

Über Subheterözie bei *Chlamydomonas eugametos*.

Von

Franz Moewus (Dresden).

(Hierzu 5 Tabellen.)

Chlamydomonas sphagnicola PASCHER (1930) ist auf Grund meiner Variabilitätsuntersuchungen (MOEWUS, 1933 I) mit *Chl. eugametos* identisch. Von *Chl. sphagnicola* war der Entwicklungsgang unvollständig bekannt; diese Art ist daher gestrichen worden. *Chl. eugametos* ist nach MOEWUS (1933 II) getrenntgeschlechtlich (heterözisch); die Geschlechtsbestimmung erfolgt genotypisch. Es gibt zwei Sorten von Klonen, solche, deren Gameten stets das $+$ -Geschlecht besitzen, $+$ -heterözische Klone, und solche, deren Gameten immer das $-$ -Geschlecht haben, $-$ -heterözische Klone. Im Herbst 1933 wurde „*Chl. sphagnicola*“ an dem von PASCHER (1930) angegebenen Standort gefunden. Herrn Prof. Dr. A. PASCHER danke ich an dieser Stelle für die mir mitgeteilte genaue Fundortangabe. Diese Art kommt zusammen mit *Chl. paupera* in den Gräben eines Moores bei Georgenfeld im Erzgebirge vor. Sie läßt sich sehr leicht auf Knop-Agar kultivieren. Variabilitätsuntersuchungen haben ergeben, daß in den verschiedenen Nährlösungen dieselben Formen auftreten wie bei *Chl. eugametos*. In Torfabkochungen ($p_H = 4,5$) stimmt der Bau der Zellen von *Chl. eugametos* mit dem der Zellen von „*Chl. sphagnicola*“ überein. In dieser Lösung ist der Chromatophor häufig auf der dem Pyrenoid gegenüberliegenden Seite verdickt; der Augenfleck springt stäbchenförmig vor. Der Kopulationsverlauf und der Bau der Zygote von „*Chl. sphagnicola*“ ist genau der gleiche wie bei *Chl. eugametos*.

Bringt man Zellen von „*Chl. sphagnicola*“ in destilliertes Wasser, so werden sie nach 2—3 Stunden beweglich. Darauf schwimmen

sie ungefähr 2 Stunden lang regellos umher. Nach dieser Zeit bilden sich Gruppen, es finden Kopulationen statt. Im Gegensatz zu *Chl. eugametos*: bei dieser sind die Zellen, die vom Agar abgeschwemmt werden, sofort kopulationsfähig, nachdem sie beweglich geworden sind. Wie bei dieser Art kopulieren die Gameten von „*Chl. sphani-cola*“ nur, wenn sie belichtet werden. Im Dunkeln in Zuckerlösung beweglich gewordene Zellen kopulieren nicht. Die Gruppen bestehen aus höchstens 50 Gameten, gewöhnlich nur aus 20—30; bei *Chl. euga-metos* entstehen über 500 zellige Gruppen.

Aus dem Standortmaterial wurden 30 Klone angelegt. Nach Anwachsen der Kulturen wurden die Zellen zur Gametenbildung gebracht. In jedem Klon fanden Kopulationen statt. Da vielleicht Verunreinigungen der Klone vorgelegen haben könnten, wurden aus jedem Klon nochmals 10 Klone angelegt. Als sich diese 300 Klone gut entwickelt hatten, wurden die Zellen jedes Klones in destilliertes Wasser gebracht: es erfolgten in allen 300 Klonen Kopulationen. Jeder Klon hat also die Fähigkeit, Gameten beiderlei Geschlechts hervorzubringen.

In allen Klonen bleiben stets sehr viele Gameten übrig. Kombiniert man die Restgameten verschiedener Klone miteinander, so treten nach dem Zweierschema Kopulationen auf, wie es umstehende Tabelle 1 zeigt. Die Restgameten von Klon 2 und 24 gehören dem einen Geschlecht (+), die der 28 anderen Klone dem anderen Geschlecht (—) an. Es kopulieren nur die Restgameten des einen Geschlechts mit denen des anderen. Bringt man Zellen aus jedem der 30 Klone in je 20 Kulturschalen zur Gametenbildung, so stellt sich heraus, daß in allen 40 Schalen der Klone 2 und 24 immer +-Gameten, in den anderen 28 mal 20 Schalen der anderen Klone immer —-Gameten übrig bleiben. Diese Versuche sind mehrmals wiederholt worden; in allen Fällen erhält man aus den Klonen 2 und 24 +-Restgameten, aus den 28 anderen Klonen —-Restgameten. Durch Gametenbildung bei verschiedener Temperatur (2, 7, 14, 19, 25, 28° C.), bei verschiedenem p_H (4,5—6,0—7,0—8,0—9,0), durch Einwirken von Filtraten aus +- und —-Restgameten (von verschiedenem p_H) während der Gametenbildung ist keine Änderung zu erzielen. Einige Klone haben also die Fähigkeit, immer mehr +- als —-Gameten zu bilden, andere immer mehr —- als +-Gameten zu bilden. Wir haben also Klone mit +-Restgameten und solche mit —-Restgameten, die ersten wollen wir als +-subheterözisch, die anderen als —-subheterözisch bezeichnen. Die beiden Sorten der genotypisch rein

Tabelle 1.

„*Chl. sphagnicola*.“ Kombination der Restgameten aus 30 Klonen. Die Restgameten von Klon 2 und 24 gehören dem +-Geschlecht, die der 28 anderen Klone dem —-Geschlecht an. + Kopulation, — keine Reaktion.

	2	24	1	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	25	26	27	28	29	30
2	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
24	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
1	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
22	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
26	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
27	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
29	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

getrenntgeschlechtlichen *Chl. eugametos* sollen +-heterözisch und —-heterözisch genannt werden. In +-heterözischen Klonen werden stets nur +-Gameten, in —-heterözischen Klonen nur —-Gameten gebildet.

Wenn „*Chl. sphagnicola*“, also die +- und —-subheterözischen Klone mit *Chl. euyametos* identisch sind, dann müssen die Restgameten der ersten mit den Gameten der +- und —-heterözischen Klone kopulieren. Die Ergebnisse sind Tabelle 2 zu entnehmen. Die +-Restgameten des +-subheterözischen Klones kopulieren mit den

Tabelle 2.

Kombination von +- und --Gameten des heterözischen Stammes mit +- und --Restgameten des subheterözischen Stammes. ○ keine Reaktion, × Kopulation.

		heterözisch		subheterözisch	
		+ - Gameten	-- Gameten	+ - Rest-gameten	-- Rest-gameten
heterözisch	+ - Gameten	○	×	○	×!
	-- Gameten	×	○	×!	○
sub-heterözisch	+ - Rest-gameten	○	×!	○	×
	-- Rest-gameten	×!	○	×	○

--heterözischen Gameten; die --Restgameten des --subheterözi-schen Klones geben mit +-heterözischen Gameten positive Reaktionen. Bei den Kombinationen von Gameten des gleichen Geschlechts finden keine Kopulationen statt. Bei der genotypisch heterözischen *Chl. euga-metos* sind zwei geschlechtsspezifische Stoffe nachgewiesen worden

Tabelle 3.

Behandlung von kopulationsunfähigen heterözischen Dunkelgameten mit Filtraten aus subheterözischen Restgameten im Dunkeln. Nach 10 bzw. 20 Minuten werden heterözische Gameten oder subheterözische Restgameten hinzugegeben. ○ keine Reaktion, × Kopulation.

heterözische Dunkelgameten	Filtrat aus subheterözischen Restgameten	Zeit in Minuten	heter. Gameten		subhet. Restgamet.	
			+	—	+	—
+	+	10	○	○	○	○
+	+	20	○	×	○	×
+	—	20	○	○	○	○
—	—	10	○	○	○	○
—	—	20	×	○	×	○
—	+	20	○	○	○	○

(MOEWUS, 1933 II; vgl. dort auch die Methodik der Versuche). Als wichtigstes Ergebnis ist damals festgestellt worden, daß die im Dunkeln kopulationsunfähigen Gameten durch wirksame Filtrate des eigenen Geschlechts im Dunkeln kopulationsbereit werden. Diese in den Filtraten enthaltenen Stoffe werden nur im Licht gebildet. Aus Tabelle 3 ergibt sich, daß reaktionslose +-heterözische Dunkelgameten durch

Tabelle 4.

Reaktion von heterözischen und subheterözischen Gameten in mit Bakterien versetzten Filtraten aus heterözischen und subheterözischen Gameten.

× Gruppenbildung, ○ keine Gruppenbildung.

Filtrate von Gameten		Gameten	Gruppenbildung
+ -heterözisch	Bakterien	— -subheterözisch	×
+ - "	"	+ - "	○
— - "	"	+ - "	×
— - "	"	— - "	○
+ -subheterözisch	"	+ -heterözisch	○
+ - "	"	— - "	×
— - "	"	+ - "	×
— - "	"	— - "	○

Filtrate von + -Restgameten des + -subheterözischen Klones und reaktionslose — -heterözische Dunkelgameten durch Filtrate von — -Restgameten des — -subheterözischen Klones im Dunkeln (also nur durch die Filtrate) kopulationsfähig werden. Die von den Restgameten der subheterözischen Klone ausgeschiedenen Stoffe haben also die gleiche Wirkung auf heterözische Dunkelgameten wie die Stoffe der heterözischen Gameten. Die Filtratbehandlung muß im Dunkeln mindestens 20 Minuten dauern. Die Stoffe des + -Geschlechts sind wirkungslos auf — -Dunkelgameten, ebenso die des — -Geschlechts auf + -Dunkelgameten. Es ist bei *Chl. eugametos* weiter festgestellt worden, daß in Filtraten des einen Geschlechts, die mit Bakterien versetzt werden, die Gameten des anderen Geschlechts Gruppen bilden. In einem Filtrat ohne Bakterien findet nach Zugabe des anderen Geschlechts keine Gruppenbildung statt. Die Ergebnisse mit Filtraten der Restgameten von + - und — -subheterözischen Klonen zeigt Tabelle 4. In + -Filtraten aus Restgameten des + -heterözischen Klones bilden nach Zufügen von Bakterien die — -Restgameten des — -subheterözischen Klones Gruppen. In + -Filtraten der Restgameten des + -subheterözischen Klones entstehen nach Zugabe von Bakterien und darauf von — -heterözischen Gameten auch Gruppen. Dasselbe mit — -Filtraten und + -Gameten. Die Stoffe der heterözischen Klone und die der subheterözischen Klone stimmen also in ihrer Wirksamkeit überein.

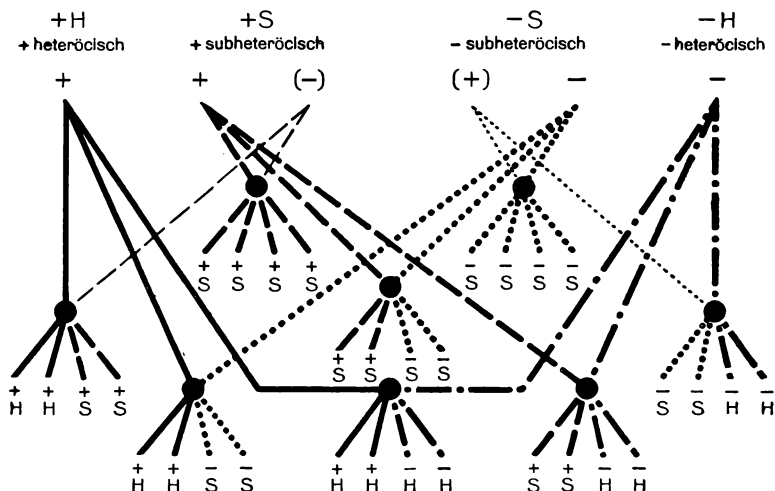
Überträgt man Zellen der + - und — -subheterözischen Klone von Agar in Wasser und isoliert daraus in acht Tochterzellen auf-

geteilte Zellen und bringt sie in hohlgeschliffene Objektträger, so ist zu beobachten, nachdem die Tochterzellen freigeworden und kopulationsfähig geworden sind, daß von den acht Zellen einige kopulieren. In einigen Fällen entstanden sogar vier Kopulationspaare. Oft kopulierten aber die acht Zellen nicht miteinander. Um festzustellen, welches Geschlecht sie haben, wurden in einigen Versuchen ganz geringe Mengen von $+$ -heterözischen Gameten (oder $+$ -Restgameten), in anderen Versuchen sehr wenig $-$ -heterözische Gameten (oder $-$ -Restgameten) zugegeben. Von den $+$ -subheterözischen Klonen wurden 169 in acht Tochterzellen aufgeteilte Zellen isoliert. In 69 Fällen fanden Kopulationen statt, in 100 trat keine Reaktion ein. Von diesen 100 wurden zu 50 $+$ -Gameten, zu 50 $-$ -Gameten zugefügt. Im ersten Fall erfolgte 46mal keine Reaktion, es handelt sich also um $+$ -Gameten; 4mal fanden Kopulationen statt, es waren also $-$ -Gameten. Im zweiten Fall traten 48mal positive Reaktionen auf, die acht Zellen waren also immer $+$ -Gameten; 2mal erfolgte keine Reaktion, also $-$ -Gameten. Von den 100 isolierten Zellen gehörten 94mal die acht Tochterzellen dem $+$ -Geschlecht, 6mal dem $-$ -Geschlecht an. Dasselbe wurde mit den $-$ -subheterözischen Klonen vorgenommen. Von 137 isolierten Zellen, die in 8 Tochterzellen aufgeteilt waren, fanden in 37 Fällen Kopulationen statt. Von den übrigen 100 hatten die 8 Tochterzellen 90mal das $-$ -Geschlecht, 10mal das $+$ -Geschlecht. In einem Klon können also die aus einer Zelle hervorgehenden Gameten entweder dem $+$ -Geschlecht oder dem $-$ -Geschlecht oder beiden angehören. Wird nur ein Geschlecht gebildet, so sind es bei den $+$ -subheterözischen Klonen meistens $+$ -Gameten (94 Proz.), bei den $-$ -subheterözischen Klonen meistens $-$ -Gameten (90 Proz.).

Sind nun die $+$ - und $-$ -subheterözischen Klone genotypisch verschieden? Die Ergebnisse zeigt Tabelle 5. Zwischen den $+$ -heterözischen, $-$ -heterözischen, $+$ -subheterözischen und $-$ -subheterözischen Gameten sind 8 Kombinationen möglich. Die Zygoten keimen zu 100 Proz., wenn sie 1—2 Tage Temperaturen von -6° ausgesetzt werden und dann in frische Nährlösung oder auf Agar übertragen werden. Bei einer Temperatur von -15° genügt schon eine 12 stündige Behandlung. Ohne Gefrieren sind die Zygoten nicht zur Keimung zu bringen. In der Regel werden 4 Keimzellen gebildet, selten 8 und nur in einigen Fällen 16 oder 32. Für die folgenden Versuche wurden nur Zygoten verwendet, in denen 4 Keimzellen entstanden waren. Es wurden nach dem Gefrieren zunächst die

Tabelle 5.

Kopulationsmöglichkeiten zwischen heterözischen und subheterözischen Gameten und das geschlechtliche Verhalten der 4 Zygotenkeimlinge (vgl. Text).



Zygoten aus den verschiedenen Kombinationen isoliert und dann auf einen hohlgeschliffenen Objektträger in einen Tropfen Volvox-Lösung gebracht. Nachdem die 4 Zellen frei geworden waren, wurden diese isoliert und auf Knop-Agar übertragen. Aus jeder Kombination wurden 30 Zygoten isoliert, im ganzen also immer 120 Keimzellen. Nach Anwachsen der Keimlingskulturen wurden die Zellen zur Gametenbildung gebracht und dann ihr geschlechtliches Verhalten nachgeprüft.

Aus $+$ -heterözisch $\times$ $-$ -heterözisch sind von 4 Zygotenkeimlingen 2 $+$ -heterözisch und 2 $-$ -heterözisch, wie es bereits nachgewiesen worden ist (Moewus 1933 II). Im $+$ -subheterözischen Klon finden zuerst Kopulationen statt zwischen Gameten von bestimmt gleichem Genotypus. Ebenso haben auch die Gameten des $-$ -subheterözischen Klonen denselben Genotypus und trotzdem kopulieren diese Gameten. Isoliert man die 4 Keimzellen von Zygoten aus $+$ -subheterözischen Klonen, so zeigt sich nach Entwicklung der Kulturen, daß in allen 4 Keimlingskulturen Kopulationen stattfinden und in allen 4 wieder $+$ -Gameten übrig bleiben. Die 4 Zygotenkeimlinge sind also wieder $+$ -subheterözisch. Ebenso kopulieren die Gameten in jeder der 4 Keimlingskulturen aus Zygoten, die in einem $-$ -subheterözischen Klon entstanden sind, und in allen 4 bleiben $-$ -Gameten übrig. Sie sind alle 4 wieder $-$ -subheter-

özisch. Es kopulieren hier Gameten vom gleichen Genotypus miteinander; phänotypisch muß auch das entgegengesetzte Geschlecht zur Ausbildung gelangen. Es finden hier also zwischen $+$ -subheterözischen $+$ -Gameten und $+$ -subheterözischen $-$ -Gameten bzw. zwischen $-$ -subheterözischen $-$ -Gameten und $-$ -subheterözischen $+$ -Gameten Kopulationen statt. Es entsteht aus dieser Kopulation eine lebensfähige Zygote. Die Verschmelzung der Zellkerne konnte beobachtet werden. Zuerst legen sich die Kerne nebeneinander. An der Berührungsstelle wird die Kernmembran aufgelöst. Es entsteht dann wieder ein kugeliger Kern, in dem die beiden Nucleolen aneinander gelagert sind. Auch diese verschmelzen schließlich. Wegen der geringen Größe der Kerne konnte die Reduktionsteilung nicht eingehend untersucht werden, wenn auch verschiedene Bukettstadien beobachtet werden konnten.

In allen 4 Keimlingskulturen, die aus Zygoten der Kombination von $+$ - und $-$ -Restgameten hervorgegangen sind, finden Kopulationen statt bei zweien bleiben aber immer $+$ -Gameten, bei den zwei anderen immer $-$ -Gameten übrig. Von den 4 Keimlingen sind also 2 $+$ -subheterözisch, 2 $-$ -subheterözisch. Bei der Reduktionsteilung in der keimenden Zygote erfolgt also eine Aufspaltung 1:1. Diese Fähigkeit der $+$ - und $-$ -subheterözischen Klone ist also genotypisch bedingt.

Aus der Kombination $+$ -heterözisch $\times$ $-$ -subheterözische Restgameten sind von den 4 Zygotenkeimlingen stets 2 $+$ -heterözisch; in den Kulturen der beiden anderen erfolgen Kopulationen und bleiben $-$ -Gameten übrig, die anderen beiden Keimlinge sind also $-$ -subheterözisch. Ebenso sind von den 4 Zygotenkeimlingen aus der Kombination $-$ -heterözisch $\times$ $+$ -subheterözische Restgameten 2 $-$ -heterözisch, die beiden anderen $+$ -subheterözisch. Auch hier haben wir also eine Aufspaltung 1:1.

Gibt man zu den noch reaktionslosen Gameten des $+$ -subheterözischen Klones kopulationsfähige $+$ -heterözische Gameten, so war zu erwarten, nachdem die subheterözischen Gameten reaktionsfähig geworden sind, daß zwischen den $+$ -heterözischen Gameten und den $+$ -subheterözischen $-$ -Gameten Kopulationen stattfinden. Das ist in der Tat der Fall. Von 40 isolierten Zygoten waren die 4 Keimzellen von 37 Zygoten alle $+$ -subheterözisch. Dreimal hat aber die erwartete Reaktion stattgefunden: von den 4 Keimlingen der 3 Zygoten waren immer je 2 $+$ -heterözisch, die anderen 2 $+$ -subheterözisch. Es haben auch Reaktionen zwischen $-$ -heter-

özischen Gameten und —-subheterözischen + -Gameten stattgefunden. Von 40 Zygoten waren sogar 6 auf diese Weise entstanden. Zwei Zygotenkeimlinge waren —-heterözisch, zwei —-subheterözisch. Auch hier erfolgt bei der Reduktionsteilung in der keimenden Zygote eine Aufspaltung 1:1.

Es hat sich also herausgestellt, daß es bei *Chl. eugametos* eine rein heterözische Rasse gibt, die entweder nur + -Gameten oder nur —-Gameten bildet. Diese Eigenschaft ist erblich festgelegt. Es gibt aber auch Rassen, die Gameten beiderlei Geschlechts ausbilden. Hier müssen aber zwei Sorten unterschieden werden. In der einen werden immer mehr + - als —-Gameten gebildet (+ -Restgameten), in der anderen immer mehr —- als + -Gameten (—-Restgameten), diese beiden Sorten sind genotypisch verschieden; die eine ist dem + -Geschlecht zuzurechnen, wenn auch phänotypisch das —-Geschlecht zur Ausbildung gelangt. Die —-Gameten haben denselben Genotypus wie die + -Gameten. Die andere Sorte gehört dem —-Geschlecht an, phänotypisch entsteht in geringer Zahl auch das + -Geschlecht. Diese + -Gameten sind genotypisch gleich den —-Gameten.

Es fragt sich noch, ob durch Außenbedingungen das Verhalten der subheterözischen Klone verändert werden kann. Temperatureinflüsse, Änderung der Wasserstoffionenkonzentration, Behandlung mit + - und —-Filtraten von verschiedenem p_H während der Gametenbildung hatten keine Wirkung. Es wurden auch mit zahlreichen anorganischen und organischen Verbindungen in verschiedener Konzentration Versuche angestellt. Es stellte sich heraus, daß in Formaldehyd bei einer Verdünnung von 1:300 000 einer 40 % Formalinlösung in den + -subheterözischen Klonen nur + -Gameten in den —-subheterözischen Klonen nur —-Gameten entstehen ¹⁾. In den so behandelten Klonen finden keine Kopulationen statt. Kombiniert man solche + - und —-Gameten, so erfolgen Kopulationen. Die Formaldehydbehandlung hat also die Kopulationsfähigkeit nicht beeinträchtigt. Das entgegengesetzte Geschlecht kommt in den mit Formaldehyd behandelten Klonen nicht zur Ausbildung. Wir erhalten auf diese Weise künstlich rein getrenntgeschlechtliche Kulturen. Die Fähigkeit, auch das andere Geschlecht zu entwickeln, bleibt aber

¹⁾ Zusatz während der Korrektur: Weitere Versuche nach Fertigstellung der Arbeit ergaben, daß 40 Proz. Formaldehyd die Bildung des entgegengesetzten Geschlechts in Verdünnungen zwischen 1:300 000 bis 1:500 000 hemmt. Auch Acetaldehyd hat dieselbe Wirkung in Verdünnungen einer konzentrierten Lösung von 1:800 000 bis 1:1 000 000.

erhalten. Von den 4 Zygotenkeimlingen aus solchen Kulturen sind 2 $+$ -subheterözisch, 2 $-$ -subheterözisch, d. h. bringt man die Keimlingskulturen in destilliertem Wasser (ohne Formaldehyd) zur Gametenbildung, so finden in allen 4 Kopulationen statt, in 2 Kulturen bleiben $+$ -Gameten, in den beiden anderen $-$ -Gameten übrig.

Das Verhalten der subheterözischen Rasse von *Chlamydomonas eugametos* kann mit dem der Subdiözisten verglichen werden, die von CORRENS eingehend untersucht worden sind. Es muß dabei aber auf den grundlegenden Unterschied in der Geschlechtsbestimmung bei der haploiden *Chlamydomonas eugametos* und den diploiden Blütenpflanzen hingewiesen werden. CORRENS (1916) fand bei *Cirsium arvense*, daß es neben rein männlichen Pflanzen auch solche gibt, die in den Köpfchen neben den männlichen richtige Zwitterblüten tragen. Die weiblichen Pflanzen dieser Art sind rein weiblich. Ähnliches beobachtete CORRENS (1925) bei *Silene Roemeri*. Bei dieser gibt es rein weibliche Pflanzen und Übergänge von den seltenen rein männlichen bis zu stark zwittrigen. Ferner führt CORRENS (1928) auch die Beobachtungen von YAMPOLSKY an *Mercurialis annua* an. Die Weibchen dieser Art bilden oft männliche und zwittrige Blüten, die männlichen Pflanzen können weibliche Blüten tragen. Auch beim Hanf ist diese Erscheinung schon häufig festgestellt worden. Es gibt Hanf-Sippen, die streng getrenntgeschlechtlich sind. Andere im Freien gezogene Sippen sind ebenso, im Winter im Gewächshaus entstehen aber viele gemischtgeschlechtliche Pflanzen, trotzdem sie ihrem Habitus nach als männliche und weibliche Pflanzen zu unterscheiden sind, also genotypisch verschieden sind. Es handelt sich also nur um eine phänotypische Änderung. CORRENS unterscheidet daher subandrözische und subgynözische Individuen, die oft neben andrözischen, also rein männlichen, und gynözischen, rein weiblichen, vorkommen. Kreuzt man subandrözische Stöcke von *Silene Roemeri* mit gynözischen, so erhält man gleichviel subandrözische und rein weibliche Nachkommen. Bei Selbstbefruchtung der subandrözischen Stöcke treten niemals Weibchen auf, sondern die Nachkommenschaft ist wieder mehr oder weniger männlich. CORRENS (1928) kommt zu dem Ergebnis, daß „in allen bekannten Fällen von Subdiözie bloß eine phänotypische Bestimmung der einzelnen Blüte vorliegt, der Genotypus bleibt unverändert“. Wenn in diesen Fällen die Geschlechtertrennung nicht vollständig ist, so beruht das „auf einer weniger starken Wirkung (schwächeren Valenz) der später erworbenen Realisatoren gegenüber dem ursprünglich vorhandenen, erhalten bleibenden Anlagenkomplex, der die Gemischtgeschlechtlichkeit

der Stammform bedingte, aus der sich die getrenntgeschlechtliche Form ableitete“. Wenn die Wirkungsstärke der Realisatoren nur schwach ist und die Außeneinflüsse stark genug sind, dann können sie die Wirkung der Realisatoren aufheben oder einschränken.

Ähnlich kann nach der HARTMANN'schen Sexualitätshypothese die Subheterözie erklärt werden. HARTMANN (1933) nimmt an, daß jede haploide Zelle die gemischtgeschlechtliche Potenz AG hat, die Fähigkeit für die Entwicklung des $+$ -Geschlechts G und die für das $-$ -Geschlecht A. Die heterözische Rasse besitzt außerdem noch die Realisatoren α und γ , wobei α die Potenz für das $+$ -Geschlecht (G), γ die Potenz für das $-$ -Geschlecht (A) immer völlig unterdrückt, so daß in den Klonen nur $+$ - oder nur $-$ -Gameten mit AG γ bzw. AG α gebildet werden. Die Realisatoren α und γ liegen in einem homologen Chromosomenpaar, so daß bei der Reduktionsteilung, die während der Zygotenkeimung stattfindet, 50 % der Keimzellen AG α , 50 % AG γ erhalten. Auch bei den subheterözischen Klonen wäre die gemischtgeschlechtliche Potenz AG anzunehmen. Der $+$ -subheterözische Klon besitzt außerdem noch den Realisator γ^* , der $-$ -subheterözische Klon α^* . Gewöhnlich unterdrückt γ^* A und α^* G; aber da sie eine geringe Stärke haben, kann ihre Wirkung durch (unbekannte) Außeneinflüsse ganz aufgehoben werden. Dann kann sich A oder G entfalten und daher auch das entgegengesetzte Geschlecht zur Ausbildung gelangen. In Formalinlösungen wäre α^* und γ^* stets voll wirksam. Es ist aber noch eine andere Erklärung denkbar. Sowohl die $+$ - als auch die $-$ -subheterözischen Klone besitzen die Realisatoren α und γ . Der $+$ -subheterözische Klon hat außerdem noch die Anlage t_α , der $-$ -subheterözische Klon t_γ ; in Formalinlösungen hemmt t_α die Entfaltung von α völlig, t_γ hemmt γ . In normalen Nährlösungen wird diese Wirkung von t_α und t_γ teilweise aufgehoben, so daß sich α und γ entfalten können. Die Gene t_α und t_γ müssen mit α und γ im gleichen Chromosom liegen. Die Annahme der gemischtgeschlechtlichen Potenz AG wäre also hiernach nicht notwendig. Sind nur α und γ vorhanden, so kommt je nach den Außenbedingungen, also phänotypisch α oder γ zur Entfaltung. Die Entscheidung darüber, welche Annahme zutreffend ist, müssen erst weitere Untersuchungen zeigen.

Herrn Prof. Dr. F. TOBLER danke ich an dieser Stelle für die Überlassung von Institutsmitteln.

Literaturverzeichnis.

- CORRENS, C. (1916): Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung bei Distelarten. Sitz.-Ber. Preuß. Akad. Wiss. p. 448—477 (Ges. Abh. p. 822).
- (1925): Untersuchungen über polygame Blütenpflanzen. I. *Silene Roemerii*. Ibid. p. 227.
- (1928): Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den höheren Pflanzen. Handb. d. Vererbungswiss. II C.
- HARTMANN, M. (1933): Allgemeine Biologie. 2. Aufl. Jena.
- MOEWUS, F. (1933 I): Untersuchungen über die Variabilität von *Chlamydomonaden*. Arch. f. Protistenk. Bd. 80 p. 128.
- (1933 II): Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von *Chlorophyceen*. Ibid. Bd. 80 p. 469.
- PASCHER, A. (1930): Neue Volvocalen (Polyblepharidinen-*Chlamydomonaden*). Arch. f. Protistenk. Bd. 69 p. 103.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1934

Band/Volume: [83_1934](#)

Autor(en)/Author(s): Moewus F.

Artikel/Article: [Über Subheterözie bei Chlamydomonas eugametos. 98-109](#)