Nachdruck verboten. Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Kleinere Mitteilungen.

### Zur Cytologie von Aggregata eberthi.

(Bemerkungen zu der Arbeit "the life-history and chromosome cycle of Aggregata eberthi" von C. C. Dobell 1).)

Von

Karl Bělař, Berlin-Dahlem (Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, Abt. HARTMANN).

(Hierzu 5 Textfiguren.)

Im März 1925 erschien die ausführliche Arbeit Dobell's über Aggregata, eine Veröffentlichung, der man berechtigterweise mit Spannung entgegensehen durfte. Kann man doch ohne Übertreibung den Nachweis der Haploidie von Aggregata als die bedeutendste Leistung der letzten 10 Jahre auf dem Gebiet der Protistencytologie bezeichnen, eine Leistung, die vielleicht nur derjenige, der sich selbst bemüht hat, über den Chromosomencyclus von Aggregata ins Klare zu kommen, richtig einzuschätzen vermag.

Entspricht auch die vorliegende Arbeit durchaus allen Erwartungen, zumal was den Chromosomencyclus anbelangt, so enthält sie andererseits einige Angaben, deren kritische Besprechung mir gerade angesichts der Vorzüge dieser Arbeit angezeigt erscheint. Obgleich meine eigenen Untersuchungen an Aggregata nicht auf so umfangreichem Material fußen, wie die Dobell's, so glaube ich

<sup>1)</sup> Parasitology Vol. 17 p. 1-136, 6 Taf., 3 Textfig.

doch genügend gut fixierte Stadien vor Augen gehabt zu haben, um mir eine Kritik erlauben zu können. Ich sage das, um dem Einwand, ich hätte mangelhaft fixiertes Material untersucht, von vornherein zu begegnen und will daher auch betonen, daß meine Textfiguren den Bau des Plasmas naturgetreu wiedergeben, so daß man sich aus den Figuren ein Urteil über den Erhaltungszustand meines Materials bilden kann.

Ich bediente mich sowohl der Ausstrich- wie auch der Schnittmethode; fixiert wurde mit Bouin-Duboscq und Flemming stark. Das Material habe ich in Neapel gesammelt.

#### 1. Über den Dobell'schen "Micronucleus".

Nach Dobell verläuft der Chromosomencyclus von Aggregata wie folgt:

Im Kern des jungen Merozoiten liegt neben dem Caryosom ein chromatisches Kügelchen, der sog. Micronucleus (Fig. Aa, b. Ist der Merozoit etwas herangewachsen, dann wandert dieses Kügelchen in das (inzwischen hohl gewordene) Caryosom ein und zwar durch eine präformierte Öffnung in dessen "Rinde", die sog. Micropyle (Fig. Ac). Im Caryosom wandelt sich der Micronucleus in einen retikulären Körper um, der mit einem Kern ziemliche Ähnlichkeit hat. In diesem Zustand verharrt das Caryosom, bis der Parasit (männlich oder weiblich) völlig herangewachsen ist (Fig. Ad, e, h). Nunmehr löst sich der Micronucleus auf, und sein Chromatin wandert in Form von feinen Granulationen und Fädchen aus dem Caryosom aus (Fig. Af, g). Auf diese Weise entsteht in dem bis dahin homogenen Aussenkern ein chromatisches Reticulum, welches sich in Chromosomen umwandelt. Beim Microgametocyten schließen sich hier die progamen Mitosen an; beim Macrogameten nimmt der Kern zunächst Spindelform an und die Chromosomen verschwinden auf kurze Zeit in einem feinen zentral gelegenen Reticulum. Erfolgt jetzt die Befruchtung, so folgen nunmehr auf die Caryogamie die synaptischen Phänomene und schließlich die Reduktionsteilung (erste Kernteilung der Sporogonie).

Nach der letzten Sporogonieteilung bilden sich die "chromatinreichen" Sporozoitenkerne aus. Schlüpfen die Sporozoiten in dem Darm eines *Portunus* aus und dringen in die Submucosa ein, so spielt sich in dem Kern der Schizonten, zu denen sie heranwachsen, dasselbe ab, wie in den Gametocyten; ein Micronucleus wird neben dem Caryosom sichtbar, wandert durch die Micropyle in dieses ein

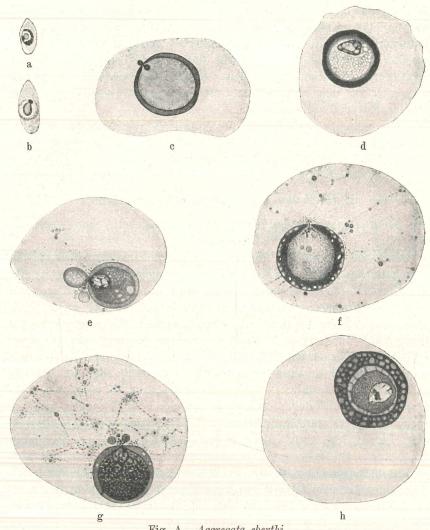


Fig. A. Aggregata eberthi.

"Micronucleus"entwicklung im Macrogameten (a-g) und im Schizonten (h). c—h stellen nur Kerne dar! a, b junge (noch nicht als ♀ oder ♂ erkennbare) Parasiten "Micronucleus" dem Caryosom anliegend (in a links, in b oben). c Eindringen des "Micronucleus" ins Caryosom. d "Micronucleus" auf der Höhe seiner Ausbildung. e Desgl.; Bildung von Tochtercaryosomen. f und g Auflösung des "Micronucleus" und Auswanderung seiner Bestandteile ins Caryoplasma.

h) Kern eines mittelgroßen Schizonten mit Micronucleus. a-c Ausstriche, Flemming, Safranin, d-h Schnitte, d und f Sublimatalkohol, Safranin Lichtgrün, e und g Sublimatalkohol, Delafield-Orange G, h Bouin, Paracarmin-Lichtgrün. c 2000 fach, alles andere 1000 fach vergrößert. Nach Dobble 1925.

und nimmt Kernstruktur an (Fig. Ah). Seine Auflösung und die Chromosomenausbildung aus dem Micronucleuschromatin, welches das Caryosom verläßt, verläuft in derselben Weise wie bei den Gametocyten. Dann folgen die Schizogonieteilungen und die Merozoitenbildung.

Soweit stützt sich die Darstellung auf tatsächliche Beobachtungen. Dobell zieht nun weiterhin den nach dem Vorangegangenen völlig berechtigt erscheinenden Schluß, daß der generative Kernanteil — die Chromosomen — sich nach den letzten pro- resp. metagamen Teilungen in dem Micronucleus konzentriert; daß somit bei Aggregata ein generativer Kern, der Micronucleus, in einem somatischen Kern liegt. Wie man sieht, eine neue Form der Chromatindualismuslehre.

Sind wir nun wirklich genötigt, diese Deutung, derzufolge der Kernformwechsel von Aggregata so sehr aus dem Rahmen des sonst Bekannten fällt, als bewiesen anzuerkennen? Ich glaube es nicht und will im folgenden die Gründe anführen, die mich zu dieser Ablehnung bestimmen.

Vorausgeschickt sei, daß ich sämtliche wesentlichen Stadien, die Dobell beschrieben hat, in meinen Präparaten gefunden habe und bestätigen kann, daß sie keineswegs Zufallsbefunde darstellen, sondern typisch sind.

Damit ist auch schon gesagt, daß ich die Präparate, die der Dobell'schen Darstellung zugrunde liegen, keineswegs als schlecht fixiert bezeichnen will. Die Frage, ob und inwieweit die betreffenden Strukturen resp. Strukturveränderungen als Artefakte anzusehen sind oder nicht, ist jedoch damit keineswegs erledigt. "Gute Fixation" ist ja schließlich immer nur relativ "gut", denn solange das fixierte Präparat mehr zeigt, als das lebende Objekt, ist mit der Möglichkeit von Artefakten stets zu rechnen.

Nun spricht ja tatsächlich das regelmäßige Auftreten des Micronucleus gegen seine Artefaktnatur, wenngleich auch das noch kein definitiver Beweis ist.

Was aber gänzlich unbewiesen und wie das Folgende zeigen soll, höchst unwahrscheinlich ist, das ist der genetische Zusammenhang zwischen Micronucleus und Chromosomen.

Die zeitliche Koinzidenz von Micronucleuszerfall und Auftreten des chromatischen Reticulums im Außenkern beweist natürlich gar nichts, denn auf einer entsprechenden Koinzidenz beruhten ja die meisten, seither als irrtümlich erkannten, Angaben über die Lokalisation des Chromatins im Caryosom anderer Protozoen. Auch hier

verläuft sehr oft das Auftreten von Chromosomen vollkommen synchron mit dem Schwund des Caryosoms, so daß der Irrtum, dem die ersten Untersucher zum Opfer fielen, wohl begreiflich ist. Entsprechendes zeigt die Literatur über die Entstehung der Chromosomen im Kern des reifenden Eies, eine Parallele, auf die wir noch zurückkommen werden.

Aber das zeitliche Zusammentreffen von Micronucleuszerfall und Chromosomenbildung beweist nicht nur nichts, sondern es besteht nach meinen Erfahrungen keineswegs immer in dem Grade, wie man nach der Darstellung Dobell's annehmen möchte. Wie die Fig. B zeigt, kann man — und nicht allzu selten — Caryosome mit wohlerhaltenen Micronucleis in Kernen finden, in denen die Chromosomenausbildung schon weit vorgeschritten ist.

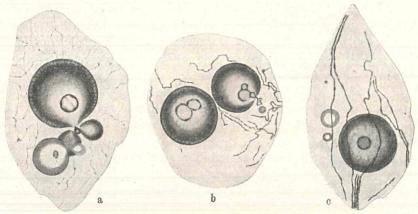


Fig. B. Macro- (a, b) und Microgametocytenkerne (c), die verschieden weit ausgebildete Chromosomen neben intakten "Micronucleis" zeigen. Die jeweils benachbarten Schnitte enthielten keine großen Caryosome. Flemming, 6 μ Paraffinschnitte, Eisenhämatoxylin. a, c Vergr. 1350 fach, b 1000 fach.

Ferner habe ich des öfteren in Kernen, die mehrere gleichgroße Caryosome enthielten, Micronuclei in mehr als einem Caryosom gefunden. Dobell erwähnt nur Fälle, wo zwei Micronuclei in einem Caryosom steckten, gibt aber ausdrücklich an, in den Nebencaryosomen niemals Micronuclei und Micropylen beobachtet zu haben.

Demgegenüber muß ich feststellen, daß mir gar nicht selten Kerne vorgekommen sind, in denen jedes größere Caryosom eine Micropyle aufwies (Fig. Ba).

Die relative Häufigkeit dieser Abweichungen von dem von Dobell aufgestellten Entwicklungsschema des Micronucleus scheint mir die Richtigkeit der Dobell'schen Auffassung doch sehr in Frage zu stellen, wo nicht gar zu widerlegen.

Der Micronucleus und besonders die Micropyle sind sicherlich nicht als Artefakte in gewöhnlichem Sinne aufzufassen. Wir müssen wohl annehmen, daß sie zumindest in irgendwelchen typisch wiederkehrenden Strukturveränderungen des Caryosoms ihre reale Grundlage besitzen; aber das können ebensogut Veränderungen derselben (ihrem Wesen nach unbekannten) Art sein, wie sie sich an Nucleolen heranwachsender Eizellen so oft abspielen 1), wie die von Dobell angenommene Ein- und Wiederauswanderung des generativen Kernanteils.

Speziell scheint mir die Micropyle eine vital präformierte Lücke der Caryosomrinde zu sein; es spricht dafür die Lagebeziehung zwischen ihr und den Tochtercaryosomen (Fig. Ba).

Unbedingt abzulehnen ist jedoch meines Erachtens die Deutung des Micronucleus als eines echten Kernes, da die Tatsachen keine ausreichende Stütze dieser Deutung darstellen; vorderhand muß sie uns daher ebenso unwahrscheinlich erscheinen, wie die vielfach angenommene Entstehung der Chromosomen aus dem Nucleolus reifender Eier.

#### 2. Multiple Teilung und Chromosomenindividualität.

Nach Dobell verlaufen die ersten Teilungsschritte der Microgametogenese und der Sporogonie stets als multiple Mitose, der Art, daß nach der Trennung der Tochterchromosomen keine Interphase einsetzt, sondern sofort ein neuer Längsspalt an den Chromosomen sichtbar wird, und so die Prophase der nächsten Teilung beginnt. Dadurch kommt es dazu, daß die den Centrosomen abgekehrten Enden der Chromosomen auch auf späteren Teilungsschritten miteinander zusammenhängen. Erst nach einigen Teilungsschritten kommt es zu einer Sonderung der einzelnen Teilungsfiguren, die sich in "achromatische" Ruhekerne umwandeln. Die nun folgenden Kernteilungen sind einfache Zweiteilungen.

Nach meinen Erfahrungen tritt auch in den allerersten Phasen der Sporogonie- und & Gamogonieteilungen nach jedem Teilungsschritt eine Interphase ein, obwohl sich die Tochterchromosomen noch nicht völlig voneinander getrennt haben. Der Kernraum (besser gesagt der Raum, den vorher die Chromosomen eingenommen

<sup>1)</sup> Vergl. Koch: Zeitschr. f. wiss. Biol. Abt. B. Bd. 2 p. 293 f.

haben) ist von einem fast achromatischen Reticulum erfüllt (Fig. Ca). Offenbar ist diese Interphase von recht kurzer Dauer.

Weiterhin kann ich keine solche Regelmäßigkeit in dem Aufeinanderfolgen von multipler und binärer Teilung, wie sie Dobell beschreibt, feststellen. Gelegentlich fand ich in meinen Präparaten eine völlige Trennung der Teilungsfiguren schon nach dem 2. Teilungsschritt (Fig. Cb) und umgekehrt ein rasches Aufeinanderfolgen von zwei Teilungen, bei der die Interphase noch vor völliger Trennung der Tochterchromosomen einsetzte, auf viel späteren Stadien der Sporogonie.

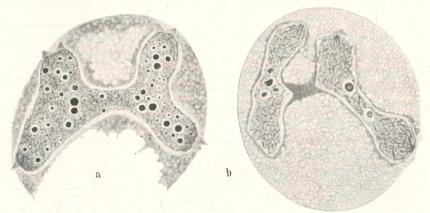


Fig. C. Microgametocyten. a Interphase zwischen dem zweiten und dritten Teilungsschritt, b Prophase der dritten Teilung. a Flemming, 6  $\mu$  Paraffinschnitt, Eisenhämatoxylin, b Bouin-Duboscq, Totalpräparat, Ehrlich's Hämatoxylin. Vergr. 1650 fach.

Der Grund, aus dem ich auf die Feststellung dieser scheinbar geringfügigen Tatsachen Gewicht lege, ist folgender:

Sehr oft findet man in den Anfangsstadien der Sporogonie und Gamogonie längsgespaltene Chromosomen, deren Hälften sich an den dem Centrosom zugewandten Enden schon voneinander zu trennen beginnen, während die distalen Enden mit den Enden der entsprechenden Chromosomen (also ihrer Geschwister) der anderen Kernteilungsfiguren in derselben Weise verbunden oder verwickelt sind, wie die Enden ihren eigenen Spalthälften untereinander (Fig. D).

Wäre nun zwischen je zwei aufeinanderfolgende Teilungsschritte keine Interphase eingeschaltet, so wären diese Figuren nichts Besonderes, sie würden eben nur zeigen, daß eine Teilung so schnell auf die andere folgte, daß die Tochterchromosomen zu einer Zeit noch nicht völlig voneinander getrennt sind, wo sie ihrerseits schon in die Enkelchromosomen zerfallen.

Mit dem Nachweis der zwischen die Teilungen eingeschalteten Kernruhestadien ändert sich aber die Sachlage; Figuren wie Fig. D beweisen dann die Erhaltung der Chromosomenindividualität in derselben Weise, wie die bekannten Stadien aus den Furchungsteilungen von Ascaris (Boveri)). Und der Umstand, daß dieser Nachweis bei einem "nichtzelligen" Protozoon möglich ist, dürfte ihm einiges Gewicht verleihen.

Man könnte zwar gegen diese Auffassung einwenden, daß die angebliche Kernruhe keine wirkliche ist, daß die Chromosomen nicht

völlig in der mehr oder

weniger homogenen Struktur verschwinden oder aufgehen, sondern daß sie bloß stark in die Länge wachsen<sup>2</sup>). Dann würde das Reticulum der Figur bloß ein Konvolut sehr langer Chromosomen darstellen.

Gegen diesen Einwand läßt sich schwer etwas einwenden; höchstens das eine, daß in diesen Interphasen Nucleolen auftreten, was doch sonst eben nur beim Übergang von der Telozur Interphase stattzufinden pflegt (Fig. Ca).

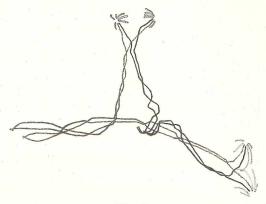


Fig. D.

Microgametocyt. Anaphase der dritten Teilung (der Microgametocyt enthielt also noch eine zweite derartige Kernteilungsfigur). Es sind nur die Chromosomen dargestellt; von den beiden großen Chromosomen (des haploiden Satzes) ist das längere punktiert, das kürzere schwarz gehalten. Bouin-Duboscq, Totalpräparate.

Ehrlich's Hämatoxylin. Vergr. 2000 fach.

Aber selbst wenn wir den Einwand anerkennen, so ist er doch nur zum Teil imstande, die oben ausgeführte Deutung in Frage zu stellen. Ist doch das in-die-Längewachsen der Chromosomen ein Vorgang, den man vom Standpunkt der morphologischen Individualitätserhaltungslehre in jeder Interphase annimmt (Rhizopoden-

<sup>1)</sup> Arch. f. Zellf. Bd. 3 1909.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>) Zumindest diese Tatsache darf als gesichert gelten, denn wenn auch Stadien wie Fig. Ca nicht gerade häufig sind, so habe ich doch Prophasen multipler Mitosen (wo also der Kernraum von einem feinen Spirem erfüllt ist, wie es die Fig. Cb zeigt), in genügender Zahl gefunden, um sie als typisch ansprechen zu können.

320 KARL BĚLAŘ

gleichnis Boveri's). Und schon dieses Längenwachstum zwischen zwei rasch aufeinander folgenden Teilungen wäre an sich beachtenswert genug, da man es überall dort schon in der Telophase beginnen sieht, wo die Teilungen rasch aufeinanderfolgen 1): bei Aggregata und der Furchungsteilung von Ascaris 2) und Amblystoma 3).

Man darf in diesen Tatsachen vielleicht einen Hinweis darauf erblicken, daß die Längsteilung sich nur an einem relativ langen Chromosomen abspielen kann.

#### 3. Zur Centrosomenfrage.

Nach Dobell finden sich in gut konserviertem und richtig gefärbtem Aggregata-Material keine richtigen Centrosomen oder Centriolen. Die Spindelpole sind nicht als solche anzusehen 4), weil bei richtiger Differenzierung die Farbresiduen, die bei Überfärbung in ihnen liegen bleiben und deren Größe vom Differenzierungsgrad abhängt, völlig verschwinden und vor allem kein abgegrenztes Granulum an dem Spindelpol nachweisbar ist. Wollte man trotzdem das Vorhandensein eines Centrosoms annehmen, so wäre man — nach Dobell — genötigt, den gesamten achromatischen Apparat als dessen Homologon anzusehen.

Einwände dieser Art lassen sich natürlich auch gegen so manche Centrosomenbefunde in Metazoenzellen geltend machen. Vor allem aber basieren sie auf einer Fassung des Centrosomenbegriffs, die so eng ist, daß er damit beinahe unbrauchbar wird. Als Centrosom bezeichnen wir doch ein Protoplasmateilchen, welches sich durch Zweiteilung vermehrt und die Fähigkeit hat, Spindel und Polstrahlung zu bilden. Und wenn man nicht Indizien, die das Vorhandensein dieser Eigenschaften wahrscheinlich machen, also Vorgänge, die als Wirkungen eines Centrosoms aufgefaßt werden können, als ausreichend ansieht, dann wird man wohl den meisten Metazoencentrosomen ihre Centrosomennatur absprechen müssen.

Ist es schließlich denn gar so unberechtigt, im Centrosom eines Asters, der sich teilt, und dessen Teilhälften auseinanderweichen, Gebilde anzunehmen, die den Aster hervorgerufen haben und teilungs-

<sup>1)</sup> DOBELL hat es ja auch bei Aggregata in der Telophase der Reduktionsteilung beschrieben.

<sup>2)</sup> BOVERI 1909 l. c.

<sup>3)</sup> Eigene unveröffentlichte Beobachtungen.

<sup>4)</sup> Wie dies Moroff, Leger & Duboscq und Pixell-Goodrich getan haben.

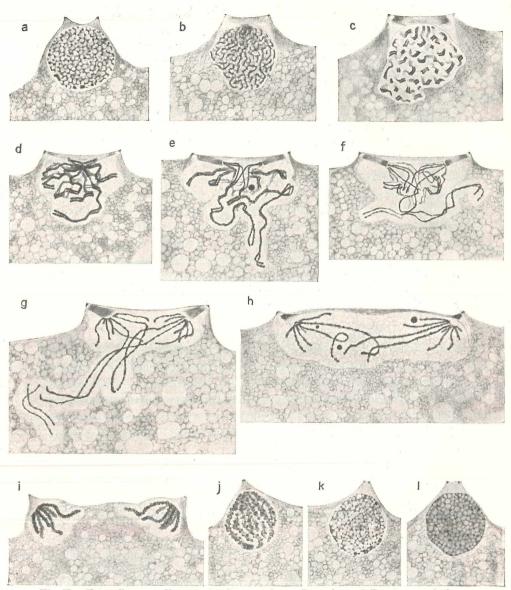


Fig. E. Kernteilungsstadien aus der Sporogonie. a Interphase, b Prophase, c frühe Metaphase. Längsspalt. d-g Anaphase; das links unten sichtbar isolierte Stück eines Chromosomenpaares ist das Schwesterchromosom (von den vorhergehenden Teilungen) des ihm zunächstliegenden Chromosomenpaares der dargestellten Mitose. h, i Beginn der Telophase. j Teilung des Centrosoms. k, l Anfang der Interphase. Flemming (c, d, i, k) oder Bouin-Brasil (alle übrigen Stadien). 5  $\mu$  Paraffinschnitt. Eisenhämatoxylin. Vergr. 2300 fach.

322 KARL BĚLAŘ

fähig sind, auch wenn wir sie nicht als abgegrenzte Körper wahrnehmen können? 1).

Indizien der oben angeführten Art finden sich nun bei Aggregata. In den späten Telophasen jeder Teilung sehen wir eine Verbreiterung der Spindelpole und es ist unschwer nachzuweisen, daß auf diesen Stadien statt der bisher vorhandenen einen Spitze des "achromatischen Kegels" (wie Dobell die Polteile der Spindel nennt) deren zwei vorhanden sind (Fig, Ej, k). Treibt man die Differenzierung nun so weit, daß etwas Eisenhämatoxylin im Spindelpol zurückbleibt, dann sieht man auf diesen Stadien zwei Körnchen am Spindelpol und kann deren allmähliche Entfernung voneinander leicht beobachten<sup>2</sup>).

Es ist wohl nicht allzu gewagt, die Spitzen der "achromatic cones" als Centrosomen aufzufassen, um so weniger, wenn man sieht, wie nach der Darstellung Dobell's — die ich bestätigen konnte — nach der letzten Mitose der & Gamogonie aus eben diesen Spitzen die beiden Geißeln der Microgameten anwachsen, also eine Geißelbildung vom Centrosom aus vor sich geht, die wir auch sonst im Organismenreich beobachten können.

#### 4. Dobell's Kritik der Chromosomentheorie der Vererbung.

In seiner ausführlichen Arbeit beschränkt sich Dobell darauf, im Anschluß an die Diskussion der haploiden Konstitution von Aggregata seinen Bedenken gegen die Richtigkeit der "chromosometheory of heredity" in aller Kürze Ausdruck zu geben<sup>3</sup>). Ausführlich hat er seinen Standpunkt in einem eigenen Artikel<sup>4</sup>) dargelegt.

DOBELL ist der Ansicht, daß der Chromosomencyclus von Aggregata wie überhaupt jedes Haplonten die Annahme

<sup>&</sup>lt;sup>1)</sup> Weiteres zu diesen Fragen findet sich in meiner im Druck befindlichen zusammenfassenden Darstellung des Formwechsels der Protistenkerne (Erg. u. Fortschr. d. Zool.).

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>) Ich möchte in diesem Zusammenhang darauf hinweisen, daß sich in der sonst so gründlichen Arbeit Dobell's keine einzige lückenlose Serie der binären Mitose von Aggregata, wie sie die Fig. E zeigt, findet; von den früheren Prophasen ist nicht ein einziges Stadium dargestellt.

<sup>3)</sup> I will only beseech those who now confidently generalize about chromosomes and their function — especially in relation to the phenomena of heredity — to consider the case of Aggregata and similar haploid organisms before they build further upon their present precarious foundations (l. c. p. 123).

<sup>4) &</sup>quot;The chromosome cycle of the sporozoa considered in relation to the chromosome theory of heredity". Cellule Bd. 35.

der Erbträgernatur der Chromosomen ad absurdum führt.

Die Begründung findet er in folgender Überlegung.

- 1. Es gibt bei Aggregata vier verschiedene Arten von Individuen: Macrogametocyten, Microgametocyten, Sporonten und Schizonten. Jedes dieser Individuen enthält ein und dieselbe Garnitur von 6 Chromosomen. Die Annahme, daß eine bestimmte Eigenschaft, z. B. das Geschlecht durch eine Anlage bedingt ist, die in einem Chromosom lokalisiert ist, ist unhaltbar, denn dieses Chromosom kommt ja sowohl in männlichen, weiblichen und "asexuellen" Individuen vor. Eine entsprechende Überlegung läßt sich für jede andere erbliche Eigenschaft durchführen. Faßt man z. B. die Anlage für Geißeln ins Auge, so zeigt es sich ebenso, daß Individuen, die keine Geißeln bilden, trotzdem das Chromosom enthalten, welches laut Annahme die Anlage für Geißelbildung enthält.
- "It therefore seems justifiable to conclude that in Aggregata there is no correlation whatever between the presence of any particular character and the possession of any particular chromosome" (p. 183).
- 2. "It appears to me impossible, indeed, to make a plausible "chromosome theory of heredity" which will apply to *Aggregata*." (p. 184).

Als Hilfsannahmen, die die chromosome-theory retten könnten, kämen in Betracht: a) Die Annahme, daß die in einem Chromosom enthaltene Anlage nur in bestimmten Stadien des Entwicklungscyclus aktiv wird. Dann aber wäre der Faktor, der ihr Manifestwerden gestattet, die eigentliche Anlage. b) Die Chromosomen haben auf verschiedenen Stadien des Entwicklungscyclus verschiedene Eigenschaften; eine Annahme die mit der Chromosomentheorie der Vererbung selbst in Widerspruch steht.

3. Alle im Vorausgegangenen aufgezählten Überlegungen lassen sich auch für diploide Organismen geltend machen. Aus der Annahme, daß die Kombination X-+ Y-Chromosom bei Drosophila männchenbestimmend ist, würde folgen, daß jede Zelle, die den XY-Komplex enthält, männlich ist; das wäre aber "merely a confusion of ideas or a misuse of words". Die gleiche Überlegung, auf einen somatischen Charakter (etwa Augenfarbe), angewandt, zeigt ebenso die Unhaltbarkeit der chromosome-theory. Auch hier zeigt sich, daß kein bestimmtes Chromosom eine "specific relation" zu der Form oder Funktion der Zelle, hat, in der es steckt. Das könnte man

324 KARL BĚLAŘ

nur dann behaupten, wenn nur die betreffende Zelle oder Zellkategorie dieses Chromosom besäße.

4. Was die Zusammenhänge zwischen Reduktionsteilung und Mendelspaltung anbelangt, so erscheint es Dobell schwer, wo nicht unmöglich, Schlüsse, die aus dem Verhalten eines Diplonten gezogen sind, auf einen Haplonten zu applizieren. "I cannot coordinate in terms of heritable factors associated with chromosomes, the two reduction divisions 1) preceding fertilization in *Drosophila* with the single reduction division following fertilization in *Aggregata*" (p. 178).

Die Nichtexistenz einer Aufspaltung (beispielsweise von Geschlechtsbestimmern) in der Reduktionsteilung von Aggregata geht daraus hervor, daß alle Abkömmlinge dieser Reduktionsteilung asexuell sind. Und schließlich: selbst wenn es nachgewiesen wäre, daß Faktorenaufspaltung und Reduktionsteilung gelegentlich ("sometimes") zeitlich zusammenfallen, dann wäre das "still no conclusive proof of the chromosome theory of heredity" (p. 188).

5. Haploide "nicht-zellige" Organismen beweisen also, a) daß die Chromosomen nicht die Träger der Erbfaktoren sein können; b) daß die Reduktionsphänomene nicht notwendigerweise als der Mechanismus der Mendelspaltung anzusehen sind.

Es kann nicht meine Absicht sein, hier das Tatsachenmaterial, welches zugunsten der "chromosome theory of heredity" spricht, darzulegen (zumal ich dies kürzlich?) getan habe); es mag hier genügen, die Argumente Dobell's auf ihre Berechtigung hin zu prüfen.

ad 1. Woher weiß Dobell, daß die Sporozoiten Schizonten und Merozoiten "asexuell" sind? Könnte man nicht mit demselben Recht eine meristematische Zelle des & einer diözischen Pflanze, aus der unter gegebenen Umständen doch wieder nur eine männliche Pflanze wird, als asexuell bezeichnen? Oder man könnte mit demselben Recht, mit dem Dobell den Sporozoiten den Faktor für die Geißelbildung der & Gameten abspricht, der Eizelle die Erbanlage für irgendeinen somatischen Charakter, den sie selbst nicht besitzt, absprechen.

ad 2a. Wenn Dobell den Wegfall eines Hemmungsfaktors, der die Wirksamkeit einer bestimmten Anlage ermöglicht, als die eigentliche Anlage bezeichnet, dann muß er auch die niedere Temperatur, die bei bestimmten Antirrhinum-Rassen einen bestimmten

<sup>1)</sup> Nebenbei bemerkt, eine unrichtige Ausdrucksweise, denn nach der "chromosome-theory of heredity" ist nur eine der beiden Reifungsteilungen eine Reduktionsteilung!

<sup>2)</sup> Naturwissenschaften 13. Jahrg. Heft 34.

Blütenfarbfaktor manifest werden läßt, ebenfalls als die Anlage der betreffenden Farbe bezeichnen.

- ad 3. Daß das Problem der Determination vor der Hand von seiner Lösung weit entfernt ist, wird niemand bestreiten wollen. Dobell scheint sich aber nicht darüber klar geworden zu sein, daß das Vorhandensein einer Anlage bloß die Potenz zur Ausbildung des betreffenden Merkmals bedingt; und die Abwesenheit einer Potenz kann durch bloße Beobachtung nicht erwiesen werden. Der Satz Dobell's, daß "there is more virtue in one accurate observation than in ninety-nine inconclusive experiments" (p. 189) mag zu Recht bestehen, doch erstreckt er sich nicht auf Schlußfolgerungen, für die die Beobachtung keine genügende Prämissen liefert, wie z. B. daß die Merozoiten "asexuell" sind, denn dann könnte man ebensogut aus der morphologischen Übereinstimmung aller Sporen eines diözischen Mooses bestreiten, daß die eine Hälfte von ihnen zu männlichen, die andere Hälfte zu weiblichen Pflanzen wird.
- ad 4. Was Dobell unmöglich gewesen ist, nämlich die aus dem Verhalten der  $F_2$ -Generation von Bastarden diploider Organismen gezogenen Schlüsse auf die Beziehung zwischen Reduktionsteilung und Mendelspaltung bei Haplonten zu übertragen, ist anderen Autoren sehr wohl möglich gewesen. Man kann wohl sagen, daß Dobell keinen sehr geeigneten Zeitpunkt für die Veröffentlichung seiner Kritik gewählt hat; denn kurz vorher ist der Nachweis, daß Beziehungen zwischen Mendelspaltung und Reduktionsteilung tatsächlich bestehen und als kausal in dem Sinne aufzufassen sind, daß die Chromosomen die Träger der Erbfaktoren darstellen, gerade an haploiden Organismen geglückt (v. Wettstein 1924  $^1$ ), daselbst weitere Literatur; vgl. außerdem Zattler 1925  $^2$ ).

<sup>1)</sup> Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgsl. Bd. 33.

<sup>2)</sup> Zeitschr. f. Bot. Bd. 16.

## **ZOBODAT - www.zobodat.at**

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1926

Band/Volume: <u>53\_1926</u>

Autor(en)/Author(s): Belar Karl

Artikel/Article: Kleinere Mitteilungen. Zur Cytologie von Aggregata

eberthi. 312-325