilderten Strukturen waren im wesentlichen schon längere Zeit bekannt, wenn auch erst in den letzten Jahren verschiedene Einzelheiten zu einem bis zu einem gewissen Grad geschlossenem Bild vereinigt werden konnten. Ganz neuartig sind dagegen die Beobachtungen an den *Riesenchromosomen in den Schleifenkernen der Dipteren*. Daß besonders in den Kernen der *Speicheldrüsen*, daneben

auch in den Malpighischen Gefäßen auffallende Strukturen vorhanden sind, war zwar bekannt;

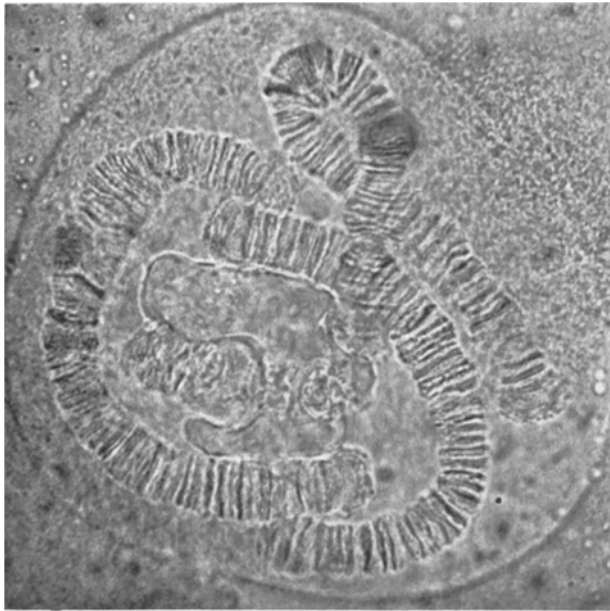


Abb. 8. Schleifenkern aus der Speicheldrüse von *Chironimus Thummi*: Photo nach dem Leben, ca. 635 fach. Die Riesenchromosomen sind so eng gepaart, daß sie fast überall einheitlich aussehen. Nach BAUER 1935 b.

daß die in den Kernen sichtbaren segmentierten

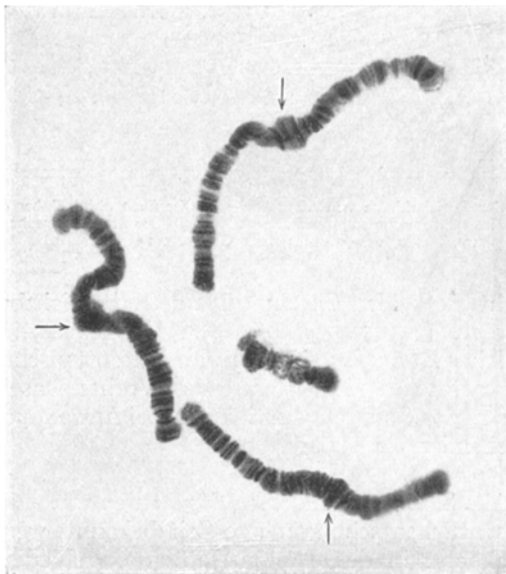


Abb. 9. Die vier Riesenchromosomen (eigentlich Paare) aus einem Kern wie in Abb. 8, ausgequetscht; jedes Chromosom besitzt eine charakteristische Mittelverdickung (Pfeile!). Karminessigsäure, Chromsäureformol, Feulgen; ca. 350 fach. Nach BAUER 1935 a.

„Fäden“ aber kein „lusus naturae“, sondern *Chromosomen* sind, haben erst HEITZ und

BAUER (1933) erkannt und damit den Grundstein zu einer ganz neuen und besonders aussichtsreichen Entwicklung gelegt. Die Schriftenliste zeigt, welchen Umfang diese Forschungsrichtung in der kurzen Zeitspanne seither bereits angenommen hat. Hiervon kann an dieser Stelle nur ein kurzer Abriß gegeben werden.

Die betreffenden *teilungsunfähigen*, also *ruhenden* Kerne enthalten die somatischen Chromosomen in riesenhafter Ausbildung als lange, gewundene Fäden (Abb. 7, 8.) Ihre Dicke beträgt z. B. bei *Chironimus Thummi* 10—12  $\mu$ , ihre Länge etwa 135—136  $\mu$ . Der Größenunterschied gegenüber den — gerade bei Dipteren relativ kleinen — „normalen“ Chromosomen wird durch Abb. 10 anschaulich; die Riesenchromosomen sind nach BRIDGES ungefähr 150mal länger (Länge der vier Chromosomen von *Drosophila melanogaster*: I = X = 220  $\mu$ , II = 460  $\mu$ , III = 485  $\mu$ , IV = das kleinste, in der Mitose kugelförmig aussehende „Mikrochromosom“ = 15  $\mu$ , zusammen 1180  $\mu$  gegenüber der Gesamtlänge der Mitosechromosomen von 7,5  $\mu$ ). Die Riesenchromosomen sind meist bereits im

Leben völlig deutlich sichtbar und auch ihr *charakteristischer Feinbau* ist klar erkennbar (infolge besonderer Lichtbrechungsverhältnisse aber *nicht* bei *Sciara*), Abb. 9: die Fäden sind der Länge nach aus stärker lichtbrechenden, künstlich chromatisch färbbaren Scheiben und schwächer lichtbrechenden, schwach färbbaren Zwischenstücken aufgebaut<sup>1</sup>. Die Scheiben, welche im übrigen auch stellenweise unterbrochen oder unvollkommen ringförmig ausgebildet sein können (HEITZ), besitzen verschiedene Dicke; die dickeren setzen sich aus mehreren eng hintereinander liegenden Teilscheiben zusammen. *Die Aufeinanderfolge bestimmter Scheiben in bestimmten Abständen ist konstant* (Abb. 11). Diese gesetzmäßige Längsdifferenzierung ist dem Wesen nach identisch mit dem Chromomerenbau der Chromosomen, der hier in einer besonders sinnfälligen Ausbildung auftritt. Die Gesamtzahl der Scheiben in einem Schleifenkern wird von verschiedenen

<sup>1</sup> Die Zwischenstücke erwiesen sich bei Prüfung mit FEULGENS Nuclealreaktion als nicht völlig achromatisch (HEITZ u. BAUER); CASPERSSON stellte durch Studium der Absorption in ultraviolettem Licht und durch Verdauungsversuche fest, daß die Scheiben nucleinsäurereich sind, die Zwischenstücke fast ausschließlich aus Eiweiß bestehen.



Autoren auf 700—1000 oder bis zu 3000 geschätzt und stimmt der Größenordnung nach mit der geschätzten Chromomerenzahl in der meiotischen Prophase überein. Dank der riesenhaften Ausbildung der Schleifenkernchromosomen ist es möglich, bis in kleinste Einzelheiten des inneren Aufbaus morphologische *Karten* der Chromosomen zu entwerfen (vgl. besonders PAINTER und BRIDGE; die Wiedergabe dieser außerordentlich schönen, aber umfangreichen Bilder ist hier aus Raumgründen nicht möglich).

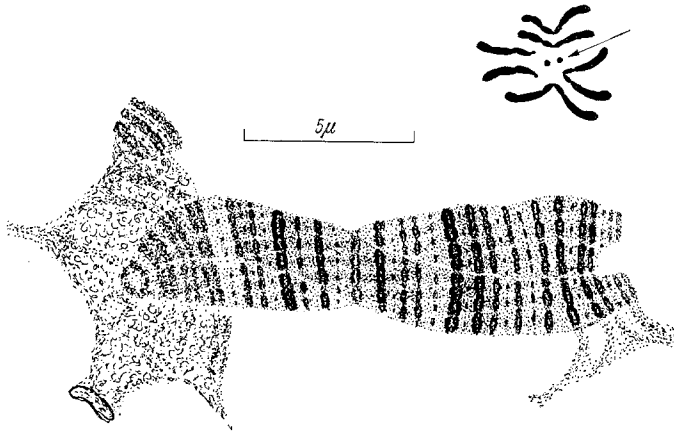


Abb. 10. Mikrochromosomenpaar aus einer Speicheldrüse von *Drosophila melanogaster*: rechts oben eine Metaphasenplatte aus einem Oogonium, in ihrer Mitte die beiden kugelförmigen Mikrochromosomen bei gleicher Vergrößerung. Nach BRIDGES.

Es ist ein glücklicher Umstand, daß solche Chromosomen gerade bei Dipteren auftreten, zu welchen das genetisch am besten durchforschte Tier, *Drosophila melanogaster*, gehört. Es ist nun möglich, Chromosomenbrüche, Translokationen, Inversionen und deletions genau morphologisch zu beobachten, exakt zu lokalisieren und dadurch eine *morphologische* Lokalisation der Gene an präzisierbaren Stellen vorzunehmen (vgl. besonders PAINTER, MULLER und Mitarbeiter). Als Beispiel sei auf Abb. 12 verwiesen. Es bleibt dabei allerdings noch die Frage offen, ob die Gene *in* den Scheiben oder dazwischen liegen. Die Untersuchungen MULLERs und PROKOJEVA's machen es wahrscheinlich, daß *in* den zartesten Scheiben *je ein Gen* liegt.

Die Schleifenkerne ermöglichen weiter die Beobachtung verschiedener Besonderheiten. Die homologen Chromosomen sind in ihnen wie allgemein in den Kernen der Dipteren *gepaart* („somatische Paarung“). Die Enge der Paarung ist bei verschiedenen Objekten verschieden eng: *Bibio*, *Chironomus* und *Drosophila* zeigen typischerweise sehr enge und vollkommene Paarung der ganzen Länge nach, so daß die Doppelchromosomen meist wie ein einfaches Chromo-

som aussehen (Abb. 9; in Abb. 10 sind die beiden Chromosomen aber erkennbar); bei *Simulium* (Abb. 7) hängen dagegen die Partner nur an einzelnen Stellen zusammen (GEITLER, BAUER). Es ist selbstverständlich, daß die Partner identische Struktur besitzen. Anders liegt die Sache aber in Bastarden, wo infolge nicht identischer Struktur, d. h. fehlender Homologie, die Paarung streckenweise unterbleiben kann (Abb. 7). Das gleiche ereignet sich naturgemäß in Heterozygoten mit Inversionen usw.

Die große Bedeutung der Schleifenkerne für die Genetik ergibt sich bereits aus diesen Andeutungen. Ein mehr cytologisches Problem liegt darin, den Vergleich mit „normalen“ Chromosomen vorzunehmen. Die grundsätzliche Übereinstimmung der Scheibendifferenzierung mit der Chromomerenendifferenzierung ist zwar klar; im einzelnen herrschen jedoch Meinungsverschiedenheiten. Mir scheint die Auffassung BAUERs (1935 b) am besten begründet. Nach dessen hauptsächlich an *Chironomus* angestellten Beobachtungen stellt jedes Riesenchromosom ein *Bündel paralleler Chromonemata* dar. Eine bestimmte längsfaserige Struktur ist *tatsächlich nachweisbar*. Die in gleicher Höhe liegenden Chromomeren würden dann zu

den mehr oder weniger geschlossenen, oft aber auch aus einzelnen Körnern aufgebaut erscheinenden Scheiben zusammenschließen<sup>1</sup>. Die Scheiben wären also nicht direkt mit Chromomeren gleichzu-

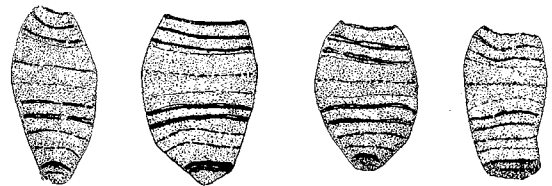


Abb. 11. Mikrochromosomen aus Schleifenkernen von *Drosophila virilis*, der Abb. 10 entsprechend; jedes Chromosom aus einem anderen Individuum; man sieht die Konstanz der Zahl und Dicke der Chromomeren-scheiben. Ca. 1800fach; nach HEITZ 1934.

setzen, sondern *Sammelbildungen homologer* Chromomeren (nicht zu verwechseln mit den früher erwähnten *Sammelchromomeren*, die durch Zusammenrücken von in der Längsrichtung *hintereinander* liegenden Chromomeren entstehen). Im wesentlichen die gleiche Auffassung vertreten KOLTZOFF und BRIDGES. KAUFMANN, HEITZ, METZ und GAY und DOYLE und METZ halten da-

<sup>1</sup> Ganz den Abb. 16 und 17 BAUERs entsprechende Querschnittstrukturen sind auch bei *Simulium* vorhanden.



gegen ein Riesenchromosom für ein heran-gewachsenes Chromosom. KAUFMANN, HEITZ und SINOTŌ und YUASA geben außerdem *Spiralstrukturen* an. Alle tatsächlichen Beobachtungen sprechen aber mehr dafür, daß es sich um ein Bündel *gestreckter* oder fast gestreckter Chromonemata wie in der meiotischen Prophase

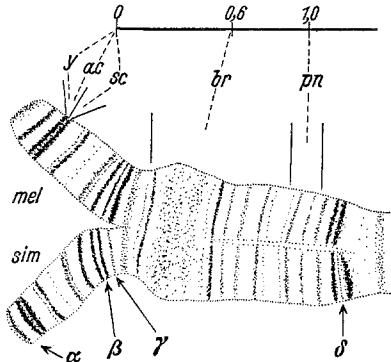


Abb. 12. Linkes Ende des X-Chromosoms des Bastardes *Drosophila melanogaster* × *simulans*. Bei α, β, γ und δ Strukturverschiedenheiten. Oben der zugehörige Teil der genetischen Faktorenkarte von *Drosophila melanogaster* mit einigen Genen, deren cytologische Lokalisation von PALXTER, PROKOFEVA und MACKENSEN mit Hilfe der hier durch ausgezogene Linien bezeichneten Brüche durchgeführt wurde. Katminessigsäure; ca. 3300 fach; aus PATAU.

handelt; leichte Schraubenwindungen treten allerdings auf, sind aber wohl einfach als Torsionen des ganzen Bündels aufzufassen.

Das Vorhandensein einer *Matrix* nach Art der normalen Chromosomen ist nach BAUER nicht anzunehmen. Auch in dieser Hinsicht wären die Riesenchromosomen mit den frühmeiotischen bzw. den Chromonemata der Ruhekerne zu vergleichen; tatsächlich sind die Schleifenkerne Ruhekerne. KAUFMANN, KOLTZOFF und HEITZ nehmen dagegen das Vorhandensein einer *Matrix* an, DOYLE und METZ auch eine „Chromosomenscheide“.

Eine besondere Frage betrifft das Verhalten des *Heterochromatins* in den Schleifenkernen. Im Einklang mit der schon früher von HEITZ entwickelten Vorstellung, daß heterochromatische Stücke genarm sind, steht die Beobachtung, daß das Heterochromatin in den Schleifenkernen als formlose, nicht chromomerenartig gegliederte Masse auftritt (vgl. HEITZ 1934)<sup>1</sup>. Vor allem auffallend ist dieses Verhalten beim Y-Chromosom von *Drosophila melanogaster*, das gänzlich heterochromatisch ist und von den ersten Untersuchern zunächst überhaupt nicht aufgefunden werden konnte (PAINTER 1934). Tatsächlich geht es in dem mächtigen Hetero-

<sup>1</sup> Auf die an den allgemeinen Tatsachen nichts ändernde Unterscheidung von α- und β-Heterochromatin kann hier nicht eingegangen werden.

chromatinklumpen, der durch Vereinigung aus den heterochromatischen Teilen auch anderer Chromosomen entsteht, unter (Abb. 13). Die dadurch bedingte eigenartige Anordnung der Chromosomen bei *Drosophila* findet sich im übrigen nicht bei Formen, welche kein oder nicht viel Heterochromatin besitzen (*Bibio*, *Chironomus*); bei *Simulium* scheint das Heterochromatin als formlose Masse in einem Chromosom eingeschaltet zu sein. Bei den meisten Objekten fehlen noch diesbezügliche Untersuchungen. Wie YASUI für *Drosophila* gezeigt hat, sind die Scheibenstränge durch das Heterochromatin nicht unterbrochen, sondern von ihm nur verdeckt, was zu der Annahme stimmt, daß die heterochromatischen Abschnitte „normaler“ Chromosomen nicht *genleer*, sondern *genarm* sind.

Überblickt man die gesamten Ergebnisse der Untersuchungen der letzten Jahre, so zeigt sich eine wohl einzigartige Übereinstimmung zwischen Befunden, die auf ganz verschiedenen cytologischen und genetischen Teilgebieten ge-

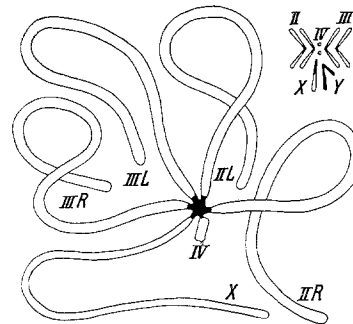


Abb. 13. Schematische Darstellung der Verteilung von Euchromatin (weiß) und Heterochromatin (schwarz) in den Riesenchromosomen und in normalen Metaphasechromosomen (oben rechts) von *Drosophila melanogaster* (♂); das Y-Chromosom ist nicht sichtbar (vgl. den Text); X = X-Chromosom, die anderen Chromosomen mit II, III, IV numeriert; R = rechter, L = linker Arm. Nach PATAU.

wonnen wurden. Sind diese Untersuchungen auch keineswegs abgeschlossen, so ermöglichen sie doch schon jetzt eine grundsätzlich einheitliche Auffassung wichtiger biologischer Probleme.

#### Literatur.

- A. Schriften, die nicht die Dipteren-Schleifenkerne behandeln.
- BAUER, H.: Die wachsenden Oocytenkerne einiger Insekten in ihrem Verhalten zur Nuclealfärbung. Z. Zellforsch. 18 (1933).
- BELLING, J.: a) The ultimate chromomeres of *Lilium* and *Aloe* with regard to the number of genes. Univ. California Publ. Bot. 14 (1928). — b) Contraction of chromosomes during maturation divisions in *Lilium* and other plants. Univ. California Publ. Bot. 14 (1928). — Crossing over and gene rearrangement in flowering plants. Genetics 18 (1933).

DARLINGTON, C. D.: Recent advances in cytology. London 1932. — Meiosis in *Agapanthus* and *Kniphofia*. Cyt. 4 (1933). — a) The internal mechanics of the chromosomes. Proc. roy. Soc. Lond. Ser. B 118 (1935). — b) The old terminology and the new analysis of chromosome behaviour. Ann. of Bot. 49 (1935).

DOUTRELIGNE, J.: Chromosomes et nucléoles dans les noyaux du type euchromocentrique. Cellule 42 (1933).

GEITLER, L.: Das Verhalten der Chromozentren von *Agapanthus* während der Meiose. Österr. Bot. Z. 82 (1933). — Grundriß der Cytologie. Berlin 1934. — a) Untersuchungen über den Kernbau von *Spirogyra* mittels FEULGENS Nuclealfärbung. Ber. dtsch. bot. Ges. 53 (1935). — b) Der Spiralbau somatischer Chromosomen. Z. Zellforsch. 23 (1935).

GRÉGOIRE, V.: Euchromocentres et chromosomes dans les végétaux. Bull. Acad. Roy. Belg. 17 (1932).

HEDAYETULLAH, S.: On the structure and division of the somatic chromosomes in *Narcissus*. J. roy. microsc. Soc. 51 (1931).

HEITZ, E.: Das Heterochromatin der Moose. Jb. Bot. 69 (1928). — Heterochromatin, Chromozentren, Chromomeren. Ber. dtsch. bot. Ges. 47 (1929). — Die Herkunft der Chromozentren. Planta (Berl.) 18 (1932). — a) Über totale und partielle somatische Heteropyknose, sowie strukturelle Geschlechtschromosomen bei *Drosophila funebris*. Z. Zellforsch. 19 (1933). b) Die somatische Heteropyknose bei *Drosophila melanogaster* und ihre genetische Bedeutung. Z. Zellforsch. 20 (1933).

HRUBÝ, K.: Über die Chromosomenstruktur in infraroten Strahlen. Planta (Berl.) 22 (1934).

HUSKINS, C. L., and S. G. SMITH: Meiotic chromosome structure in *Trillium erectum* L. Ann. of Bot. 49 (1935).

ISHII, T.: On the structure of chromosomes. Jap. J. Gen. 7 (1931).

IWATA, J.: Chromosome structure in *Lilium*. Mem. Coll. Sci., Kyoto Imp. Univ. Ser. B 10 (1935).

KATO, K.: Chromosome behaviour in the interkinesis. I. Ebenda 10 (1935).

KATO, K., and J. IWATA: Spiral structure of chromosomes in *Lilium*. Ebenda 10 (1935).

KAUFMANN, B. P.: a) Chromonemata in somatic and meiotic mitoses. Amer. Nat. 65 (1931). — b) Chromosome structure in *Drosophila*. Ebenda 65 (1931).

KÖRPERICH, J.: Etude comparative du noyau, des chromosomes et de leur relations avec le cytoplasme (*Nothoscordum*, *Eucomis*, *Beschorneria*). Cellule 39 (1930).

KOSHY, T. K.: Chromosome structure in *Allium*. I. The somatic chromosomes. J. roy. microsc. Soc. 53 (1933).

KRETSCHMER, H.: Beiträge zur Cytologie von *Oedogonium*. Arch. Protistenkunde 71 (1930).

KUWADA, Y.: The double coiled spiral structure of chromosomes. Tokyo Bot. Mag. 46 (1932).

KUWADA, Y., and T. NAKUMURA: Behaviour of chromonemata in mitosis. I. Observation of Pollen Mother Cells in *Tradescantia reflexa*. Mem. Coll. Sci., Kyoto Imp. Univ. Ser. B 9 (1933). — II. a) Artificial unravelling of coiled chromonemata. Cytol. 5 (1934). — III. b) Observation of living staminate hair cells in *Tradescantia reflexa*. Mem.

Coll. Sci., Kyoto Imp. Univ. Ser. B 9 (1934). — IV. c) Double refraction of chromosomes in *Tradescantia reflexa*. Cytol. 6 (1934). — V. a) A probable method of formation of the double-coiled chromonema spirals and the origin of coiling of the chromonemata into spirals. Ebenda 6 (1935). — VI. b) Metaphasic and anaphasic longitudinal split of chromosomes in the homotype division in pollen mother cells in *Tradescantia reflexa*. Ebenda 6 (1935).

LEWITSKY, G. A.: The morphology of chromosomes. Bull. Appl. Bot., Gen., Plant Breeding 27 (1931).

LORBEER, G.: Die Cytologie der Lebermoose mit besonderer Berücksichtigung allgemeiner Chromosomenfragen. Jb. Bot. 80 (1934).

MATHER, K., and L. H. A. STONE: The effect of X-Radiation upon somatic chromosomes. J. Gen. 28 (1933).

MATSURA, H.: Chromosomes studies on *Trillium kantschaticum* PALL. II. The direction of coiling of the chromonema within the first meiotic chromosomes in the PMC. J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. Ser. V. Bot. 3 (1935).

MC CLINTOCK, B.: Cytological observations of deficiencies involving know genes, translocations and an inversion in *Zea Mays*. Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. 16 (1931). — The association of non-homologous parts of chromosomes in the midprophase of meiosis in *Zea Mays*. Z. Zellforsch. 21 (1933).

METZ, C. W.: The role of the „chromosome sheath“ in mitosis and its possible relation to phenomena of mutation. Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. 20 (1934).

NEBEL, B. R.: Chromosome structure in *Tradescantia*. I, II a) Z. Zellforsch. 16 (1932). — III b) Proc. 6th Int. Congr. Gen. 2 (1932). — IV. a) Cytol. 5 (1933). — V. b) New York State Agr. Exp. Stat., Techn. Bull. 220 (1933).

PERRY, K. M.: Mitosis in *Galanthus nivalis* with special reference to chromosome structure, and the time at which splitting occurs. J. roy. microsc. Soc. 52 (1932).

PROPACH, H.: Fortschritte der Cytologie in der Austausch- und Konjugationsfrage (Sammelreferat). Züchter 5 (1933).

REUTER, E.: Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung gewisser Chromosomenfragen usw. Acta zool. fenn. 9 (1930).

ROBERTSON, W. R. B.: Chromosome studies II. Synapsis in the Tettigidae, with special reference to the pre-synapsis split. J. Morph. a. Physiol. 51 (1931).

SAX, K.: Chromosome structure and the mechanism of crossing over. J. Arn. Arbor. 11 (1930). — The cytological mechanism of crossing over. Ebenda 13 (1932). — Chromosome structure in the meiotic chromosomes of *Rhoeo discolor*. Ebenda 16 (1935).

SCHAEDE, R.: Beiträge zum Artefaktproblem. Protoplasma (Berl.) 23 (1935).

SCHAFFSTEIN, G.: Untersuchungen über den Feinbau der Prophasechromosomen in der Reduktionsteilung von *Lilium martagon*. Z. Zellforsch. 22 (1935).

SHARP, L. W.: Introduction to Cytology. 3. Aufl. New York 1934.

SHIGENAGA, M.: On the action of sodium glycolate on nuclei and chromosomes. Mem. Coll. Sci., Kyoto Imp. Univ. Ser. B 8 (1933).

SHINKE, N.: On the spiral structure of chromosomes in higher plants. *Ebenda* 5 (1930). — Spiral structure of chromosomes in meiosis of *Sagittaria Aginashi*. *Ebenda* 9 (1934).

SIANG, HSU: Structure of somatic chromosomes in *Lilium tigrinum*. *Cellule* 41 (1932).

SMITH, F. H.: The structure of somatic and meiotic chromosomes of *Galtonia candicans*. *Ebenda* 41 (1932).

TAYLOR, W. R.: Chromosome studies in *Gasteria* III. Chromosome structure during microsporogenesis and the postmeiotic mitosis. *Amer. J. Bot.* 18 (1931).

TELZYŃSKI, H.: Le cycle du chromosome somatique. I. Observations vitales sur les poils staminateux de *Tradescantia virginica*. *Acta Soc. Bot. Pol.* 7 (1930). — Cycle évolutif du chromosome somatique. II. Observations sur le matériel fixé (racines d'*Haemanthus Katharinae*. BAKK.). *Ebenda* 8 (1931).

TUAN, H. CH.: Unusual aspects of meiotic and postmeiotic chromosomes of *Gasteria*. *Bot. Gaz.* 92 (1931).

WADA, B.: Mikrodissektion der Chromosomen von *Tradescantia reflexa*. *Cytol.* 4 (1933).

WHITE, M. J. D.: Eine neue Form von Tetraploidie nach Röntgenbestrahlung. *Naturwiss.* 23 (1935).

YASUI, K.: Ethylalcohol as a fixative for smear materials. *Cytol.* 5 (1933).

ZEIGER, K.: Zur Strukturanalyse der Chromosomen von *Salamandra*. *Z. Zellforsch.* 20 (1933).

#### B. Schriften über Schleifenkerne.

BAUER, H.: a) Die Speicheldrüsenchromosomen der Chironomiden. *Naturwiss.* 23 (1935). — b) Der Aufbau der Chromosomen aus den Speicheldrüsen von *Chironomus Thummi* Kiefer (Untersuchungen an den Riesenchromosomen der Dipteren. I.) *Z. Zellforsch.* 23 (1935).

BRIDGES, C. B.: Salivary chromosome maps. *J. Hered.* 26 (1935).

CASPERSSON, T.: Über die Lokalisation der Nucleinsäure im Zellkern. *Naturwiss.* 23 (1935).

DOYLE, W. L., and C. W. METZ: a) Observations on the structure of living salivary chromosomes in *Sciara*. *Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A.* 21 (1935). — b) Structure of the chromosomes in the salivary gland cells in *Sciara* (Diptera). *Biol. Bull.* 69 (1935).

ELLENHORN, J., A. PROKOFJEVA and H. L. MULLER: The optical dissociation of *Drosophila* chromosomes by means of ultraviolet light. *C. r. Acad. Sci. URSS.* 1 (1935).

GEITLER, L.: Die Schleifenkerne von *Simulium*. *Zool. Jb.* 54 (1934).

HEITZ, E.: Über  $\alpha$ - und  $\beta$ -Heterochromatin sowie Konstanz und Bau der Chromomeren bei *Drosophila*. *Biol. Zbl.* 54 (1934). — HEITZ, E., u. H. BAUER: Beweise für die Chromosomennatur der Kernschleifen in den Knäuelkernen von *Biblio hortulanus* L. *Z. Zellforsch.* 17 (1933).

KAUFMANN, B. P.: Chromosome structure in *Drosophila*. *Amer. Naturalist* 65 (1931).

KIKKAWA, H.: An inference as to the constitution of X-chromosome in *Drosophila*. *Proc. imp. Acad. Tokyo* 11 (1935).

KING, R. L., and H. W. BEAMS: Somatic synapsis in *Chironomus*, with special reference to the individuality of the chromosomes. *J. Morph. a. Physiol.* 56 (1934).

KOLLER, P. CH.: Origin of variation within species. *Nature (Lond.)* (1935).

KOLTZOFF, N.: The structure of the chromosomes in the salivary glands of *Drosophila*. *Science (N. R.)* (1934).

KOSSIKOV, R. V., and H. J. MULLER: Invalidation of the genetic evidence for branched chromonemas, in the case of the Pale Translocation in *Drosophila*. *J. Hered.* 26 (1935).

MACKENSEN, O.: Locating genes on salivary chromosomes. *Ebenda* 26 (1935).

METZ, C. W.: Structure in the salivary gland chromosomes in *Sciara*. *Ebenda* 26 (1935).

METZ, C. W., and C. H. GAY: a) Chromosome structure in the salivary glands of *Sciara*. *Science (N. Y.)* (1934). — b) Organization of salivary gland chromosomes in *Sciara* in relation to genes. *Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A.* 20 (1934).

MULLER, H. J., and S. M. GERSHENSON: Inert regions of chromosomes as the temporary products of individual genes. *Ebenda* 21 (1935). — MULLER, H. J., and A. PROKOFJEVA: The individual gene in relation to the chromomere and the chromosome. *Ebenda* 21 (1935). — MULLER, H. J., A. PROKOFJEVA and D. RAFFEL: Minute intergenic rearrangement as a cause of apparent „gene mutation“. *Nature (Lond.)* (1935).

PÄTAU, K.: Chromosomenmorphologie bei *Drosophila melanogaster* und *Drosophila simulans* und ihre genetische Bedeutung. *Naturwiss.* 23 (1935).

PAINTER, T. S.: A new method for the study of chromosome rearrangements and the plotting of chromosome maps. *Science (N. Y.)* 78 (1933).

a) A new method for the study of chromosome aberrations and the plotting of chromosome maps in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 19 (1934). — b) The morphology of the X-chromosome in salivary glands of *Drosophila melanogaster* and a new type of chromosome map for this element. *Ebenda* 19 (1934). — c) Salivary chromosomes and the attack on the gene. *J. Hered.* 25 (1934). — The morphology of the third chromosome in the salivary gland of *Drosophila melanogaster* and a new cytological map of this element. *Genetics* 20 (1935). — PAINTER, T. S., and W. STONE: Chromosome fusion and speciation in *Drosophila*. *Ebenda* 20 (0000).

SINOTÔ, Y., and A. YUASA: Spiral structure of salivary chromosomes in *Lycoria (Sciara)* and *Drosophila*. *Jap. J. Gen.* 10 (1935).

TAN, C. C.: a) Identification of the salivary chromosomes in *Drosophila pseudoobscura*. *Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A.* 21 (1935). — b) Salivary gland chromosomes in the two races of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 20 (1935).

VONWILLER, P., and A. AUDOVA: Mikrodissektion an der Speicheldrüse von *Chironomus*. *Protoplasma (Berl.)* 19 (1933).

YASUI, K.: On the structure of the chromosomes in the salivary gland cell of *Drosophila melanogaster*. *Cytology* 6 (1935).