© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

22. A. Pascher: Über die Kreuzung einzelliger, haploider Organismen: Chlamydomonas.

(Mit 5 Abbildungen im Texte.)

(Eingegangen am 11. April 1916.)

Die geschlechtliche Vereinigung der Geschlechtsprodukte zweier artverschiedener, einzelliger und einkerniger Organismen, sowie die Keimung und die Bildung der Nachkommen aus solchen Heterozygoten scheint noch nicht gelungen zu sein. Bei meinen Studien über die Algen und Flagellaten versuchte ich auch diese Frage anzugehen. Versuche an *Ulothrix* führten wohl zur Bildung von Heterozygoten zweier Arten; ihrer waren aber so wenig, daß sie bei den Versuchen zur Isolierung verloren gingen. Einmal glückte sogar vereinzelt die Heterogamie von Gameten einer *Stigeoclonium*-Art und einer *Draparnaudia*. Es wurden aber nur zwei Heterozygoten gebildet. Zwischen zwei *Spirogyra*arten gelang einmal die Bildung einer Heterozygote; sie wurde auch zur Keimung gebracht. Der Keimling erreichte aber nur wenige Zellen und ging dann zugrunde. Soweit diese Versuche von Interesse sind, sollen sie anderenorts eine Darstellung finden. Hier soll nur kurz über einen gelungenen Kreuzungsversuch zwischen zwei *Chlamydomonas*arten berichtet werden, deshalb weil ich die vorläufige Bekanntgabe einiger Resultate nicht hinausschieben möchte, andererseits aus persönlichen Gründen jetzt nicht in der Lage bin, die ausführliche Arbeit darüber zum Drucke vorzubereiten. Es scheint dies der erste gelungene Versuch der Kreuzung haploider, einkerniger Organismen zu sein.

Das Ausgangsmaterial bildete eine *Chlamydomonas*art, die aus einem Tümpel aufgesammelt und auf Agar gezüchtet wurde. Reinkulturen wurden nicht erreicht, ein im übrigen auf dem „anorganischen" Agar schlecht wüchsiges Stäbchen war ziemlich beständig, wenn auch spärlich zu finden. Sonst war die Kultur rein. Auf Agar bildete diese Art *Gloeocystis*-artige Lager. Wurden die Kulturen einige Zeit dunkel und wärmer gestellt (17 - 20 °), wurden also die gespeicherten Assimilate rasch aufgebraucht, die Alge dann in Nährsalz-freies Wasser übertragen, so erfolgte überaus reichliche Gametenbildung. Die Gameten kopulierten reichlich.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Diese Art wird als *Chlamydomonas* I geführt[1]). Ihre Morphologie geht aus der Figur a in Abb. 1 hervor: Zelle eiförmig, schlank, vorn verschmälert, ohne Membranpapille doch mit zarter, manchmal abstehender Membran. Geißeln mehr als doppelt körperlang. Chromatophor typisch seitenständig, mit seitlichem Pyrenoid. Kern zentral. Stigma strichförmig, im vorderen Drittel. Pulsierende Vakuolen zwei, vorne, Vermehrung durch eine Längsteilung, dann Drehung und neue Teilung: vier Zoosporen. Gameten zu acht gebildet, die dritte Teilung durch sekundäre Verschiebung räumlich nicht fixierbar. Sie sind etwas weniger verschmälert, ohne Membran. (Abb. 2a.) Zygoten derb skulpturiert, ohne abstehende Hüllen[2]).

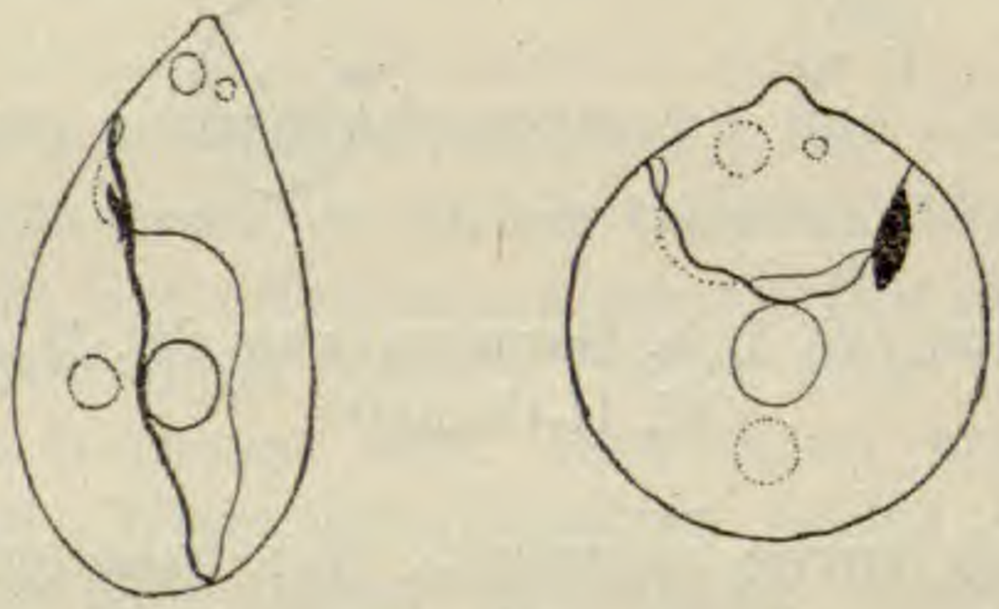

Abb. 1.
a. vegetatives Individuum von *Chl.* I, b. vegetatives Individuum von *Chl.* II. In dieser wie auch in allen anderen Abbildungen sind nur die Umrißlinien der einzelnen Organe gezeichnet, um die Lagerungsverhältnisse deutlicher zu machen. Diese Umrißlinien wurden mit Hilfe des Zeichenprismas gemacht. Es wurden dabei nur solche Individuen wiedergegeben, deren Chromatophoren relativ klein und scharf umrissen waren.

Da diese Art so leicht Gameten bildete, so wurde jedesmal, wenn irgend Gameten bildende Chlamydomonaden reichlicher in Kulturen auftraten, versucht Kopulation der verschiedenartigen Gameten herbeizuführen. In über 120 Fällen mißlang dies völlig.

1) Obwohl mit der Bearbeitung der Volvocales für die Süßwasserflora Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz (FISCHER-Jena) beschäftigt, vermag ich diese Arten nicht völlig sicher mit anderen *Chlamydomonas*arten zu identifizieren. Das hängt aber auch damit zusammen, daß die meisten *Chlamydomonas* nicht vollständig bekannt sind. Ich spreche daher, um einen kurzen Ausdruck zu haben, von *Chlamydomonas* I und *Chlamydomonas* II. Erstere ist mit großer Wahrscheinlichkeit bislang noch nicht beschrieben; *Chl.* II aber hat viel Anklänge an andere Arten, deckt sich aber auch mit keiner.

2) Diese Art degenerierte bei der ständigen Kultur auf Agar zusehends. Auch Überführung in flüssiges Medium und Aufzucht aus Zygoten glich nicht aus. Es scheinen durch die „Trockenkultur" bei manchen Arten doch dauernde Störungen einzutreten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Aus unbekannten Gründen schritt nun eine *Chlamydomonas*-Art (*Chl.* II), die in einer sehr erschöpften Nährlösung gehalten wurde, plötzlich zur Gametenbildung. Ihre Zelle war fast kugelig (Fig. 1b) mit deutlicher Membran und Membranpapille. Chromatophor groß,

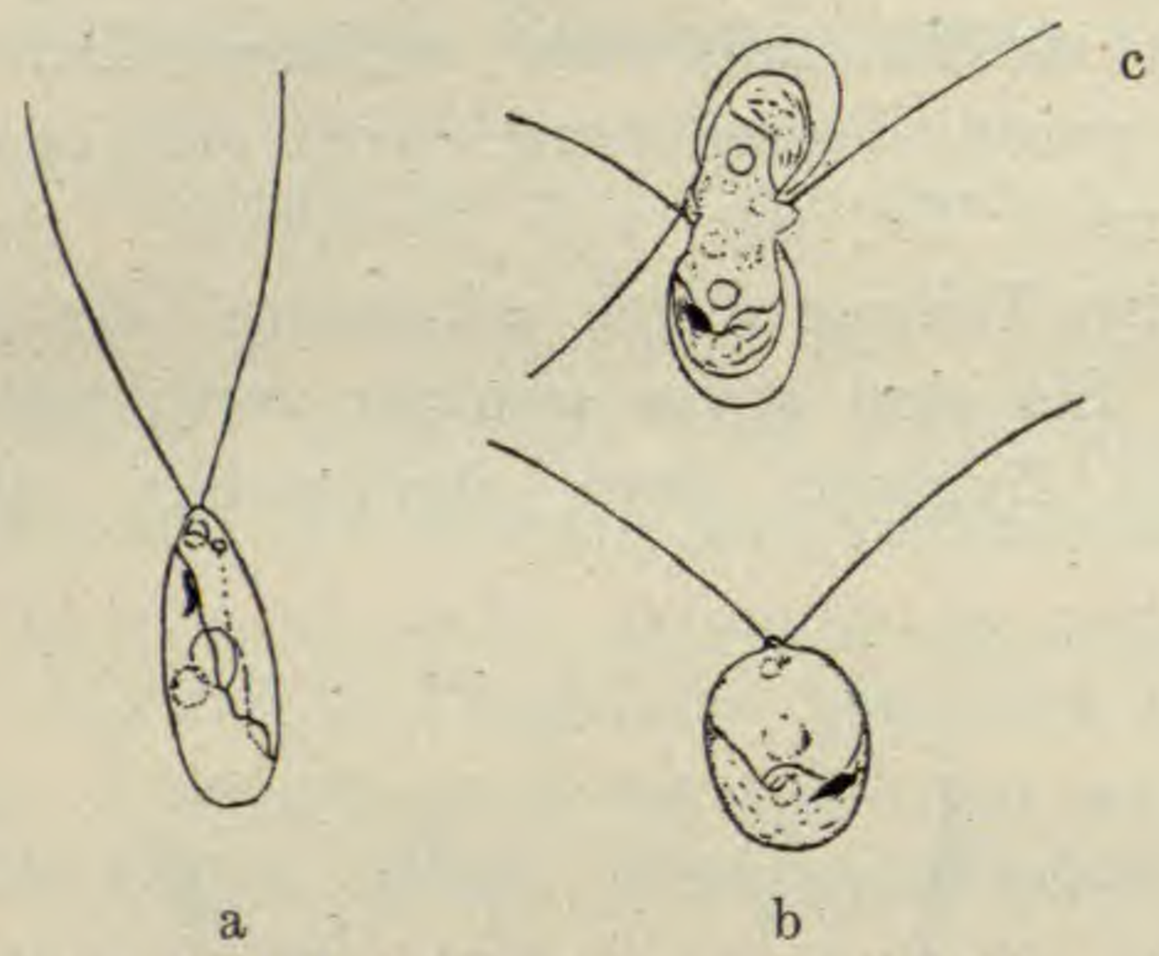

Abb. 2. a. Gameten von *Chl.* I, b. Gameten von *Chl.* II, c. Kopulation zweier *Chl.* II-Gameten.

basal und weit nach vorne reichend, mit basalem Pyrenoid. Kern zentral. Augenfleck vorne, fleckförmig. Vakuolen zwei. Geißeln relativ kurz. Vermehrung durch vier Zoosporen. Gameten ellipsoidisch mit nicht verschmälerten Enden, deutlicher Membran, mit Papille (Fig. 2b, c). Zygoten glatt, mit abstehenden Hüllen[1]).

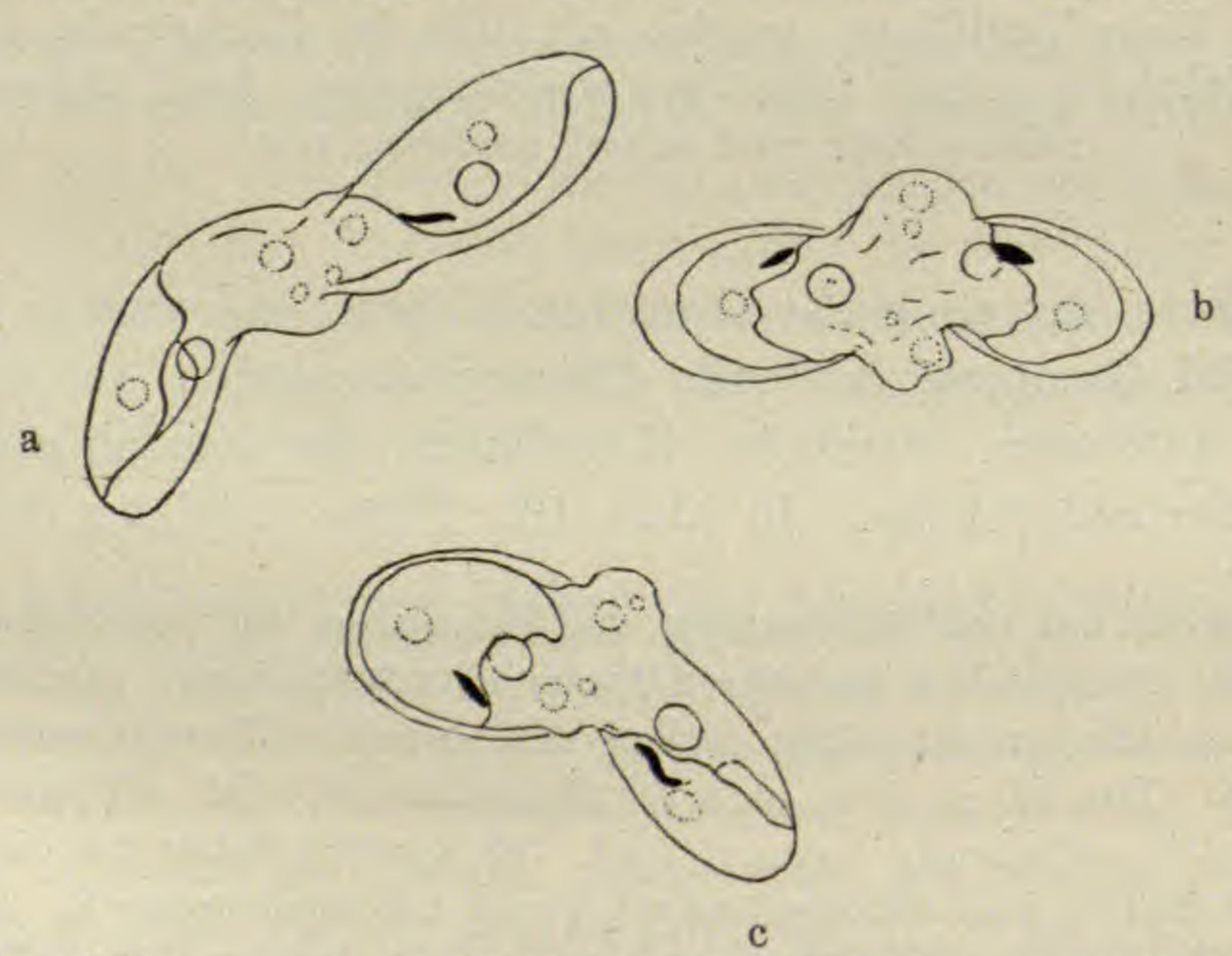

Abb. 3. Kopulation a. zweier Gameten von *Chl.* I, b. zweier Gameten von *Chl.* II, c. einer Gamete von *Chl.* I mit einer Gamete von *Chl.* II.

1) Im Wasser waren die Hüllen im optischen Schnitte kreisrund; auf Agar waren sie meist verzogen und gegeneinander exzentrisch verschoben. Daran haben wohl die Spannungen im Agar schuld.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Diese Arten hatten, wie viele andere *Chlamydomonas*arten 10 Chromosomen; diese zeigten weder von Art zu Art noch untereinander Unterschiede.

Chl. II war viel lichtempfindlicher als *Chl.* I, ihre Optima lagen darin deutlich voneinander. *Chl.* II bildete auch unter gleichen Bedingungen wie *Chl.* I keine Gloeocysten.

Die Keimung der Zygoten konnte bei beiden Arten gesehen werden. Besonders *Chl.* I, eine auch sonst sehr gutmütige Art, hat sehr leicht keimende Zygoten. Bei beiden Arten wurden hierbei 4 Schwärmer gebildet. (Bei *Chl.* II an 6, bei *Chl.* I an 22 Zygoten beobachtet.)

Die Heterozygoten aus *Chlamydomonas* I und *Chlamydomonas* II.

Als beide Arten in eifriger Gametenbildung begriffen waren, wurde versucht, Heterozygoten zwischen beiden Arten zu erhalten. Dazu wurde gametenhaltiges Material beider Arten recht durcheinandergemischt, das Gemenge dann zentrifugiert und Proben auf Deckgläser verteilt. Wider alles Erwarten fanden sich relativ reichlich (bis 3 pCt. der Kop. Paare) beginnende Fusion zwischen je zwei artfremden Gameten. Es war dies um so mehr verwunderlich, als die *Chl.*II-Gameten behäutet waren. Es gelang mit Ausnutzung früherer Erfahrung auch experimentell die Zahl solcher Fusionen zu erhöhen[1]), in dem in bestimmter Weise Konzentrationsgefälle (spez. von solchen Stoffen, die die Oberflächenspannung vorübergehend herabsetzen, erzeugt wurden. Dann erfolgte häufig in bestimmten Zonen Kopulation. Im ganzen wurden über 300 Versuche gemacht, trotzdem relativ viele Heterozygoten erzeugt wurden, gelang schließlich doch nur die völlige Isolierung, die ja für weitere Studien so notwendig ist, bei etwa 80. Sie war sehr schwer.

Es wurde bereits erwähnt, daß die Homozygoten der beiden Arten in charakteristischer Weise voneinander verschieden waren: *Chl.* II hatte glatte Zygoten mit mehreren Hüllen (Abb. 4a), *Chl.* I derbskulpturierte mit sternförmigem Querschnitt (Abb. 4b), ohne Hüllen. Erstere hatte behäutete Gameten, ihre abgestoßenen Membranen blieben immer wie zwei Öhrchen an der geschichteten Zygotenhülle hängen. Diese Öhrchen waren sogar noch an

---

1) Es geschah dies im Zusammenhange mit Studien über die Grundlagen des Fusionsprozesses sowie der rhizopodialen Formbildung. Diese Studien begannen mit der Beobachtung, daß (Bibl. Botan. 67, 1907) bei bestimmter Konzentration bestimmter Stoffe die Kopulationsfähigkeit von Gameten dauernd gehemmt wird. Sie wurden oftmals, einerseits durch die besondere Schwierigkeit der Materialbeschaffung, wie auch aus persönlichen Gründen unterbrochen, oft lange überhaupt eingestellt. Sie sollen aber, sobald es mir körperlich möglich ist, abschließend durchgeführt werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

leeren Zygoten zu sehen. Mir kam keine Zygote von *Chl.* II vor, die diese Öhrchen nicht gehabt hätte. Da *Chl.* I nackte Gameten hatte, so fehlten hier an den Zygoten auch die Öhrchen.

Die völlige Ausbildung der Heterozygoten konnte nun direkt im Mikroskop, und zwar zu vielen Malen von der Kopulation der beiden heterogenen Gameten an beobachtet werden. Die ausgebildeten Heterozygoten hatten nur schwach ausgeprägte Skulptur (Abb. 4c, d),

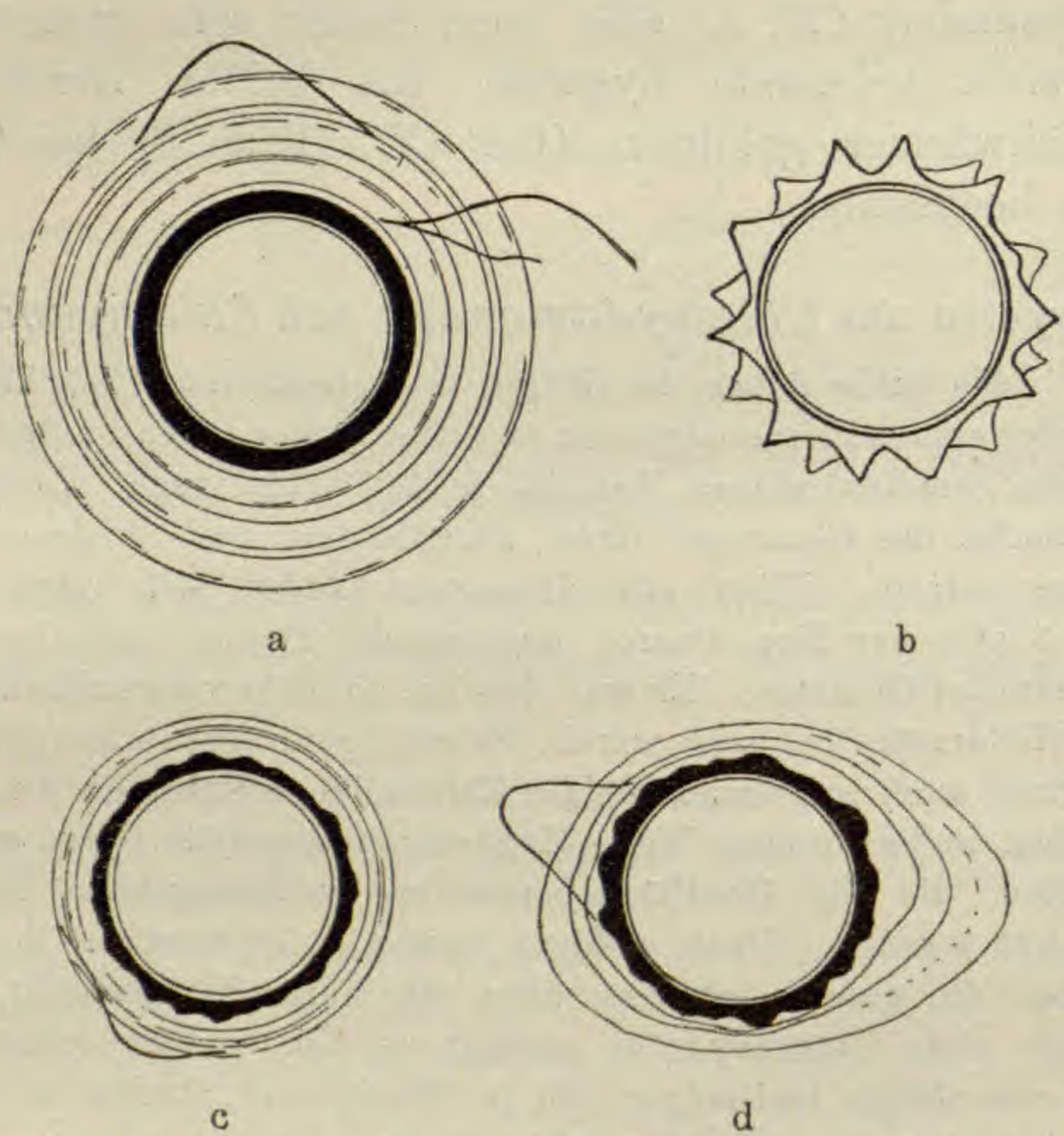

Abb. 4. a. Homozygote von *Chl.* II, b. Homozygote von *Chl.* I, c, d. Heterozygoten zwischen *Chl.* I und *Chl.* II, bei d sind die wenigen Hüllen durch Spannungen im Agar verzogen.

Bei den Homozygoten von *Chl.* II und den beiden Heterozygoten sind die Membranen der beiden resp. der einen Gamete von *Chl.* II noch deutlich zu sehen. Durch die Quellung der Hüllen wurden sie verzogen.

waren niemals glatt wie die Homozygoten von *Chl.* II und auch nie so sternförmig skulpturiert wie die von *Chl.* I. Stets waren zwei oder drei locker abstehende Hüllen vorhanden; sie hatten auch ein Öhrchen: die Membran des Gameten von *Chl.* II. Die Heterozygoten standen demnach morphologisch zwischen den beiderlei Homozygoten. Die beiden verschiedenen Gameten verhielten sich bei der Bildung der Heterozygoten insofern verschieden, als der Protoplast

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des Gameten von *Chl.* II erst dann aus seiner Hülle austrat, wenn der Gamet von *Chl.* I schon fast völlig mit ihm verschmolzen war[1]).

Es könnte nun die Frage aufgeworfen werden, ob die Kerne in solchen Heterozygoten verschmelzen. Die Kernverschmelzung erfolgte in den Homozygoten der beiden Arten im Gegensatze zu anderen Angaben über Kernverschmelzung in Zygoten, immer sehr bald, oft innert weniger Stunden, oft noch so lange die Membran sehr zart war.

Eine Reihe solcher Heterozygoten wurden in der üblichen Weise ausgedrückt und ausgefärbt. Die Resultate lassen sich dahin festlegen, daß die Kerne nach ganz kurzer Zeit bereits eng aneinandergelagert sind, nach mehreren Stunden bis zu drei Tagen aber gewiß miteinander verschmolzen. In ungefähr 35 Heterozygoten, die ca. drei Tage alt waren, waren sämtliche Kerne verschmolzen. Der Kopulationskern ist, ähnlich wie bei den Desmidiaceen, viel kleiner als der normale vegetative Kern.

Die Nachkommen der Heterozygoten.

Deckglasmaterial, in dem Kopulation der beiden Gametenformen reichlicher beobachtet wurde, wurde auf Agarplatten breitest verteilt, dann bei schwächerer Vergrößerung die ganze Platte abgesucht, die einzelnen Heterozygoten bei stärkerer Vergrößerung sichergestellt; mittels einer eigenen Einrichtung, die am Objektiv angebracht war, ein winziges Agarplättchen, auf dem die Heterozygote war herausgestochen, dieses samt der Heterozygote auf ein rundes kleines Deckgläschen gebracht. Dann wurden jene Präparate ausgesucht, in denen einwandfrei nur die Heterozygote vorhanden war, diese Deckgläschen kamen (Richtung nach oben) auf den Grund eines kreisförmig ausgeschliffenen Objektträgers; der Ausschliff wurde dann sorgfältig mit einem Deckgläschen zugedeckt. So wurden rund 80 Präparate mit je einer Heterozygote gesammelt. Diese bildeten das Material für die Untersuchung der Nachkommen der Heterozygoten.

Die Heterozygoten hatten leider nicht die leichte Keimfähigkeit der Zygoten des einen Elters (*Chl.* I), beibehalten. Sie wurden mit sterilem Wasser befeuchtet, in der Sonne wieder ausgetrocknet; geschah dies wiederholt, dann fingen einzelne an zu quellen. Diese wurden dann in ihrem weiteren Keimungsverlaufe entweder direkt bis zum Austritt der Schwärmer im Tropfen weiterbeobachtet; oder aber samt dem Deckgläschen in weite Kolben versenkt, die mit relativ wenig steriler Nährlösung versehen und mit einem Wattepfropf verschlossen waren.

---

1) *Chl.* II bildete auch Cysten aus unkopulierten Gameten. Diese Cysten hatten ebenfalls wie die Homozygoten eine völlig glatte Haut, und mehrere Schichten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Auf diese Weise konnte die Keimung der Heterozygoten in 5 Fällen direkt beobachtet werden; während Kulturen, aus je einer einzigen Heterozygote entstanden, in einer leider nur geringen Zahl (8) erhalten wurden. Erwägt man, daß von 80 Heterozygoten der Ausgang genommen wurde, so ist das Resultat (13) sehr gering. Es ist aber erklärlich in Anbetracht der ganz außerordentlichen Schwierigkeiten, die mit diesen Versuchen verbunden sind. Die Mehrzahl der Heterozygoten ging bei dem wiederholten Anfeuchten verloren, sehr viele bereits ankeimende Heterozygoten, die in die Kolben zur Weiterkultur gebracht wurden, gingen in den Kolben zugrunde. Keimende Zygoten sind überhaupt ganz außerordentlich empfindlich. Es sei aber ausdrücklich bemerkt, daß bei allen 8 aus Heterozygoten erhaltenen Kulturen die keimende Heterozygote direkt vor der Überführung in die Kolben einwandfrei mikroskopisch festgestellt wurde.

Die acht aus Heterozygoten erhaltenen Kulturen lassen sich in zwei Gruppen teilen; in solche, in denen die beiden Stammarten, und zwar nur diese, auftraten; und solche, die nur aus Misch- oder Zwischenformen zwischen den beiden Stammarten sich zusammensetzten.

A. *Die Kulturen aus Heterozygoten, in denen sich nur die beiden Stammarten befanden.*

Von den acht Kulturen, die aus Heterozygoten hervorgingen, hatten fünf nur die beiden Stammarten. In diesen fünf Kulturen fanden sich beide *Chlamydomonas*arten wieder, und zwar in völliger mophologischer, wie auch i. bz. auf phototaktische Verschiedenheit auch in physiologischer Hinsicht. Die beiden Arten verhielten, wie variationsstatistische Tabellen ergaben, sich wie die beiden Stammarten, aus denen die Heterozygoten hervorgingen.

Auffallend ist der Umstand, daß sich beide Chromatophorenformen wieder fanden, besonders im Hinblicke auf Angaben, daß in der Zygote der eine Chromatophor verloren gehe.

Ich möchte aber glauben, daß diese Angaben von einzelnen Autoren zu sehr verallgemeinert wurden und daß sie sich nur auf jene Zygoten beziehen, bei denen nach der Reduktionsteilung nur ein lebensfähiger Keimling austritt, die drei anderen aber noch innerhalb der Zygote zugrundegehen — (vergl. *Spirogyra*).

In diesen Heterozygotenkulturen, die sich nur aus den beiden Ausgangsformen zusammensetzten, fiel aber immer das sehr wechselnde Zahlenverhältnis zwischen den Individuen der beiden rein wiederkehrenden Stammarten auf. Das zeigt der nachstehende Auszug aus den Verhältniszahlen. Es verhielten sich die Individien von *Chl.* II. zu denen von *Chl.* I in ihren Mengen wie: 10 : 1, 8 : 1, 5 : 1, 4 : 1, 12 : 1, 16 : 3, 28 : 1, 50 : 3, 14 : 1 usw. Dieses

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schwankende Zahlenverhältnis konnte ich mir lange nicht erklären. Ich übersah aber, es sei dies offen zugestanden, in der Fülle der bei diesen Arbeiten sich drängenden mechanischen Arbeiten, zuerst eine wichtige Beziehung. Es ließ sich zunächst feststellen, daß sich das Zahlenverhältnis der beiden Arten mit dem Alter der Kulturen verschob, und daß es immer ungünstiger für *Chl.* I war. Dafür gab es nur die eine Erklärung: daß die Teilungsgeschwindigkeit bei beiden Arten verschieden sei.

Tatsächlich ließ sich finden, daß sich beide Arten in den Teilungsgeschwindigkeiten sehr verschieden verhalten. *Chl.* II teilt sich anders als *Chl.* I, letztere vermehrt sich durchschnittlich alle 72—76 Stunden, erstere alle 40—48 Stunden, annähernd gleiches Alter der Kulturen und annähernd gleiche Bedingungen vorausgesetzt. Dann aber reagieren die beiden Arten auf die Verschiebung der äußeren Faktoren, auch in ihrer Teilungsgeschwindigkeit verschieden, und zwar war *Chl.* I mehr beeinflußbar als *Chl.* II.

Legt man nun die Erfahrungen über die Teilungsgeschwindigkeit unter Berücksichtigung des Alters der Kulturen zugrunde, so ließ sich bereits aus den direkt gewonnenen Zählresultaten erschließen, daß in diesen Heterozygotenkulturen bei der Keimung der Heterozygote je gleichviel Zoosporen von *Chl.* I wie von *Chl.* II gebildet wurden, also für den Fall, daß vier Zoosporen aus der Heterozygote gebildet werden, je zwei von jeder Art.

Das bestätigten auch die direkten Beobachtungen an keimenden Heterozygoten. Wie bereits erwähnt, konnte die Keimung von fünf Heterozygoten direkt beobachtet werden. Von diesen fünf Heterozygoten keimten alle wie die Homozygoten der beiden Stammarten mit vier Schwärmern, und zwar bildeten vier: zwei Schwärmer mit der Morphologie von *Chl.* I und zwei mit der Morphologie von *Chl.* II. Ich lege Wert darauf betonen zu dürfen, daß hier der Austritt der Keimblase mit den vier Keimlingen direkt beobachtet wurde. Die direkte Beobachtung der Keimung der Heterozygoten bestätigt also völlig die Schlüsse, die aus den Zählungsergebnissen von den Individuen in den Kulturen wie auch aus der ermittelten Teilungsgeschwindigkeit gezogen wurden.

Faßt man die bisherigen Ergebnisse der Untersuchungen über die Nachkommen der Heterozygoten zwischen *Chl.* I und *Chl.* II zusammen, so läßt sich sagen, daß in der Mehrzahl der Fälle aus den Heterozygoten wieder beide Stammeltern gebildet wurden, und zwar in der Weise, daß von den vier Keimlingen zwei der einen, zwei der anderen Art entsprachen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das erinnert nun lebhaft an die reine Ausspaltung der Eigenschaften in den reduzierten Sexualzellen diploider Organismen. Denn wie hier noch später auseinandergesetzt werden soll, entspricht nur die Zygote haploider Organismen einem diploiden Organismus i. bz. auf Valenz. Und zwar ist sie völlig homolog der diploiden Sporenmutterzelle einer höheren Pflanze, in der unter Bildung von vier haploiden Zellen (z. B. Pollenkörnern) die Reduktionsteilung stattfindet. Und nur diesen so gebildeten haploiden Zellen sind die einzelnen aus der Zygote austretenden *Chlamydomonas*-zellen homolog, so daß man versucht sein könnte, die vorstehend beschriebenen Fälle der Bildung der reinen Stammarten aus den *Chlamydomonas*-Heterozygoten völlig gleichzusetzen der Ausspaltung, die bei der Reduktion der Sporenmutterzellen Diploider stattfindet.

Ich möchte dies aber nur bedingt tun. Während wir bei den diploiden Organismen die Vereinigung zweier heterogener Geschlechtskerne in der diploiden Generation leicht nachweisen können, fehlt uns hier bei den Heterozygoten von *Chlamydomonas* gerade in den Fällen, wo beide Stammarten rein aus der keimenden Heterozygote hervorgehen, der strikte Nachweis einer völligen Kernverschmelzung in ihr. Zwar konnte an 35 Heterozygoten der kopulierte Kern direkt gesehen werden. Und man könnte daraus schließen, daß auch in den Heterozygoten, die den Kulturen der Gruppe A zugrunde lagen, Kernverschmelzung eintrat, daß sich dann bei den Vorgängen der Reduktionsteilung die einzelnen Chromosomen verbanden und wieder reinlich trennten und so den Anlaß zur reinlichen Ausspaltung in diesen Fällen gaben. Aber der Beweis der völligen Kernverschmelzung ist nicht erbracht und auch nicht zu erbringen, da jede derartige Untersuchung mit dem Tode der betreffenden Heterozygote verbunden ist.

Andererseits ist aber doch der Fall denkbar, daß es entweder zu keiner völligen Kernverschmelzung, oder wenn schon, so doch zu keiner Chromosomenverschmelzung kam, so daß der Sexualakt und damit auch die Reduktion doch nicht vollzogen wurden. 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. Ich ging auf diese Frage bereits in dieser kurzen Mitteilung näher ein, um zu zeigen, welche Vorsicht spez. bei den methodisch viel schwierigeren Haploiden notwendig ist. So sind also die bis jetzt besprochenen Heterozygotennachkommen in ihrer Deutung unsicher.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das trifft aber gar nicht zu bei der folgenden Gruppe von Kulturen, die aus Heterozygoten hervorgingen.

B. *Die Kulturen aus Heterozygoten, die nur aus Misch- oder Zwischenformen bestanden.*

In drei der aus Heterozygoten erhaltenen Kulturen fehlten entweder beide Stammeltern und es traten nur Individuen auf, die in verschiedener Weise eine Mittelstellung zwischen den beiden Stammarten einnahmen. Oder es war wohl ein oder die andere Stammart scheinbar rein vorhanden, während der andere Teil morphologisch Zwischenformen darstellte. Die drei Kulturen verhielten sich darin ganz verschieden. Ich bespreche hier nur den interessantesten Fall näher, die anderen beiden erfahren eine nähere Darstellung in der ausführlichen Arbeit.

In dieser einen Heterozygoten-Kultur fanden sich vier morphologisch verschiedene Gruppen von Individuen,

a) entsprach morphologisch fast völlig *Chl.* I. war aber nicht völlig damit identisch; die Zellen waren etwas kleiner und auch der Chromatophor weniger seitlich; sonst vermag ich nicht zu sagen, worin der Unterschied lag, es deckte sich das ganze Gehaben dieser Individuen nicht mit denen von *Chl.* I,

b) hatte zwar die ausgesprochene Form von *Chl.* I, besaß aber keinen seitlichen, sondern mehr (manchmal völlig) basalen Chromatophoren (ein solches Individuum ist auch in Abb. 5 b wiedergegeben); ebenso das entsprechende Pyrenoid. Dieser Typ war ebenfalls etwas kleiner als *Chl.* I.

c) stand im Umrisse zwischen den beiden Stammarten, war ellipsoidisch ohne vordere Verschmälerung; das Verhältnis der Länge zur Breite schwankte sehr (wiedergegeben ist ein ziemlich gestrecktes Individuum); die Membran war derber als bei *Chl.* I. Der Chromatophor war mehr, oft ausgesprochen seitlich. Auch dieser Typ war ziemlich klein.

d) stand *Chl.* II sehr nahe, war aber größer als diese und bildete auffallender Weise bei der Vermehrung meist nur 2 Zoosporen. Chromatophor und Pyrenoid wie bei *Chl.* I. Diese Form hatte viele Anomalien, Teilungsstörungen u. a. m., oft fehlte auch das Stigma.

Im allgemeinen waren alle diese Mischformen sehr schlechtwüchsig, neigten mehr zu Abnormitäten als die Stammarten. Sie waren auch nicht so lebenskräftig wie diese, die Kulturen gingen trotz aller Sorgfalt ein. Daß ihre Variabilität sehr groß war, ist

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bereits erwähnt, jedes einzelne Individuum ließ sich jedoch mit Sicherheit einem der vier Typen zuweisen.

Einzelne dieser Mischformen stellen bereits morphologisch deutlich Neukombinationen der elterlichen Eigenschaften dar. Auch die beiden morphologisch den beiden Stammeltern entsprechenden Typen sind jedoch nicht normal. Ich glaube Grund zu haben, daß, wie bei den morphologischen Zwischentypen, auch hier Neukombinationen, und zwar der morphologisch nicht direkt vortretenden Eigenschaften (wie Teilungsgeschwindigkeit, phototaktische Reaktionsfähigkeit) vorhanden gewesen waren. Davon mehr in der ausführlichen Arbeit.

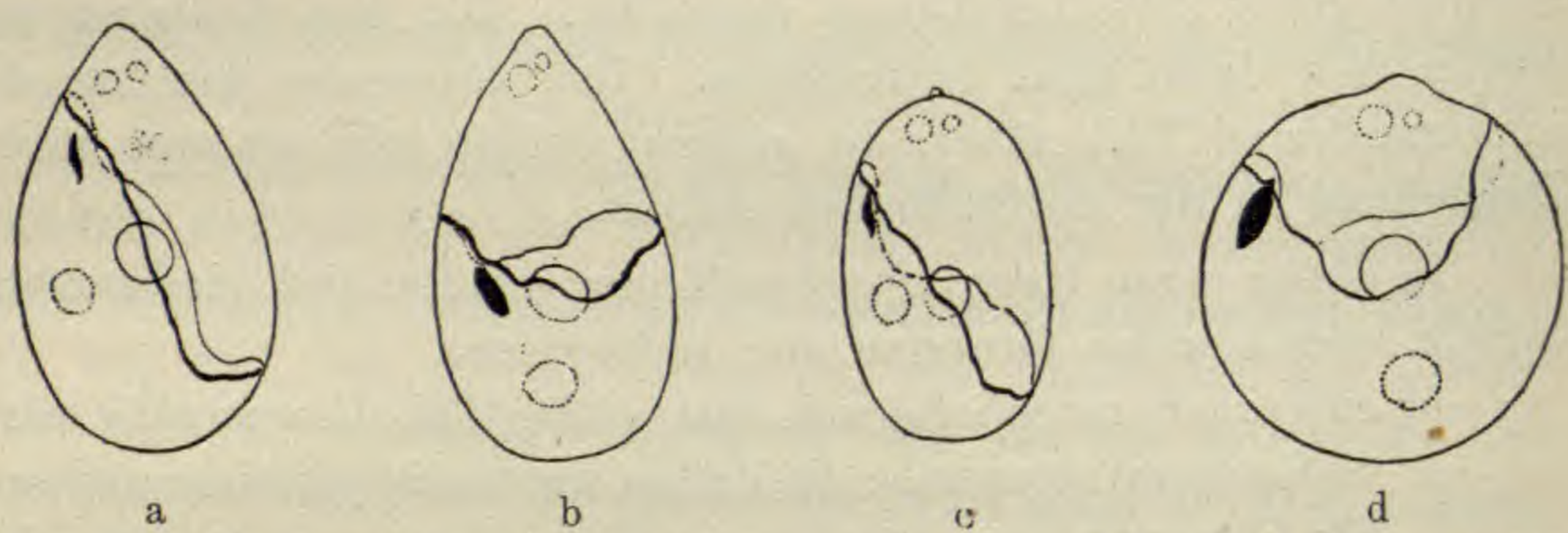

Abb. 5. Die in der ausführlicher besprochenen Heterozygoten-Kultur auftretenden vier Typen von Individuen nach besonders charakteristischen Exemplaren wiedergegeben.

a. entsprach fast völlig *Chl.* I, ist aber etwas kleiner, wich aber von *Chl.* I trotz der morphologischen Übereinstimmung in seinem Gehaben ab; b. hatte die Form von *Chl.* I, aber einen mehr basalen Chromatophor, ähnlich wie *Chl.* II, Exemplar mit sehr kleinem Chromatophor; c. hatte eine Zwischenform zwischen *Chl.* I und *Chl.* II, war gestreckter als *Chl.* II, aber nicht verschmälert wie *Chl.* I und hatte die Membranpapille wie auch den Chromatophoren von *Chl.* II, Exemplar mit sehr kleinem Chromatophor; d. ist trotz morphologischer Übereinstimmung mit *Chl.* II größer als diese; bildete meist zwei Zoosporen und neigte besonders stark zu Anomalien.

Daß gerade vier Typen solcher Zwischenformen vorhanden waren, gibt Anlaß anzunehmen, daß diese vier Typen zurückgehen auf die vier aus den Heterozygoten hervorgehenden Zoosporen, durch deren Teilungstätigkeit die besprochene Heterozygotenkultur gebildet wurde. In diesem Falle wären dann die vier Keimungs-Zoosporen der Heterozygote nicht paarweise den Stammarten morphologisch gleich gewesen, wie es bei den Heterozygoten-Kulturen der Gruppe A der Fall war, sondern schon sie stellten bereits Mischformen der beiden Stammarten dar, die durch ihre Vermehrung eben die vier Typen von Individuen in der besprochenen Heterozygoten-Kultur gebildet haben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das bestätigte auch die direkte Beobachtung der letzten der fünf direkt beobachteten keimenden Heterozygoten. In der Keimblase dieser fünften Heterozygote waren in der Tat vier Schwärmer, die nicht den beiden Stammeltern entsprachen, sondern ebenfalls mehr oder weniger deutliche Mischformen, wenn auch z. T. anderer Kombination, wie die der erwähnten vier Typen vorstellten. Abbildungen kommen davon in der ausführlichen Arbeit. Leider ging die damit versuchte Kultur nicht auf.

Die Neukombination der Eigenschaften an diesen Zwischenformen muß demnach auf die Reduktionsteilung zurückzuführen sein, bei der die einzelnen Anlagenträger vertauscht wurden. Es liegt nahe zu denken, daß möglicher Weise die Chromosomenbestecke dieser aus den Heterozygoten kommenden Neukombinationen nicht homogen waren, sondern sowohl aus Chromosomen der einen wie auch aus solchen der anderen Art sich zusammensetzten. Oder aber, daß auch einzelne Chromosomen der Neukombinationen nicht aus Elementen einer Art allein bestanden, sondern aus Elementen beider Arten gebildet waren: kurz daß eine enge Vermengung der Anlagenträger beider Arten in den haploiden Neuformen stattfand. Entsprechend diesen inhomogenen, heterogenen Chromosomenbestecken in unseren Neukombinationen würden auch die anderen Eigenschaften teils der einen oder anderen Stammart entsprechen.

Die Frage wäre bis zu einem gewissen Grade leicht dann zu entscheiden gewesen, wenn die Chromosomenbestecke der beiden Stammarten in der Form der Chromosomen charakteristische Unterschiede aufgewiesen hätten, was nicht der Fall war.

Was ich aber von Chromosomen der Neukombinationen sah, läßt unbedingt sagen, daß ihre Zahl gewiß nicht mehr als 10 betrug. Die Neukombinationen sind in ihrer Valenz also tatsächlich gleich den Stammarten.[1])

Da nun eine so innige Vertauschung der elterlichen Eigenschaften in den Neukombinationen vorhanden ist, so müssen wir annehmen, daß in der Heterozygote die Gametenkerne tatsächlich verschmolzen sind und die verschiedenen Anlagen, oder ihre materiellen Träger, dies Wort sei hier erlaubt, in innigsten Austausch traten.

Ebenso gewiß aber trat Reduktion ein: die Neukombinationen waren haploid. Das spricht alles sehr für die oben versuchte Deutung, wobei noch die Komplikation möglich ist, daß bei der Reduktion auch zahlenmäßig ungleiche Aufteilungen vorkämen, und nicht

1) Darüber sollen später Mikrophotogramme beigegeben werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

immer 10 sondern etwa weniger oder mehr Chromosomen vorhanden sein können, was aber bei den untersuchten Exemplaren nicht der Fall war.

In unserem Falle waren die aus den Heterozygoten hervorgegangenen Neuformen unter den gebotenen Bedingungen nicht sehr lebensfähig. Es liegt aber hier theoretisch die Möglichkeit, vielleicht sogar die Wahrscheinlichkeit nahe, daß auf eine solche Weise auch (wenigstens in ihrer vegetativen Vermehrung und die ist ja bei Haploiden ausgschlaggebend) beständige neue Formen und damit auch neue Arten innerhalb haploider Gattungen entstehen.

Die aus Heterozygoten hervorgegangenen Neuformen, bezüglich deren Bildung wir zur Annahme einer völlig vollzogenen Kernverschmelzung und einer vollzogenen Reduktion — letztere unter Vermutung einer inhomogenen Zusammensetzung der reduzierten haploiden Chromosomenbestecke — gedrängt werden, erfordern eine nähere Betrachtung im Hinblicke auf die amphimiktischen Neukombinationen diploider Organismen.

Unsere Neuformen haben mit diesen nichts zu tun.

Das geht klar aus dem völlig verschiedenen Generationswechsel hervor. Bei *Chlamydomonas* ist das vegetative Individuum immer haploid. Die Bildung der Gameten erfolgt in den vegetativen Individuen ohne Reduktionsteilung. Die Gameten haben wie die vegetativen Individuen 10 Chromosomen (geprüft!). Durch die Vereinigung zweier solcher Gameten entsteht die Zygote: die diploide Generation. Diese diploide Generation bleibt hier auf die Zygote beschränkt. Sie ist jeder diploiden Zelle eines vegetativ diploiden Organismus, z. B. einer Blütenpflanze homolog. Und da in der Zygote die Reduktionsteilung zur Bildung der haploiden Zellen vor sich geht, im Speziellen homolog jeder Sporenmutterzelle eines diploiden Organismus. Eine einzelne *Chlamydomonas*zelle, aber auch die ihr an Valenz gleichwertigen Gameten, sind homolog den bei diploiden Organismen durch Tetradenteilung der Sporenmutterzellen gebildeten Sexualzellen oder ihren Teilprodukten.

Demnach entspricht eine zwischen unseren *Chlamydomonas*arten gebildete Heterozygote einer amphimiktischen Hybride zweier diploider Pflanzen z. B., spez. aber der von einem artfremden Kerne befruchteten Eizelle. Zugleich ist aber die Heterozygote (und natürlich auch jede Zygote haploider Organismen vom Generationswechsel einer Chlamydomonade) an Valenz nicht nur jeder Zelle einer solchen amphimiktischen Hybride gleich, sondern, da sich bei den diploiden Organismen durch die Einschiebung des vegetativen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Lebens in die diploide Generation die Reduktionsteilung verzögert, speziell homolog jeder Sporenmutterzelle, in der sich bei der amphimiktischen Hybride die Reduktionsteilung vollzieht.

Da also nur die diploide Heterozygote dem vegetativ diploiden Organismus entspricht, beide diploid sind, — so haben unsere haploiden aus den *Chlamydomonas*-Heterozygoten hervorkommenden Neuformen gar nichts mit amphimiktischen Hybriden vegetativ diploider Organismen gemein.

Unsere *Chlamydomonas*-Neuformen sind, es sei nochmals betont haploid, besitzen die einfachen Chromosomenzahlen. Sie sind wahrscheinlich dadurch entstanden, daß bei der Reduktion des diploiden Kernes der Heterozygote, in der Zusammensetzung der reduzierten haploiden Chromosomenbestecke teilweise Vertauschungen der Chromosomen der beiden artverschiedenen Bestecke eingetreten sind: die Chromosomenbestecke dieser Neuformen also dann, trotzdem sie im Prinzip haploid sind, Chromosomen beider Stammarten enthalten[1]).

Diese auf eine solche Weise entstandenen Neuformen wären dann homolog solchen Sexualzellen diploider Bastarde z. B. von Samenpflanzen, die bei der ihnen zugrunde liegenden Reduktion in der Sporenmutterzelle in ihren haploiden Chromosomenbestecken Chromosomen beider Stammarten mitbekämen.

Demnach besteht zwischen den aus der Heterozygote von *Chl.* I und *Chl.* II hervorgehenden haploiden Neuformen und den amphimiktischen Hybriden diploider Organismen ein tiefgehender Wesensunterschied. Ich möchte für unsere Neuformen deshalb, weil sie haploid sind und trotzdem die Eigenschaften beider Stammeltern vertreten haben, die Bezeichnung Haplomikten vorschlagen und den ihnen zugrunde liegenden Vorgang (vielleicht unter leichtem Hinweis auf die im Vorstehenden gegebene Deutung) als Haplomyxis bezeichnen.

* * *

Es ist sehr wahrscheinlich, daß haplomiktische Zellen auch bei der Bildung der haploiden Sexualzellen diploider Bastarde vorkommen können. Solche haplomiktische Sexualzellen, geschlechtlich vereinigt, müssen dann diploide Individuen geben, die weder morphologisch noch in ihren Zahlenverhältnissen den normalen Bastardregeln gehorchen und unter Umständen direkt „Mutationen“

1) Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß nicht nur Störungen in der homogenen Zusammensetzung, sondern auch Störungen insbesondere auf die Anzahl der Chromosomen in einem Bestecke auftreten können.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

— dies vieldeutige Wort sei hier gestattet — darstellen. Die Möglichkeit, abweichende Fälle diploider Bastarde derart einer Erklärung näher zu bringen, kann nicht bestritten werden. Darum kommt auch den besprochenen, haplomiktisch entstandenen Neuformen vielleicht eine allgemeinere Bedeutung zu, als die bloßer Anomalien der Reduktion.

$\frac{\text{Leysin (Schweiz)}}{\text{Prag}}$, Mitte März 1916.

---

23. Otto Suchlandt: Dinoflagellaten als Erreger von rotem Schnee.

(Aus der hydrobiologischen Station der Landschaft Davos.)
(Vorläufige Mitteilung.)
(Mit 1 Abb. im Texte und Tafel III.)
(Eingegangen am 11. April 1916.)

Über das Auftreten von Dinoflagellaten als Erreger von rotem Schnee finden sich in der botanischen Literatur nur vereinzelte Angaben. So von MEUNIER (notice sur la florule des neiges et des glaces de la mer de Kara, campagne arctique du Duc d'Orléans en 1907), der unter den Organismen gefärbten Schnees Peridineen angiebt, während zuerst von MARIE TRAUNSTEINER Peridineen als ausschließliche Erreger von rotem Schnee genannt werden. (KLEINWELT 1914, Nr. 7, Peridineen als roter Schnee). Ende Dezember 1915 konnte auf dem Eise des Davoser Sees ein massenhaftes Auftreten eines *Glenodinium* beobachtet werden, das mit dem von TRAUNSTEINER beschriebenen Organismus nicht identisch war.

Auf der ersten Eisdecke des Sees war infolge warmer Witterung die Schneedecke zum Teil geschmolzen. Bei erneutem Froste bildete sich über dem ersten Eise eine zweite Eisschicht und in dieser waren in großen Kurven bis zu 10 m Länge und 20 cm Breite Algen in grünlichroten Kolonieen bis zu 7 cm Durchmesser eingefroren (Tafel). Die gefrorenen Kolonieen hatten schaumigen Charakter und gingen mehrere Zentimeter in die Tiefe.

Unter dem Mikroskop zeigten sich nach vorsichtigem Auftauen zunächst mäßig beschalte, ovale Cysten, durchschnittlich

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: 34

Autor(en)/Author(s): Pascher Adolf

Artikel/Article: Über die Kreuzung einzelliger, haploider Organismen: Chlamydomonas 228-242