download unter www.biologiezentrum.at

Die Rolle des Protoplasmas bei der Vererbung.

(Nach einem Vortrag in der biologischen Sektion des Lotos.)

Von Felix Mainx.

Die glückliche Verbindung der experimentellen Vererbungsforschung mit der Cytologie, die in den letzten zwei Jahrzehnten so fördernd auf viele Zweige der Biologie gewirkt hat, hat ihre Grundlagen in dem Bestreben der Forscher der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts, die Vererbung irgendwie mechanistisch zu erklären, eine Parallele zur Atomtheorie der Chemiker zu finden. Sie blieb allerdings bloße Spekulation von höchstens heuristischem Wert, bis nach Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln eine Verbindung mit der schon vorausgeeilten Zellforschung möglich wurde, die nun alle Kennzeichen einer wissenschaftlichen Theorie trug. Inzwischen ist man — wie Morgan in seinen bekannten Untersuchungen an Drosophila — so weit gegangen, „Chromosomenlandkarten" aufzustellen, aus denen die Lokalisierung der einzelnen Erbfaktoren in den Chromosomen zu ersehen ist. Natürlich hat die reine Chromosomentheorie der Vererbung auch ihre Schwierigkeiten und eine Reihe von Hilfshypothesen mußten mit der Zeit zu ihrer Stütze herangezogen werden. H. Winkler hat auf dem letzten Kongress der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft in München die Argumente erörtert, die für eine Mitwirkung des Plasmas bei der Vererbung sprechen und will dieses Problem in einer eigenen Publikation ausführlich behandeln.

Es empfiehlt sich vor der Behandlung vererbungstheoretischer Fragen den Begriff „Vererbung" durch eine Definition zu umschreiben, da die verschiedenen Autoren seinen Inhalt verschieden weit umgrenzen. Nach Johannsen und Goldschmidt hat man unter Vererbung die Übertragung eines bestimmten Genotypus von den Vorfahren auf die Nachkommen zu verstehen. Der Genotypus ist die Summe der Gene. Ein Gen ist ein etwas, dessen Vorhandensein in der Keimzelle das Auftreten einer bestimmten Eigenschaft am Organismus bewirkt. Durch die Einschränkung der Definition für Gen auf die Keimzellen — besser Gameten — sind zunächst alle Übertragungen von Organisationsmerkmalen ausgenommen, die bei der ungeschlechtlichen Vermehrung von Einzellern erfolgen, ebenso

download unter www.biologiezentrum.at

fällt die ungeschlechtliche Fortpflanzung von Vielzellern nicht in den Rahmen der Definition. Das Wiederauftreten der Eigenschaften ist hier nur ein Zeichen für die Kontinuität des Idioplasmas durch mehrere vegetative Perioden und für dessen Konstanz, sowie für die sich daraus ergebende genotypische Gleichwertigkeit aller Zellen eines Organismus, die eine Grundanschauung unseres biologischen Denkens bilden und die wir nicht als Vererbung bezeichnen. Von Vererbung sprechen wir nur dort, wo eine Amphimixis stattfindet.

Die obige Definition für Gen ist in einem Punkte vieldeutig, da nach ihrem Wortlaut ja auch die Fälle der sogenannten germinalen Infektion in den Begriff der Vererbung fallen würden. So infiziert ein Neosporidium als Erreger der Pébrine-Krankheit der Seidenraupen schon die unreifen Eier und die Krankheit ist damit auch „ein etwas, dessen Vorhandensein in der Keimzelle das Auftreten einer bestimmten Eigenschaft am Organismus bewirkt" Dasselbe gilt von der Übertragung von Trypanosoma noctuae durch die Eier bei Culex pipiens, von Tuberkelerregern durch Ei und Samenzelle bei Hühnern und Kaninchen. Auch Symbionten werden durch die Eier oft direkt übertragen, so die Zoochlorellen von Hydra viridis, intrazelluläre Pilzsymbionten bei Blattläusen und Schildläusen. Endlich können auch gewisse Stoffwechselprodukte durch das Ei auf die nächste Generation übertragen werden; füttert man z. B. Cyclops mit Hämochrom führenden Algen, wie Euglena sanguinea, so sammelt sich der unverdauliche fettlösliche Farbstoff im Körperfett der Kopepoden an, gelangt auch in die Lipoide des Eiplasmas und färbt auch die nächste Generation auf diese Weise rot, auch dann, wenn ihr eine andere Nahrung geboten wird. Es wird natürlich niemandem einfallen, derartige Fälle als Vererbung zu bezeichnen, es handelt sich nur um direkte aequikausale Übertragungen.

Nun kommt es aber auch vor, daß analog zu den Fällen germinaler Infektion, die mit der Vererbung gar nichts zu tun haben, auch Organisationsmerkmale des plasmatischen Teiles der Zelle selbst bei geschlechtlicher Fortpflanzung als solche übertragen werden. Die pflanzlichen Chromatophoren sind interessante Beispiele dafür. Sie werden bei den Algen mit den Gameten direkt übertragen, ohne daß ihre Funktion eine Unterbrechung erleidet. So führen nach Oltmanns die Gameten der Chlorophycee Bryopsis cupressoides je einen Chloroplasten, nach der Verschmelzung wird der Chromatophor des Mikrogamten resorbiert, sodaß sämtliche Chloroplasten der nächsten Generation aus dem weiblichen Gameten stammen. Dasselbe geschieht bei der Zygotenbildung von Spirogyra und anderen Konjugaten nach Chmielewsky. Bei dem Lebermoos Anthoceros, dessen Zellen nur einen Chromo-

tophor führen, geht dieser in den Spermatozoenmutterzellen zugrunde. Diese rein mütterliche Herkunft der Chromatophoren bleibt wahrscheinlich auch bei allen höheren Pflanzen die Regel. Wo männliches Plasma überhaupt in feststellbaren Mengen in den Befruchtungsakt mit einbezogen wird, wie bei den Cycadales, Gingkoales und Taxaceen, werden die männlichen Chromatophorenanlagen wohl, ähnlich wie bei den erwähnten Algen, resorbiert. Bei den Angiospermen ließ sich bisher nur der Übertritt der nackten generativen Kerne in den Embryosack beobachten, während die männlichen Chromatophorenanlagen, deren Nachweis in jüngster Zeit Ruhland und Wetzel geglückt ist, mit dem Plasma im Pollenschlauch zurückbleiben und zugrunde gehen. Doch wird wohl in manchen Fällen, wie einige Beispiele zeigen werden, der Übertritt männlicher Chromatophoren oder männlichen Plasmas auch bei Angiospermen anzunehmen sein, da sonst einige Forschungsergebnisse der letzten Zeit ohne jede Deutungsmöglichkeit dastanden. Auffallend ist nun, daß in vielen Fällen rein mütterlicher Übertragung der Chromatophoren diese vom väterlichen Kern offenbar gar nicht beeinflußt werden, sondern die mütterlichen Eigenschaften vollkommen beibehalten. Dies ist z. B. der Fall bei Teraos Kreuzungen zweier Sorten von Soja hispida, die sich durch grüne und gelbe Farbe der Kotyledonen voneinander unterscheiden. Diese Eigenschaften spalten nicht, wie bei den bekannten Versuchen Mendels mit den der Sojabohne nahe verwandten Erbsensorten, in F_2 in 3 gelb und 1 grün, sondern die Kotyledonen von F_1 und F_2 gleichen ohne jede Spaltung stets der Mutter. Die von der Mutter stammenden Chromatophoren wurden also in ihrer Eigenschaft, beim Reifeprozeß des Samens in den Keimblättern zu ergrünen, bzw. nicht zu ergrünen, vom väterlichen Kern gar nicht beeinflußt, sie verhielten sich also vom Kern unabhängig.

Noch tiefere Einblicke in dieses merkwürdige Verhalten der Chromatophoren geben Vererbungsversuche mit buntblättrigen Varietäten angiospermer Pflanzen, die dem Gärtner in großer Zahl bekannt sind und in letzter Zeit wiederholt das Objekt interessanter Untersuchungen bildeten. Die Scheckung der Blätter und Sproße, bzw. deren vollständiges Erbleichen, beruhen darauf, daß die Chromatophoren der hellen Gewebspartien kein Chlorophyll ausbilden und auch in Größe und Form Degenerationserscheinungen zeigen. So gibt es eine konstant buntblättrige Sippe von Humulus japonicus, die Winge mit der grünen Stammform kreuzte. Dabei wird die Blattfarbe nur nach der Mutter vererbt und bleibt weiterhin konstant, sodaß man annehmen muß, daß in der Eizelle der buntblättrigen Mutter Anlagen für normale und für abnorm veränderte Chromatophoren übertreten. Dasselbe zeigen nach Correns und

doi:10.5169/seiten/ ... ...gie.at

Baur buntblättrige Sippen von Mirabilis Jalapa, Antirrhinum majus, Primula sinensis, Stellaria media u. a., nach Brožek solche von Mimulus, für die Correns den Namen „status albomaculatus" vorschlägt. Auch bei ihnen wird die Blattfarbe nur durch die Mutter vererbt. Doch sind die rein grünen und rein weißen Gewebspartien bei vielen dieser Rassen so groß, daß ganze Äste, bzw. ihre blütentragenden Partien rein weiß oder rein grün sind; dann ist die Nachkommenschaft aus den Blüten dieser Äste rein weißblätterig oder rein grünblätterig, wobei es infolge der rein mütterlichen Vererbungsart natürlich gleichgültig ist, ob der Pollen von einem grünen, weißen oder gescheckten Ast stammt. Die wahllos hergestellte Nachkommenschaft solcher Sippen besteht also aus gescheckten, grünen und weißen Pflanzen. Die letzteren sterben schon als Keimlinge, da ihnen die Ernährung durch Assimilation unmöglich ist. Da sich die einheitlich gefärbten Äste der albomaculaten Pflanzen und ebenso ihre Nachkommenschaft in weiblicher Linie konstant verhalten, muß man annehmen, daß in ihren Geweben nur eine Chromatophorenart vertreten ist, während die andere verdrängt und vollkommen verschwunden ist. Die Verteilung der Chromatophoren auf die Eizellen ist also hier nach der Färbung des Zweiges verschieden. Ganz anders verhielt sich nach Ikeno eine buntblättrige Sippe von Capsicum annuum in der Kreuzung mit der grünen Form. In beiden reziproken Kreuzungen erhält man nur buntblättrige Pflanzen ohne Spaltung. Hier müssen also nicht nur die Eizellen beide Chromatophorenarten enthalten, sondern diese müssen auch durch den Pollenschlauch übertragen werden, außer man nimmt eine Vererbung durch das Plasma des Pollenschlauches an. Dieselbe Erscheinung sehen wir bei Baurs Kreuzungen einer grünen Sippe von Pelargonium zonale mit einer konstant weißen, die natürlich für sich nicht lebensfähig ist, sondern nur durch Pfropfung auf grüne Pelargonien erhalten werden kann.[1]) Auch hier ergeben sich auf beiden reziproken Wegen nur gescheckte Nachkommen, doch ist die Scheckung keine regelmäßige. Sie stellt ein unregelmäßiges Mosaik dar, in dem in extremen Fällen die eine Gewebsart so stark zurücktreten kann, daß die Pflanzen rein weiß oder rein grün aussehen. Die Differenzierung in weiße und grüne Gewebspartien scheint schon im Vegetationspunkt vor sich zu gehen, sodaß eine ganze Flanke des Sprosses mit den daraus entstehenden Blättern und Seitensprossen einheitlich gefärbt erscheinen („Sektorialchimären", Baur). Diese unregelmäßig gescheckte Nachkommenschaft bei reziproker Kreuzung ist wie-

[1]) Diese weiße Sippe kommt auch als Mante chimäre mit grünem Kern („status albotunicatus") vor und zeigt dann nach Noack in der Kreuzung mit der grünen Form ähnliches Verhalten wie in Baur's Versuchen.

der nur durch die Annahme zu erklären, daß sowohl Eizellen, wie Pollenzellen normale und veränderte Chromatophohren in die Zygote bringen. Eine Mendelsche Spaltung erfolgt in den nächsten Generationen natürlich nicht, dafür eine Art vegetativer Spaltung dadurch, daß die Blüten rein weißer oder grüner Äste bei Selbstbestäubung eine konstant einheitlich gefärbte Nachkommenschaft haben, wie ja analog zu Correns albomaculata-Sippen nicht anders zu erwarten ist. Da eine vollkommene Entmischung der zwei Plastidensorten bei der Zellteilung nicht recht vorstellbar ist, lassen sich die eben besprochenen Fälle wohl am besten so erklären, daß die embryonalen Zellen beide Plastidensorten enthalten und erst bei der Gewebsdifferenzierung die eine oder die andere Plastidenart stark zurückgedrängt und resorbiert wird. Die Nachkommen dieser Zellen, die aus ihnen hervorgehenden Gewebspartien sind dann einheitlich gefärbt.[2]) Erfolgt nun dieses Prävalieren der einen Plastidenart auf frühem Stadium, so ergibt sich Mosaikspaltung (Sektorialchimären). Stellt sich die Einheitlichkeit im Plastidenbestand erst in einem späteren Stadium her, so ergibt sich eine regelmäßige Scheckung mit relativ kleineren grünen und weißen Gewebspartien. Die Geschlechtszellen dieser regelmäßigen Schecken enthalten dann auch noch beide Chromatophorenanlagen, da sie von dem Punkt in der Entwicklung, in dem die eine Plastidenart zu prävalieren beginnt, noch nicht genügend weit entfernt sind, um die andere Plastidenart vollkommen verloren zu haben (z. B. bei der rein mütterlichen Chromatophorenvererbung bei Winges Humulus und der mütterlich-väterlichen bei Ikenos Capsicum). Dasselbe gilt für die Blüten von albomaculaten Pflanzen, die auf gescheckten Ästen sitzen. Bei einheitlich gefärbten Ästen dieser Sippen, sowie bei den Mosaikbastarden liegt der Punkt des Überhandnehmens der einen Plastidensorte so weit zurück, daß auch die Geschlechtszellen nur mehr eine Art von Chromatophoren haben (z. B. bei der mütterlichen Chromatophorenvererbung einheitlich gefärbter Äste von Correns' Albomaculata-Sippen und der mütterlich-väterlichen bei Baurs Pelargonien). Winge versucht die genannten Fälle so zu erklären, daß er annimmt: dort, wo die Nachkommenschaft regelmäßig gescheckt ist, ist das Protoplasma der Träger des bestimmenden Faktors, dort, wo eine Mosaikscheckung auftritt und die Nachkommen unter einander nicht gleich sind, sind die unregelmäßig verteilten Chromatophoren selbst bestimmend. Doch scheint mit der Heranziehung des ungeformten Plasmas zur Deutung der genannten Resultate wohl nicht viel gewonnen zu sein. Die obige Deutung durch Annahme zweier selbständiger Plastidensorten, die fast übereinstimmend

[2]) Dafür sprechen auch die Befunde Gregory's, der wohl in jungen, niemals aber in alten Zellen von albomaculaten Primeln beide Chromatophorenarten feststellen konnte.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

von Baur Correns, Renner u. a. vertreten wird, hat noch immer mehr Wahrscheinlichkeit für sich.

Daß das Verhalten der Plastiden in diesen Fällen von dem Bestand an Genen ganz unabhängig ist, zeigt ein interessanter Bastardierungsversuch Baurs es gibt eine „aurea"-farbige Varietät von Pelargonium, die einen normal mendelnden Bastard zwischen einer unlebensfähigen gelbblättrigen und der grünblättrigen Form darstellt; kreuzt man diese mit grün zurück, entstehen nach der Regel grüne und aureafarbige Pflanzen zu 50 Prozent; kreuzt man nun den aureafarbigen Bastard mit der zur Herstellung der Mosaikbastarde verwendeten weißen Varietät, erhält man durchwegs Schecken, und zwar 50 Prozent grün-weiß gescheckte und 50 Prozent aurea-weiß gescheckte Mosaikbastarde. Daraus ergibt sich das merkwürdige Resultat, daß die weiße Varietät, deren Chromatophoren niemals ergrünen, in den Chromosomen den Mendelfaktor für Grünblättrigkeit enthält!

Daß die Chromatophoren in gewisser Beziehung vom Kern unabhängige Zellorgane darstellen, zeigt sich ja schon darin, daß sie nur durch Teilung auseinander hervorgehen und spontan aus dem ungeformten Plasma wahrscheinlich nicht gebildet werden können. Van Wisselingh beobachtete eine Anomalie bei Spirogyra triformis, die darin bestand, daß ein Chlorophyllband die Pyrenoide verloren hatte und daher nur Stromastärke bildete, während die anderen normal waren. Diese Anomalie setzte sich durch viele Zellgerationen hindurch fort und muß als eine vom Kern vollkommen unabhängige „Mutation" des Chloroplasten entstanden sein, da ja sonst alle Chlorophyllbänder der Zelle von der Anomalie betroffen sein müßten. Doch sind diese Fälle der vollständigen Autonomie der Plastiden vom Kern wohl nicht ursprünglich und nicht die Regel. Es gibt zum Beispiel eine große Anzahl von Fällen, in denen Buntblättrigkeit und andere auf den Eigenschaften der Plastiden beruhende Merkmale nach den Mendelschen Gesetzen, also durch den Chromosomenmechanismus vererbt werden. Correns und Baur fanden mendelnde Buntblättrigkeit bei Lunaria annua u. a., bei Bastarden zwischen weißen Rassen von Melandrium und Antirrhinum und ihren grünen Stammformen. Auch die schon erwähnte Aurea-Farbe bei Pelargonien und anderen Pflanzen spaltet nach dem Mendelschen Gesetzen und kommt nach Noack auch als Mantelchimäre mit grünem Kern im „status aureodermis" vor, wo sie sich genau so verhält. Einen besonders komplizierten Fall von Buntblättrigkeit stellt die von Correns beschriebene Arabis albida leucodermis dar, die eine Periklinalchimäre ist. Die beiden äußeren Gewebsschichten sind ganz weiß und entsprechen den reinweißen Partien einer Albomaculata-Pflanze; sie zeigen auch keine Spaltung, son-

dern vererben die Chromatophoren rein mütterlich. Die ganze Pflanze ist aber außerdem heterozygot in einem Faktor, dessen „Absenz“ gelb-grüne Blattfarbe hervorruft, der also normal mendelt. Noch eine Reihe anderer Erscheinungen sprechen für eine Abhängigkeit der Plastiden vom Kern. So vergrößern sich die Plastiden in Zellen mit erhöhter Chromosomenzahl mit den anderen Zellbestandteilen entsprechend der Kernwertigkeit. Renner fand, daß im Pollen eines Bastardes Oenothera Lamarckiana × muricata zwei in Größe und Gestalt verschiedene Typen zu unterscheiden sind, die den aufgespaltenen Elternformen entsprechen, und diese enthalten nun auch durchwegs die für die Pollenkörner der Elternformen charakteristischen Plastiden und Stärkekörner. Da nun an eine regelmäßige Entmischung mütterlicher und väterlicher Plastiden bei der Reduktionsteilung nicht gedacht werden kann, auch wohl größtenteils nur Chromatophoren von der Mutter in den Bastard hineingekommen sind, so ergibt sich, daß die vorhandenen Plastiden von den bei der Reduktionsteilung aufgespaltenen Kerngenen in mütterlicher bzw. väterlicher Richtung umgeändert worden sind.

Doch auch die ganzen Fälle, in denen die Plastiden unabhängig von den Kerngenen den Generationswechsel durchlaufen, sind streng genommen keine Beweise für eine Vererbung durch das Plasma. Es handelt sich ja hier nur um eine Weitergabe fertig organisierter Zellbestandteile von Zelle zu Zelle, wie bei der Teilung der Einzeller die Organellen verdoppelt werden, nur daß hier eine geschlechtliche Zellverschmelzung zwischengeschaltet ist, die aber das im Plasma weitergegebene autonome Zellorgan gar nicht berührt. Es handelt sich lediglich um einen aequikausalen Prozeß U-U-U, nicht um den als Vererbung bezeichneten Prozeß A-a-A. Wir müssen also alle Fälle von Abweichungen von den Mendelschen Regeln, die auf der Weitergabe mehr oder weniger autonomer Plastiden beruhen, als Scheinvererbung aus der Betrachtung über die Rolle des Plasmas bei der Vererbung ausschließen.

Die im Anfang erwähnte Definition „Gen ist ein etwas, dessen Vorhandensein in der Keimzelle das Auftreten einer bestimmten Eigenschaft am Organismus bewirkt“ müssen wir einengen: „Gen ist die hypothetische, durch die Gameten übertragene materielle Grundlage einer Reaktionsnorm des Organismus“ In dieser modifizierten Formulierung ist zunächst ausdrücklich die vegetative Fortpflanzung ausgeschaltet und außerdem der Begriff „Eigenschaft“ durch „Reaktionsnorm“ ersetzt. Denn nicht die Eigenschaften werden vererbt, sondern die Fähigkeit, im Laufe der Ontogenie auf die Reize der Außenwelt, unter ständiger wechselseitiger Regulation der Teile des Organismus, in bestimmter Weise zu reagieren und so die „Eigenschaften“ phäno-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

typisch in Erscheinung treten zu lassen. Welchen Vorteil die Einführung des Begriffes „Reaktionsnorm" (Woltereck) oder „spezifische Reaktion" (Baur) bietet, zeigt sich z. B. augenfällig an Versuchen Baurs mit Primula sinensis, bei der sich ein mendelnder Erbfaktor fand, der bei niedriger Temperatur das Auftreten roter, bei höherer Temperatur das Auftreten weißer Blüten bedingt.

Die Frage nach der Lokalisation der Gene ist in der krassen Form, in der sie vielfach gestellt wird, unwissenschaftlich. Diese Einstellung zu den mit den Vererbungserscheinungen zusammenhängenden biologischen Problemen hat ihre Wurzeln in den Vorstellungen der alten Vererbungstheorien, die bestrebt waren, für alles biologische Geschehen materielle Teilchen als „Träger" verantwortlich zu machen und — dem formalistisch mechanistischen Geist ihrer Zeit entsprechend — glaubten, damit die Erscheinungen selbst „erklärt" zu haben. Von den „gemmules" der alten Darwinschen Pangenesistheorie bis zu den heutigen „Anlageträgern" geht ein direkter Weg begrifflicher Entwicklung. Wenn wir unvoreingenommen an das Problem herantreten, so sehen wir im Bastardierungsexperiment das Verhalten der Eigenschaften, in der cytologischen Untersuchung die Reduktionserscheinungen, Chromosomenaustausch und Chiasmatypie und können eine merkwürdige Analogie zwischen den Gesetzmäßigkeiten beider Erscheinungsgruppen feststellen, die uns zu der Annahme irgend eines funktionellen Zusammenhanges berechtigen. Es ist jedoch nicht mehr als eine Hilfshypothese, wenn wir dabei von einer „Lokalisierung" der Gene in den Chromosomen sprechen. Chromosomenverhältnisse einerseits und Auftreten der Erbeigenschaften andererseits können ja auch Glieder eines viel komplizierteren Ablaufes sein, den wir bisher nicht im mindesten überblicken können.

Nach Ausschaltung aller oben genannten Fälle von Scheinvererbung durch die Weitergabe autonomer Zellorgane sollen im folgenden mehrere Angaben zusammengestellt werden, die zur Beantwortung der Frage beitragen, ob auch Zusammenhänge zwischen dem ungeformten Protoplasma und der Vererbung anzunehmen seien.

Oft werden für das Kernmonopol Argumente ins Treffen geführt, die in ihrer rein theoretischen Fassung ziemlich unwesentlich sind und weder für noch gegen die alleinige Vererbung durch den Zellkern beweisen. So hat man in dem komplizierten Vorgang der Karyokinese eine Vorrichtung sehen wollen, die eine genaue und bestimmte Verteilung der für die Vererbung wichtigen Substanzen gewährleisten soll, während das unwichtige Protoplasma ohne Rücksicht auf die Genauigkeit der Verteilung einfach durchschnürt wird. Abgesehen von der Unmöglichkeit, durch derartige grobmechanische Vorstellungen ohne jeden

experimentellen Anhaltspunkt in das Wesen der kompliziertesten Vorgänge des Zellebens einzudringen, ist der Einwand nicht unberechtigt, daß im Plasma die Gene stets in vielfacher Auflage vorhanden sein könnten und so auch bei ungenauer Halbierung des Protoplasten eine genügende Zahl von jedem Gen in jede Tochterzelle gelangen würde. Auch auf die Reduktionsteilung hat man hingewiesen, die wieder nur im Chromosomenbestand eine geregelte Verhütung der Summierung der Erbmasse besorgt. Doch auch das Plasma wird ja durch regulatorische Vorgänge stets auf die richtige Menge reduziert und bei der Annahme des Vorhandenseins von in Vielzahl vertretenen plasmatischen Genen ist deren regelmäßige zahlenmäßige Reduktion weder denkbar noch notwendig. Ferner hat man Überlegungen darüber angestellt, ob die zur Erklärung aller Vererbungsvorgänge eines Organismus nötige Anzahl von Genen überhaupt im Kern Platz haben kann. Nach Morgan muß ein Gen auf Grund physikalisch-chemischer Überlegungen mindestens 20—77 Tausendstel eines Mikrons im Durchmesser haben. Daher könnten im haploiden Chromosomensatz von Drosophila höchstens ca. 2000 Gene Platz, eine Zahl, die wohl kaum ausreicht, um alle Vererbungserscheinungen dieser Fliege zu erklären. Doch ist dieser Einwand heute wohl nicht allzu ernst zu nehmen. Die Größenschätzungen sind sehr unsicher und unsere Vorstellung von dem eigentlichen Wesen eines Gens viel zu unbestimmt, um aus einer so grobmechanischen Auffassung weitgehende Schlüsse zu ziehen. Endlich wird gegen das Kernmonopol der Vorwurf erhoben, es führe zu der Auffassung, daß die Cytoplasmen aller Organismen gleich seien, was aus einer Reihe von Gründen nicht zutrifft. Doch ist die Gleichheit der Cytoplasmen keine notwendige Folgerung aus der Chromosomentheorie der Vererbung, denn es können die Cytoplasmen der Arten wohl verschieden sein, ohne aber die primären Ursachen für die Vorgänge der Vererbung zu beherbergen.

Viel wesentlicher ist die Überlegung, daß die Eigenschaften, die durch das Plasma vererbt werden, nicht den Mendelschen Spaltungsregeln folgen dürften, daß daher überall, wo Abweichungen von den Mendelschen Regeln zu beobachten sind, der Verdacht auf eine Vererbung durch das Plasma naheliegt. Ein reiches Arbeitsfeld bieten da die Bastarde zwischen verschiedenen Arten einer Gattung, die man früher allgemein für konstant ohne Mendelsche Spaltung hielt und deren alleinige Beobachtung die Entdeckung der Spaltungsregeln so lange hinausschob. Je mehr dieser Speciesbastarde jedoch einer genaueren wissenschaftlichen Analyse unterworfen werden, desto mehr ergibt es sich, daß die alten Angaben und die Überzeugung vieler Züchter auf ungenauen Beobachtungen beruhen und daß die Speciesbastarde genau so „mendeln“, wie die Bastarde zwischen

dokumente.biologiezentrum.at

Sippen mit einem oder wenigen allelomorphen Merkmalspaaren. Nur ist eben hier die regelmäßige Aufspaltung durch die große Anzahl der Merkmalspaare so unübersichtlich und durch Faktorenkoppelung, crossing over und andere Besonderheiten des Chromosomenmechanismus oft so kompliziert, daß erst ein sehr eingehendes mühevolles Studium den wahren Sachverhalt aufklären kann. Derartige Analysen stammen u. a. von Baur für Bastarde zwischen Antirrhinum-Arten, von Wichler für Dianthus-Speciesbastarde, die früher für konstante Bastarde gehalten wurden, von Heribert-Nilson für Salix-Arten und von Gerschler für Kreuzungen zwischen Xiphophoren-Arten, während viele andere Fälle tierischer Artkreuzungen noch der Aufklärung harren. Diese Untersuchungen zeigen übereinstimmend, daß auch bei Artbastarden die Eigenschaften nach den Mendelschen Regeln aufspalten und ihr Verhalten mit dem Chromosomenmechanismus in Verbindung steht. In manchen Fällen kann eine Abweichung von den Mendelschen Regeln durch abnormale Fortpflanzungsverhältnisse vorgetäuscht werden. So fanden Ostenfeld und Rosenberg daß bei Hieracium pilosella ein Teil der Eizellen regelmäßig nicht reduziert wird und sich parthenogenetisch entwickelt. Bei Kreuzung mit anderen Arten entstehen in F_1 neben diesen parthenogenetischen Nachkommen, die natürlich der Mutter vollkommen gleich sind, Bastarde, die sich weiterhin nur mehr parthenogenetisch fortpflanzen und dadurch eine Konstanz vortäuschen. Lidforss fand bei Kreuzungen von Rubus-Arten neben normal spaltenden Bastarden Nachkommen, die der Mutter glichen, obwohl bei den verwendeten Arten Parthenogenese sonst nicht vorkommt. Dies ist wahrscheinlich auf die auch sonst aus dem Pflanzenreich bekannte „Pseudogamie" zurückzuführen Es wirkt die Bestäubung nur als Entwicklungsanregung für die Bildung parthenogenetischer Embryonen, ohne daß es zu einer Befruchtung kommt, was in diesem Falle mit den Schwierigkeiten einer Befruchtung durch artfremden Pollen zusammenhängen mag. Viele andere Fälle von abweichendem Vererbungsmodus ließen sich durch genauere Untersuchung der Befruchtungsvorgänge und Chromosomenverhältnisse aufklären. So findet man bei Oenothera Artkreuzungen ganz komplizierte Verhältnisse, die aber keineswegs zugunsten einer Plasmatheorie der Vererbung ausgewertet werden können, sondern wahrscheinlich nur auf den merkwürdigen Chromosomenverhältnissen beruhen. Kreuzt man z. B. Oe. biennis × Oe. muricata, so erhält man auf beiden reziproken Wegen stets stark patrokline Formen. Verwendet man diese wieder zu reziproken Kreuzungen, so ergeben sich Pflanzen, die der Oe. biennis vollkommen gleichen, wenn der F_1-Vater biennis-ähnlich war, und solche, die nicht von der

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Oe. muricata zu unterscheiden sind, wenn zur Bestäubung Pollen aus der muricata-ähnlichen F_1-Pflanze verwendet wurde. Kreuzt man Oe. biennis × Oe. Lamarckiana, erhält man schon in F_1 zwei ganz verschiedene Typen, die de Vries als Oe. laeta und Oe. velutina bezeichnete und die weiterhin konstant bleiben. Die reziproke Kreuzung gibt nur einen dritten Typ, der von laeta und velutina verschieden ist und der nicht weiter fortpflanzungsfähig ist. Dies sind nur die einfachsten Beispiele aus der ungeheuren Mannigfaltigkeit der Oenotherabastarde. Von de Vries, Renner u. a. ist zur Deutung dieser merkwürdigen Tatsachen eine Theorie aufgestellt worden, der zufolge die Oenotheren-Arten selbst großenteils „permanente Bastarde" oder „komplexe Bastarde" sind, bei denen zwischen den beiden in den Bastard eingetretenen Chromosomensätzen kein Chromosomenaustausch stattfindet und daher auch kein Aufspalten möglich ist. Oenothera Lamarckiana wäre z. B. zusammengesetzt aus zwei verschiedenen haploiden Idioplasmen, „velans" und „gaudens" Da die Chromosomen nicht konjugieren und nicht ausgetauscht werden, entstehen nur Keimzellen, die reine „velans", und reine „gaudens"-Kombinationen sind. Bei Selbstbefruchtung sind nun die homozygoten „velans"- und „gaudens"-Pflanzen unlebensfähig, während die Kombinationen „velans" × „gaudens" und „gaudens" × „velans" eben wieder Oenothera Lamarckiana darstellen. Tatsächlich sind bei Oe. Lamarckiana stets ungefähr die Hälfte der Samen taub. Oe. biennis ist nach der Theorie ein Dauerbastard zwischen zwei haploiden Idioplasmen, die als „albicans" und „rubens" bezeichnet werden. Dazu kommt noch, daß Oe. biennis zwar „albicans"- und „rubens"-Eizellen in ungefähr gleicher Zahl ausbildet, aber nur „rubens"-Pollenkörner, während die „albicans"-Pollenkörner verkümmern. Die homozygoten „rubens"-Pflanzen sind wieder nicht lebensfähig. Der regelmäßige Prozentsatz tauber Pollenkörner und tauber Samen würde mit der Theorie übereinstimmen. Die Annahme von selbständigen Idioplasmakomplexen, die ohne gegenseitige Mischung und ohne Chromosomenaustausch den Generationswechsel durchlaufen und nicht in allen Kombinationen lebensfähig sind, ermöglichen eine — wenigstens halbwegs befriedigende — Erklärung der ungeheuer komplizierten Verhältnisse, die bei Oenotheren Kreuzungen aufgefunden worden sind. Auf keinen Fall sprechen diese dafür, daß das ungeformte Plasma irgend eine Rolle bei den verwickelten Vererbungsverhältnissen spielen könnte. Die Deutung von Abweichungen von den Mendelschen Gesetzen und von anderen Anomalien, die wir bei Kreuzungen zwischen den sogenannten „Kleinarten" mancher Pflanzen finden, kann

doi:10.5962/bhl.title.48928 www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wohl immer nur im engsten Zusammenhang mit der Untersuchung der Chromosomen- und Fortpflanzungsverhältnisse der betreffenden Organismen versucht werden. Ein Beispiel bieten die Untersuchungen Federleys an Schmetterlingen. Er kreuzte die Art Pygaera anachoreta mit 60 Chromosomen mit Pygaera curtula mit 58 Chromosomen. Die Bastarde sind intermediär und haben 59 Chromosomen. Sie sind wenig fertil, lassen sich aber gut mit den Elternformen rückkreuzen. Dabei spaltet nur ein Merkmal aus, während sonst die Rückkreuzungen wie die F_1-Individuen aussehen. Die cytologische Untersuchung zeigt, daß bei der Bildung der Sexualzellen der Bastarde keine Chromosomenkonjugation und auch keine Reduktion erfolgt, sodaß diese wieder 59 Chromosomen haben. Die Rückkreuzungstiere sind also triploid. In ihnen machen nun bei der Reifeteilung die beiden artgleichen Chromosomensätze eine normale Konjugation und Reduktion durch, sodaß die Sexualzellen der Rückkreuzungstiere auch wieder 59 Chromosomen haben, genau wie in F_1. Chromosomenverhältnisse und Vererbungserscheinungen lassen sich also auch bei so komplizierten Fällen sehr gut in Übereinstimmung bringen.

Einige Fälle von Verschiedenheit reziproker Bastarde sind schon bei der Besprechung der Oenotherenkreuzungen erwähnt worden. Wäre das ungeformte Plasma der Sitz von Genen, dann müßten die reziproken Kreuzungen seine Wirkungen deutlich zeigen. Denn bei den meisten Tieren und höheren Pflanzen wird nachweisbar nur der nackte Kern des männlichen Gameten in die Kopulation mit einbezogen, während männliches Plasma überhaupt nicht oder nur in nicht nachweisbaren Spuren übertragen wird. Daher müßten die plasmatischen Gene in diesen Fällen rein mütterlich vererbt werden, was aus reziproken Kreuzungen klar hervorgehen müßte. Auch könnte ja dann bei den Mendelspaltung der väterliche Typus nicht vollständig herausspalten, wenn die plasmatischen Gene nur von der Mutter her in die Zygote gekommen sind. Trotzdem nun mehrere Angaben über noch ungeklärte Verschiedenheit von reziproken Bastarden vorliegen, sprechen diese doch nicht eindeutig für eine Plasmatheorie der Vererbung. Zu erwähnen wären die stark matroklinen Bastarde, die Jones zwischen Digitalis-Arten erhielt und die von Lehmann, Renner u. a. vielfach untersuchten Epilobiumbastarde. Lehmann neigt zu einer Deutung der komplizierten Ergebnisse in ähnlichem Sinne, wie sie von de Vries und Renner für die Oenotherenbastarde durchgeführt worden ist. Renner will das Plasma zur Erklärung der Matroklinie vieler dieser Bastarde heranziehen. Doch auch er denkt nicht an das Vorhandensein plasmatischer Gene, für deren Annahme die Resultate keine eindeutigen Anhaltspunkte geben, sondern spricht dem Plasma nur eine modifizierende

Rolle bei der Auswirkung der Kerngene zu. Allerdings ist dann der Kern nicht imstande, das artfremde Plasma umzuwandeln, sich zu assimilieren. Es würde zu weit führen, auf die vielen Einzelheiten der Epilobium-Kreuzungen einzugehen. Einen sehr bedeutenden Beitrag zur Beurteilung des Verhältnisses von Kern zu Plasma und Plastiden liefern die neuen Untersuchungen Renners über die Scheckung reziproker Oenotheren bastarde, die schon von de Vries beschrieben wurde. Die Kreuzung der homozygotischen Oenothera Hookeri mit der komplex-heterozygotischen Oe. Lamarckiana liefert in F_1 die Zwillingsbastarde „laeta" = h. Hookeri × gaudens[3]) und „velutina" = h. Hookeri × velans, die beide kräftig und normal grün sind. Die reziproke Kreuzung Oe. Lamarckiana × Oe. Hookeri ergibt eine kräftige grune laeta, aber eine velutina, die aus ganz blassen, bald sterbenden und aus blass- und dunkelgrün gescheckten Pflanzen besteht. Die Kernkombinationen sind in beiden Fällen die gleichen, doch vermögen offenbar die Chromatophoren der Lamarckiana mit der Kernkombination h. Hookeri × velans nicht zu ergrünen. Daß auch gescheckte Individuen auftreten, hat seine Ursache wahrscheinlich darin, daß gelegentlich aus dem Pollenschlauch auch Hookeri-Plastiden in wechselnder Zahl mit in die Zygote kommen. In der F_2 spaltet die Oe. (H. × L.) laeta in laeta und homozygotische Hookeri, beide kräftig und grün. Der reziproke Bastard Oe. (L. × H.) laeta spaltet in gesunde laeta und schwache ganz blasse Hookeri. Es können also die Lamarckiana-Plastiden auch mit der Kernkombination h. Hookeri × h. Hookeri nicht ergrünen. Bestäubt man diese blasse Hookeri mit Pollen der normalen Hookeri, so erhält man neben vielen ganz blassen auch gescheckte Individuen infolge der gelegentlichen Einführung von Hookeri-Plastiden durch den Pollenschlauch. Ausgedehnte Kreuzungsversuche mit anderen Oenothera-Arten haben ergeben, daß die Plastiden fast aller bisher untersuchter Arten von einander verschieden sind, mit fremden Kernkombinationen nicht immer in normaler Weise zusammenzuwirken vermögen und vom Kern aus auch im Verlauf vieler Generationen nicht in ihrer Konstitution beeinflußt werden können. Man kann diese Schlußfolgerung natürlich ohne Widerspruch auf das ganze Cytoplasma ausdehnen, ohne jedoch damit für eine Plasmatheorie der Vererbung viel gewonnen zu haben. Versuche Renners durch die Methode der reziproken Kreuzung die Lokalisierung von Erbfaktoren im Plasma bei den Oenotherenbastarden nachzuweisen, blieben bisher erfolglos. In ähnlicher Weise wie die erwähnten Oenotherenscheckungen sind

[3]) Renner führt diese Bezeichnung für den Komplex aus einem haploiden Hookeri- und einem gaudens-Chromosomensatz ein.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wohl die grün-weiß gescheckten Bastarde zu verstehen, die Dahlgren bei der Kreuzung zweier grüner Geranium-Sippen erhielt. Hier wären auch noch einige Beobachtungen zu erwähnen, daß die Bastardierung nur auf einem der beiden reziproken Wege überhaupt möglich ist. So gelingt es leicht Raphanus sativus mit Brassica oleracea zu kreuzen, während die Kreuzung Brassica × Raphanus noch nicht gelungen ist. Die Eier von Fucus vesiculosus lassen sich leicht mit Spermatozoen von Fucus serratus befruchten, aber nicht umgekehrt. Es ist wohl möglich, daß die Ursache dieser Befunde in chemisch-physikalischen Verschiedenheiten der Cytoplasmen zu suchen seien. Zusammenfassend kann man feststellen, daß das Studium der reziproken Bastarde bisher keine eindeutigen Anhaltspunkte für das Vorhandensein plasmatischer Gene ergeben hat. Gegen diese Folgerung erhebt Winkler den Einwand, daß eben die grundlegenden, den Arten einer Gattung gemeinsamen Merkmale, die auch bei Artkreuzungen beiden Eltern gemeinsam sind, im Plasma lokalisiert sein könnten, während nur die unwichtigen, mutationsfähigen Gene im Kern gelagert seien. Dann läßt sich natürlich auf keine Weise durch Kreuzungsversuche das Vorhandensein der plasmatischen Gene nachweisen.

Es wurden auch direkte Experimente zur Lösung der Lokalisierungsfrage der Gene versucht. Boveri befruchtete Eier von Sphaerechinus, denen der Kern künstlich entnommen war, mit Sperma von Echinus (Merogonie). Die Larven zeigten rein väterliche Charaktere, das Plasma, das nur von der Mutter stammt, scheint also gar keinen Einfluß zu haben. Doch ist die Zuverlässigkeit dieses Experimentes angezweifelt worden und der entsprechende Versuch Godlewskis mit kernlosen Eifragmenten von Echinus und Sperma von Antedon gab ein gerade entgegengesetztes Ergebnis: stark matrokline Larven. Auch dieser Versuch scheint nicht ganz zuverlässig, vielleicht waren die Eifragmente nicht wirklich kernlos und der fremde Spermakern nur als Entwicklungsanregung wirksam. Die ersten Entwicklungsstufen tierischer Eier dürften sich überhaupt für derartige Untersuchungen kaum eignen, da wir hier dem Eiplasma schon aus entwicklungsmechanischen Gründen einen determinierenden Einfluß auf die Bildungsvorgänge nicht absprechen können. Dies geht ja schon aus seiner weitgehenden Differenzierung in dotterarme und dotterreiche Schichten von verschiedenem Bau hervor. Es beherrscht mit seiner Masse und deren präformiertem Bau notwendig die Prozesse der ersten larvalen Entwicklung in entwicklungsmechanischer Beziehung. Dies zeigt besonders schön der Versuch Wilsons, der den „Pollappen" beim zweizell-Stadium des Dentalium-Eies amputierte, worauf bei der Larve das Hinterende und das Apikal-

organ nicht entwickelt waren. Daß die Gene für die Ausbildung des Hinterendes und des Apikalorgans in dem Plasmalappen lokalisiert seien, muß man daraufhin wohl nicht annehmen. Näherliegend ist die Vorstellung, daß diese Plasmapartie nur als Material für die Auswirkung der Kerngene, also für die tatsächliche Ausbildung dieser Organe unbedingt notwendig sei.

Einen schon oben erwähnten wichtigen theoretischen Einwand gegen das Kernmonopol der Vererbung, hebt Winkler besonders hervor. Er betont, daß alle Merkmale, die wir zu Bastardierungsversuchen verwenden und die leicht heterozygot auftreten, mehr oder weniger nebensächliche, äußerliche Besonderheiten sind, während wir die die Organisation bedingenden, grundlegenden und lebenswichtigen Eigenschaften stets homozygot bleiben sehen. Dieser Grundstock könnte nun im Plasma gelegen und überhaupt azygot sein.[4]) Sie sind natürlich im Experiment nicht faßbar, da Arten, die sich in grundlegenden Eigenschaften unterscheiden, nicht gekreuzt werden können. Falls in einem derartigen lebenswichtigen Gen eine Mutation eintritt, müßte eigentlich das Leben des Organismus unmöglich gemacht sein. Dies ist vielleicht bei den sogenannten „Letal"-Faktoren der Fall. Nun verhalten sich aber auch diese, soviel wir bisher wissen, nach den Mendelschen Regeln. Dies widerlegt allerdings nicht prinzipiell den ganzen Einwand. Die Theorie vom azygoten Grundstock im Plasma vertritt auch Jaques Loeb. Sie ist schwer zu widerlegen, doch auch durch nichts beweisbar. Es würde allerdings unseren bisherigen Ansichten widersprechen, eine scharfe Unterscheidung zwischen grundlegenden Plasmagenen und unwichtigen Kerngenen zu treffen, da wir gerade in den zahlreichen, kleinen, „unwichtigen" Abänderungen die Ursachen für eine Verwandlung der Arten — auch in ihren wesentlichen Merkmalen — zu erblicken gewohnt sind.

Ein anderer Einwand Winklers betrifft die überzähligen Chromosomen, die seiner Meinung nach bedeutendere Verschiebungen im Phänotypus herbeiführen müßten, wenn in ihnen auch die lebenswichtigen Gene gelagert wären. Für das Gleichgewicht in der Entwicklung müßte ihr gegenseitiges Mengenverhältnis von großer Bedeutung sein. Doch kann man sich auch ganz gut vorstellen, daß eine quantitative Selbstregulation in der Auswirkung der durch die überzähligen Chromosomen doppelt vertretenen Gene hier ausgleichend eingreift.

Ein einwandfreier Nachweis von Beziehungen zwischen dem Plasma und den Erscheinungen der Vererbung im eingangs definierten Sinne ließ sich bisher nicht führen. Auch Winkler

[4]) R. Fick, der aus theoretischen Gründen die ganze Chromosomentheorie der Vererbung ablehnt, verlegt die Träger der Erbeigenschaften überhaupt in das Plasma. („Einiges über Vererbungsfragen". Abh. Preuß. Akad. d. Wiss. Phys. Med. Kl. 3, 1925.)

download unter www.biologiezentrum.at

betont, daß seine wichtigsten Argumente nur rein theoretischer Natur sind. Doch dürfen wir nicht übersehen, daß das Plasma als Substrat für die Auswirkung der karyotischen Gene von der größten Bedeutung ist und daß in vielen Fällen das Plasma oder wenigstens plasmatische Bildungen, z. B. die pflanzlichen Plastiden, vom fremden Kern nicht umgeändert werden können. Wenn wir uns die Wirkung der Kerngene etwa wie die von Enzymen vorstellen, dann ist es sicher für das Reaktionsprodukt nicht gleichgültig, welches Substrat dem Enzym geboten wird. Es liegen auch gegen die konsequente Durchführung einer reinen Chromosomentheorie Schwierigkeiten vor, die sich wohl niemals werden ganz überwinden lassen. Erwähnt seien nur die ziemlich problematischen Tatsachen der Knospenvariationen und der somatischen Rückschläge, des Dominanzwechsels, der Genasthenie (E. v. Tschermak). Es ist auch schon vielfach versucht worden, eine gewisse Mitwirkung des ungeformten Plasmas bei den Vererbungsvorgängen theoretisch zu formulieren, so von Haecker in seiner Kernplasmahypothese der Vererbung.

So wichtig und fruchtbar die Frage nach der „Lokalisierung" der Gene für die heutige Vererbungsforschung ist, so wenig dürfen wir annehmen, daß ihre Beantwortung — gleichgültig ob als reine Chromosomentheorie oder als Kernplasmatheorie — den Schlußstein der Vererbungslehre zu bilden berufen ist. Sie wird wahrscheinlich von einer mehr physiologisch orientierten Forschungsrichtung abgelöst werden. Ihren Beginn sehen wir besonders deutlich in Goldschmidts Arbeiten über die Geschlechtsbestimmung bei Schwammspinnern.

Literatur.

Baur E.: Untersuchungen über die Erblichkeitsverhältnisse einer nur in Bastardform lebensfähigen Sippe von Antirrhinum majus. Zschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre 1. 1908. — Baur E.: Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae hort" von Pelargonium zonale. Zschr f. ind. Abst.- und Vererbungslehre 1. 1908 — Baur E.: Einige Ergebnisse der experimentellen Vererbungslehre. Beih. d. Med. Klinik, 4, 1908. Baur E.: Untersuchungen über die Vererbung von Chromatophorenmerkmalen bei Melandrium, Antirrhinum und Aquilegia. Zschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre, 4, 1910. — Baur E.: Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 5. und 6 Aufl. Berlin 1922. — Boveri Th.: Über die Befruchtungs- und Entwicklungsmöglichkeit kernloser Seeigeleier usw. Arch. f. Ent.-Mech., 2, 1895. — Brozek A.: Selektions- und Kreuzungs-Experimente mit albomaculaten (weißbunten) Mimulus-Rassen. Studies Plant Physiol Laboratory Prague, I, 1923. — Chmielewski V.: Eine Notiz über das Verhalten der Chlorophyllbänder in den Zygoten der Spirogyra-Arten. Bot. Ztg. 48, 1890. — Correns C.: Vererbungsversuche mit blaß- (gelb-)grünen und buntblättrigen Sippen bei Mirabilis Jalapa, Urtica pilulifera und Lunaria annua. Zschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre, 1. 1909. Correns C.: Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen, I, u. ff. Sitzungsberichte Preuß. Akad. Wissensch., Berlin 1919 ff. — Dahlgren O.: Ge-

ranium bohemicum L.×G. bohemicum deprehensum Erik Almqv., ein grün-weiß marmormierter Bastard. Hereditas, 4, 1923 u. 6, 1925 — Federley H.; Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge Pygaera anachoreta, curtula und pigra, sowie einiger ihrer Bastarde, usw. Zschr. f. ind Abst.- und Vererbungslehre, 9, 1913. — Gerschler M. W.: Über alternative Vererbung von Cyprinodontiden-Gattungen. Zsch. f. ind. Abst.- und Vererbl., 12, 1914. — Godlewski E. jun.: Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Arch. f. Entw.-Mech. 20, 1906. — Godlewski E. jun.: Plasma und Kernsubstanz in der Entwicklung der Echiniden. Arch. f. Entw.-Mech. 26, 1908. — Goldschmidt R.: Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig, 1920. Goldschmidt R.: Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin, 1920. — Gregory R. P.: On variegation in Primula sinensis. Journ. of Genetics, 4, 1915. Heribert-Nilsson N.: Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung Salix. Lunds Univ. Artkrift, 14, 1918. — Ikeno S.: Studies on the hybrids of Capsicum annuum. Journ. of Genetics, 6, 1917. — Lehmann E.: Weitere Epilobiumkreuzungen Ber. d. d. bot. Ges, 37, 1919. — Lidforss B.: Studier öfver Artbildningen inom släktet Rubus. Arkiv för Botanik, 4 1905—7. — Morgan T. H., Sturtevant, Muller and Bridges: The mechanism of Mendelian heredity. New-York, 1915. — Noack K. L.: Vererbungsversuche mit buntblättrigen Pelargonien. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg, 49. 1924. — Oltmanns Fr.: Morphologie und Biologie der Algen. Jena 1922. — Ostenfeld C. H.: Castration and Hybridisation Experiments with som species of Hieracia. Bot. Tidskr. 27, 1906. — Ostenfeld C. H.: Further Studies on the apogamy and hybridisation of the Hieracia. Zschr. ind. Abst. -u. Vererbl. 3, 1911. — Renner O.: Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. Zschr. f. ind Abst.- und Vererbl., 18, 1917. — Renner O.: Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenothern. Zschr. f. Bot., 11, 1919. — Renner O.: Ueber das Sichtbarwerden der Mendel'schen Spaltung im Pollen von Oenotherenbastarden. Ber. d. d. bot. Ges. 37, 1919 Renner O.: Die Scheckung der Oenotherenbastarde. Biolog. Zentralbl. 44, 1924. — Renner O. und Kupper W.: Artkreuzungen in der Gattung Epilobium. Ber. d. d. bot. Ges. 39, 1921. Siehe ferner die Arbeiten von Michaelis und Obereuter Ber. d. d. bot. Ges. 43, 1925. — Ruhland W. u. Wetzel K. Der Nachweis von Chloroplasten in den generativen Zellen von Pollenschläuchen. Ber. d. d. bot. Ges., 42, 1924 — de Vries H: Die Mutationstheorie. Leipzig 1901—3. — de Vries H.: Gruppenweise Artbildung. Berlin 1913. — Wichler G.: Untersuchungen über den Bastard Dianthus Armeria×Deltoides usw. Zschr. f. ind. Abst.- und Vererbl., 10, 1913. Wilson E. B. Experimental Studies on germinal Localization. Journ. Exp. Zool., 1, 1894. Winge Oe.: Om den icke mendelnde arvelighed hos bregetbladede planter Meddedels. Carlsberg Laborat., 14, 1919. — Winkler H.: Ueber die Rolle von Kern und Protoplasma bei der Vererbung. Zschr. f. ind Abst.- und Vererbl., 33, 1824. — van Wisselingh C.: Ueber Variabilität und Erblichkeit. Zschr. f. ind. Abst.- und Vererbl., 22. 1920.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Lotos - Zeitschrift fuer Naturwissenschaften

Jahr/Year: 1925

Band/Volume: 73

Autor(en)/Author(s): Mainx Felix

Artikel/Article: Die Rolle des Protoplasmas bei der Vererbung 201-217