

unter unseren klimatischen Verhältnissen die „Entartung“ des Weizens bedingen, und daß die Fremdbefruchtung im allgemeinen (Artbastardierung und Linienkreuzung) mit dem einsetzenden natürlichen Selektionsprozeß sind, die den Rückgang der Erträge hervorrufen. In

jedem Orte sind die einzelnen Weizenlinien in einem Gemisch durch natürliche Selektion während vieler Jahrhunderte ziemlich ausgeglichen, so daß die Erträge in wenigen Jahren im Gemisch nicht so schnell zurückgehen können, als wie es bei Kreuzungen der Fall ist.

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Berlin, Berlin-Dahlem.)

## Die genaue Bestimmung des Zeitpunktes der Mendelspaltung.

(Sammelreferat.)

Von **Friedrich Brieger.**

Es galt lange Zeit in der Botanik als eine feststehende Tatsache, daß die Chromosomenreduktion und damit auch die Mendelspaltung in der ersten der beiden Reifeteilungen vor sich gehen sollte. Ein einwandfreier Beweis für diese Ansicht fehlte jedoch. Neuere Untersuchungen haben nun eindeutig gezeigt, daß diese Annahme in

eine Paarung homologer Chromosomen durchgeführt wird, sondern daß außerdem die Längsteilung jedes einzelnen Chromosoms erfolgt, so daß wir je vier eng verschlungene Längshälften, vier Chromatiden, in den späten Prophasen und frühen Metaphasen der I. Reifeteilung vereint vor uns haben. Die Gesamtzahl dieser Chromo-

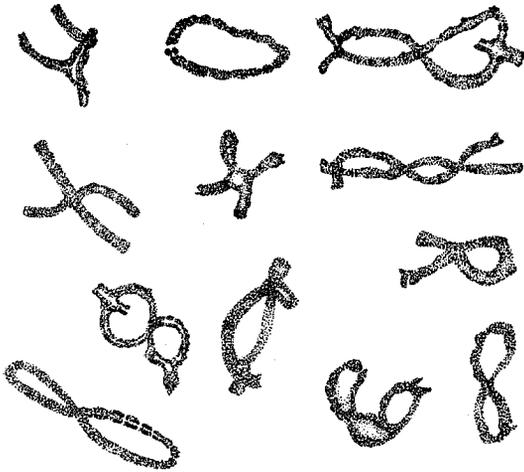


Abb. 1. Frühe Prophase („Diplotän“) der Tulpe. Die 12 Chromatidentetraden aus einem Kern sind getrennt gezeichnet (nach NEWTON 1927).

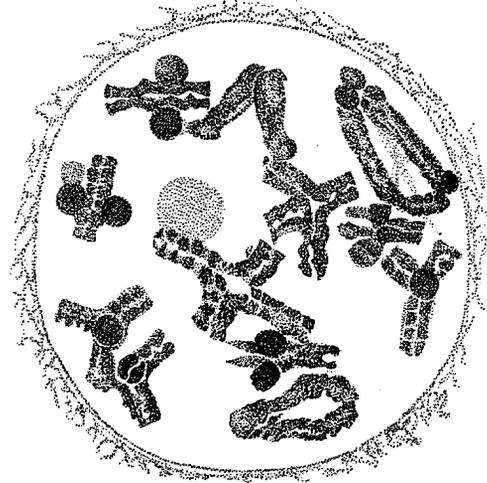


Abb. 2. Diakinese der Tulpe mit 12 Chromatidentetraden (nach NEWTON 1927).

keiner Weise allgemein gültig ist. Wir können vielmehr mit Sicherheit sagen, daß in dieser Beziehung kein prinzipieller Unterschied zwischen den beiden aufeinander folgenden Reifeteilungen besteht. Die äußerlich bei vielen, aber auch nicht allen Objekten, feststellbaren Unterschiede im Teilungsverlauf, die FLEMMING (1887) veranlaßt hatten, die erste Teilung als die heterotypische, von der Normalform somatischer Mitosen abweichende zu bezeichnen, die zweite dagegen als homöotypische, den somatischen Mitosen ähnliche, sind nur zellmechanisch bedingt.

Wir haben heute allen Grund, anzunehmen, daß in den Prophasen der Reifeteilung nicht nur

somengruppen, die wir korrekterweise nicht als Paare oder „Gemini“, sondern als „Chromatiden-Tetraden“ bezeichnen müssen, entspricht der haploiden Chromosomenzahl des betreffenden Organismus. Nur selten sind diese Chromatidentetraden im Präparat direkt nachweisbar. Bei den meisten Objekten neigen die Chromosomen in den kritischen Vorstadien der ersten Reifeteilung zu Verklumpung und starker Farbstoffspeicherung. Eine Ausnahme machen unter den Pflanzen vor allem Liliaceen, im Tierreich die Heuschrecken. In Abb. 1 und 2 sind von der Tulpe frühe Prophasen und eine Diakinese abgebildet, in denen man deutlich 12 Chromatidentetraden erkennen kann.

Die vier Chromatiden werden nun in zwei Teilungsschritten auf die vier Tochterzellen oder Gonen, die aus jeder Sporenmutterzelle zunächst entstehen, verteilt. Es erscheint hierbei gleichgültig, ob in der I. Teilung die Längshälften je

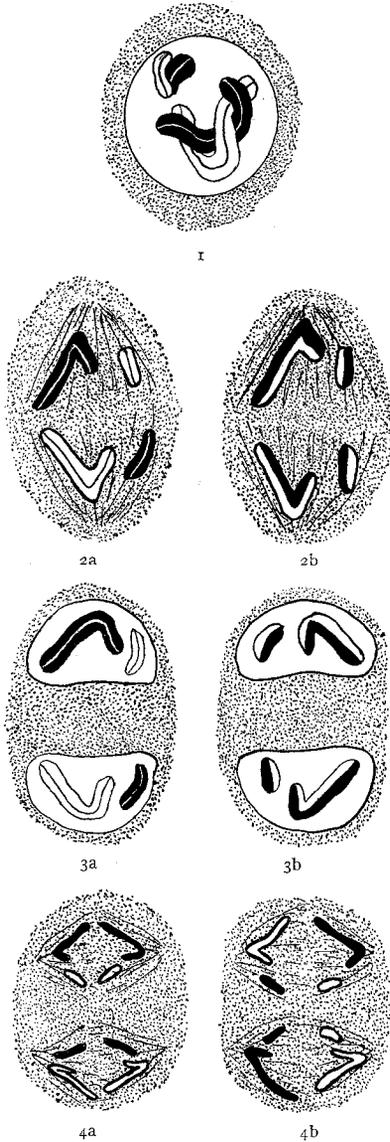


Abb. 3. 1. Prophase der Reifeteilungen mit 2 Chromatidentetraden: Schwesterchromatiden in gleicher Farbe. — 2a, 3a, 4a Teilungsverlauf bei Praereduktion in I und Postaequation in II. — 2b, 3b, 4b. Teilungsverlauf bei Praeaequation in I. und Postreduktion in II. Fig. 2 stellt die I. Anaphase, 3 die Interkinese und 4 die II. Anaphase dar (Original).

eines Chromosoms zusammenbleiben und sich also praktisch die ganzen homologen, von den verschiedenen Eltern stammenden Chromosomen trennen — *Praereduktion in I.*, *Postaequation in II.* — oder ob umgekehrt in der I. Teilung je zwei homologe Chromatiden zusammenbleiben und die Trennung dieser Chromatiden erst in der

II. Teilung erfolgt, — *Praeaequation in I. und Postreduktion in II.* — (vgl. Abb. 3).

Bei den meisten Objekten läßt sich die Alternative, die sich durch die Schlagworte: *Praereduktion* und *Postreduktion* charakterisieren läßt, nur mittels komplizierter Hilfsmethoden entscheiden. Nur wenige Objekte ermöglichen eine cytologische entscheidende Analyse. Oft kommt man erst durch eine genetische Analyse der aus den beiden Reifeteilungen hervorgehenden vier Zellen, der Gonen, unter Ausnutzung der jeweiligen besonderen entwicklungsphysiologischen Verhältnisse zum Ziele.

Cytologische Untersuchungen.

Eine cytologische Feststellung des Zeitpunktes der Reduktion läßt sich nur dann durchführen, wenn die sich paarenden Chromosomen verschie-

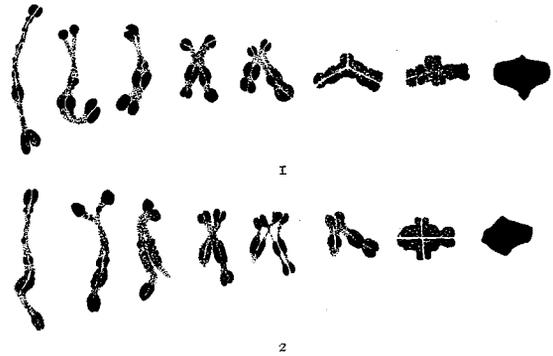


Abb. 4. Formveränderung von Chromatidentetraden bei *Phrynotettix magnus* von dem Diplotän bis zur Metaphase der I. Reifeteilung. 1 Eine homomorphe, — 2 eine heteromorphe Tetrade. (Nach WENRICH 1916).

den gebaut sind (Heterochromosomen) oder wenn ungepaarte Chromosomen (Univalente) an den Teilungen teilnehmen.

*Heterochromosomen* finden sich als Geschlechtschromosomen weit verbreitet im Pflanzenreich und Tierreich (vgl. z.B. BRIEGER 1931). Aber auch unter den Chromosomen, die keine Geschlechtsfaktoren enthalten, kommen gelegentlich ungleiche Paare vor. In allen diesen Fällen kann man also bereits an der Form der Chromatiden entscheiden, ob sich gleichgeformte Gebilde voneinander trennen (Aequation) oder verschieden geformte Stücke (Reduktion).

In Abb. 4 sehen wir in der oberen Reihe die allmähliche Formveränderung einer homomorphen Chromatidentetrade von der Prophase bis zur Metaphase der ersten Reifeteilung der Heuschrecke *Phrynotettix magnus* nach WENRICH (1916), und zum Vergleich in der zweiten Zeile die entsprechenden Bilder einer heteromorphen Tetrade.

Bei der Abb. 5 sind dann auch die beiden Verteilungsmöglichkeiten bei den heteromorphen Tetraden angegeben. Bis zur Diakinese ist die Entwicklung noch ganz gleichartig. Dann gibt es zwei Möglichkeiten, je nachdem wie sich die Tetraden in die Teilungsspindel einordnen. In der Abbildung ist die Spindelachse vertikal zu denken. Dann zeigt also die obere Reihe den Teilungsverlauf in I. Metaphase und Anaphase bei Praeaequation, wobei also je ein kurzes und ein langes Chromatid an jeden Pol gelangt, die untere Reihe dagegen den Ablauf bei Praereduktion. Hier gehen an den oberen Pol die beiden kurzen, an den unteren die beiden langen Chromatiden.

CAROTHERS (1926) hat die Untersuchungsergebnisse, die auf Grund ähnlicher Bilder bei verschiedenen Tieren gefunden wurden zusammengestellt. Einige dieser Ergebnisse seien auch hier

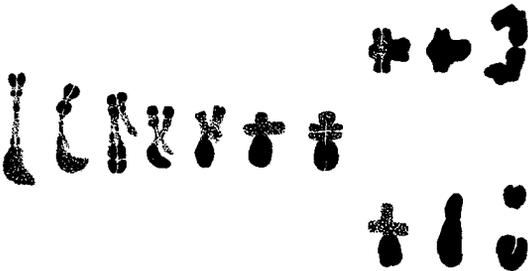


Abb. 5. Prophase, I. Metaphase und I. Anaphase einer heteromorphen Chromatidentetrade bei *Phrynotettix magnus*. Die ersten 7 Figuren von links zeigen die Veränderungen von Diplotän bis Diakinese. Es folgt Metaphase und Anaphase bei Praeaequation (oben) und bei Praereduktion (unten) (nach WENRICH 1916).

wiedergegeben. Es sind dies Angaben, die zeigen, daß sich einzelne Chromosomen in dem gleichen Individuum verschieden verhalten können, und ferner daß es für ein und dasselbe Chromosom nicht unveränderlich festzustehen braucht, ob es praereduziert oder postreduziert wird.

*Trimerotropis citrina* (nach WENRICH) Chromosom I: 95% Praereduktion, Chromosom II: 10% Praereduktion.

*Mecostethus bicolor* (nach WENRICH) Chromosom I und ebenso Chromosom II: je 1% Praereduktion.

*Mecostethus gracilis* (nach WENRICH) Chromosom I: 20% und Chromosom II: 22% Praereduktion.

*Phrynotettix magnus* (nach WENRICH) Chromosom B 0% Praereduktion. Das C-Chromosom trat in drei verschiedenen Formen auf, von denen zwei heteromorphe Kombinationen C<sub>1</sub> und C<sub>3</sub> untersucht wurden: C<sub>1</sub>-Typ 50% Praereduktion, C<sub>3</sub>-Typ 0% Praereduktion.

Die heteromorphen Geschlechtschromosomen

zeigten in 20 Spezies Praereduktion, in 13 Arten dagegen Postreduktion.

Leider fehlen noch genaue Angaben über das Verhalten heteromorpher Chromosomen bei Pflanzen. Aber es kann nicht zweifelhaft sein, daß sie sich genau so verhalten wie die Chromosomen der eben kurz besprochenen Heuschrecken.

Das Verhalten *ungepaarter Chromosomen* ist im Pflanzenreich bei polyploiden Formen und bei Artbastarden untersucht worden. Wir müssen uns allerdings hier zuerst noch klarmachen, was bei ungepaarten (asynetischen, univalenten)

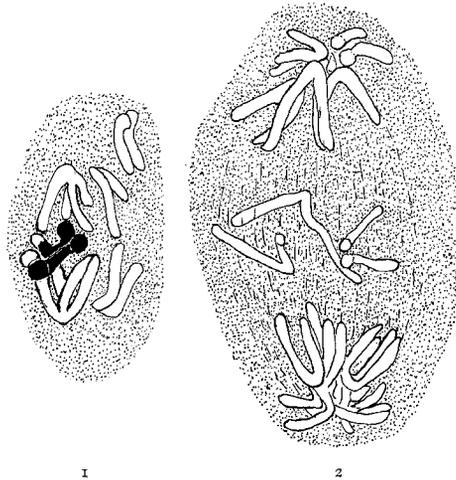


Abb. 6. Metaphase und Anaphase der I. Reifeteilung der triploiden Hyazinthe „King of the Blues“. 1 Späte Metaphase, links 2 Chromatidenpaare bereits getrennt, eines in der Äquatorialebene, — rechts zwei Paare wandern an den oberen, eines an den unteren Spindelpol. 2 Späte Anaphase. In der Äquatorialebene zwei ungepaarte Chromatidenpaare, die sich äquationell teilen. (Original)

Chromosomen die Ausdrücke Post- und Praereduktion bedeuten. Eine Reduktion liegt allgemein dann vor, wenn Chromosomen ohne eine äquale Längsspaltung auf die Spindelpole verteilt werden, oder richtiger wenn Geschwister-tetraden zusammenbleiben, eine Aequation dann, wenn sich Geschwisterlängshälften voneinander trennen (vgl. BRIEGER 1928).

In Abb. 6 sind Teile aus Metaphasen bzw. Anaphasen einer triploiden Hyazinthenvarietät „King of the Blues“ abgebildet. Die Hyazinthen sind für unsere Zwecke besonders günstige Objekte, weil hier, wie auch bei anderen Liliaceen, bereits in der Metaphase der I. Reifeteilung die einzelnen Chromatiden mit Leichtigkeit zu sehen sind. Da es sich um ein triplodes Individuum handelt, sind jeweils  $2 \times 3 = 6$  Chromatiden vereinigt. Wenn die erste Teilung die Reduktionsteilung ist, dann müßten ein Chromatidenpaar nach dem einen Pol, die beiden anderen nach dem Spindelpole wandern (Abb. 6, 1 rechts). Die Abbildung zeigt aber auch, daß in manchen

Fällen die erste Teilung für 2 Chromatidenpaare reduktionell verläuft, für das dritte dagegen äquationell. In Abb. 6 1 links liegt dieses dritte Paar noch ungeteilt in der Spindelmitte. Abb. 6, 2 zeigt dann, wie zwei solche zurückgebliebene Chromatidenpaare bereits in der I. Metaphase äquationell verteilt werden.

In Abb. 7 sind drei Anaphasen des Bastards *Nicotiana Rusbyi*  $\times$  *N. silvestris* mit 24 ungepaarten, asyndetischen Chromosomen zu sehen. Die Zahl 24 wird in den Figuren nicht immer erreicht, da sich die Chromosomen teilweise überdecken. Man sieht eindeutig, daß sich in den beiden ersten Bildern alle Chromosomen in der ersten Reifeteilung, in dem letzten alle bis auf eines, ungeteilt auf die Pole verteilen: Praereduktion. Nur ein einziges Chromosom führt bereits in der ersten Reifeteilung eine Praeäquation durch (Fig. 3). Die ganzen Chromosomen bzw. die Chromatidenpaare werden also in der Mehrzahl praereduktionell und postaequationell verteilt.

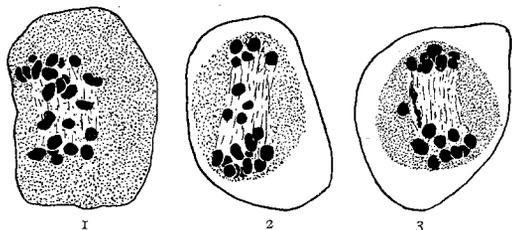


Abb. 7. Metaphasen und Anaphasen der I. Reifeteilung des asyndetischen Bastards *Nicotiana Rusbyi*  $\times$  *silvestris*. Praereduktion, bis auf ein Chromosom in Fig. 3 (Original).

Wir wollen auch wieder ein Beispiel besprechen, das uns zeigt, wie variabel die Verhältnisse sein können. In Abb. 8 sind Bilder der Reifeteilungen des Bastards *Triticum monococcum* ( $n = 7$ )  $\times$  *T. turgidum* ( $n = 14$ ) nach SAX (1922) wiedergegeben, bei denen man deutlich erkennt, daß die 7 Univalenten in der ersten Teilung als ganze, also reduktionell auf die Pole verteilt werden. In der gleichen Kreuzung, aber wohl unter Verwendung anderer Ausgangsvarietäten, fand THOMPSON (1926) eine Praereduktion der Univalenten. KIHARA (1924) fand sowohl Prae- wie Postreduktion. Bei den Bastarden *T. vulgare* ( $n = 21$ )  $\times$  *T. durum* ( $n = 14$ ) (Abb. 9) werden nach allen Autoren dagegen die Univalenten bereits deutlich in der ersten Teilung längsgespalten (Praeäquation, Abb. 9, Fig. 2 u. 3) und die einzelnen Chromatiden dann in der II. Teilung ungeteilt auf die Pole verteilt (Postreduktion Abb. 9, Fig. 4).

Tetradenanalyse bei Pflanzen.

*Analyse bei monofaktorieller Spaltung.* Eine solche ist nur dann durchführbar, wenn man so genau den Verlauf der beiden Reifeteilungen

kennt, daß man weiß, welche von den vier Genen in der ersten und zweiten Reifeteilung getrennt wurden.

Ein besonders günstiges Objekt sind hier

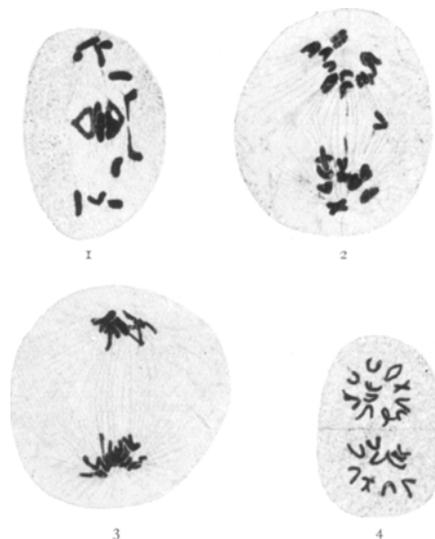


Abb. 8. Reifeteilungen des Bastards *Triticum monococcum*  $\times$  *turgidum*. Fig. 1—3: I. Teilung, Fig. 4: II. Metaphase in Polansicht. Praereduktion der sieben Univalenten (nach SAX 1922).

gewisse Ustilagineen, von denen HÜTTIG (1931) *Ustilago Hordei* eingehend untersuchte. Die diploide Brandspore keimt bei diesem Pilze zu

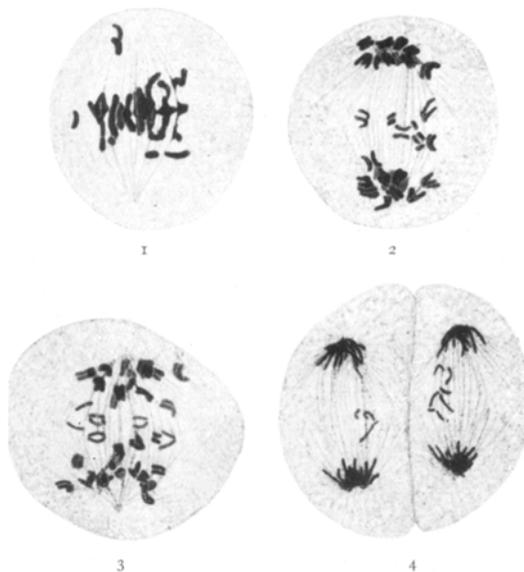


Abb. 9. Reifeteilungen des Bastards *Triticum vulgare*  $\times$  *durum*. Praeäquation der Univalenten (nach SAX 1922).

einem kurzen Faden aus, in den der Kern eintritt (vgl. die Abbildung bei HÜTTIG 1932). Bald darauf erfolgt die erste Reifeteilung, deren Spindel, abgesehen von ganz seltenen

Ausnahmen immer in der Längsrichtung des Fadens steht. Unmittelbar nach der Teilung werden die beiden Kerne im Promycel durch eine Querwand voneinander getrennt. Nun folgt die zweite Teilung, deren Spindeln wieder in der Längsachse orientiert sind und auf die auch wieder unmittelbar die Bildung je einer Querwand folgt. Am Schlusse beider Teilungen wird also das sogenannte Promycel aus vier hintereinanderliegenden Zellen gebildet. Die mittlere der drei Querwände ist die Teilungswand der ersten Reifeteilung, die beiden rechts und links von ihr gelegenen Wände sind die Produkte der zweiten Reifeteilung. Aus der Lage der Zellen kann man also mit Sicherheit schließen, welche Kerne im ersten Teilungsschritt getrennt worden waren und welche im zweiten. Ein nachträgliches

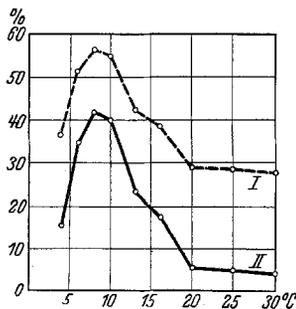


Abb. 10. I Häufigkeit der Mittelkopulationen und II der praereduzierten Promycelien bei *Ustilago hordei* in Abhängigkeit von der Temperatur (nach HÜTTIG 1931).

Wandern und Aneinandervorbeigleiten der Kerne ist ja durch die sofortige Bildung von Zellwänden unmöglich gemacht.

Der Erbfaktor, dessen Spaltung von HÜTTIG genauer verfolgt wurde, ist der Geschlechtsfaktor (A, a). Dieser Faktor kontrolliert bekanntlich den Kopulationsablauf in der Weise, daß nur solche Zellen miteinander sexuell reagieren, die einen verschiedenen Faktor führen, d. h. also A-Zellen reagieren mit a-Zellen. Unter bestimmten Außenbedingungen erfolgt die Kopulation auch unmittelbar am Keimmycel. Durch kurze Zellenschläuche treten je zwei Zellen miteinander in Verbindung, die beiden Kerne treten in diese Brücken und die Brücken wachsen darauf unter konjugierten Kern- und Zellteilungen zu dem zygotischen, diplophasischen Mycel aus, das dann später wieder — nach der Infektion eines geeigneten Wirtes — zur Bildung der Brandsporen übergeht. Je nach der Lage der Kopulationsbrücken kann man nun zwei Typen unterscheiden: Es können die beiden endständigen und die beiden mittleren Zellen miteinander kopulieren, *Mittelkopulation*, oder es kopulieren

je eine mittlere und eine randständige Zelle miteinander: *Randkopulation* (Abbildungen bei HÜTTIG). Der Verlauf der Kopulationskanäle zeigt uns, welche Zelle das gleiche A- bzw. a-Allel führen.

Wir können nun aus der Häufigkeit, mit der Rand- und Mittelkopulationen auftreten, schließen, ob der Geschlechtsfaktor im ersten oder zweiten Teilungsschritt getrennt worden ist. Auf Grund dessen, was wir oben über die chromosomalen Verhältnisse in den Prophasen der Reifeteilungen ausgesagt haben, wissen wir, daß sich zu diesem Zeitpunkte jeweils vier homologe Chromatiden zusammengefunden haben, die dann in den zwei Teilungsschritten auf die vier Tochterzellen verteilt werden. Dem entsprechend müssen wir auch die genetische Konstitution in diesem Zeitpunkt als „tetraploid“ angeben, also im vorliegenden Falle als Prophase AAaa. Dann ergeben sich weiter die beiden folgenden Möglichkeiten.

I. Teilung bei *Praereduktion*: AA || aa

II. Teilung: A | A || a | a.

Es ist also nur Mittelkopulation möglich.

I. Teilung bei *Postreduktion*: Aa || Aa.

II. Teilung. Hier sind die beiden folgenden Verteilungstypen mit gleicher Häufigkeit zu erwarten: A | a || a | A und A | a || A | a.

Bei dem ersten ist nur Randkopulation möglich, während in dem zweiten Fall Rand- und Mittelkopulation gleich oft zu erwarten wären. Im ganzen genommen finden sich also bei Postreduktion in  $\frac{3}{4}$  der Promycelien Mittelkopulation und in  $\frac{1}{4}$  Randkopulation. Oder anders formuliert:

Alle Randkopulationen treten in postreduzierten Promycelien auf, aber nicht bei praereduzierten. Die Häufigkeit, mit der bei den postreduzierten Mycelien dann noch Mittelkopulation auftreten muß, entspricht einem Drittel der gefundenen Zahl von Randkopulationen. Der darüber hinaus noch verbleibende Überschuß von gefundenen Mittelkopulationen schließlich gibt genau die Zahl oder den Prozentsatz der praereduzierten Mycelien an. Wenn also in einem konkreten Fall 60% aller kopulierenden Promycelien Randkopulationen zeigen und 40% Mittelkopulationen, dann können wir mit Sicherheit sagen (abgesehen von dem durch Zufallsschwankungen bedingten und abschätzbaren Fehler), daß:

Postreduktion stattgefunden hat in  $60\% + 60/3 = 20\%$ , also im ganzen in 80% aller Promycelien und

Praereduktion in den restlichen 20%.

Nach dieser Methode hat HÜTTIG die Verhältnisse bei *Ustilago hordei* genau untersucht, und dabei auch zugleich die Abhängigkeit des Zeitpunktes der Mendelspaltung von der Temperatur genau ermittelt. Wie Abb. 10 zeigt, findet sich im besten Falle in 42% der Promycelien eine Praereduktion. Mit zunehmender und mit abnehmender Temperatur sinkt dieser Wert sehr schnell, so daß bei den extremeren Temperaturen fast nur noch Postreduktion stattfindet. In neueren Untersuchungen hat dann HÜTTIG (unveröffentlicht) die Abhängigkeit von anderen Außenfaktoren eindeutig ermittelt.

Diese Versuche sind von ganz prinzipieller Bedeutung, da sie in ganz besonders eindeutiger und einwandfreier Weise beweisen, daß es keine eindeutige Antwort auf die Alternative: *Postreduktion oder Praereduktion* geben kann. Prinzipiell liegt nur für alle Organismen fest, daß eine der Reifespaltungen die Mendelspaltung darstellt. Welche es aber ist, hängt von der Konstitution des betreffenden Organismus, außerdem aber von Außenfaktoren ab.

Auch bei einigen Ascomyceten aus der Gattung *Neurospora* war es möglich, für den Geschlechtstfaktor und Gene für die Mycelfarbe und Konidienbildung aus der Lage der Askussporen zu ermitteln, wann die Reduktion stattgefunden hat (DODGE, WILCOX, LINDEGREN). Bekanntlich finden in den diploiden Askis drei Teilungen nacheinander statt und die resultierenden (2, 4, 8) Kerne bleiben zunächst nackt im Schlauchplasma liegen. Es werden keine Querwände wie bei *Ustilago* gebildet. Trotzdem findet nach den Untersuchungen bei *N. sitophila* und wohl ebenso bei der nahestehenden *N. crassa* kein Aneinandervorbeigleiten der Kerne statt, sondern diese bleiben — ähnlich wie bei *Ustilago* — in der Reihenfolge hintereinander liegen, wie sie gebildet waren. Bei der dritten Art *N. tetrasperma* findet ein solches Vorbeigleiten der Kerne statt, weshalb wir diese etwas komplizierteren Verhältnisse nicht genauer berücksichtigen wollen. (Vgl. Abb. 11, 1 und die neuesten Angaben bei LINDEGREN 1932.) Es hat sich auch herausgestellt, daß als Reifeteilungen bei diesen Arten nur die ersten beiden Teilungen in Betracht kommen, nicht die dritte, so daß wir dadurch etwa bedingte Komplikation außer acht lassen können (vgl. Abb. 11, 3).

Unter Berücksichtigung der Lage der acht Sporen im Askus ergeben sich bei Praereduktion für den mit + und — bezeichneten Geschlechtstfaktor und bei Postreduktion für den Mycelfarbfaktor die in der Abbildung wiedergegebene Anordnung der verschiedenen + und — Sporen (Abb. 11, 2).

Durch Isolierung der Sporen unter genauer Berücksichtigung ihrer Lage im Askus und nachfolgende Kombination der aus ihnen entstandenen Haplomycelien zur Ermittlung des anzuwendenden Geschlechtstfaktors konnte ermittelt werden, wie häufig sich Prae- und Postreduktion findet. LINDEGREN (1932) fand bei *Neurospora crassa* 85% Praereduktion und 15% Postreduktion. Das Verhältnis bei den Arten

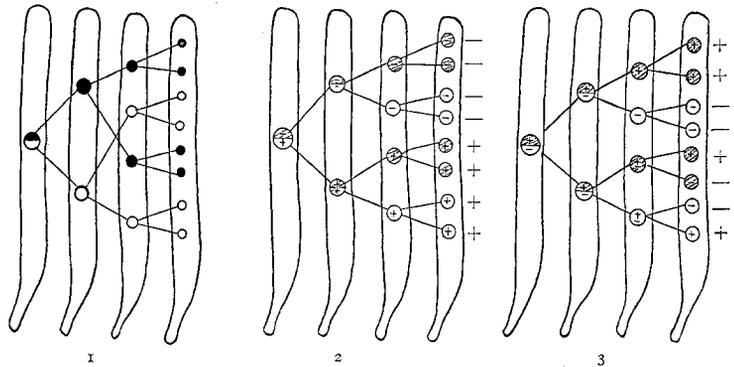


Abb. 11. Verschiedene Möglichkeiten der Verteilung der Gene auf die acht Askussporen bei Ascomyceten. — 1. Eine der Verteilungsmöglichkeiten, die sich ergeben, wenn in der II. Teilung die Kerne aneinander vorbeigleiten wie bei *Neurospora tetrasperma*. — 2. Normalfall von *N. sitophila* mit Praereduktion des Geschlechtstfaktors (+ und —) und Postreduktion des Farbfaktors (schraffiert und glatt). — 3. Verteilung unter der Annahme, daß die erste Teilung im Askus somatisch ist, die zweite und dritte erst die Reifeteilungen vorstellen; außerdem in der oberen Askushälfte doppelte Praereduktion, in der unteren Praereduktion des Farbfaktors und Postreduktion des Geschlechtstfaktors. Dieser Modus ist bisher noch nicht beobachtet worden (nach LINDEGREN 1932).

*sitophila* und *tetrasperma* scheint annähernd das gleiche zu sein.

*Analyse bei bifaktorieller Spaltung.* Hier liegen die Verhältnisse günstiger. Es genügt unter Umständen die Aufzucht der vier Gonen, um zu entscheiden, ob Praereduktion beider Genpaare, ob Postreduktion beider Genpaare oder schließlich Praereduktion des einen und Postreduktion des anderen vorliegt. Allerdings gestattet diese Methode im letzten Falle nicht den Nachweis, welches Allelenpaar praere- bzw. postreduziert wurde.

Wir müssen uns erst wieder ausrechnen, welche Verhältnisse wir zu erwarten haben. Wir wollen annehmen, daß es sich um die Spaltung einer Dihybriden Aa Bb handelt. Die Prophasenkonstitution ist dann wieder tetraploid: AAaa BBbb.

*Praereduktion beider Allelenpaare:*

I. Teilung: AA BB || aa bb (oder etwa AAbb || aa BB usw.).

II. Reifeteilung: AB | AB || ab | ab oder etwa Ab | Ab || aB | aB. Jedenfalls finden wir immer nur zwei verschiedene Genotypen in einer Tetrade: *ditype Tetraden*.

*Postreduktion beider Allelenpaare:*

I. Reifeteilung: Aa Bb | Aa Bb,

II. Reifeteilung: AB | ab || AB | ab oder AB | ab || Ab | aB.

Es ergeben sich hier zwei Fälle mit gleicher Häufigkeit. Die Tetraden können zwei oder auch vier Genotypen umfassen: *ditype und tetratype Tetraden im Verhältnis 1:1*.

*Postreduktion des einen Genpaares (etwa A | a) und Praereduktion des anderen (etwa B | b):*

I. Reifeteilung: Aa BB || Aa bb,

II. Reifeteilung: AB | aB || Ab | ab (und die entsprechenden Permutationen).

Hier treten also *nur tetratype Tetraden* auf.

Wenn also in einem Experiment nur tetratype oder nur ditype Tetraden auftreten, ist der Sachverhalt eindeutig geklärt. Wenn dagegen beide Formen auftreten, so kann irgend eine Kombination der Reduktionsmöglichkeiten vorliegen, ohne daß wir die Frage weiter entscheiden können. Nur wenn die beiden Typen nicht gleich häufig sind, können wir noch aussagen, daß bei Überschuß von ditypen Tetraden doppelte Praereduktion bevorzugt ist, bei Überschuß der tetratypen, daß Praereduktion des einen, Postreduktion des anderen recht häufig ist. Abgesehen davon zeigen tetratype Tetraden immer an, daß mindestens ein Gen postreduziert wird.

Wir wollen nun die zahlreichen Versuchsergebnisse an Vertretern der verschiedensten Verwandtschaftskreise ganz kurz aufführen.

Algen: *Chlamydomonas spec.* nach PASCHER (1916, 1918) 5 ditype Tetraden zu 1 (oder 3?) tetratypen Tetraden.

Pilze: *Phycomyces* nach BURGEFF (1928) 78 ditype zu 63 tetratypen Tetraden.

*Neurospora* nach DODGE (1929, 1930, 1931) ditype und tetratype Tetraden.

*Schizophyllum* (Basidiomycet) nach KNIPE (1922) 35 ditype und keine tetratypen Tetraden, nach KNIPE (1928) auch tetratype Tetraden.

*Collybia velutipes* (Basidiomycet) nach FUNKE (1924) 1 ditype zu 3 tetratypen Tetraden.

*Hypholoma fasciculare* (Basidiomycet) nach FUNKE (1924) 2 ditype zu 4 tetratypen Tetraden.

*Coprinus fimetarius* nach HANNA (1925),

BRUNSWICK (1926), NEWTON (1926) 85 ditype zu 68 tetratypen Tetraden.

*Ustilago* nach DICKINSON (1927) ditype und tetratype Tetraden.

*Funaria hyrometrica* (Laubmoos) nach WETTSTEIN (1924) nur ditype Tetraden.

*Sphaerocarpus Donellii* (Lebermoos) nach ALLEN (1930) für das Geschlechtsfaktorenpaar und das Gen für vielzweigig (polycladous) bzw. normal: 58 ditype zu 12 tetratypen Tetraden. Für die Geschlechtsallele und das Gen blasig (tufted) bzw. normal ergab sich auch nur ein geringer Prozentsatz von tetratypen Tetraden.

Diese Zusammenstellung zeigt eines deutlich: Es gibt keine durchgehende Regel, daß etwa alle Pflanzen praereduzieren, wie man es lange Zeit geglaubt hat. Ein ausschließliches Auftreten von Praereduktion fand sich nur bei den von WETTSTEIN untersuchten Laubmoosen.

Aus der Tatsache, daß bei den Basidiomyceten oft ditype und tetratype Tetraden gleich häufig auftreten, kann man nichts Sicheres schließen. Die verhältnismäßige Häufigkeit dityper Tetraden bei *Schizophyllum* und bei *Sphaerocarpus* zeigt, daß sich hier doppelte Praereduktion oft einstellt.

Darüber, ob doppelte Postreduktion sich findet oder gleichzeitige Prae- und Postreduktion, sagt das Auftreten der tetratypen Tetraden nichts aus.

*Trihybride Spaltungen.* Über die Frage, ob alle spaltenden Gene immer gleichzeitig reduzieren, können trihybrid spaltende Tetraden etwas aussagen. Wegen der prinzipiellen Wichtigkeit dieser Frage sei sie trotz der verhältnismäßigen Spärlichkeit der bekannten Tatsachen hier diskutiert. Es liegen bisher erst einige Angaben von BURGEFF (1928, *Phycomyces*) und ALLEN (1931, *Sphaerocarpus*) vor. Es kommt neben der Unterscheidung dityper und tetratyper Tetraden noch etwas Neues hinzu. Wie KNIPE (1929) auseinandersetzt, ist es wichtig, ob je zwei der herauspaltenden Typen komplementär sind, d. h. zusammen den vollen Genbestand der Ausgangsheterozygoten liefern. Bei der Spaltung einer Trihybriden sind die folgenden Spaltungsverhältnisse zu erwarten, ausgehend von der Prophase: AAaa BBbb CCcc.

*Dreifache Praereduktion:* I. Reifeteilung: AA BB CC || aa bb cc (oder entsprechende Permutationen).

II. Teilung: ABC | ABC || abc | abc.

Nur ditype Tetraden.

*Doppelte Praereduktion (A | a, B | b) und einfache Postreduktion (C | c):*

I. Teilung: AA BB Cc || aa bb Cc,  
 II. Teilung: ABC | ABC || abc | abc.

Nur tetratype komplementäre Tetraden.

*Einfache Praereduktion (A | a) und doppelte Postreduktion (B | b, C | c):*

I. Teilung: AA Bb Cc || aa Bb Cc,  
 II. Teilung:

ABC | Abc || aBC | abc tetratyp komplementär,  
 ABC | Abc || aBc | abC tetratyp nicht komplementär,  
 Abc | Abc || aBC | abc tetratyp nicht komplementär,  
 Abc | Abc || aBc | abC tetratyp komplementär.

Nur tetratype Tetraden, davon 1 komplementär zu 1 nicht komplementär.

*Dreifache Postreduktion:*

I. Teilung: Aa Bb Cc || Aa Bb Cc,  
 II. Teilung:

ABC | abc || ABC | abc dityp,  
 ABC | abc || Abc | abC tetratyp komplementär,  
 ABC | abc || AbC | aBc tetratyp komplementär,  
 ABC | abc || Abc | aBC tetratyp komplementär,  
 Abc | abC usw.

1 ditype zu 3 tetratypen komplementären Tetraden.

Bei *Sphaerocarpus* untersuchte ALLEN 24 für die bereits erwähnten Gene trihybrid spaltende Tetraden lückenlos, und erhielt das folgende Ergebnis:

ditype Tetraden . . . . .	20
tetratyp komplementär . . . . .	4
tetratyp nicht komplementär . . . . .	0

Aus dem häufigen Vorkommen dityper Tetraden geht eindeutig hervor, daß oft alle drei heterozygoten Gene sich praereduktionell teilen. Aus dem Fehlen nicht komplementärer Tetraden könnte man ableiten, daß einfache Praereduktion und doppelte Postreduktion nicht vorkommt. Aber zu einer sicheren Angabe sind die Zahlen zu gering.

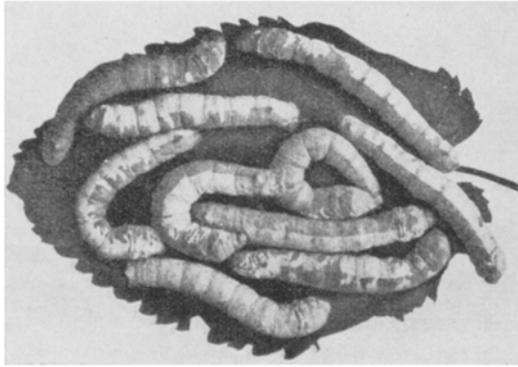
Bei *Phycomyces* analysierte BURGEFF (1928) einige Tetraden, mit einer Aufspaltung für die drei Genpaare: +/—; normale Sporangien (*Blakesleanus*) / angeschwollene Sporangienträger (*piloboloides*); normaler Mycelwuchs (Arb) / strauchtig verzweigt (*arbusculus*) und fand: 0 ditype zu 4 tetratypen komplementären zu 3 tetratypen nicht komplementären Tetraden. Bei anderen Trihybriden, die neben den Genpaaren +/— und Arb/arb für den Farbfaktor Pal/pal spalteten, fand er: 1 ditype zu 5 tetratypen komplementären zu 1 tetratyp nicht komplementärer Tetrade. Auch hier sind die Zahlen noch zu klein, um sichere Schlüsse abzuleiten.

Indirekte Tetradenanalyse bei Tieren.

Bei den Insekten ist, wie zuerst WHITING und seine Mitarbeiter (1924—1931) und vor allem GOLDSCHMIDT und sein Mitarbeiter KATSUKI (1927—1932) in einer Reihe von Arbeiten zeigten, eine Art „Tetradenanalyse“ möglich. In der Regel degenerieren ja bei der tierischen Eireifung drei von den vier Kernen, die im Verlaufe der beiden Reifungsteilungen gebildet werden. Der übrigbleibende Kern, der Eikern, wird dann von einem Spermakern befruchtet. Bei *Habrobracon* und vor allem bei gewissen Stämmen von *Bombyx mori* werden aber auch zweikernige Eier gebildet, deren beide Kerne durch je einen Spermakern befruchtet werden können. Es entsteht dann eine Raupe und später ein Imago, deren Zellen ein Mosaik der Abkömmlinge der beiden befruchteten Eikerne darstellt.

Dieser zweite „Eikern“ entsteht nun auf folgende Weise, wie neuerdings GOLDSCHMIDT und KATSUKI (1931) einwandfrei feststellen konnten, nachdem sich bei *Bombyx* herausgestellt hatte, daß ein rezessives Gen in homozygotem Zustand das Auftreten dieser zweikernigen Eier ermöglicht (GOLDSCHMIDT und KATSUKI 1928). Nach der ersten Reifeteilung wandert der eine der beiden Tochterkerne als „Richtungskern“ in der üblichen Weise an die Peripherie des Eies, um dort früher oder später zu degenerieren. Der andere Kern führt seine zweite Reifungsteilung aus. Normalerweise wird einer dieser beiden Kerne zum Eikern, während der andere ebenfalls allmählich zugrunde geht. Bei den zweikernigen Eiern bleibt dieser Kern jedoch auch am Leben und ist ebenso funktionsfähig wie sein Schwesterkern. Das Ei enthält also zwei Kerne, die beide Abkömmlinge desselben zweiten Reifungsteilungsschrittes sind. In einer doppelten Heterozygoten haben wir dann folgende Verhältnisse zu erwarten: Erfolgt doppelte Praereduktion und damit anschließend doppelte Postaequation, dann müssen die beiden aus der zweiten Teilung hervorgehenden funktionsfähigen Eikerne immer die gleiche Konstitution haben. Nach Befruchtung mit dem Spermata eines homozygoten Männchens entsteht zwar ein Mosaik, aber da die beiden Komponenten ganz die gleiche Struktur haben, läßt sich diese Mosaiknatur nicht feststellen. Erfolgt doppelte Postreduktion, dann müssen die beiden Eikerne sich in beiden Erbfaktoren unterscheiden. Nach Befruchtung mit dem homozygoten Männchen entsteht ein Mosaiktier, dessen Teile sich in beiden Eigenschaften unterscheiden. Wird

schließlich das eine Faktorenpaar präreduziert, das andere dagegen postreduziert, so entstehen nach der Befruchtung wieder Mosaiktier. Aber die Mosaikteile unterscheiden sich nur in derjenigen Eigenschaft, für die die zweite Reife-



Abk. 12. Mosaikraupen von *Bombyx mori*, teils durchsichtig, teils undurchsichtig (nach KATSUKI 1927).

teilung den Zeitpunkt der Mendelspaltung darstellt.

Durch verschiedene Kreuzungen mit homozygot recessiven und heterozygoten Männchen gelang es GOLDSCHMIDT und KATSUKI festzu-

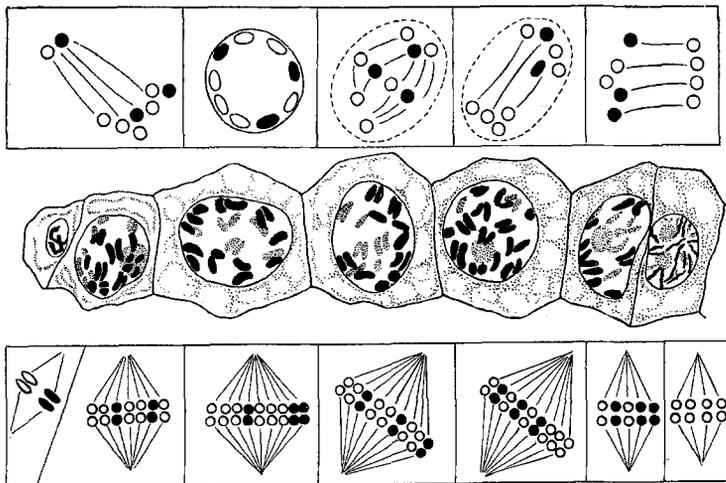


Abb. 13. Restitutionskernbildung nach der I. Reifeteilung bei dem ganz asyndetischen *Hieracium lacерum*. Obere Reihe schematische Bilder der vorausgegangenen I. Metaphasen. Mittlere Reihe die beobachteten Interkinesen. Untere Reihe die vermutlich folgenden II. Metaphasen. (Nach ROSENBERG 1926.)

stellen, daß für den Geschlechtsfaktor und ein Gen für Durchsichtigkeit bzw. Undurchsichtigkeit ( $n/N$ ) der Raupenhaut sowohl Praereduktion als auch Postreduktion vorkommen kann. Die  $N-n$ -Mosaiktier sahen aus, wie es Abb. 12 zeigt. Die Geschlechts-Mosaiktier waren Gynandromorphe.

Es ergaben sich dabei die folgenden Häufigkeiten:

Doppelte Praereduktion für  $X/Y$  und  $N/n$ : gef. 17,9% erw. 10,2%.  
 Praereduktion für  $X/Y$ , Postreduktion für  $N/n$ : gef. 17,9% erw. 26,6%.  
 Postreduktion für  $X/Y$ , Praereduktion für  $N/n$ : gef. 10,7% erw. 18,3%.  
 Doppelte Postreduktion für  $X/Y$  und  $N/n$ : gef. 53,5% erw. 45,8%.

Unter Zugrundelegen der gefundenen Zahlen stellen wir also fest, daß sich für das Geschlechtsfaktorenpaar  $X/Y$  35,8% Praereduktion findet und für das Genpaar  $N/n$  28,6% Praereduktion. Wenn man nun annimmt, daß die beiden Genpaare ganz unabhängig voneinander spalten, dann müßten sich diese Werte und die Werte für Postreduktion miteinander beliebig kombinieren. Doppelte Praereduktion wäre also zu erwarten in  $\frac{35,8 \cdot 28,6}{100} = 10,2\%$  usw. Auf diese Weise

sind die oben als „erwartet“ angegebenen Zahlen berechnet. Wie man sieht, weichen die gefundenen Werte zwar nicht sehr stark davon ab<sup>1</sup>. Es müssen aber doch wohl besondere Komplikationen noch vorliegen, die bedingen, daß die beiden Genpaare bezüglich des Zeitpunktes der Mendelspaltung nicht ganz unabhängig voneinander sind.

Für die Schlupfwespe *Habrobracon* liegt noch kein so ausgedehntes Zahlenmaterial vor. Aber bereits in seiner ersten Arbeit konnte P. W. WHITING (1924) zeigen, daß in einem Falle von vier spaltenden Genpaaren zwei praereduzierten, zwei andere postreduzierten. In den folgenden Arbeiten (1927, 1931) wurde weiteres Material beigebracht. Eine Besonderheit liegt bei *Habrobracon* noch darin, daß in der Regel die Männchen haploid sind (wie etwa auch bei der Biene). Gynandromorphe Mosaiktier entstehen also dadurch, daß in den zweikernigen Eiern nur der eine Kern befruchtet wurde. Aus dem Zygotenkern entsteht dann der weibliche Teil des Mosaiktieres,

aus dem unbefruchteten der männliche, der also in allen Eigenschaften sonst rein mütterlich sein muß.

<sup>1</sup> Da die Fehlerberechnung hier etwas kompliziert ist, soll sie nicht genau besprochen werden.

## Dyadenbildung.

Schließlich gibt die sogenannte „Dyadenbildung“ noch in manchen Fällen die Möglichkeit festzustellen, wann die Reduktionsteilung stattgefunden hat. Es kommt vor, daß durch Verschmelzungsvorgänge die eine oder die andere der Reifeteilungen rückgängig gemacht werden kann. Sehr häufig ist die Bildung eines Restitutionskernes nach der ersten Reifeteilung, d. h. eines einzigen Kernes, der sämtliche Chromosomen wieder umschließt an Stelle zweier Interkinesekerne (Abb. 13). Oft erfolgt auch eine Verschmelzung zweier Spindeln der zweiten Reifeteilung (Abb. 14). In beiden Fällen wird also die erste Teilung ausgeglichen und alle getrennten Elemente wieder vereinigt. Es können aber durch eine Verschmelzung auch die zweiten Reifeteilungen rückgängig gemacht werden.

Es entstehen in allen Fällen am Ende der beiden Reifeteilungen nur zwei Kerne, die nicht die haploide Chromosomenzahl, sondern eine höhere, unter Umständen die diploide Zahl besitzen: Dyadenbildung. Wenn man nun von einem heterozygoten Individuum ausgeht, so entstehen heterozygote Keimzellen mit vermehrter Chromosomenzahl, wenn die Reduktionsteilung rückgängig gemacht worden ist, und homozygote polyploide Keimzellen, wenn es sich bei dem Restitutionsprozeß um die Aufhebung einer Aequationsteilung handelte. Wenn man histologisch genau über den Zeitpunkt und die Art des Restitutionsvorganges einerseits genau Bescheid weiß, wenn man außerdem genau über die Homozygotie oder Heterozygotie der polyploiden Nachkommen informiert ist, dann kann man auch mit Sicherheit eine Aussage über den Zeitpunkt der Mendelspaltung machen. Bei den abgebildeten *Hieracium*- und *Nicotiana*-Bastarden konnte man danach feststellen, daß zum mindesten in der Hauptsache die erste Reifeteilung der Zeitpunkt der Mendelspaltung ist.

## Schlußbemerkung.

Wir haben gesehen, daß es tatsächlich mit den verschiedensten Methoden, unter Ausnützung der jeweiligen entwicklungsphysiologischen Besonderheiten, in vielen Fällen möglich war, den Zeitpunkt der Mendelspaltung genau zu bestimmen. Wir wissen nun, daß es sich bei manchen Organismen ausschließlich dabei um die erste, bei anderen um die zweite Reifeteilung handelt, daß bei wieder anderen der Zeitpunkt nicht genau fixiert ist, wenn auch die eine der beiden Reifeteilungen bevorzugt wird. Es handelt sich hierbei offenbar um den Ablauf eines

entwicklungsphysiologischen Prozesses, der von inneren wie auch äußeren Faktoren oft sehr stark abhängig ist.

Diese Feststellungen sind bisher erst von rein theoretischen Gesichtspunkten aus wichtig. Sie bedeuten jedoch eine ganz wesentliche Vertiefung unserer grundlegenden Kenntnisse über den Vorgang der Mendelspaltung. Die Zukunft wird zeigen, ob sich nicht auch praktisch wichtige Schlußfolgerungen etwa für das Mutationsproblem oder für das Problem der künstlichen Erzeugung unreduzierter polyploider Keimzellen werden daraus entwickeln lassen.

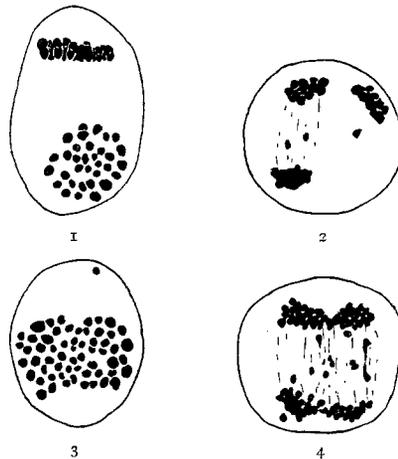


Abb. 14. *Nicotiana*, II Reifeteilungen: normale Metaphase (1) und Tetraphase (2), 3 und 4 die gleichen Stadien bei Verschmelzung der beiden Spindeln (nach BRIEGER 1928).

## Literatur.

- ALLEN, CH. E.: Gametophytic inheritance in *Sphaerocarpos* IV. Further studies of tuftedness and polyclady. *Genetics* 15, 150—188 (1930).
- BELAR, K.: Die cytologischen Grundlagen der Vererbung. *Handb. d. Vererbungswiss.*, hrsg. Baur und M. Hartmann, 412 S. Berlin, Bornträger 1928.
- BRIEGER, F.: Über die Vermehrung der Chromosomenzahl bei dem Bastard *Nicotiana tabacum* × *N. Rusbyi*. *Z. Abstammungslehre* 47, 1—53 (1928).
- BRIEGER, F.: Geschlechtschromosomen im Pflanzenreich (Sammelreferat). *Züchter* 3, 83—92 (1931).
- BRUNSWIK, H.: Die Reduktionsteilung bei den Basidiomyceten. *Z. Bot.* 18, 481—498 (1926).
- BURGEFF, H.: Variabilität, Vererbung und Mutation bei *Phycomyces Blakesleeanus* BGFF. *Z. Abstammungslehre* 49, 26—94 (1928).
- CAROTHERS, E.: The maturation divisions in relation to the segregation of homologous chromosomes. *Quart. Rev. Biol.* 1, 419—435 (1926).
- DICKINSON, S.: Experiments on the physiology and genetics of the Sumt Fungi. — *Cultural characters I. Their permanence and segregation.* *Proc. roy. Soc. Lond.* 102, 174—176. (1927).
- DODGE, B. O.: Nuclear phenomena associated with heterothallism and homothallism in the ascomycete *Neurospora*. *J. agricult. Res.* 35, 289—305 (1927).

DODGE, B. O.: Segregation observed in breeding the *Monilia* bread mold (*Neurospora*). *Science* 70, 222 (1929).

DODGE, B. O.: Breeding albinistic strains of the *Monilia* bread mold (*Neurospora*). *Mycologia* 22, 9—38 (1930).

DODGE, B. O.: Inheritance of the albinistic non conidial characters in interspecific hybrids in *Neurospora*. *Mycologia* 23, 1—50 (1931).

FLEMMING, W.: Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. *Arch. mikrosk. Anat.* 37 (1887).

FUNKE, G. L.: Die Isolierung von Basidiosporen mit dem Mikromanipulator. *Z. Bot.* 16, 619 623 (1924).

GOLDSCHMIDT, R.: Prae- oder Postreduktion der Chromosomen? Die Lösung eines alten Problems. *Naturwiss.* 20, 358—362 (1932).

GOLDSCHMIDT, R., u. K. KATSUKI: Zweite Mitteilung über erblichen Gynandromorphismus bei *Bombyx mori* L. *Biol. Zbl.* 48, 39—42 (1928).

GOLDSCHMIDT, R., u. K. KATSUKI: Vierte Mitteilung über erblichen Gynandromorphismus und somatische Mosaikbildung bei *Bombyx mori* L. *Biol. Zbl.* 51, 58—74 (1931).

HANNA, W. F.: The problem of sex in *Coprinus lagopus*. *Ann. of Bot.* 39, 431—457 (1925).

HÜTTIG, W.: Über den Einfluß der Temperatur auf die Keimung und Geschlechterverteilung bei Brandpilzen. *Z. Bot.* 24, 529—577 (1931).

HÜTTIG, W.: Grundlagen zur Immunitätszüchtung gegen Brandpilze (Ustilagineen). *Züchter* 4, 209 (1932).

KATSUKI, K.: Untersuchungen über erblichen Gynandromorphismus und somatische Mosaikbildung bei *Bombyx mori* L. I. *Zool. Jahrb. Abt. Phys.* 44, 1—84 (1927).

KIHARA, H.: Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Berücksichtigung des Verhaltens der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. *Mem. Coll. Sc. Kyoto Imp. Uni. B I I*, 1—200 (1924).

KNIEP, H.: Über Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung (Untersuchungen an Basidio-myzeten). *Verh. physik.-med. Ges. Würzburg N. F.* 47, 1—29 (1922).

KNIEP, H.: Vererbungserscheinungen bei Pilzen. *Bibliogr. Genetica* 5, 371—478 (1929).

LINDEGREN, C. C.: The genetics of *Nenospora* II. Segregation of the sex factors in the asci of *N. crassa*, *N. sitophola* and *N. tetrasperma*. *Bull. Torrey bot. Club* 59, 119—138 (1932).

NEWTON, D. E.: The distribution of spores of diverse sex on the hymenium of *Coprinus lagopus*. *Ann. Bot.* 40, 891—917 (1926).

NEWTON, W. C. F.: Chromosome studies in *Tulipa* and some related genera. *Linn. Soc. J. Bot.* 47, 339—354 (1927).

PASCHER, A.: Über die Kreuzung einzelliger Organismen, *Chlamydomonas*. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 34, 228—242 (1916).

PASCHER, A.: Über die Beziehungen von Reduktionsteilung zur Mendelspaltung. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 36, 163—168 (1918).

ROSENBERG, O.: Über die Verdoppelung der Chromosomenzahl nach Bastardieug. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 44, 455—460 (1926).

SAX, K.: Sterility in wheat hybrids II. Chromosome behavior in partially sterile hybrids. *Genetics* 7, 513—552 (1922).

THOMPSON, W. P.: Chromosome behavior in triploid wheat hybrids. *J. Genet.* 17, 143—148 (1926).

WENRICH, D. H.: The spermatogenesis of *Phrynotettix magnus* with special reference to synapsis and the individuality of chromosomes. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.* 60, 59—133 (1916).

WHITING, P. W.: Some anomalies in *Habrobracon* and their bearing on Maturation, Fertilization and Cleavage. *Anat. Rec.* 29, 146 (1924).

WHITING, P. W.: Mosaicism and mutation in *Habrobracon*. *Biol. Bull.* 54, 289—306 (1928).

WHITING, P. W., and ANNA R. WHITING: Gynandromorphs and other irregular types in *Habrobracon*. *Biol. Bull.* 52, 89—121 (1927).

WHITING, P. W., and M. F. STANCATI: A Gynandromorph of *Habrobracon* from a post-reduced binucleate egg. *Biol. Bull.* 61, 481—484 (1931).

WILCOX, M. S.: The sexuality and the arrangement of the spores in the ascus of *Neurospora sitophila*. *Mycologia* 20, 3—16 (1928).

(Aus der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem.)

## Das russische landwirtschaftlich-botanische Forschungsnetz.

Von **F. Merckenschlager.**

Während in Deutschland die Flucht in den Irrationalismus immer größere Formen annimmt und ein bedrohlicher Abbau der Forschung vor sich geht, wird das ungeheure Reich zwischen Minsk und Wladiwostock der Wissenschaft erschlossen. Die beigegebenen Karten, die nach einer Vorlage eines eben von der Lenin-Akademie veröffentlichten Berichtes gezeichnet wurden, zeigen das neue russische Forschungsnetz. Die Ortsangaben wurden in der Nachzeichnung meist fortgelassen, da sie den Gesamteindruck stören würden, und da die Verdichtung des Netzes in gewissen geographischen Zentren klarer in Erscheinung treten dürfte, als im Gestrüpp uns

bisher ungeläufiger Ortsnamen. Obwohl die Karten das landwirtschaftlich-botanische Versuchswesen in Rußland überhaupt zeigen, müssen sie doch vor allem den Züchtungsforscher interessieren. Denn in Rußland ist jede Versuchstation in erster Linie Zuchtstation und der Pflanzenzüchtung sind alle anderen Zweige der Agrikulturbotanik untergeordnet.

Der russische Raum gliedert sich in eine Reihe klimatischer und bodenkundlicher Sondergebiete. Die russische Züchtungsforschung teilt ihn in 14 Zuchträume ein.

1. Im *subarktisch-baltischen* Pflanzenzucht-raum (Leningrad, Karelien usw.) werden züch-