

Schlüsse für oder wider das Produktgesetz lassen sich aus den bisherigen Resultaten noch nicht ziehen. Das liegt einmal sicherlich daran, daß für diese Untersuchungen mit den überraschend empfindlichen Samen eine viel feinere Apparatur nötig ist, als ich sie bisher verwenden konnte. Dann aber kommen vielleicht auch noch gewisse Komplikationen in Frage, welche im Keimungsablauf begründet sind und das Produktgesetz zu verschleiern imstande sein könnten. Die quantitative Auswertung mit der angemessenen Apparatur dürfte hierüber gar bald die nötige Klärung erbringen. Bis dahin enthalte ich mich aller theoretischer Schlußfolgerungen.

## 17. A. Pascher: Ueber die Beziehung der Reduktionsteilung zur Mendelschen Spaltung.

(Eingegangen am 21. März 1918.)

Die MENDELSchen Spaltungsregeln werden durch die Annahme zu erklären gesucht, daß die in der diploiden Bastardgeneration kombinierten Merkmalpaare bei der Reduktionsteilung voneinander getrennt werden, so daß zweierlei Sexualzellen entstehen: die eine Hälfte mit dem einen, die andere Hälfte mit dem anderen der beiden Merkmale. Diese Annahme ist die hypothetische Grundlage, aus der sich die MENDELSchen Regeln — abgesehen von der Dominanzregel, die ja nicht eigentlich dazu gehört — von selber ergeben. Daß im Hinblick auf ein kombiniertes Merkmalpaar zweierlei Sexualzellen gebildet werden, ist eine Annahme, die sich rechnerisch unter Berücksichtigung der Zahlenverhältnisse bei den Bastardnachkommen einerseits, wie auch aus der Tatsache der untereinander völlig selbständig spaltenden Eigenschaften retrospektiv erschließen und wahrscheinlich machen läßt. Sie besitzt einen sehr hohen Grad von Wahrscheinlichkeit, weil wir mit ihr den allergrößten Teil der einschlägigen Untersuchungsergebnisse am einwandfreiesten erklären können.

Daß aber die MENDELSpaltung tatsächlich auf die Reduktionsteilung zurückgeht, ist noch nicht beobachtet worden. Die haploiden Sexualzellen (Pollenkorn, Ei) sind bei den Diploiden zu gleichförmig, die in ihnen enthaltenen Anlagen treten nicht

schon an ihnen morphologisch greifbar hervor, sie kommen erst in der diploiden Phase zur Auswirkung. Außerdem verläuft die Bildung der Sexualzellen hier zu versteckt; die durch sie vertretene haploide Generation tritt zu sehr zurück.

Diese Verhältnisse treffen nicht zu bei den Haploiden. Hier verbringt der Organismus sein vegetatives Leben im haploiden, gegebenenfalls einzelligen und einkernigen Stadium, seine charakteristischen Eigenschaften sind ausschlaggebend bereits in der haploiden Phase vorhanden. Die durch normale, vegetative Teilung entstehenden Gameten sind ihm an Valenz gleichwertig und geben bei der Verschmelzung die einzige Zelle der diploiden Phase, die diploide Zygote. In dieser entstehen dann durch die Reduktion vier (soweit nicht sekundäre Unterdrückungen stattfinden und einzelne Kerne — bis drei — ausfallen) aus der Zygote hervorgehenden neuen haploiden Individuen der neuen haploiden Phase. Die diploide Phase ist hier auf die einzige Zelle der Zygote beschränkt. Sie ist jeder einzelnen diploiden Zelle eines vegetativ diploiden Organismus, z. B. einer Samenpflanze homolog. Und da in dieser Zygote die Reduktionsteilung zur Bildung der haploiden Zellen vor sich geht, im Speziellen homolog jeder Sporenmutterzelle eines diploiden Organismus. Eine einzelne haploide Zelle und auch die ihr an Valenz gleichwertigen Gameten, sind dann homolog den bei den diploiden Organismen durch Tetradenteilung in der Sporenmutterzelle gebildeten haploiden Sexualzellen oder ihren Teilprodukten.

Alle, und damit auch in einem oder mehreren Merkmalen verschiedene haploide Organismen, tragen demnach die charakterisierenden Merkmale in jener Phase, die völlig homolog ist den durch die Reduktionsteilung der Sporenmutterzellen gebildeten Sexualzellen. Verschmelzen nun die Gameten zweier in einer oder mehreren Eigenschaften verschiedenen haploider Organismen, so bilden sie eine Heterozygote, die der amphimiktisch entstandenen Hybride zweier verschiedener Diploiden, z. B. zweier Samenpflanzen, spez. aber der durch einen artfremden Kern befruchteten Eizelle eines diploiden Organismus entspricht. Zugleich ist sie aber homolog jeder Sporenmutterzelle, in der sich bei der amphimiktischen Hybride die Reduktionsteilung vollzieht, wenschon bei den Diploiden die Reduktionsteilung gegenüber den Haploiden dadurch hinausgeschoben wird, daß bei ihnen das vegetative Leben in die diploide Phase verlegt ist. Die aus einer solchen Heterozygote haploider Organismen nach der Reduktionsteilung austretenden vier haploiden Zellen sind demnach homolog den aus den

Sporenmutterzellen durch Reduktion gebildeten Sexualzellen amphimiktischer hybrider Diploider.

Besteht nun die Annahme, die dem Erklärungsversuche der MENDELSchen Spaltungsregeln zugrunde liegt: bei der Bildung der Sexualzellen hybrider diploider Organismen werden die Anlagen jedes vereinigten Merkmalpaares, resp. die vereinigten Merkmale, so auf die Sexualzellen aufgeteilt, daß die eine Hälfte der Sexualzellen die eine, die andere Hälfte die andere Anlage jedes Anlagen- bzw. Merkmalpaares besitzt, — zurecht, so muß dies notwendiger Weise an den vier reduzierten, haploiden Zellen, die aus der Heterozygote haploider Organismen austreten, in der Form zum Ausdruck kommen, daß immer zwei dieser vier reduzierten haploiden Zellen das eine, zwei das andere Merkmal des jeweils zusammengehörigen Merkmalpaares besitzen. Da die charakterisierenden Merkmale an der haploiden Phase morphologisch und physiologisch zum Ausdruck kommen, so muß sich diese Aufteilung der Merkmale an den aus der Heterozygote austretenden vier Zellen durch direkte Beobachtung feststellen und nicht bloß retrospektiv erschließen lassen, wie dies für die haploiden Zellen Diploider der Fall ist, die bloß die ausgespaltenen „Anlagen“ nicht aber die ausentwickelten Merkmale in sich tragen.

Gelingt diese Feststellung<sup>1)</sup>, dann ist die Annahme, die den MENDELSchen Spaltungsregeln zugrundegelegt wird, als Tatsache bewiesen, wie HARTMANN bereits 1912 (Zool. Jahrb. Suppl. Festschrift für SPRENGEL für die haploid parthenogenetischen Tiere ausgeführt hat.

Diese Feststellung ist bereits gemacht. Ich greife dazu auf meine seinerzeit in diesen Berichten (1916, Bd. XXXIV, S. 228) wiedergegebenen Kreuzungsversuche an *Chlamydomonas* zurück. Damals wurden nur die nackten Tatsachen mitgeteilt.

Gekreuzt wurden damals zwei *Chlamydomonas*arten. *Chlamydomonas* ist eine typische Haploide, ihre Gameten entstehen durch vegetative Teilung aus den Einzelindividuen, die ihnen an Valenz gleich sind. Die beiden Arten unterscheiden sich durch folgende Merkmale:

<sup>1)</sup> Für Bienen (1915) von NEWELL gemacht. In einem demnächst in der Zeitschrift für induktive Abstammungslehre erscheinenden Arbeit wird HARTMANN eingehend über die bisherigen Vererbungsversuche an Haploiden und ihre theoretische Bedeutung berichten.

	Chl. I	Chl. II.
Form	eirund, vorne birnförmig verschmälert	fast kugelig
Membran	zart ohne vordere Papille	derb mit Papille
Chromatophor	seitenständig	grundständig
Augenfleck	strichförmig	fleckförmig

Die Heterozygoten zwischen beiden standen in der Mitte zwischen den beiden Homozygoten und bildeten wie diese nach der Reduktion vier neue Individuen. Es konnten 13 dieser Heterozygoten weiter entwickelt werden. An fünf davon wurde die Keimung und der Austritt der vier neuen Individuen direkt beobachtet.

Die aus den Heterozygoten entstandenen Generationen lassen sich in zwei Gruppen teilen: Ein Teil der Heterozygoten bildete absolut rein beide Stammarten wieder. Ein anderer Teil aber nur Mischformen, oder neben diesen neuen Kombinations-Mischformen eine der beiden Stammarten anscheinend rein.

Eine dieser Heterozygotenkulturen enthielt vier solcher Neukombinationen.

	Körper	Membran	Papille	Chromatophor	Augenfleck
a	{ birnförmig	{ zart	{ o	{ seitenständig	{ strichf.
b	{ birnförmig	{ zart	{ o	{ grundständig	{ fleckf. }
c	{ kugelig-ellipsoid.	{ derb	{ ja	{ seitenständig	{ strichf. }
d	{ kugelig	{ derb	{ ja	grundständig	fleckf. }

Ohne auf die Frage einzugehen, wie diese Neukombinationen zytologisch zu erklären sind, sei darauf hingewiesen, daß tatsächlich jedes einzelne Merkmal jedes Merkmalpaares in zwei Kombinationen auftritt: an zwei Kombinationen der birnförmige, an zwei der kugelig bis ellipsoidische Körper, an zwei die zarte Membran ohne Papille, an zwei die derbe Membran mit Papille, zwei besitzen den basalen Chromatophoren mit fleckförmigen, zwei den seitenständigen mit strichförmigem Stigma. Dennoch hat sich tatsächlich jedes der in der Heterozygote vereinigten Merkmalpaare bei der Reduktion getrennt und so auf die vier reduzierten Zellen verteilt, daß zwei dieser Zellen immer das eine, zwei das andere Merkmal bekamen. Das trifft auch zu, wenn wir annehmen, was ja wahrscheinlich zutrifft, daß manche dieser Merkmale innerlich zusammen angehören, wie z. B. gewiß Membran- und Papilleform zusammen, Chromatophor und Stigma immer in bestimmter Weise zusammen vorkommen.

Daß sich hier die einzelnen Merkmale nach der Reduktionsteilung nicht so an den Zoosporen der Heterozygote zusammenfinden, daß sie je zwei und zwei den beiden Stammarten entsprechen, sondern daß sie gewissermaßen untereinander ausgewechselt sind<sup>1)</sup>, also Mischformen entstehen, ist für unsere momentane Betrachtung nebensächlich.

In andern fünf Kulturen der aus den Heterozygoten gewonnenen Nachkommen traten nur die reinen Eltern auf und zwar in morphologisch wie physiologisch vollständiger Übereinstimmung. Die Verhältniszahlen waren in den Kulturen nicht, wie es eigentlich zu erwarten war, 1 : 1 ; es hing das aber mit der verschiedenen Teilungsgeschwindigkeit beider Arten zusammen. Es läßt sich unter Berücksichtigung derselben tatsächlich wahrscheinlich machen, daß die Kultur von je 2 Zoosporen jeder der aus den beiden Heterozygoten ausgetretenen reinen Stammformen, ausgingen.

Das zeigte auch die direkte Beobachtung. Ich konnte viermal direkt beobachten, daß die keimende Heterozygote vier Schwärmer entließ, von denen zwei der einen, zwei der anderen Stammform entsprachen<sup>2)</sup>.

Es hat demnach in diesen Zellen tatsächlich eine völlig reine Ausspaltung der Eigenschaften an den reduzierten Zoosporen — die völlig homolog sind, den bei der Reduktionsteilung gebildeten Sexualzellen Diploider — stattgefunden. Hier haben sich außerdem, die aufgespaltenen Eigenschaften artgemäß an je zwei Individuen zusammengefunden, daß tatsächlich die reinen Stammeltern zustandekamen, während im vorhergehenden Falle diese aufgespaltenen Eigenschaften unregelmäßig zusammentraten und haploide Neukombinationen — Haplomikten — bildeten.

So erscheint der Ring geschlossen. Die als bloße, allerdings höchst wahrscheinliche Annahme hingestellte Anschauung: die in

---

1) Solche Neukombinationen nannte ich Haplomikten, analog dazu könnte man diploide Neukombinationen Diplomikten nennen.

2) In meinem Bericht erwähnte ich, um dem Problem ganz ohne vorgefaßte Meinung gegenüberzustehen, die eine Denkmöglichkeit, daß sich hier die Kerne nicht völlig verbanden, sich nicht völlig verschmolzen haben und sie sich dann trennten. Dieser Denkmöglichkeit steht entgegen die Tatsache, daß in 35 Heterozygoten tatsächlich Verschmelzung beobachtet wurde, sowie daß aus den Heterozygoten vier Zoosporen austraten, was dem Vorgange der Reduktionsteilung entspricht.

der Heterozygote kombinierten Anlagen resp. Merkmale spalten sich bei der Reduktionsteilung so auf, daß die eine Hälfte der reduzierten haploiden Zellen von jedem Anlagepaare die eine väterliche, die andere Hälfte die andere — weibliche — Anlage (statt Anlage kann bei den Haploiden direkt Merkmal-Eigenschaft gesetzt werden), mitbekommt<sup>1)</sup>, eine Anschauung, die den Erklärungsversuch für die MENDELsche Spaltungsregeln darstellt, erscheint durch diese Beobachtungen an *Chlamydomonas* als Tatsache gesichert. In der Reduktionsteilung liegt tatsächlich die Ursache der MENDELschen Spaltungen.

Prag, Ende Februar 1918.

### 18. A. Pascher: Oedogonium, ein geeignetes Objekt für Kreuzungsversuche an einkernigen, haploiden Organismen.

(Eingegangen am 21. März 1918.)

Die Kreuzungsversuche an *Chlamydomonas*, wie an *Phycomyces* haben die große Bedeutung derartiger Versuche an Haploiden gezeigt. Diese Objekte haben den großen Vorteil der raschen Aufeinanderfolge der Generationen und damit oft den der völligen Unabhängigkeit vom Wechsel der Jahreszeiten. Ferner aber den Vorteil, die dem Spaltungsprozesse zugrundeliegenden Vorgänge bei der Reduktion der diploiden zur haploiden Phase, die bei den Diploiden so sehr verdeckt sind, ungleich klarer erkennen zu lassen, wie ja die vorstehende Notiz über *Chlamydomonas* zeigt. Die Nachteile der Haploiden sind die Beschaffung und Kultur geeigneten Materiales, ein Umstand, der ja bei den Pilzen eine geringere Rolle spielt, dafür aber umsomehr bei den Algen, und ferner vor allem die Schwierigkeit der Herstellung jener natürlichen Bedingungen, die zur Bildung der Geschlechtsprodukte, zur Erstellung der Heterozygote und ihrer Keimung notwendig sind. Damit ergibt sich aber eine viel größere Abhängigkeit von „Zufällen“. Meistens sind es aber technische Schwierigkeiten, die solche Versuche an einkernigen Haploiden ausschließen.

1) Daraus ergibt sich, daß von Haploiden jene am besten für Kreuzungsversuche geeignet sind, die aus den Zygoten vier haploide Zellen liefern. Demnach sind die Zygnemataceen und die Characeen, die drei reduzierte Kerne, wie auch die Desmidiaceen, die zwei unterdrücken, nicht sehr geeignet.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: [36](#)

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

Artikel/Article: [Ueber die Beziehung der Reduktionsteilung zur Mendelschen Spaltung. 163-168](#)