

Das Verhalten der Chromosomen in arteigener und artfremder Umgebung

Von

A. RUTISHAUSER (Schaffhausen)

(Mit 3 Abbildungen im Text)

(Nach dem am 8. November 1954 in der Naturforschenden Gesellschaft Zürich gehaltenen Vortrag.)

Manche Pflanzen- oder Tierarten enthalten ganze Chromosomen oder auch nur einzelne Chromosomensegmente, die sich in Bezug auf ihre Färbbarkeit vom Rest des Chromosomensatzes unterscheiden. Sie erfahren während der Telophase nicht die übliche Rückbildung und bleiben daher während der Interkinese sichtbar erhalten. HEITZ¹⁾ hat diese abweichenden Chromosomenregionen als Heterochromatin, das restliche Chromatinmaterial als Euchromatin bezeichnet. DARLINGTON und LA COUR²⁾ definieren Heterochromatin als solche Chromosomenteile, die sich in Bezug auf die Produktion von Thymonukleinsäure (DNA) den anderen (euchromatischen) Chromosomenabschnitten gegenüber als azyklisch erweisen. Nach den Untersuchungen von MULLER und PAINTER³⁾ u. a. unterscheidet sich das Heterochromatin auch genetisch von Euchromatin. Es ist arm an Genen oder auch gänzlich frei davon. MATHER⁴⁾ hingegen nimmt an, es enthalte Gene besonderer Art (polygenes).

Das abweichende Verhalten des Heterochromatins in zytologischer und genetischer Hinsicht hat uns dazu veranlasst, seine Verteilung auf die Nachkommen und seine Reaktion der arteigenen und artfremden Umgebung gegenüber zu untersuchen. Bei dieser Arbeit stiessen wir auf einige Zusammenhänge, die z. T. Bestätigungen, z. T. aber auch Abweichungen von unserer Auffassung über das Verhalten der Chromosomen darstellen. Sie betreffen:

Die Resultate, über welche in diesem Vortrag berichtet wird, stammen z. T. aus einer Gemeinschaftsarbeit, die zusammen mit L. F. LA COUR, John Innes Horticultural Institution, geplant und mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds ausgeführt worden ist.

1) HEITZ, E., 1928, Jahrb. Wiss. Bot. 69, 762.

2) DARLINGTON, C. D. and LA COUR, F. L., 1940, J. Genet., 40, 185.

3) MULLER, H. J. und PAINTER, T. S., 1932, Z. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre. 62, 316.

4) MATHER, K., 1941, J. Genet. 41, 159.

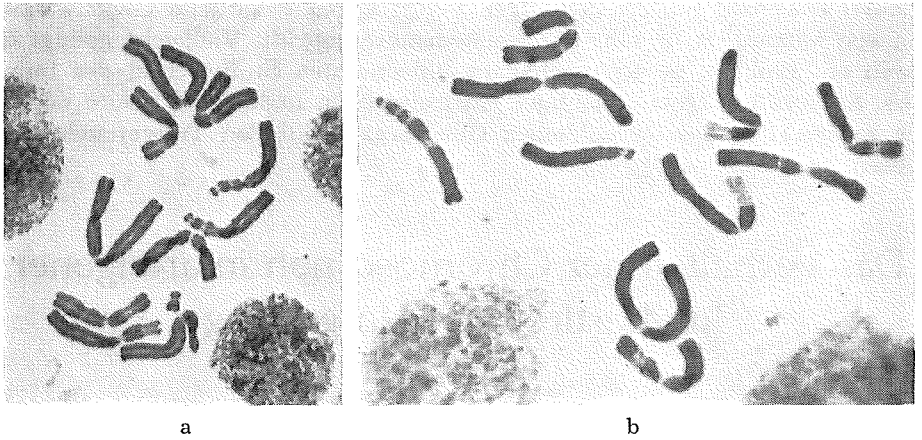


Abb. 1 *Trillium grandiflorum*, Metaphasen kältebehandelter Pflanzen.
 a) Standardkomplement mit f-Chromosom. b) Chromosomenkomplement mit einem hybriden Paar homologer Chromosomen (E_3 links aussen; E_1 rechts daneben), Phot. bei einer Vergr. von 1 : 800.

1. die Form und Physiologie der homologen Chromosomen,
2. die Verteilung der Chromosomen auf die F_1 -Generation und
3. die Erhaltung der Chromosomenindividualität im Verlaufe der Entwicklung.

Untersuchungen über die Physiologie und Morphologie der homologen Chromosomen sind schon früher von DARLINGTON und LA COUR²⁾ ausgeführt worden. Unsere eigenen Ergebnisse stellen nur Bestätigungen und Erweiterungen dieser Arbeiten dar. Sie wurden, wie jene von DARLINGTON und LA COUR, an einigen Liliaceen, nämlich *Paris quadrifolius* und *Trillium grandiflorum*, *luteum*, *cernuum* und *erectum*, durchgeführt.

Bei allen *Trillium*-Arten lässt sich das Heterochromatin nur im Ruhekern oder zu Beginn der Prophase nachweisen. Die heterochromatischen Regionen sind dann in Feulgen-Präparaten dunkler gefärbt als das Euchromatin. Im Verlaufe der Prophase verschwinden die Unterschiede. Die Metaphase-Chromosomen sind (mit Ausnahme der SFA) gleichmässig gefärbt. Differenzen zwischen Eu- und Heterochromatin erscheinen aber auch an Pro-, Meta- und Anaphase-Chromosomen, wenn die Pflanzen vor der Fixierung einer Temperatur ausgesetzt werden, die nahe dem Gefrierpunkt liegt (starvation-Effekt). Die heterochromatischen Regionen kältebehandelter *Trillium*-Chromosomen sind in Feulgen-Präparaten heller gefärbt als das Euchromatin. DARLINGTON und LA COUR²⁾ nehmen an, dass bei tiefen Temperaturen die Produktion von Thymonukleinsäure (DNA) herabgesetzt und die eu- und heterochromatischen Blöcke verschieden stark mit DNA beladen sind.

Die Anordnung und Zahl der grossen heterochromatischen Regionen ist nach einer 4 Tage dauernden Kältebehandlung in den Zellen derselben Pflanze

konstant. Da sich die homologen Chromosomenpaare in Bezug auf Zahl und Lage der heterochromatischen Blöcke unterscheiden, ist es möglich, ihr Verhalten in arteigener und artfremder Umgebung zu untersuchen. Wir bezeichnen die fünf homologen Chromosomenpaare von *Trillium* mit den Buchstaben A bis E und geben die Zahl der heterochromatischen Regionen mit einem Index an. E_2 ist also ein E-Chromosom mit zwei heterochromatischen Regionen. Die meisten untersuchten Individuen von *T. grandiflorum* weisen das Chromosomenkomplement $A_0A_0B_1B_1C_1C_1D_1D_1E_2E_2$ auf (Abb. 1a). Wir bezeichnen es als Standardkomplement.

Wie schon DARLINGTON und LA COUR gezeigt haben, sind die Partner der homologen Chromosomenpaare nicht immer gleich gebaut. Hin und wieder unterscheiden sie sich in Bezug auf die Zahl oder die Länge der heterochromatischen Regionen. So gibt es homologe Paare von E-Chromosomen des Typus E_1E_3 (Abb. 1b) oder E_2E_3 usw. Das Ausmass dieser «hybriden» oder «heteromorphen» Struktur der homologen Chromosomenpaare variiert von Pflanze zu Pflanze. Es wurden Individuen gefunden, die 3 Paare solcher heteromorpher Chromosomen aufwiesen.

Messungen haben gezeigt, dass die euchromatischen Chromosomenabschnitte der E_2 - und E_3 -Chromosomen oder der C_1 - und C_2 -Chromosomen zusammengekommen gleich gross sind. Die Aussage, die homologen Chromosomen seien hinsichtlich der Zahl der heterochromatischen Regionen verschieden, bedeutet also nicht, dass die Abschnitte, die im einen Chromosom euchromatisch sind, im anderen als Heterochromatin erscheinen. Die heterochromatischen Regionen von *Trillium* sind wahrscheinlich eingeschaltete, zusätzliche Chromosomenstücke, denen keine euchromatischen Abschnitte zugeordnet werden können. Es ist denkbar, dass sie durch Verdoppelung und Vervielfachung schon bestehender, kleinster heterochromatischer Teilchen entstehen. Tatsächlich können wir in euchromatischen Stücken von E_2 -Chromosomen gelegentlich kleine Einschnitte sehen, die ungefähr an der Stelle liegen, an welcher in homologen E_3 -Chromosomen grössere heterochromatische Blöcke erscheinen.

Für unser Hauptproblem, die Frage nach dem Verhalten der Chromosomen in arteigener und artfremder Umgebung, hat sich die Differenz zwischen den homologen Chromosomen als ausserordentlich wertvoll erwiesen. Wegen dieser Heteromorphie der homologen Chromosomen war es uns z. B. möglich, die Verteilung der *Trillium*-Chromosomen auf die F_1 -Generation zu verfolgen.

Trillium ist allerdings kein gutes genetisches Versuchsobjekt. Die Aufzucht von Nachkommenschaften benötigt mehrere Jahre. Diese Schwierigkeiten können aber, wenn es sich nur darum handelt, zytologische Studien zu treiben, umgangen werden. Es ist für solche Untersuchungen gar nicht nötig, die F_1 -Nachkommen voll ausgewachsen zu lassen. Bis zu einem gewissen Grade kommen wir sogar überhaupt ohne F_1 -Tochterpflanzen aus. Wie das möglich ist, zeigt die folgende kurze Darstellung der Samenentwicklung von *Trillium grandiflorum*:

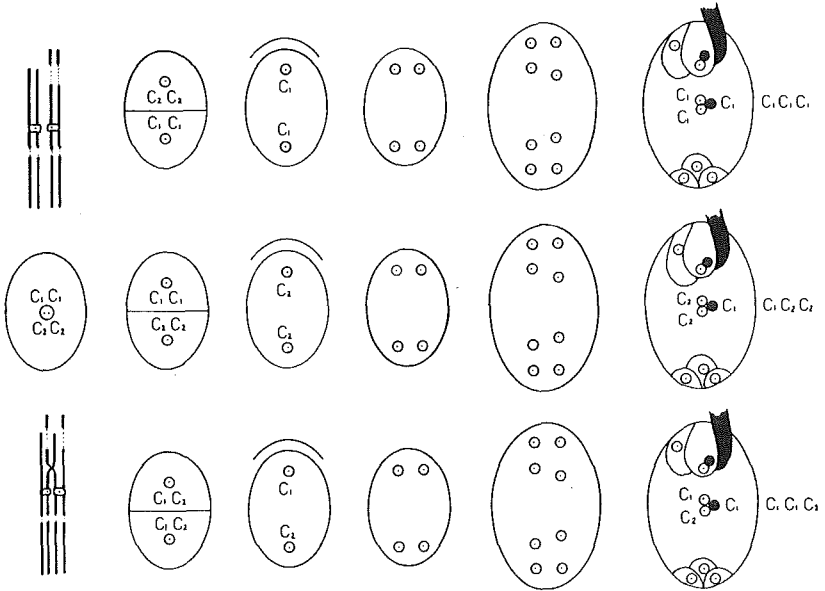


Abb. 2 Schematische Darstellung der Embryosackentwicklung von *Trillium grandiflorum* (*Allium*-Typus). Erklärung im Text.

Bei *Paris quadrifolius* und *Trillium grandiflorum* entwickelt sich der Embryosack nach dem *Allium*-Typus (Abb. 2). Die EMZ führt die erste RT durch, worauf 2 Dyadenzellen entstehen. Die mikropylare Dyade degeneriert, die chalazale bildet den ES. Von den 3 Teilungsschritten, die zum achtkernigen ES führen, stellt der erste die homöotype oder zweite RT dar, die beiden anderen sind rein mitotisch. Im Anschluss daran werden in jedem Pol des ES 4 Kerne gebildet. Aus der oberen Vierergruppe entwickelt sich der Eiapparat, aus der unteren die Antipoden. Je ein Kern der oberen und unteren Gruppe wandern gegeneinander und verschmelzen später zum sekundären Embryosackkern. Zusammen mit dem zugehörigen Plasma bilden sie die Zentralzelle. Auf die Bestäubung folgt bei den Blütenpflanzen eine doppelte Befruchtung: ein Spermakern des Pollenschlauches verschmilzt mit dem Eikern, ein zweiter mit den beiden Kernen der Zentralzelle. Beide befruchtete Zellen entwickeln sich zu einem Gewebekörper, die Eizelle zum Embryo, die Zentralzelle zum Nährgewebe oder Endosperm.

Unsere Untersuchungen über die Verteilung der Chromosomen führten wir am Endosperm durch. Obwohl seine Genetik wegen der dreifachen Kernverschmelzung etwas komplizierter ist, hat es dem Embryo gegenüber einen unschätzbaren Vorteil voraus: schon die einfachste monohybride Kreuzung vom Typus $Aa \times aa$ erlaubt es uns «Tetradenanalysen» durchzuführen. Das ist leicht abzuleiten. Nehmen wir an, die beiden homologen Chromosomen einer Samenpflanze seien verschieden, z. B. C_1 und C_2 . Führen wir die Kreu-

zung $C_1C_2 \times C_1C_1$ aus, so sind in den Endospermen folgende Chromosomenkombinationen zu erwarten:

1. Zwischen den beiden verschiedenen Chromatiden findet kein Austausch statt (Abb. 2). Dann gelangen in die eine Dyadenzelle zwei C_1 -Chromatiden, in die andere C_2C_2 oder umgekehrt. Alle Kerne des ES führen daher entweder das Chromosom C_1 oder das Chromosom C_2 . Mit dem Pollenkorn führen wir ein C_1 -Chromosom zu; also sind Nährgewebe von der Konstitution $C_1C_1C_1$ oder $C_1C_2C_2$ zu erwarten.
2. Zwischen der Differenz der beiden Chromosomen und der SFA findet ein Austausch statt. Dann gelangen in beide Dyadenzellen 2 Chromatiden des Typus C_1C_2 . Durch die zweite RT werden die beiden Chromatiden getrennt, am einen Pol des ES entstehen daher lauter Kerne mit C_1 -Chromosomen, am anderen solche mit C_2 -Chromosomen. Die Zentralzelle ist daher C_1C_2 . Befruchtung mit C_1 -Pollen ergibt ein Endosperm der Konstitution $C_1C_1C_2$.

Man sieht sofort, dass es möglich ist, aus dem Genotypus des Nährgewebes abzuleiten, wie die Chromosomen verteilt worden sind. Alle $C_1C_1C_1$ - und

Tabelle 1 Verteilung heteromorpher homologer Chromosomen auf F_1 -Endosperme von *Trillium*-Rassenkreuzungen.

Kreuzungskombinationen und Elternpflanzen	F_1 -Endosperme			Reduk- tionswert %
1. $C_1C_2 \times C_1C_1$	$C_1C_1C_1$	$C_1C_1C_2$	$C_1C_2C_2$	
G 3 × G 42	3	15	4	
G 3 × G 4	—	20	3	
G 55 × G 42	6	27	7	
GH 6 × G 45	1	7	2	
GH 13 × G 49	—	4	—	
GH 2 × G 19	—	4	—	
GH 1 × G 19	—	1	1	
Total	10	78	17	37
2. $E_2E_3 \times E_2E_2$	$E_2E_2E_2$	$E_2E_2E_3$	$E_2E_3E_3$	
GH 2 × G 19	1	3	—	
GH 13 × G 49	—	—	3	
G 40 × G 4	3	8	6	
G 40 × G 23	2	6	—	
G 72 × G 45	4	11	3	
Total	10	28	12	28
3. $B_1B_1 \times B_1B_1$	$B_1B_1B_1$	$B_1B_1B_1/4$	$B_1B_1B_1/4$	
G 23 × G 36	4	57	7	42

$C_1C_2C_2$ -Nährgewebe sind Präreduktionen. Sie sollten, wenn die Verteilung wirklich so erfolgt, wie es unsere Darstellung verlangt, im Verhältnis 1:1 auftreten. Zu erwarten sind daneben aber auch $C_1C_1C_2$ -Nährgewebe (Postreduktionen), und zwar in einer Häufigkeit, die abhängig ist von der Frequenz der crossing-over.

Wie aus Tabelle 1 ersichtlich ist, werden in den $C_1C_2 \times C_1C_1$ -Kreuzungen alle erwarteten Chromosomenkombinationen gefunden. Das gleiche gilt auch für die $E_2E_3 \times E_2E_2$ - und die $B_1B_1 \times B_1B_1$ -Kreuzungen. In allen drei Ver-

suchen erscheinen die beiden Präreduktionstypen etwa im Verhältnis 1:1, daneben in einem relativ hohen Prozentsatz auch Postreduktionen. Die aus unseren Versuchen errechneten Reduktionswerte (LUDWIG⁵⁾ sind sehr hoch, stimmen aber mit entsprechenden genetischen Versuchen überein. So hat LEUPOLD⁶⁾ in seinen Tetradenanalysen von *Schizosaccharomyces pombe* fast genau die gleichen Werte erhalten. Immerhin lässt sich zumindest einer der gefundenen Reduktionswerte (42%) nur dann verstehen, wenn Interferenz oder Lokalisation der Chiasmata angenommen wird.

Ganz andere Resultate zeitigten dagegen Kreuzungsversuche mit akzessorischen f-Chromosomen. Annähernd 25% unserer Versuchspflanzen von *T. grandiflorum* enthielten einzelne, seltener zwei kurze, zusätzliche Chromosomen, die sich auch in den starvation-Versuchen als euchromatisch erwiesen haben (Abb. 1a). Ihre Verteilung auf die F_1 -Endosperme war verschieden, je nachdem ob die Samen- oder die Pollenpflanze das f-Chromosom enthielt. Die Kreuzung Standard \times f ergab Endosperme mit einem oder solche ohne f-Chromosomen im Verhältnis 1:1 (vergleiche Tabelle 2). Wie erwartet, hat also nur eine Hälfte der Pollenkörner akzessorische Chromosomen mitbekommen. Die Kreuzung f \times Standard hingegen ergab 13 Endosperme ohne und 67 mit 2 f-Chromosomen (Tabelle 2). Daneben erschienen vereinzelt noch Endosperme mit einem oder 3 f-Chromosomen. Bei regelmässiger Verteilung wären zu erwarten gewesen Endosperme ohne und (weil die weibliche Pflanze mit 2 Sätzen am Chromosomenkomplement des Endosperms beteiligt ist) solche mit 2 f-Chromosomen im Verhältnis 1:1. Die 2 f-Endosperme überwiegen also deutlich. Die Verteilung der f-Chromosomen auf die Gameten dürfte daher auf der weiblichen Seite anders vor sich gehen als auf der männlichen.

Verlassen wir nun aber das Problem der Verteilung der Chromosomen und wenden uns einem letzten Fragenkomplex, der Erhaltung der Individualität der Chromosomen zu. Es wird angenommen, dass die Chromosomen im Verlaufe der Entwicklung des Organismus ihre Individualität beibehalten. Jede Zelle einer C_1C_2 -Pflanze z. B. sollte also ein ganzes C_1 - und ein ganzes C_2 -Chromosom erhalten. Diese Annahme hat in den letzten Jahren insofern einige Korrekturen über sich ergehen lassen müssen, als

⁵⁾ LUDWIG, V., 1937, Z. f. ind. Abst. u. Vererbungsl. 73, 332.

⁶⁾ LEUPOLD, U., 1950, Ctes rend. hab. Carlsberg, Sér. physiol. 24, 381.

Tabelle 2 Verteilung der f-Chromosomen auf Endosperme von *Trillium*-Rassenkreuzungen.

Kreuzungskombinationen und Elternpflanzen	Anzahl f			
	0	1	2	3
1. O × f				
G 34 × G 40	37	34	—	—
G 46 × G 49	12	15	—	—
G 50 × G 49	1	1	—	—
GH 13 × G 49	3	1	—	—
Total	53	51	—	—
2. f × O				
G 23 × G 36	12	1	55	—
G 40 × G 4	1	—	12	1
Total	13	1	67	1

gezeigt werden konnte (GEITLER)⁷⁾, dass die Chromosomenzahl der differenzierten Zellen von zahlreichen Pflanzen- und Tierarten nicht immer mit der Chromosomenzahl der befruchteten Eizelle oder der meristematischen Zellen übereinstimmt. Die Chromosomenzahl verändert sich im Verlaufe der Zelldifferenzierung, und zwar in der Regel so, dass sie sich verdoppelt oder vervielfacht. An unserem eigenen Material, dem Nährgewebe von *Trillium*-Arten, konnte diese Beobachtung auch gemacht werden. Nicht selten fanden wir statt der erwarteten triploiden Chromosomenzahl $3n = 15$ die hexaploide $6n = 30$, in einzelnen Fällen sogar die duodecaploide $12n = 60$.

Zu unserer grössten Überraschung waren aber diese Vervielfachungen weder die einzigen noch die häufigsten Abweichungen. Viel häufiger, und zwar in einem vermutlich vom Verwandtschaftsgrad der Eltern abhängigen Mass erscheinen im Endosperm auch ausserordentlich auffällige Veränderungen der Chromosomenform und Grösse, welche zeigen, dass die Chromosomenindividualität nicht unter allen Umständen aufrecht erhalten wird.

Im arteigenen Plasma behalten zwar die Chromosomen in der Regel ihre Individualität bei. Schon hier gibt es aber Ausnahmen. Mit einer Häufigkeit von 0,8 % treten da und dort, über das Nährgewebe verstreut, Mitosen auf, die in einem oder in 2 der 15 Chromosomen Aberrationen aufweisen. Sie bestehen meist darin, dass einzelne Chromosomen Stückverlust erleiden. Die Bruchstellen liegen meistens in den euchromatischen Regionen. Nicht selten werden auch Rekombinationen gefunden, so z. B. dizentrische Chromosomen, die durch Translokation zwischen nicht homologen Chromosomen entstanden sind (Abb. 3a).

⁷⁾ GEITLER, L., 1948, Oest. Bot. Z. 95, 277.

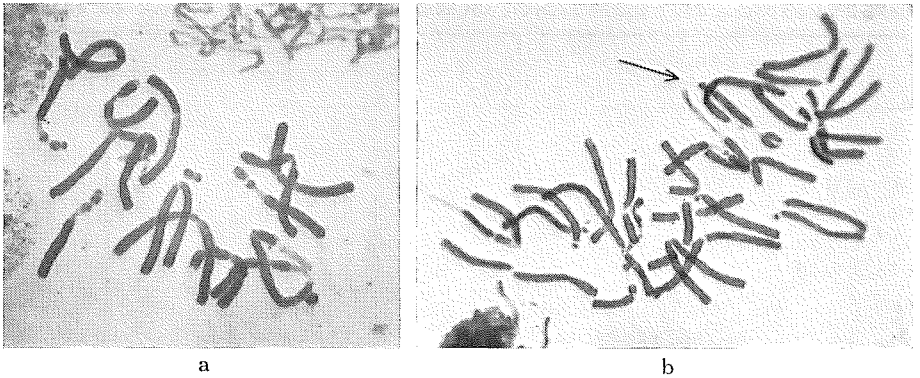


Abb. 3 Spontane Chromosomenbrüche im Endosperm.

- a) *Trillium grandiflorum*, Metaphase mit dizentrischem Chromosom (B + D rechts unten) und azentrischem Fragment. b) *Paris quadrifolius* × *Trillium cernuum*, Metaphase. Die 4 Chromosomen mit heterochromatischen Regionen stammen von *T. cernuum*. Stückverlust des A-Chromosoms mit Pfeil angegeben, Phot. bei einer Vergr. von 1 : 800.

Ähnliche Veränderungen der Chromosomenindividualität, nur in weit höherem Masse, treten auch in den hybriden Nährgeweben auf, die durch Gattungsbastardierungen entstanden sind. Die Kreuzung *Paris quadrifolius* × *Trillium grandiflorum* oder *T. cernuum* eignet sich ausgezeichnet für derartige Untersuchungen. Die Chromosomen von *Paris quadrifolius* sind auch nach Kältebehandlung stets rein euchromatisch. Die *Trillium*-Chromosomen lassen sich daher, sofern sie heterochromatische Blöcke einschliessen, leicht erkennen. In kältebehandelten Nährgeweben von *Paris* × *Trillium*-Kreuzungen ist es deshalb nicht nur möglich zu bestimmen, wie sich die einzelnen Chromosomen der beiden Arten verhalten, sogar das Verhalten der einzelnen Chromosomenregionen kann untersucht werden.

Wie bei den Endospermen der Rassenkreuzungen treten auch in den Endospermen von Gattungskreuzungen spontane Chromosomenbrüche in den euchromatischen, seltener in den heterochromatischen Regionen auf (C_1'' eu, C_1'' het, vgl. Tab. 3 und Abb. 3b). Im Anschluss an SR (sister reunion) oder Translokation werden dizentrische Chromosomen gebildet (C_2' und C_2''). Seltener erscheinen daneben auch monozentrische Ringe ($C_1''r$). Wie aus Tabelle 3 ersichtlich ist, nimmt die Zahl der Chromosomenbrüche mit dem Alter der Samenanlagen zu. Das ist wohl so zu verstehen, dass zu den alten Brüchen, die wegen des «breakage-fusion-bridge-cycle» (McCLINTOCK)⁸⁾ oder aus anderen Gründen persistieren, immer neue dazu kommen. Die Zahl der Brüche dürfte pro Teilungswelle nur klein sein. Dafür spricht die geringe Zahl von azentrischen Fragmenten.

Interessanterweise werden die Chromosomen nicht gleichmässig gebrochen. Die in Tabelle 3 zusammengestellten Versuchsergebnisse zeigen deutlich, dass

⁸⁾ McCLINTOCK, B., 1942, Proc. Nat. Acad. Sci. 28, 458.

Tabelle 3 Häufigkeit der Chromosomenbrüche im Endosperm der Kreuzung
Paris quadrifolius × *Trillium cernuum*.

Chromosomen- Bezeichnung	Anzahl	Normale Chromo- somen	C ₁ ⁿ		C ₁ ^r SR	C ₁ ^r	C ₂	C ₂ ⁿ Translo- kationen	Non disj.	Frag- mente	Aberrante Chromo- somen in %
			eu	het							
1. 33 Tage											
A	34	22	7	—	—	1	1	3	—	—	35,3
B	33	27	2	—	—	—	—	4	1	—	18,2
D	33	33	—	—	—	—	—	—	1	—	0
E	34	24	6	—	2	—	1	1	—	—	29,4
Total	134	106	15	—	2	1	2	8	2	10 C ₀ ⁿ + 1 m	20,9
2. 43 Tage											
A	54	25	12	—	3	9	—	5	—	—	53,7
B	54	40	7	—	—	—	1	6	—	—	25,9
D	54	50	1	—	—	—	—	3	—	—	7,4
E	54	24	21	1	—	—	—	8	—	—	55,5
Total	216	139	41	1	3	9	1	22	—	7 C ₀ ⁿ + 1 m	35,6

der höchste Anteil an Brüchen den A- und den E-Chromosomen zufällt. Die zwanzig rein euchromatischen Chromosomen von *Paris quadrifolius* und das euchromatische C-Chromosom von *Trillium cernuum* werden in der Regel nicht gebrochen. Es ist denkbar, dass das Heterochromatin auf die spontanen Chromosomenbrüche, die durch Bastardierung ausgelöst worden sind, einen Einfluss ausübt.

Die hohe Frequenz spontaner Chromosomenbrüche im Nährgewebe von *Paris* × *Trillium*-Kreuzungen stellt uns meines Wissens vor eine neue Situation: Das Gesetz der Erhaltung der Chromosomenindividualität im Verlaufe der Entwicklung wird schon nach Rassenkreuzung, noch mehr aber nach Gattungskreuzung durchbrochen. Die Chromosomen v e r ä n d e r n ihre Form, wenn sie in eine neue Umgebung verbracht werden; sie verlieren einzelne Abschnitte und fügen sich zu neuen Kombinationen zusammen. Es ist bekannt, dass ähnliche Veränderungen der Chromosomenindividualität mit Hilfe mutagener Agentien, wie X-, α-, β- und γ-Strahlen und bestimmter chemischer Stoffe wie Senfgas, erreicht werden können. Ein wesentlicher Unterschied besteht zwar: Die spontanen Chromosomenbrüche sind mehr lokalisiert und scheinen insofern spezifischer zu sein, als nur ein Teil der bei Röntgenbestrahlung auftretenden Rekombinationen gefunden wurden. Der allgemeine genetische Effekt dürfte aber in beiden Fällen der gleiche sein: Die einfache Übertragung eines Chromosomensatzes in artfremde Umgebung führt ebenso zu einer Erhöhung der Mutationsrate wie die Behandlung mit mutagenen Agentien.

Man ist natürlich versucht, aus der Tatsache, dass durch Kreuzung allein die Frequenz der Chromosomenbrüche erhöht werden kann, weitgehende

Schlüsse in Bezug auf die Evolution zu ziehen. Nun sind aber alle Untersuchungen über die Erhöhung der spontanen Mutationsrate am Endosperm ausgeführt worden. Weil das Nährgewebe eine Funktion ausübt, die jener von Drüsenzellen gleicht, und weil es daher vermutlich einen lebhafteren, vielleicht auch anders gearteten Stoffwechsel aufweist als eine embryonale Zelle, ist sehr wohl denkbar, dass es empfindlicher reagiert als das meristematische Gewebe. Die durch Bastardierung ausgelösten Chromosomenbrüche könnten daher auf das Nährgewebe beschränkt sein. Wenn das der Fall sein sollte, sind die festgestellten Veränderungen der Chromosomenstruktur vom Standpunkt der Evolution aus gesehen ohne Bedeutung. Das Nährgewebe hat am Aufbau der neuen Tochterpflanze keinen Anteil. Ob die Frequenz der spontanen Chromosomenbrüche auch im Embryo durch Bastardierung erhöht wird, wissen wir noch nicht.

Dagegen ist wahrscheinlich, dass die Samenfertilität durch das Vorkommen von spontanen Chromosomenbrüchen im Endosperm wesentlich beeinträchtigt wird. Weil der Keimling vom Endosperm ernährt werden muss, hängt seine Entwicklung in ganz entscheidendem Masse von der Funktionstüchtigkeit des Nährgewebes ab. Der Erfolg von Art- und Gattungskreuzungen wird deshalb nicht zuletzt von den zytologischen Vorgängen bestimmt, die im wachsenden Endosperm ablaufen. Bei *Ranunculus auricomus* ist mir der Nachweis gelungen⁹⁾, dass sogar Kreuzungen zwischen Mikrospecies derselben Sammelart wegen des Vorkommens spontaner Chromosomenbrüche im Endosperm fehlschlagen. Dort wirken die Mitoseanomalien als Isolationsmechanismen, welche die Vermischung zweier Kleinarten verhindern.