

Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen

(Chlamydomonas, Phycomyces, Honigbiene).

Von Max Hartmann.

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut f. Biologie Berlin-Dahlem.)

Im Jahre 1912 hatte ich in einer kleinen Mitteilung darauf hingewiesen, daß es möglich wäre, den theoretisch vermuteten Zusammenhang zwischen der Reduktionsteilung und der Aufspaltung und Umgruppierung bei der Mendelvererbung experimentell zu beweisen dadurch, daß man haploid entstandene Nachkommen eines F_1 -Bastardes untersucht. Wenn die Aufspaltung und Neugruppierung in der Tat durch die Reduktionsteilung bewirkt wird, dann müssen solche nach der Reduktion entstandene haploide Individuen in ihrer Erbllichkeit sich nicht wie F_2 -Bastarde, sondern wie F_1 -Gameten verhalten, also bei Monohybridismus rein zu gleichen Teilen nach den beiden Eltern aufspalten, bei Dihybridismus $\frac{1}{4}$ väterliche, $\frac{1}{4}$ mütterliche und $\frac{1}{2}$ kombinierte Nachkommen liefern, wobei letztere wiederum zu gleichen Teilen aus Individuen A b und solchen a B bestehen müsse. Als einfachste Fälle zur Analyse solcher haploiden Nachkommen erschienen mir parthenogenetische Kinder von F_1 -Bastarden. Natürlich können nur solche parthenogenetisch sich fortpflanzende Tiere benutzt werden, bei denen die Reduktion durchgeführt ist, also sogenannte haploide Parthenogenese¹⁾ vorliegt. Läßt sich in

¹⁾ In der bisherigen Literatur sind statt haploide (mit) und diploide (ohne Reduktion) Parthenogenesis meist die WINKLERSchen Ausdrücke generative und somatische Parthenogenesis in Gebrauch. Da der Begriff „somatisch“ in der Biologie etwas ganz anderes bedeutet als Zellen mit diploider Chromosomenzahl, habe ich schon früher (1909) die hier gebrauchten Ausdrücke diploide und haploide Parthenogenesis vorgeschlagen, um eine Begriffsverwirrung zu vermeiden. Auch RENNER (1916) ver-

einem solchen Falle die oben geforderte Aufspaltung und Neukombination bei den haploid-parthenogenetischen Nachkommen eines F_1 -Bastardes nachweisen, dann wäre dadurch der Beweis erbracht, daß die Reduktionsteilung in der Tat der Mechanismus ist, der die Aufspaltung und Umkombinierung bei der Mendelvererbung bewirkt. Zugleich wäre damit aber auch experimentell bewiesen, daß die Chromosomen die stofflichen Träger, wenigstens der mendelnden Eigenschaften sind.

Da ich Versuche an Hymenopteren, an die ich zuerst gedacht hatte, damals aus äußeren Gründen nicht durchführen konnte, so hatte ich zunächst die Frage an Schmetterlingen, die zudem auch technisch viel einfachere und leichtere Verhältnisse bieten, zu lösen versucht und zwar an *Bombyx mori*, für den von verschiedenen Autoren parthenogenetische Entwicklung beschrieben und bei dem von HENKING die Bildung zweier Reifeteilungen angegeben war, also aller Wahrscheinlichkeit nach haploide Parthenogenese vorlag. Die innerhalb dreier Jahre (1911—14) durchgeführten Versuche haben jedoch nicht zum Ziele geführt. Die alten Literaturangaben, daß der Seidenspinner parthenogenetisch entstehen könne, konnte bei Einhaltung aller Vorsichtsmaßnahmen nicht bestätigt werden. Wohl beginnt ein großer Teil der Eier eine parthenogenetische Entwicklung und man kann auch experimentell durch verschiedene Mittel (Einwirkung von Salzsäure, Sonnenbestrahlung usw.) den Prozentsatz derselben erheblich steigern, doch kommt die Entwicklung bald zum Stillstand und es schlüpfen im Frühjahr aus diesen Eiern keine Raupen. Unter hunderten von Gelegen konnte so innerhalb dreier Jahre nicht ein parthenogenetisches Tier erhalten werden.

Seit 1914 wandte ich mich daher Zuchtversuchen mit Hymenopteren, und zwar mit der Honigbiene, zu, um die oben geschilderte Frage zur Entscheidung zu bringen. Auf das gleiche Objekt sowie Hummeln haben kürzlich ARMBRUSTER, NACHTSHEIM und ROEMER (1917) zum Studium der Gametenbeschaffenheit bei Bastardierung hingewiesen und NACHTSHEIM und ROEMER haben die älteren Kreuzungsergebnisse bei der Biene, sowie die biologischen und technischen Schwierigkeiten, die Vererbungsstudien hier entgegen stehen, näher erörtert, ARMBRUSTER die Verhält-

wirft neuerdings diese WINKLERSche Nomenklatur. „Ein Soma, einen Leib, einen aus früher oder später ausgewachsenen Zellen bestehenden Vegetationskörper im Gegensatz mindestens zu den Fortpflanzungszellen (PFEFFER verwendet somatisch sogar als Gegensatz zu embryonal, ebenso JOST) kann auch eine haploide Erscheinungsform haben.“ (RENNER, O., 1916, p. 350.)

nisse bei Hummeln. Obwohl nun unsere eigenen Experimente, an denen Herr Dr. ARMBRUSTER seit Frühjahr 1917 als Mitarbeiter teilnimmt, noch nicht bis zu dem entscheidenden Resultat gediehen sind¹⁾, (es kann frühestens Ende 1918 erwartet werden), so möchte ich doch zu dieser Frage trotz der eingehenden Behandlung, die sie kürzlich in der oben erwähnten Arbeit erfahren hat, schon jetzt aus verschiedenen Gründen mich nochmals äußern. Einmal liegt nämlich eine vorläufige Mitteilung von NEWELL (1915), einem amerikanischen Forscher, über Vererbung bei der Honigbiene vor, die das prinzipielle Resultat schon enthält, und die merkwürdigerweise von NACHTSHEIM und ROEMER keine rechte Beachtung gefunden hat, dann sind vor allem durch PASCHER (1915) für das Phytoflagellat *Chlamydomonas* und von BURGEFF (1916) für den Zygomyceten *Phycomyces* sehr wichtige und interessante Vererbungserscheinungen bekannt geworden, die ebenfalls an haploiden Individuen zutage treten, deren Entstehung aber eine ganz andere ist, als die der parthenogenetischen Tiere. Die theoretische Tragweite dieser Ergebnisse, der bei parthenogenetisch entstandenen Bienen sowohl wie der bei haploiden Protisten resp. Pilzen, scheint mir aber von keinem der bisherigen Autoren in ihrer vollen Bedeutung erkannt und gewürdigt zu sein, zudem werden noch die bei den verschiedenen Formen mit ihrer sehr verschiedenen Fortpflanzungsbiologie zutage tretenden homologen Vererbungserscheinungen durch eine sehr verschiedene und zum Teil nicht sehr glücklich gewählte Nomenklatur verwischt. Im folgenden soll daher die theoretische Bedeutung der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen (Haplonten) unter Hinweis auf die erzielten Resultate bei Bienen, *Chlamydomonas* und *Phycomyces* nochmals kurz erörtert, sowie Vorschläge zu einer einheitlichen Nomenklatur unterbreitet werden.

¹⁾ Zunächst mußten die technischen und biologischen Schwierigkeiten, auf die NACHTSHEIM und ROEMER ja eingehend hingewiesen haben, überwunden werden. Die Regulierung der Begattung wurde einesteils durch Errichtung einer Belegstation im Grunewald erreicht, andernteils auch direkt im Stock resp. in einem dazu eigens konstruierten und durch Absperrgitter gegen Drohnen gesicherten Vorraum erzielt. Begattung im Stock hatte nach mündlicher Mitteilung schon früher Herr Dr. KÜSTENMACHER in ähnlicher Weise erhalten. Ich möchte nicht verfehlen, Herrn Dr. KÜSTENMACHER, dem ich die erste praktische Unterweisung in der Imkerei und auch den Vorschlag verdanke, hierfür sowie für seine sonstige stets bereitwillige Hilfe auch an dieser Stelle öffentlich meinen Dank auszusprechen. Bei der Vermischung der meisten Bienenrassen galt es weiterhin die Ausgangsstämme zunächst einige Jahre auf ihre Reinheit hin zu prüfen.

1. *Chlamydomonas*. Da die fortpflanzungs-biologischen Verhältnisse bei der Honigbiene am verwickeltsten sind, sei mit den Ergebnissen PASCHERS bei *Chlamydomonas* begonnen. PASCHER war es nach vielen vergeblichen Versuchen gelungen, zwei *Chlamydomonas*-Arten, die sich in mehreren Merkmalen (Form, Membranpapille, Chromatophor, Stigma, Hülle der Zygote usw.) unterscheiden (s. Fig. 3 und 4 a, b), zu kreuzen und in äußerst schwierigen und hohe technische Anforderungen stellenden Versuchen die Nachkommen dieser Kreuzung teilweise zu analysieren. Die Chlamydomonaden sind eine Gruppe einzelliger Phytoflagellaten, bei denen alle vegetativen Individuen nur die haploide, halbe Chromosomenzahl aufweisen. Bei den von PASCHER gekreuzten Arten waren es 10 Chromosomen. Die Befruchtung vollzieht sich in der Weise, daß in einer Zelle durch gewöhnliche Zellteilung, also ohne Reduktion, 8—16 Gameten entstehen, von denen nach Freiwerden je zwei paarweise verschmelzen und eine Cystozygote bilden. In der Zygote vollzieht sich die Karyogamie, es entsteht ein Synkarion mit 20 Chromosomen und bei der Keimung teilt sie sich in vier Zellen, sogenannte Zoosporen. Durch diese zwei Zellteilungen vollzieht sich sofort wieder die Reduktion, und die keimenden Zoosporen haben also bereits wieder die haploide Chromosomenzahl. Es sind somit Gonon (LOTSY) oder Gonosporen (RENNER). Sie werden direkt zu vegetativen Individuen und vermehren sich weiterhin agam durch einfache Teilung. Die Zygote ist mithin das einzige diploide Zellstadium in dem Entwicklungsgang dieser Organismen.

Die folgenden Schemata (Fig. 1 und 2) mögen die Unterschiede in der Fortpflanzungsbiologie gegenüber der der Tiere und höheren Pflanzen¹⁾ verdeutlichen. Da bei den Tieren und höheren Pflanzen der Phänotypus in der Regel nur in diploidem Zustand auftritt, so kann man sie als diploide Wesen oder Diplonten bezeichnen, Organismen wie *Chlamydomonas* dagegen, die nur als haploide Wesen die „Artmerkmale“ aufweisen, als Haplonten. Dieselbe Fortpflanzung wie bei *Chlamydomonas* ist bei Thallophyten weit verbreitet; sie findet sich bei den grünen Algen, den Konjugaten und bei einem Teil der Pilze speziell bei den Oomyceten.

¹⁾ Für höhere Pflanzen ist das Schema insofern nicht ganz zutreffend, als die kleine, versteckte haploide Phase nicht berücksichtigt ist. Da dieselbe phänotypisch meist keine Rolle spielt, kann hier davon abgesehen werden.

Bei höheren Tieren stellt man nun beim Vererbungsversuch aus Gameten zweier diploider Eltern einen Bastard her (F_1) und untersucht die diploiden Nachkommen (F_2) bei Inzucht auf ihre Erbllichkeit. Die Aufspaltung und Umgruppierung der Eigenschaften der heterozygoten F_1 -Generation erfolgt nach der Theorie bei der Gametenbildung, kann jedoch erst wieder in gepaartem Zustand in der F_2 -Generation erkannt und untersucht werden. Bei der Bastardierung von Haplonten dagegen treten die aus der F_1 -Zygote sich entwickelnden Individuen (Zoosporen,

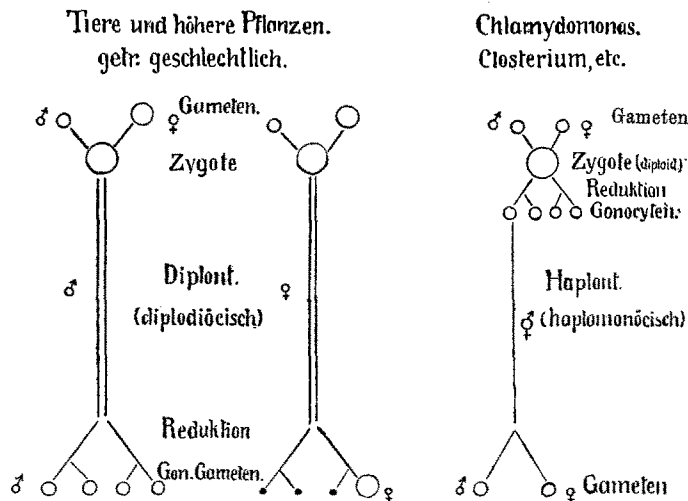


Fig. 1. Schema des Fortpflanzungszyklus von Tieren und höheren Pflanzen (getrennt geschlechtlich). Die kleine haploide Phase bei Pflanzen ist dabei nicht berücksichtigt.

Fig. 2. Schema des Fortpflanzungszyklus von reinen Haplonten (Chlamydomonas, Closterium usw.). Von den vier aus den Gonocyten entstehenden Haplonten ist nur einer im Schema dargestellt.

Gonen) bereits in reduziertem, haploidem Zustande uns entgegen. Sie entsprechen in vererbungstheoretischer Hinsicht den F_1 -Gameten. Die Aufspaltung und Neukombination kann also hier schon direkt an den F_1 -Individuen untersucht werden und zwar treten sie, da dieselben fortpflanzungsbiologisch keine Gameten sind, sich also nicht paaren, in viel einfacheren und viel durchsichtigeren Zahlenverhältnissen auf, wie bei den F_2 -Generationen diploider Organismen. Nur die Zygote wird, wenn sie einer phänotypischen Untersuchung überhaupt zugänglich

ist, vererbungstheoretisch der F_1 -Generation eines diploiden Bastardes entsprechen, und man kann in letzterem Fall bei der F_1 -Generation eine diploide Phase, die Zygote, und eine haploide Phase, die eigentlichen vegetativen Haplonten¹⁾, unterscheiden und analysieren.

Theoretisch ist somit zu erwarten, daß die haploiden Individuen einer F_1 -Generation sich in ihrer Vererbung genau so verhalten, wie wir es von den F_1 -Gameten annehmen. PASCHERS Ergebnisse haben in der Tat diese Annahme vollkommen bestätigt. Die F_1 -Zygoten zeigen durchgängig deutlich die Merkmale beider Eltern (Fig. 4, c, d). Unter den F_1 -Zoosporen resp. deren haploiden Nachkommen fanden sich zwei Gruppen; die eine enthält nur die beiden Elterformen und zwar traten beide Stammformen im gleichen Zahlenverhältnis auf, die andere Gruppe enthielt Individuen, die in verschiedener Weise eine Mittelstellung zwischen den beiden Stammarten einnahmen.

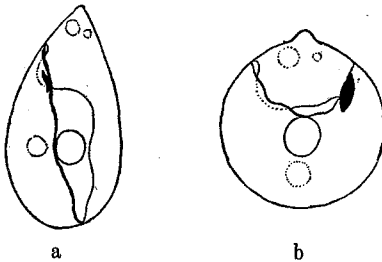


Fig. 3, nach PASCHER, 1916.
a vegetatives Individuum von *Chlamydomonas* I, b vegetatives Individuum von *Chlamydomonas* II.

Bei der ersten Gruppe hat also eine reine Aufspaltung stattgefunden. Von ganz besonderer Bedeutung ist die direkte Beobachtung PASCHERS, daß bei der Keimung von den vier Gonosporen in der Zygote zwei die Charaktere des einen Elter aufwiesen, die beiden andern die des andern. Damit ist die bisher nur aus

der Beschaffenheit der F_2 -Generation von Diplonten durch statistische Feststellung erschlossene Aufspaltung der F_1 -Gameten an den aus der Reduktion hervorgehenden haploiden Zellen (in diesem Falle F_1 -Haplonten) direkt beobachtet und bewiesen.

Wenn PASCHER meint, daß man nur versucht sein könnte, die vorstehend beschriebenen Fälle der Bildung der reinen Stammarten aus den *Chlamydomonas*-Heterozygoten völlig gleich zu setzen jener, die bei der

¹⁾ Die durch agame Teilung aus den Zoosporen entstandenen Individuen von *Chlamydomonas* darf man nicht als F_2 -Generation ansprechen, wie das ROEMER und NACHTSHEIM tun, da sie vererbungstheoretisch ja nur den F_1 -Gameten entsprechen. Eine ungeschlechtliche Vermehrung in der Haplophase bringt natürlich in der genotypischen Beschaffenheit derselben ebensowenig eine Änderung hervor, wie die vegetative Vermehrung beispielsweise eines pflanzlichen F_1 -Bastardes durch Stecklinge usw. eine F_2 -Generation liefern kann.

Reduktion der Sporenmutterzellen diploider Pflanzen stattfindet, so drückt er sich wohl zu vorsichtig aus und unterschätzt die Bedeutung seines Resultates. Vielmehr ist sein Versuch (besonders im Zusammenhang mit der direkten Beobachtung der Aufspaltung der Gonosporen in der Zygote) nach den noch zu besprechenden Resultaten NEWELLS (1915) bei Bienen der erste bisher vorliegende exakte und direkte Beweis, daß die Mendelspaltung überhaupt durch die Re-

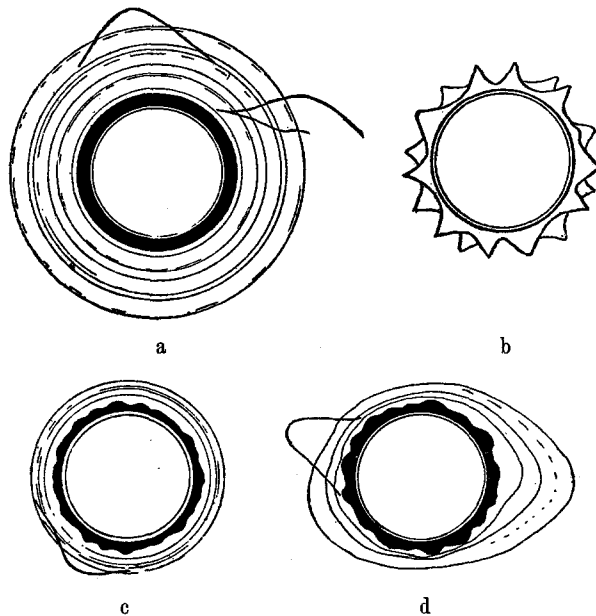


Fig. 4, nach PASCHER, 1916. a Homozygote von *Chlamydomonas* II, b Homozygote von *Chlamydomonas* I, c d Heterozygoten zwischen *Chlamydomonas* I und *Chlamydomonas* II bei d sind die wenigen Hüllen durch Spannungen im Agar verzogen.

Bei den Homozygoten von *Chlamydomonas* II und den beiden Heterozygoten sind die Membranen der beiden resp. der einen Gamete von *Chlamydomonas* II noch deutlich zu sehen.

duktionsteilung zustande kommt. Bei diesem rein haploiden Organismus ist nämlich eine Möglichkeit, daß die Aufspaltung in einer anderen Weise etwa durch Unterdrückung auf einem Stadium vor oder nach der Reduktion, oder durch eine Zellteilung vor oder nach derselben zustande käme, nicht vorhanden. Die mit den gleichen Charakteren, wie die vegetativen Individuen ausgestatteten Gameten verschmelzen und bilden die Zygote und aus der Zygote kommen nach Durchführung der Karyogamie und der beiden Reifeteilungen wieder je

zwei den Eltern resp. den Gameten durchaus gleiche Zellen zum Vorschein. Hier sind also alle Möglichkeiten der Aufspaltung auf diese eine Zelle, die Zygote und die sich in ihr abspielenden Zellteilungen, die Reduktionsteilungen beschränkt¹⁾. Im Gegensatz zu dieser Deutung, die uns festzustehen scheint — PASCHER hat in 35 cytologisch untersuchten Fällen die Karyogamie festgestellt — hält PASCHER sogar den Fall denkbar, daß es entweder zu keiner völligen Kernverschmelzung oder wenn schon, so doch zu keiner Chromosomenverschmelzung kam, so daß der Sexualakt und damit die Reduktion doch nicht vollzogen wurde. Dann hätten sich die Kerne der beiden vereinigten Gameten, selbst wenn äußerlich vereinigt, im weiteren Verlaufe regelrecht geteilt und das Auftreten der beiden Stammeltern in den vorbesprochenen Kulturen hätte mit Aufspaltung gar nichts zu tun „und wäre ein, ich möchte sagen rein vegetativer Vorgang“ (S. 226). Diese Vorsicht und Einwände scheinen mir einer übertriebenen Skepsis entsprungen und hier nicht am Platze. Genau die gleichen Einwände beständen auch gegen die Aufspaltung bei den Diploiden, die PASCHER in keiner Weise zweifelhaft zu sein scheinen. Bei Karyogamie und Reduktion braucht keine Chromosomenverschmelzung zustande zu kommen, das Wesentliche ist die Verteilung ganzer Chromosomen durch eine Mitose, sind doch auch bei den Diploiden die väterlichen und mütterlichen Chromosomenabkömmlinge zwar meistens vereinigt in einem Kernbläschen, aber doch vollkommen gesondert, wie die Individualität der Chromosomen und die sogenannten gonomeren Zustände zeigen (HÄCKER). Der Grad der Sicherheit in der Deutung ist umgekehrt eher bei *Chlamydomonas* größer als bei den Diploiden, beweisen ja doch erst die Beobachtungen PASCHERS, wie oben ausgeführt, daß die Deutung der Aufspaltung bei den Diploiden durch Reduktion richtig ist.

Für die zweite Gruppe der Nachkommen der Heterozygoten, die in verschiedener Weise eine Mittelstellung einnahmen, sieht auch PASCHER den Beweis erbracht, daß diese Neukombination der Eigenschaften auf die Reduktionsteilung zurückzuführen sei, bei der die einzelnen Anlageträger vertauscht wurden. Leider hat PASCHER nur aus drei Zygoten solche Nachkommen erhalten und nur von einer bisher nähere Angaben über die verschiedenen Neukombinationen gemacht.

¹⁾ In einer während der Drucklegung erschienenen kleinen Mitteilung (Ber. deutsch. bot. Ges. Bd. 36, S. 163) vertritt PASCHER nun denselben Standpunkt und gibt seine frühere vorsichtige Zurückhaltung in diesem Punkte auf, so daß die folgenden Ausführungen gegen seinen früheren vorsichtigen Standpunkt hinfällig geworden sind.

Darnach sollen vier Typen solcher Zwischenformen vorhanden sein, die je nach Form, Lage der Chromatophoren usw. unterscheidbar seien, in sich aber wieder selbst stark variieren (Fig. 5). Daß diese vier Typen auf die vier aus der Heterozygote hervorgehenden Zoosporen zurückgehen, wie PASCHER meint, ist zytologisch nicht ohne weiteres zu verstehen. Handelt es sich doch nur um die Nachkommen einer einzigen Zygote, so daß nur eine eigentliche Reduktionsteilung und somit nur zwei Typen von Neukombinationen zu erwarten sind. Nur für den (mit den meisten zytologischen Ergebnissen nicht im Einklang stehenden) Fall, daß erst die

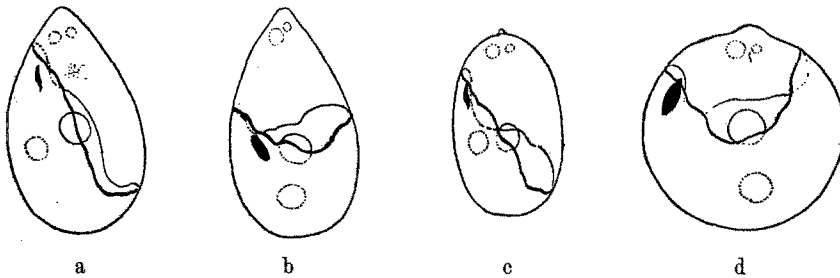


Fig. 5, nach PASCHER, 1916. Die aus einer Heterozygotenkultur auftretenden vier Typen von Individuen (Haplokombinationen). a entsprach fast völlig Chlamydomonas I, ist aber etwas kleiner, wich aber von Chlamydomonas I trotz der morphologischen Übereinstimmung in seinem Gehaben ab; b hatte die Form von Chlamydomonas I, aber einen mehr basalen Chromatophor, ähnlich wie Chlamydomonas II, Exemplar mit sehr kleinem Chromatophor; c hatte eine Zwischenform zwischen Chlamydomonas I und Chlamydomonas II, war gestreckter als Chlamydomonas II, aber nicht verschmälert wie Chlamydomonas I und hatte die Membranpapille wie auch den Chromatophoren von Chlamydomonas II. Exemplar mit sehr kleinem Chromatophor; d ist trotz morphologischer Übereinstimmung mit Chlamydomonas II größer als diese; bildete meist zwei Zoosporen und neigte besonders stark zu Anomalien.

zweite Reifeteilung die Reduktionsteilung wäre, wären vier Typen möglich, da bei der zweiten Reifeteilung bei zwei Kernteilungen verschiedene homologe Chromosomen vertauscht werden könnten. Nach den Abbildungen und der Beschreibung PASCHERS scheint mir die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß in der Tat nur zwei Typen vorhanden sind, die besonders in der Lage des Chromatophoren stark variieren. Doch könnte auch, da es sich ja um Artkreuzungen handelt, eine Unreinheit der Gameten und Faktorenaustausch vorliegen, wodurch die Chromosomen gewissermaßen in einen labilen Zustand geraten, so daß auch die zweite Teilung (ev. auch noch spätere) keine reine Äquationsteilung gewesen wäre. Eine

Entscheidung dieser Fragen hätte nur eine Analyse der weiteren Generation bringen können, die aber nicht möglich war¹⁾. Denn alle diese Mischformen waren sehr schlecht wüchsig, neigten zu Abnormitäten und gingen trotz aller Sorgfalt ein. Erwähnt sei nur noch, daß PASCHER auch in einer keimenden Heterozygote direkt vier Schwärmer beobachten konnte, die mehr oder minder deutliche Mischformen vorstellten, so daß also nicht nur die Aufspaltung, sondern auch die Neukombination direkt in der Zygote beobachtet wurde.

PASCHER hat nun vorgeschlagen, die Neukombination bei seinen haploiden *Chlamydomonas*-Hybriden als Haplomikten und den ihnen zugrunde liegenden Vorgang als Haplomixis zu bezeichnen, um den seiner Meinung nach tiefgehenden Wesensunterschied gegenüber den amphimiktischen Hybriden diploider Organismen zum Ausdruck zu bringen. Aber auch unsere haploiden Kombinationen sind durch Amphimixis entstanden, genau wie die diploiden Neukombinationen bei F_2 . Der Unterschied gegenüber letzteren ist nur der, daß unsere haploiden F_1 -Neukombinationen vererbungstheoretisch den F_1 -Gameten diploider Organismen entsprechen, die aber bekanntlich nicht phänotypisch analysiert werden können. Dagegen müßten sich die F_2 -Zygoten von *Chlamydomonas* vollkommen wie F_2 -Generationen Diploider verhalten. Leider konnten aber, wie schon bemerkt, keine F_2 -Generationen erzielt werden. Der Name Haplomikten scheint mir jedenfalls völlig überflüssig, da es sich in beiden Fällen in gleicher Weise um Kombinationen handelt, und es empfiehlt sich nur die schon in F_1 auftretenden Kombinationen von Haplonten gegenüber den früher allein bekannten diploiden Kombinationen als Haplokombinationen zu bezeichnen.

2. *Phycomyces*. Ähnlich wie PASCHER bei *Chlamydomonas*, einem reinen Haplonten, Aufspaltung und Neukombination bei den F_1 -Haplonten nachgewiesen hat, konnte BURGEFF (1915) in zwei ausführlichen äußerst gewissenhaft durchgeführten Arbeiten über Variabilität, Sexualität und Erbllichkeit bei *Phycomyces nitens*, einen Zygomyceten mit verhältnismäßig deutlichem antithetischen Generationswechsel, Aufspaltung und Neukom-

¹⁾ In der oben zitierten neuen Mitteilung gibt PASCHER einen Fall bekannt, bei dem unzweifelhaft vier Typen aus der Zygote hervorgingen, nämlich die beiden Elterformen und zwei Neukombinationen, bei denen äußere Form und Chromatophoren, beschaffenheit gegenseitig vertauscht sind. Hier bleibt theoretisch nur die eine Deutung, daß die zweite Reifeteilung die Reduktionsteilung bei *Chlamydomonas* ist und die oben ausgesprochenen weiteren Möglichkeiten sind dadurch wohl ausgeschlossen. Doch wäre eine Sicherstellung dieser Deutung durch zytologische Untersuchung nun äußerst erwünscht.

bination in der haploiden Phase feststellen. Zum näheren Verständnis dieser Verhältnisse ist es wohl angebracht, die Entwicklung dieses Pilzes kurz zu schildern, die vor allem dem zoologischen Leser vielfach nicht so geläufig sein dürfte.

Phycomyces bildet ein polyenergides (vielkerniges) Mycel mit haploiden Kernen (12 Chromosomen). Die Befruchtung besteht in einer isogamen Gametangien-Kopulation, das heißt es fusionieren nicht einkernige Gameten, sondern die vielkernigen Gametenmutterzellen, die Gametangien. In der Zygote finden sich also nicht nur ein väterlicher und ein mütterlicher Kern, sondern viele. Bei der Keimung, die etwa nach sechs Monaten im Licht erfolgt, treten zuerst alle Kerne zu Paaren zusammen; ein Teil der Paare verschmilzt (ca. 24 Chromosomen) und tritt sofort in Reduktionsteilung. Das Schicksal der nicht verschmelzenden ist nicht ganz sicher, entweder gehen sie zugrunde oder passieren die Zygote apogam. Bei der Keimung entsteht ein Sporangienträger, der schließlich einkernige Sporen liefert. Der Sporangienträger stellt die diploide Phase, den Sporophyten von *Phycomyces* dar. Erst in ihm vollzieht sich die Karyogamie, die sofort von der Reduktionsteilung gefolgt ist. Die Sporen gehen jedoch nicht direkt aus den Gonenkernen hervor, sondern letztere teilen sich erst noch mehrmals, ehe sie die einkernigen Sporen liefern. Aus letzteren entstehen weiterhin haploide Mycelien, die auch haploide Sporangienträger liefern. Die Sporen dieser haploiden Sporangien sind im Gegensatz zu denen des diploiden Ursporangiums vielkernig. Wir haben also bei *Phycomyces* einen ausgesprochenen Generationswechsel im Sinne HOFMEISTERS. Die Diplophase oder der Diplont ist beschränkt auf die Zygote und das Ursporangium. Die Sporen des letzteren liefern Haplonten¹⁾, die sich ebenfalls durch Sporangienbildung vermehren können. *Phycomyces* ist nun in seiner Haplophase in der Regel scharf getrennt geschlechtlich (haplo-diöcisch)²⁾ und trotz äußerlicher Isogamie ist eine Befruchtung nur

¹⁾ BURGEFF nennt in seiner Arbeit alle haploiden Phasen (Haplonten) einfach Gameten, weil sie vererbungsphysiologisch sich wie die Gameten von reinen Diploiden verhalten, eine äußerst verwirrende Nomenklatur, die, wie auch RENNER (1914, S. 356) bemerkt, schwerlich Zustimmung finden wird.

²⁾ Für die Bezeichnung des getrenntgeschlechtlichen oder zwittrigen Zustandes im haploiden Gametophyten und im diploiden Sporophyten hat BLAKESLEE die nicht sehr bezeichnenden Namen homothallisch, heterothallisch, homophytisch, heterophytisch vorgeschlagen, wobei er „Thallus“ für die haploide, „Phytum“ für

möglich, wenn Sporen entgegengesetzten Geschlechtes, + und — Sporen, auf derselben Platte zur Aussaat gelangen. Nur die Zygote und das diploide Ursporangium, also die Diplophase, sind zwittrig (diplomonöisch). Die Sexualanlagen werden, wie wir noch genauer sehen werden, wie Gene bei dem Übergang von der Diplophase zur Haplophase durch die Reduktionsteilung aufgeteilt. Das beifolgende Schema (Fig. 6) soll den eben geschilderten Entwicklungsgang nochmals kurz zur Anschauung bringen.

BURGEFF hat nun eine Mutante, die Varietät *piloboloides*, die sich durch die Art, wie die Sporangienträger gebildet werden, sowie durch eine kropfartige Anschwellung unterhalb des Sporangienhalses von der Stammart *nitens* deutlich unterscheidet, mit der letzteren gekreuzt. *Nitens* + \times *nitens* — und *piloboloides* + \times *piloboloides* — ergab homozygotische Nachkommen in der F₁-Diplo- wie Haplophase bezüglich des Phänotypus. Nur die Sexualität spaltet in den F₁-Haplonten auf¹⁾. Sowohl die Kreuzung *nitens* + \times *piloboloides* —, als *piloboloides* + \times *nitens* — ergab in der F₁-Diplophase, also im Ursporangium, Heterozygoten, bei denen zwar vorwiegend der *nitens*-Charakter dominant war, daneben aber auch dominante *piloboloides* sowie intermediäre Formen auftraten. Diese Variabilität des Phänotypus des F₁-Diplonten ist vermutlich durch die Vielkernigkeit bedingt. Dabei können entweder die *piloboloides*- oder *nitens*-Kerne überwiegen und mögen so den Phänotypus bestimmen. Die Gonenkerne resp. die nachträglich aus denselben entstehenden Sporen des Ursporangiums liefern nun Mycelien, also F₁-

die diploide Generation verwendet. Bei der Durchführung dieser Nomenklatur stößt man aber, wie schon CORRENS 1913 gezeigt hat, auf die größten Schwierigkeiten, da z. B. der „Thallus“ von *Fucus vesiculosus* heterophytisch heißen würde. Durch Verbindung der alten Ausdrücke monöisch und diöisch mit den bequemen Worten haploid und diploid erhält man dagegen eine einwandfreie und dabei viel bequemere und bezeichnendere Nomenklatur.

¹⁾ Außer homozygotischen und streng haplidiöischen Haplonten kommen aber auch sogenannte neutrale (zwittrige) und heterocaryotische vor. Bei diesen sind zwar auch die Kerne haploid (azygot), aber es finden sich im gleichen Myzel + und — Kerne (neutrale Individuen) resp. *nitens* und *piloboloides*-Kerne (heterocaryotische Individuen). Sie kommen aller Wahrscheinlichkeit nach als Anomalien in der Weise zustande, daß in die Sporen des diploiden Ursporangiums zwei oder mehr Kerne hineingeraten sind. Näher kann auf diese Verhältnisse, sowie die interessanten Versuche BURGEFFs über die künstliche Herstellung solcher neutralen und heterocaryotischen Individuen durch Pfropfung (Mixochimären), sowie deren Trennung hier nicht weiter eingegangen werden, da sie aus dem Rahmen dieser Arbeit fallen.

Haplonten, die vollständig im Sinne der Mendelschen Spaltungsregel eine Aufspaltung und Umkombinierung aufweisen. Da die primären Sexualitätscharaktere sich bei diesem Pilz wie echte Gene verhalten, so haben wir damit hier gewissermaßen einen Fall von Dihybridismus mit den zwei Merkmalspaaren p, n u. $+, -$, so daß wir vier Sorten von Gonocyten zu erwarten haben $p +$, $p -, n +$ u. $n -$. Da die F_1 -Haplonten sich ja, wie bei *Chlamydomonas* schon näher ausgeführt, vererbungstheoretisch wie F_1 -Gameten bei Diploiden verhalten, also gewissermaßen personifizierte Gameten oder besser Gonocyten sind, so wären diese vier Möglichkeiten bei den haploiden Mycelien resp. Sporangien zu erwarten. Ein Teil der Zygoten lieferte bei den Versuchen BURGEFFS in der Tat die vier möglichen Kombinationen, und zwar alle vier Sorten etwa in gleicher Zahl. Besonders erwähnenswert ist der Umstand, daß die Mutante ursprünglich nur bei der $-$ -Rasse auftrat, und daß durch die Kreuzung mit der Stammmasse auch die Vereinigung des p -Charakters mit der $+$ -Eigenschaft bei den F_1 -Haplonten zutage trat, sich also auch die primären Sexualcharaktere wie mendelnde Gene verhielten und umkombiniert wurden. Jedenfalls zeigt die eben geschilderte Aufspaltung und Umkombination, und darauf kommt es hier in erster Linie an, daß auch bei diesem Pilz, der wieder eine ganz andere Entwicklung wie *Chlamydomonas* aufweist, die Aufspaltung und Neukombination durch die vorausgegangene Reduktion bewirkt wird. Allerdings werden bei den *Phycomyces*-Kreuzungen nicht nur die eben geschilderten normalen Verhältnisse bei den F_1 -Haplonten angetroffen, sondern es können bei denselben auch zwei Kombinationen ausfallen oder ein Diplont nur eine Art von F_1 -Haplonten liefern, wobei aber der Phänotypus dieser einförmigen F_1 -Haplonten von dem des F_1 -Diplonten verschieden sein kann. Hier handelt es sich aber vermutlich nur um einen metagamen Ausfall, offenbar wieder bedingt durch die Vielkernigkeit der Zygote. Näher auf diese interessanten, aber offenbar doch nur durch die speziellen Organisations- und Fortpflanzungsverhältnisse des *Phycomyces* ver-

Phycomyces.

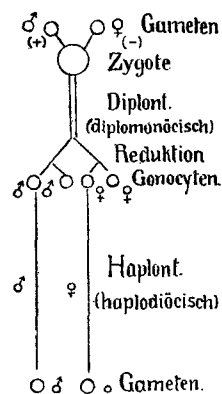


Fig. 6.

Schema des Fortpflanzungszyklus von *Phycomyces* (Diplohaplonten, antithetischer Generationswechsel). Von den vier aus den Gonocyten entstehenden Haplonten sind nur zwei dargestellt.

ursachen Dinge einzugehen, ist in diesem Zusammenhang nicht geboten, und es sei auf die Originalarbeit, sowie auf die Referate in dieser Zeitschrift wie im Archiv f. Protistenk. Bd. 38 verwiesen.

Bei diesem Pilz wäre es auch möglich gewesen, eine typische F_2 -Generation der Diplophase (Diplont, Ursporangium) herzustellen und deren Erbllichkeit zu untersuchen. Allerdings ist dabei zu beachten, „daß nicht beliebige Gameten kopulieren können, sondern nur jeweils ein $+$ -Gamet mit einem $-$ -Gameten. Das Merkmalspaar des Geschlechts würde also beim Mendeln mit diploiden Phasen ausfallen. Der haploid-diöcische *Phycomyces* ist diploid-monöcisch.“

BURGEFF hat diesen Versuch nicht ausgeführt in der Meinung, er sei unmöglich, weil die vollständige Aufspaltung in den Keimsporangien nicht regelmäßig eintritt. Doch wäre das kein Hindernis und der Versuch ließe sich, wenigstens teilweise, zur Durchführung bringen. Man brauchte nur von allen vier möglichen Kombinationen regelmäßig aufgespaltener Ursporangien gleich viel Material, etwa gleich viel Haplosporangien oder gleich große Mycelstücke gemeinsam in der bekannten Weise auf eine Platte auszusäen. Aus den erhaltenen Zygosporen, die von vornherein in vier getrennten Sorten erhalten werden können, ließen sich dann die F_2 -Diplonten analysieren, teilweise auch noch die F_2 -Haplonten. Erstere müßten $\frac{1}{4}$ homozygote *nitens*, $\frac{1}{4}$ homozygote *piloboloides* und $\frac{2}{4}$ heterozygote *nitens* ergeben, da ja der *nitens*-Charakter sich wenigstens überwiegend als dominant erwiesen hat. Wenn aber auch nicht zahlenmäßig, so könnte doch qualitativ die Aufspaltung der $\frac{2}{4}$ heterozygoten *nitens* in den F_2 -Haplonten in *nitens* und *piloboloides* aufgezeigt werden.

Rekapitulierend sei nochmals hervorgehoben, daß durch die jetzt schon vorliegenden Versuche von BURGEFF für *Phycomyces* der sichere Beweis erbracht ist, daß die Aufspaltung und Umgruppierung der Gene in der Tat durch die Reduktion erfolgt. Wenn auch hier andere Möglichkeiten sich nicht so weit ausschließen lassen, wie bei *Chlamydomonas*, weil eben eine größere Diplophase, ja ein echter Diplont vorhanden ist, so sind doch andererseits die Verhältnisse hier gerade im Vergleich mit *Chlamydomonas* und reinen Diplonten (Tieren und höheren Pflanzen) wieder von besonderer Beweiskraft, weil genau an der Stelle der Entwicklung, bei der die Reduktion stattfindet und der Diplont die Haplonten liefert, auch die Aufspaltung und Umgruppierung der Gene sich vollzieht. Die gleichen Erbllichkeitsverhältnisse wie *Phycomyces* müssen nun alle Pflanzen mit antithetischem HOFMEISTERSchem Generations-

wechsel aufweisen, bei denen also Diplonten d. h. diploide Sporophyten und Haplonten, haploide Gametophyten regelmäßig abwechseln. Bei der bekanntermaßen weiten Verbreitung dieses Generationswechsels im Pflanzenreiche — er findet sich am ausgesprochensten bei allen Moosen und Farnen, aber auch bei vielen Pilzen, z. B. Ascomyceten und den Braun- und Rotalgen — dürften sich noch günstigere Formen finden lassen als *Phycomyces*, bei denen vor allem die lästige Vielkernigkeit fehlt, und es ist zu hoffen und zu erwarten, daß jetzt in Zukunft mehr derartige Formen auf ihre Erblichkeit hin studiert werden. Da die Entwicklung bei diesen Formen außerordentlich verschieden verläuft, und der Ort der Reduktion an ganz verschiedenen Stellen des Entwicklungskreislaufes sich findet, so wird jede Erblichkeitsanalyse einer solchen Form mit anderer Entwicklung wieder als ein neugearteter Beweis für die Richtigkeit der Theorie gelten können.

3. Honigbiene. Wir kommen nun zu dem dritten Falle von haploider Vererbungsweise, nämlich der bei haploid-parthenogenetischen Individuen (Drohnen) von Bienen. Da ROEMER und NACHTSHEIM jüngst in dieser Zeitschrift die Vererbungsweise sowie die früheren Ergebnisse von Bastardierungsversuchen bei der Honigbiene eingehend dargestellt haben, kann ich mich hierbei kurz fassen und auf einige Bemerkungen zu den Ausführungen von ROEMER und NACHTSHEIM, sowie die Schilderung der Ergebnisse NEWELLS beschränken. Zunächst seien einige Bemerkungen über die Benennungen der Generationen vorausgeschickt. ROEMER und NACHTSHEIM bezeichnen die parthenogenetisch entstandenen männlichen Nachkommen der P_1 -♀ (Königinnen) als F_1 -Drohnen. Fortpflanzungsbiologisch ist das zwar richtig, nicht aber vererbungstheoretisch. In letzter Hinsicht sind es nur die Haplophasen oder Haplonten der weiblichen P_1 -Generation (P_1 -Königin) und ich glaube, wenn wir die Vergleichung mit den Vererbungsweisen bei reinen Diplonten (Tieren und höheren Pflanzen), reinen Haplonten (*Chlamydomonas*), sowie Diplo-Haplonten (*Phycomyces*) scharf durchführen wollen, müssen wir auch unbedingt die sogenannten F_1 -Drohnen nur als die ♂-Haplonten der weiblichen P_1 -Generation bezeichnen.

ROEMER und NACHTSHEIM haben nun nur die Vererbungsweise bei Befruchtung der F_1 -♀ mit ihren Geschwisterdrohnen, also in Wirklichkeit den P_1 -♂-Haplonten auseinandergesetzt, die, wie sie selber richtig bemerken, in Wirklichkeit eine Rückkreuzung des Bastards mit der Muttervarietät ist. Da jedoch eine Bienenkönigin nur einmal in ihrem Leben befruchtet wird und mehrere Jahre lebt, läßt sich auch

eine richtige F_2 -Generation herstellen, indem man im zweiten Sommer gezüchtete F_1 -Königinnen durch Drohnen begatten läßt, die von im Jahre vorher gezogenen und befruchteten Schwestern dieser F_1 -Königinnen abstammen. Da die Drohnen durch haploide Parthenogenese entstehen — sie sind ja nur die haploiden Phasen oder Haplonten der F_1 -♀ —, wäre es dabei gleichgültig, durch was für Drohnen die vorjährigen F_1 -Königinnen befruchtet waren. Es müßten also zur Kreuzung der F_2 -Generation, mit anderen Worten keine Geschwister, sondern Tanten und Neffen verwendet werden. Speziell zur Prüfung der sogenannten Gameten- (besser Gonen-)reinheit ist dieser Versuch nicht uninteressant.

ROEMER und NACHTSHEIM haben nun ausführlich auf die bekannten älteren Angaben hingewiesen, daß die F_1 -Arbeiterinnen mit zunehmendem Alter der P_1 -Königin immer mehr mütterliche Merkmale aufweisen und schließlich rein mütterliche Charaktere zeigen sollen. Ob hier ein Nachlassen der Valenz der Spermien mit zunehmendem Alter vorliegt (also Modifikationen) oder aber ob die Potenz der Spermien eine Änderung erfährt (also eine genotypische Veränderung der männlichen P_1 -Gameten), ließe sich, wie ROEMER und NACHTSHEIM ausgeführt haben, in der Weise prüfen, daß man aus solcher Bastardierung Arbeiterinnen jeden Jahrganges drohnenbrütig werden läßt und dann die von ihnen gebildeten Drohnen auf ihre Erbllichkeit untersucht. „Letztere werden ohne weiteres über die erbliche Veranlagung der Arbeiterinnen jeden Jahrganges Aufschluß geben, jedoch nicht über die erbliche Veranlagung einzelner Arbeiterinnen, da viele gleichzeitig Eier legen.“ Bienenzüchterisch einfacher, sowie bienenzüchterisch und dabei auch vererbungstheoretisch sicherer, kann nun die Prüfung in der Weise ausgeführt werden, daß man F_1 -Königinnen derselben P_1 -Mutter aus verschiedenen Jahren, die man ja genau in bezug auf ihre Färbung auswählen kann, in ihren männlichen Nachkommen (♂-Haplophasen) auf ihre erbliche Veranlagung prüft. Ob und wie die F_1 -Königinnen dabei befruchtet oder ob sie unbefruchtet sind, ist hierfür gleichgültig. Wir gedenken im nächsten Jahre solche Versuche durchzuführen, falls sich die alten Angaben bei exakten Versuchen, das heißt mit homozygotischem Material bestätigen werden.

ROEMER und NACHTSHEIM haben dann weiterhin auf die Vielförmigkeit der F_1 -Arbeiterinnen bei den älteren Versuchen speziell von BERLEPSCH und DZIERZON hingewiesen und vor allem des näheren ausgeführt, daß dieselbe nicht durch Heterozygotie der P_1 -Drohnen bedingt sein kann, da ja eine Drohne als haploider Organismus eigentlich nie

heterozygot sein kann. Wenn sie allerdings meinen, man könne aus den älteren Angaben entnehmen, daß diese nicht einheitlichen F_1 -Arbeiterinnen von homozygoten italienischen Bienen- (P_1) Königinnen abstammen, so kann ich dem nicht zustimmen. Meine eigenen Zuchterfahrungen haben mir gezeigt, daß scheinbar reinrassige italienische Völker bei genauerer Prüfung (vor allen Dingen genauer Drohnenuntersuchung) heterozygot sein können, und das gleiche scheinen mir auch die Angaben von PEREZ (die einzigen genaueren Variationsuntersuchungen bei Bienen aus der älteren Literatur) über die Variabilität der Drohnen von italienischen Königinnen zu erweisen. In Italien sind überall dunkle Bienenrassen verbreitet (fast häufiger als gelbe), und schon seit dem Altertum ist bekannt, daß daselbst die „echte“ italienische gelbe Rasse immer wieder nur durch einfache Auslese heraus gezüchtet wird, ohne daß eine reinrassige Begattung gewährleistet ist. Man könnte ja auch daran denken, daß auch die *Apis ligustica* etwa so wie die *Oenothera Lamarckiana* nach den neueren Untersuchungen ein komplexheterozygoter Artbastard wäre, was aber nach den einzigen sicheren neueren Bastardversuchen höchst unwahrscheinlich ist. Mir scheint es wenigstens weit aus am wahrscheinlichsten, daß die älteren Angaben alle auf Heterozygotie der P_1 -Mütter zurückzuführen sind.

Damit kommen wir nun zu dem einzigen einwandfreien Bastardversuch bei der Honigbiene, über den NEWELL 1 5 vorläufig berichtet hat. Es ist mir unverständlich, wie ROEMER und NACHTSHEIM behaupten können, die veröffentlichten Angaben NEWELLS über Kreuzungsexperimente bei Bienen trügen „zu sehr den Charakter einer vorläufigen Mitteilung, als daß sich ein Werturteil über die Experimente NEWELLS abgeben ließe“. Wenn auch genaue Zahlenangaben fehlen, so hat doch der Verfasser mitgeteilt, wie er die Fehlerquellen bei den Versuchen vermieden hat, und hat vor allen Dingen schon in seiner vorläufigen Mitteilung auch die theoretische Tragweite seiner Versuche für die Verifikation der Mendeltheorie erkannt, also schon zwei Jahre vor ROEMER und NACHTSHEIM. NEWELL hat die Italiener Biene, *Apis ligustica* mit der Krainer, *Apis carnica* gekreuzt, nachdem er seine Rassen vorher mehrere Generationen hindurch auf ihre Reinheit untersucht hat; die Begattung wurde auf einer isolierten Belegstation in der Prairie erzielt. NEWELL hat somit alle Vorsichtsmaßregeln erfüllt, um die Fehlerquellen zu vermeiden¹⁾.

¹⁾ Die obige Bemerkung von NACHTSHEIM und ROEMER, daß NEWELL keine Darlegung gegeben habe, „wie die Fehlerquellen vermieden worden sind“, ist somit nicht

Die Kreuzung *Apis ligustica* ♀ × *Apis carnica* ♂ ergab in F₁ ausschließlich *ligustica*-Arbeiterinnen. Der *ligustica*-Charakter erwies sich somit als völlig dominant. Wie NEWELL richtig bemerkt „kann die Reinheit einer italienischen Königin nicht durch die Untersuchung ihrer Arbeiterinnen nachgewiesen werden“. In der reziproken Kreuzung war die Dominanz des *ligustica*-Charakters nicht so ganz ausgesprochen. Von der oben erwähnten Vielförmigkeit der F₁-Arbeiterinnen wird dagegen von NEWELL nichts erwähnt. Reine *Apis ligustica* ♀ (Italiener Königinnen) durch *Apis carnica* ♂ (Krainer Drohnen) gekreuzt, produzierten ausschließlich Italiener Drohnen, umgekehrt *Apis carnica* ♀ × *Apis ligustica* ♂ ausschließlich Krainer Drohnen, also jedesmal die entsprechenden ♂-Haplonten der P₁-♀ (Bestätigung der DZIERZONschen Theorie). Die heterozygoten F₁-♀ (Königinnen) lieferten dagegen, und zwar beide reziproken Kreuzungen sowohl bei Rückkreuzung der F₁-♀ mit Italiener wie mit Krainer Drohnen, echte Krainer und Italiener Drohnen in gleicher Zahl. Zwischenformen fehlten bei den F₁-Drohnen. Die haploid-parthenogenetischen Nachkommen von F₁-Königinnen, also die F₁-Haplonten spalteten also genau, wie die Theorie es verlangt, vollkommen zu gleichen Teilen in die beiden Stammformen auf.

Durch dieses Resultat von NEWELL ist die Frage der Aufspaltung durch die Reduktion für die haploid parthenogenetischen Drohnen im Sinne der Theorie entschieden¹⁾ und somit auf eine dritte Weise der Beweis erbracht, daß die Reduktion die Aufspaltung bewerkstelligt.

zutreffend. NEWELLS Belegstation in der Prairie, über die er nähere Angaben macht, ist wohl absolut einwandfrei, was man von der von NACHTSHEIM vorgeschlagenen Belegstation im Garten der alten Akademie in München nicht behaupten kann. Ich würde jedenfalls Vererbungsresultaten an Bienen, bei denen die Befruchtung auf dieser Belegstation zur Ausführung gekommen wäre nach meiner Kenntnis der Münchener Lokalverhältnisse sehr skeptisch gegenüber stehen. Denn in allernächster Nähe der Akademie finden sich in München große Gartenquartiere; zudem ist bekannt, daß in Großstädten selbst auf Balkonen Bienen gehalten werden. Um eine unerwünschte Befruchtung auszuschalten, müßte man also erst feststellen, daß im Umkreis von ca. 4 km keine Bienen gehalten werden, was aber in einer Großstadt nicht sehr leicht möglich sein wird.

¹⁾ Die prinzipielle Frage, derentwegen ich Vererbungsversuche an Bienen begonnen habe, ist durch die Mitteilungen von NEWELL im Sinne meiner Erwartungen erledigt, so daß ich meine Versuche eigentlich einstellen könnte. Doch ergeben sich bei der Biene noch eine Reihe anderer wichtiger und interessanter Vererbungsfragen, die die Weiterführung der Versuche auch nach anderer Richtung lohnend machen.

Es gibt aber noch einen vierten und fünften Weg, die Richtigkeit der Beziehungen zwischen Reduktion und Mendelvererbung zu beweisen. Der eine wäre ein rein negativer und bestünde darin, die diploid-parthenogenetischen Nachkommen eines F_1 -Bastardes zu untersuchen. Hier dürfte im Gegensatz zu den haploid-parthenogenetischen keine Aufspaltung eintreten, sie müßten genotypisch mit den geschlechtlich entstandenen F_1 -Eltern völlig übereinstimmen.

Den fünften Weg schließlich hat CORRENS schon 1902 zur Lösung der Frage eingeschlagen. „Es handelt sich um den experimentellen Nachweis der Eigenschaften aller vier Körner einer Pollentetrade durch den Bastardierungsversuch. Ergibt sich wiederholt, daß alle vier Körner derselben Tetrade die gleiche Anlage besitzen — entweder alle A oder alle a —, so muß die Entscheidung vor der ersten Teilung der Pollenmutterzelle gefallen sein und kann kaum durch eine Teilung zustande gekommen sein; STRASBURGERS (damalige) Annahme wäre dadurch so gut wie bewiesen. Ergibt sich dagegen, daß jede Tetrade beiderlei Körner enthält — solche mit der Anlage A und solche mit den Anlagen a —, so ist sicher, daß die Pollenmutterzelle direkt vor der Teilung noch beiderlei Anlagen besessen haben muß. Stellt sich nun weiter heraus, daß nie mehr als zwei Körner derselben Tetrade eine bestimmte Anlage enthalten, so muß die Spaltung durch eine Kernteilung, und zwar die erste der Pollenmutterzelle, ausgeführt worden sein. Findet man aber, daß auch drei Körner oder gelegentlich einmal vier, dieselbe Anlage besitzen können, so kann die „Spaltung“ entweder durch eine Unterdrückung, wie sie STRASBURGER annimmt, geschehen sein, aber auf einem späteren Stadium, oder durch eine Zellteilung auf einem späteren Stadium: bei der Teilung der Pollenzelle in die vegetative und in die generative. Einen Weg, diese Frage zu entscheiden, sehe ich zurzeit nicht“ (CORRENS 1902 und 1916, S. 19). Leider hat dieser Weg noch nicht zu einem Resultat geführt.

4. Allgemeines. Als das Ergebnis der bisherigen Betrachtungen können wir somit feststellen, daß auf dreierlei verschiedene Weise jetzt experimentell bewiesen ist, daß in der Tat durch die Reduktion die Aufspaltung und Umgruppierung bei der Mendelvererbung bewerkstelligt ist. Es ist merkwürdig, daß die Autoren, denen wir diese Versuche verdanken (PASCHER, BURGEFF und NEWELL) die theoretische Tragweite derselben nicht voll und ganz gewürdigt haben. NEWELL sowie NACHTSHEIM und ROEMER haben zwar darauf hingewiesen, daß Bastardierungsversuche mit haploid-parthenogenetischen

Nachkommen den Grundversuch der Mendelschen Vererbungstheorie darstellen, aber nur insoweit, daß ihnen Bedeutung und Beweiskraft für die Analyse der sogenannten Gameten- (besser Gonen-) beschaffenheit zukomme. Das wesentlichste dieser Versuche scheint mir aber zu sein, daß durch sie nicht nur die theoretisch angenommene Beschaffenheit der Gameten (Gonen) als tatsächlich erwiesen ist, sondern daß dadurch zugleich der Beweis erbracht wird, daß die Reduktionsteilung die Beschaffenheit der Gonen (Gameten) verursacht, wodurch sich wichtige Folgerungen für die Chromosomen ergeben.

Der Grund, daß alle diese Autoren außer CORRENS, der, wie aus seinem obigen Zitat ersichtlich, die Tragweite seines Versuchs voll und ganz erfaßt hat, diese letzte und wichtigste Konsequenz nicht gezogen haben, ist wohl der, daß die Annahme, daß die Reduktion die Aufspaltung und Umgruppierung bewirke, von ihnen als selbstverständliche Voraussetzung angenommen wurde¹⁾. Daß das aber nicht der Fall war, daß vielmehr in dieser Annahme bisher eine ganze Reihe hypothetischer Glieder steckte, das haben HAECKER und andere des öfteren betont. Erst nach den jetzt vorliegenden Versuchsergebnissen kann darüber kein Zweifel bestehen, zumal nach dem Versuch mit dem reinen Haplonten *Chlamydomonas* und PASCHERS schöner direkter Beobachtung der Aufspaltung und Umgruppierung. Ist aber die Reduktion als der Mechanismus erwiesen, der die Aufspaltung bewirkt, so haben wir darin zugleich einen experimentellen Beweis dafür zu erblicken „daß die Chromosomen die Träger der vererbbaaren, zum mindesten der Mendelschen Eigenschaften sind“ (HARTMANN 1912). Denn was die Reduktionsteilung von sämtlichen Teilungen unterscheidet, ist ja nur der Umstand, daß ganze Chromosomengarnituren verteilt werden. Da nun experimentell bewiesen ist, daß durch andere Zellteilungen oder sonstige zelluläre Vorgänge die Aufspaltung und Umgruppierung der Eigenschaften bei der Bastardierung nicht zustande kommen, daß sie vielmehr in allen Fällen durch die Reduktion bewerkstelligt wird, so sind damit auch die Chromosomen als Träger der Anlagen erwiesen.

Alle bisherigen biologischen Versuche, die Chromosomen als die Träger der Erbanlagen darzutun, haben bekanntlich bis jetzt keine

¹⁾ Nur ARMBRUSTER hat die hypothetische Grundlage dieser Annahme teilweise betont und dementsprechend die Bedeutung des Vererbungsversuches mit haploid-parthenogenetischen Formen für die Reduktion wenigstens angedeutet, wenn auch nicht klar hervorgehoben.

absolut zwingende Beweise erbringen können. Weder die Merogonieversuche BOVERIS an Echinodermen, noch die schönen Versuche von BALTZER und HERBST an Echinidenbastarden haben bisher die Frage nach der Lokalisation der Erbanlagen in den Chromosomen ganz zur Entscheidung bringen können. Den Versuchen von BALTZER und HERBST kann nur ein großer Wahrscheinlichkeitsbeweis zugesprochen werden, da das Wichtigste und Entscheidendste im Vererbungsversuch, die Analyse der Nachkommen, ja leider bei den Echiniden nicht durchgeführt werden konnte. Aus dem gleichen Grunde kommt sogar den berühmten, glänzenden Versuchen BOVERIS, die die Verschiedenwertigkeit der Chromosomen erweisen, in dieser Hinsicht nur eine (allerdings sehr große) Wahrscheinlichkeit, nicht absolut zwingende Entscheidung zu. Erst die oben mitgeteilten Versuchsergebnisse scheinen mir diese Wahrscheinlichkeit zur Gewißheit zu erheben, und jede weitere Bastardanalyse von Haplonten mit anderer Entwicklung wird eine weitere Verifikation dieses Schlusses bedeuten¹⁾.

Aber auch für die Lösung rein vererbungsphysiologischer Fragen kommt der Vererbungsanalyse bei Haplonten eine wichtige Bedeutung zu. Bietet doch die Erbanalyse von F_1 - und F_2 -Haplonten einen viel sichereren und leichteren Weg, um kompliziertere Verhältnisse aufklären zu können. Da die nachträgliche Kombination durch die Vereinigung zweier Gameten in Wegfall kommt, so wird dadurch eine viel größere Zahl von homozygotischen Kombinationen und Aufspaltungen bei diesen F_1 -Haplonten erzielt, als wir sie bei den F_2 -Diplonten antreffen können. BURGEFF hat berechnet, daß die Zahl der in den F_1 -Haplonten wieder auftretenden elterngleichen Aufspaltungen „ 2^n mal so groß ist, als die der bei den Diploiden in F_2 erscheinenden elterngleichen Homozygoten, wenn n die Zahl der bei den Eltern verschiedenen Gene bedeutet“. Bei $n = 2$ Genen wären die Differenzen von haploid zu diploid wie 2 : 8, bei $n = 5$ wie 16 : 115, bei $n = 10$ wie 512 : 524288. Auch ARMBRUSTER, ROEMER und NACHTSHEIM haben auf diese Vorteile hin-

¹⁾ Es gibt noch einen Weg, auf dem sich die Erbträgeratur der Chromosomen eventuell direkt beweisen lassen wird, nämlich durch Vereinigung von Bastardierungsversuchen und direkter zytologischer Untersuchung in der Weise, daß die Bastardanalyse zweier Rassen durchgeführt wird, die sich durch ihre Chromosomenzahl (z. B. univalente und bivalente oder hypo- resp. hyperdiploide Chromosomenzahlen) unterscheiden. SEILER (1917) hat diesen Weg bereits mit Erfolg eingeschlagen. Auch ich habe hierüber Versuche eingeleitet, die aber durch den Krieg unterbrochen wurden. Ich hoffe sie aber später wieder aufnehmen und zu Ende führen zu können.

gewiesen. Diese eben erörterten Verhältnisse werden es daher auch viel eher ermöglichen, die neuerdings aufgetauchten Fragen der sogenannten „Reinheit der Gameten“, der Faktorenkoppelung und des Faktorenaustausches eher und sicherer zur Entscheidung bringen zu können. Doch will ich auf diese Fragen heute nicht näher eingehen und mich mit dieser Andeutung begnügen. ARMBRUSTER hat ferner auch schon darauf hingewiesen (1917, S. 327), daß man schon allein durch die Analyse haploid-parthenogenetischer Nachkommen einer Bienen- oder Hummelkönigin ohne experimentelle Bastardierung die genetische Beschaffenheit derselben aufklären kann.

Schließlich sei noch ein Punkt hervorgehoben. Genotypische Veränderungen, seien es experimentell hervorgerufene oder spontan auftretende, werden bei Haplonten viel leichter festzustellen sein als bei Diplonten, gleichgültig ob letztere homozygot oder heterozygot sind. Denn dadurch, daß die Anlagegarnitur nur einmal vorhanden ist, fällt die Schwierigkeit hinweg, daß die Mutation, falls sie nur bei einer Garnitur auftritt, durch die Dominanz der zweiten Garnitur verdeckt wird.

5. Terminologisches. Zum Schluß sei nochmals zusammenfassend auf die Nomenklatur der Mendelschen Vererbungserscheinungen zurückgekommen. Wie bekannt unterscheidet man in der Vererbungslehre Stamm- oder Paternalgenerationen (P-Generationen) Tochter- oder Filialgenerationen (F_1 -, F_2 - usw. Generationen). Bei sich nur geschlechtlich fortpflanzenden diploiden Tieren und höheren Pflanzen, mit denen bis vor kurzem allein gearbeitet wurde, fällt dabei die fortpflanzungsbiologische Generation mit der vererbungsbiologischen Generation völlig zusammen. Wie wir aber bei der Besprechung der haploiden Vererbungserscheinungen gesehen haben, trifft das bei diesen nicht zu. Bei reinen Haplonten, wie *Chlamydomonas*, verhält sich nur die Zygote, als einzige Zelle der Diplophase, wie die F_1 -Generation eines diploiden Organismus. Die eigentlichen, die „Artmerkmale“ aufweisenden Individuen der F_1 -Generation sind Haplonten und entsprechen als solche den Gameten von diploiden F_1 -Organismen. Bei Formen mit antithetischem Generationswechsel bildet auch die Diplophase fortpflanzungsbiologisch eine typische Generation, so daß die vererbungsbiologische F_1 -Generation sich aus zwei fortpflanzungsbiologischen Generationen zusammensetzt, wie oben eingehend ausgeführt wurde, und dasselbe ist auch bei diploiden Organismen der Fall, sowie sie daneben haploid-parthenogenetische Gene-

rationen aufweisen (σ^7 bei den Bienen). Auch hier mußten wir, um die vererbungsbiologischen Erscheinungen richtig homologisieren zu können, die parthenogenetisch entstandenen Drohnen mit ihrer Muttergeneration nur als eine vererbungsbiologische Generation rechnen. Wir stoßen somit auf die Schwierigkeit, daß in der Fortpflanzungslehre und in der Vererbungslehre der Begriff „Generation“ ganz verschiedenes bedeutet. In letzterem Sinne umfaßt eine Génération sämtliche ungeschlechtliche wie die Geschlechtsgeneration von einer Befruchtung (Zygotenbildung) bis zur andern, gleichgültig, ob es sich dabei um homologen oder antithetischen Generationswechsel handelt (HARTMANN 1914). In ersterem Falle, bei homologem Generationswechsel, haben wir eine einheitliche vererbungsbiologische Generation, in letzterem, antithetischem Generationswechsel, zerfällt sie stets in zwei Etappen, in eine Diplophase, den Diplonten und in eine Haplophase, den oder die Haplonten, welch letztere vererbungstheoretisch den Gameten oder Gonon (Gonocyten) entsprechen. Da man jedoch bei den Generationen der Vererbungslehre immer die Zusätze P-, F₁-, F₂- usw. Generationen gebraucht, so steht der verschiedenen Anwendung des Begriffes „Generation“ in der Vererbungs- und Fortpflanzungsbiologie kein Hindernis im Wege, zumal man in der Vererbungslehre meistens nur von P₁, F₁, F₂ usw. spricht, das Wort „Generation“ also vollkommen wegläßt. Es erschien nur notwendig, den verschiedenen Wert des Begriffes „Generation“ einmal scharf herauszukehren, um sich bei der Anwendung desselben dieser Unterschiede bewußt zu sein.

Wie schon mehrmals bemerkt, entsprechen die haploiden Phasen oder Haplonten, wie wir sie meistens nannten, den Gameten bei diploiden Individuen oder Diplonten. Ja BURGEFF hat, wie erwähnt, die Gametophyten oder Haplonten von *Phycomyces* direkt „Gameten“ genannt, eine Benennung, die natürlich alles auf den Kopf stellt und daher unbedingt abzulehnen ist. Mir scheint es sogar jetzt, nachdem wir auch Vererbungsversuche an Haplonten kennen, dringend geboten, den Begriff „Gamet“, wie er in der Vererbungslehre verwendet wird, völlig fallen zu lassen und dafür die umfassenderen und, sowohl fortpflanzungs- wie vererbungsbiologisch, auf alle Fälle anwendbaren LOTSYschen Namen Gonon oder Gonocyten zu benutzen, wodurch die vier haploiden, durch die Reduktionsteilungen gebildeten Zellen bezeichnet werden. Geschieht doch die Reduktion und Aufspaltung bei allen Haplonten und Diplohaplonten nicht wie bei reinen Diplonten bei der Gametenbildung, sondern bei der sogenannten Sporenbildung, die eben

deshalb von RENNER auch Gonosporen genannt werden¹⁾. Auch der Ausdruck „personifizierter Gamet“, den wenigstens mit mehr Berechtigung BURGEFF gelegentlich und vor allem ARMBRUSTER, ROEMER und NACHTSHEIM für Haplonten angewendet haben, wird besser durch „personifizierten Gonocyt“ ersetzt, oder am allerbesten einfach die Namen haploide Phase oder Haplonten dafür benutzt, die in unzweideutiger prägnanter Weise bezeichnen, was gemeint ist.

ARMBRUSTER hat nun für die Vererbungsweise bei Hapliden den Namen azygote Vererbung (azygote Individuen) vorgeschlagen, um damit auszudrücken, daß die haploid-parthenogenetischen Männchen der Hymenopteren weder homozygotisch noch heterozygotisch im bisherigem Sinne sind, da ja die Anlagen nur einmal vorliegen. Dieser Name ist ja gewiß ganz bezeichnend und mag ja neben haploider Vererbung verwendet werden. Aber abgesehen davon, daß der Begriff azygot in der Fortpflanzungslehre bereits gebraucht wird, nämlich für die Cystozygotenbildung bei zygomyceten Pilzen ohne Kopulation, halte ich denselben für überflüssig, da sich azygote Individuen und azygote Vererbung immer decken werden mit haploiden Individuen oder Haplonten und haploider Vererbung. Auch führt er insofern zu Widersprüchen, als bei reinen Haplonten, wie *Chlamydomonas*, die mit diesem Begriff gekennzeichneten Individuen ja direkt eben aus der Zygote gebildete Haplonten sind. Man müßte also den Begriff wieder auf die parthenogenetischen Hapliden beschränken. Durch haploide Vererbungsweise bei Haplonten werden die Erscheinungen viel umfassender und treffender bezeichnet und man kann dann sehr bequem reine Haplonten, Diplohaplonten und parthenogenetische Haplonten unterscheiden. ARMBRUSTER meint zwar: „die eigentlich chromosomengeschichtlichen Begriffe haploid und diploid werden sich zwar — auch nach meinem zytologischen Standpunkt — in den meisten Fällen decken mit azygot und zygot, aber nicht notwendigerweise, zumal nicht bei den Hymenopteren, bei denen das bloße Zählen der Chromosomen bereits nicht geringe Überraschungen gebracht hat und zweifelsohne noch bringen wird. Außerdem legt man sich mit diesen Begriffen prinzipiell zu sehr auf stofflichmorphologische, zu sehr auf mechanistische Vorstellungen über den Begriff Gen fest: Eine reinliche Scheidung zwischen 1. der fortpflanzungsbiologischen, 2. der morpho-

¹⁾ In der Vererbungsliteratur wird vielfach statt „Gameten“ auch der Ausdruck „Keimzellen“ gebraucht. Derselbe ist ganz indifferent und unbezeichnend, können doch „Keimzellen“ sowohl Gameten als auch Agameten und Gonosporen sein.

logisch-zytologischen (chromosomengeschichtlichen) und 3. der eigentlich vererbungsphysiologischen (genetischen, zygotischen) Terminologie erscheint mir dringend nötig“ (S. 319). Dieser Ansicht kann ich mich nicht anschließen. Da die Vererbung vollkommen auf der Fortpflanzung beruht, ist eine genetische Terminologie ohne alle Berücksichtigung der Fortpflanzungsbiologie und Zytologie überhaupt nicht möglich, auch müssen sich die chromosomengeschichtlichen Begriffe haploid und diploid nicht nur in den meisten Fällen, sondern notwendigerweise immer mit azygot und zygot decken. Gibt es doch gar kein anderes Charakteristikum für den Begriff „azygot“, als eben die reduzierte Chromosomenzahl oder die einfache Anlagegaritur. Dieselbe kann entweder zytologisch oder durch das Vererbungsexperiment klargestellt werden, und ich habe schon 1912 darauf hingewiesen, daß in strittigen Fällen, wo durch zytologische Untersuchungen die Reduktionsfrage nicht gelöst werden kann, unter Umständen durch Heranziehung des Vererbungsversuchs die Entscheidung sich treffen ließe. Die Schwierigkeiten des Chromosomenzählens bei Hymenopteren, die ARMBRUSTER zu seinem Standpunkt in dieser Frage veranlaßt haben, treffen nicht die Begriffe haploid und diploid, die als nicht reduzierte und reduzierte Chromosomenzahl streng festgelegt sind, sondern beruhen auf Verdoppelungen der Chromosomenzahlen, die mit der Reduktion gar nichts zu tun haben und die man einfach mit den Namen univalente, bivalente und plurivalente Chromosomen begrifflich scharf davon unterscheiden kann und muß. Da gerade nach den oben mitgeteilten Versuchen der innige Zusammenhang zwischen den Vererbungserscheinungen und der Fortpflanzungsbiologie und Zytologie so klar bewiesen ist, erscheint mir eine Nomenklatur den Vorzug zu verdienen, die in unzweideutiger, prägnanter Weise alle Erscheinungen dieser drei biologischen Gebiete zugleich bezeichnet.

Mit denselben Begriffen „Haploid“ und „Diploid“ läßt sich auch, wie schon oben ausgeführt, die jetzt notwendige Unterscheidung der Kombinationen in der Diplo- oder Haplophase scharf und treffend bezeichnen. Die bisher allein bekannten Kombinationen bei F_2 -Diploiden sind Diplokombinationen, die sich von den neuen einfachen Haplokombinationen bei F_1 -Haplonten dadurch unterscheiden, daß sie entweder durch Kombination zweier reiner Aufspaltungen oder durch Kombination zweier Haplokombinationen bestehen. Bei den Haplokombinationen kann man dann wiederum parthenogenetische oder azygote und amphimiktische oder zygote Kombinationen je nach

ihrer Entstehung unterscheiden. Der von PASCHER vorgeschlagene Name „Haplomikt“ statt „Haplokombination“ ist, wie oben schon ausgeführt, somit überflüssig.

Literaturverzeichnis.

- ARMBRUSTER, NACHTSHEIM, ROEMER, 1917. Die Hymenopteren als Studienobjekt azygoter Vererbungserscheinungen. Experimentum crucis theoriae mendelianae. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. V, 17.
- BALTZER, F., 1910. Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Arch. f. Zellforsch. V, 5.
- BOVERI, TH., 1889. Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzungsber. d. Ges. Morph. Physiol. München, V, 5.
- 1907. Zellenstudien VI.
- BURGEFF, H., 1915. Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei *Phycomyces nitens* Kunze, I und II. Flora V, 107 und 108.
- CORRENS, C., 1913. Geschlechtsverteilung und Geschlechtsbestimmung (bei Pflanzen). Handwörterb. d. Naturwissensch. V, 4.
- 1916. Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum. Biol. Centralbl. V, 36.
- HAECKER, V., 1911. Allgemeine Vererbungslehre. Braunschweig.
- HARTMANN, M., 1909. Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. Protistk. V, 14.
- 1912. Vererbungsstudien. I. Zool. Jahrb. Suppl. 15, V, 3.
- 1914. Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungsproblem. Verh. Deutsch. Zool. Ges.
- HENKING, H., 1892. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten, III. Z. wiss. Zool. V, 54.
- HERBST, C., 1912—1914. Vererbungsstudien VII—X. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Org. V, 34 und 39.
- NEWELL, W., 1915. Inheritance in the honey bee. Science N. S. V, 41.
- PASCHER, A., 1916. Über die Kreuzung einzelliger, haploider Organismen, *Chlamydomonas* Ber. Deutsch. Bot. Ges. V, 34.
- PEREZ, M. J., 1878. Sur la Ponte de l'Abeille-reine et la theorie de DZIERZON. Bull. Soc. apiculture Gironde Nr. 12.
- RENNER, O., 1916. Zur Terminologie des pflanzlichen Generationswechsels. Biol. Centralbl. V, 36.
- SEILER, J., 1917. Zytologische Vererbungsstudien an Schmetterlingen. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin, Nr. 2.
- WINKLER, H., 1908. Über Apogamie und Parthenogenese im Pflanzenreiche. Progr. Rei. Botan. V, 2.