

Plasmatische Vererbung

2., unveränderte Auflage
Nachdruck der 1. Auflage von 1959

Dr. Rudolf Hagemann



Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 239
Westarp Wissenschaften · Hohenwarsleben · 2010

Mit 21 Abbildungen

Umschlagbild: Eine weißbunte Pflanze von *Antirrhinum majus*. Unten gescheckte Blätter, darüber entmischte Seitentriebe (weiß und grün), außerdem Blätter mit grünen und weißen Sektoren (vgl. Kapitel IV)

2., unveränderte Auflage
Nachdruck der 1. Auflage von 1959

Alle Rechte vorbehalten, insbesondere die der
fotomechanischen Vervielfältigung oder Übernahme
in elektronische Medien, auch auszugsweise.

© 2010 Westarp Wissenschaften-
Verlagsgesellschaft mbH, Hohenwarsleben
<http://www.westarp.de>

Gesamtherstellung: Westarp, Hohenwarsleben

Vorwort

Einen breiteren Leserkreis mit Ergebnissen und Problemen der Vererbungswissenschaft (Genetik) bekannt zu machen, ist ein dringendes Erfordernis unserer Tage. Die Schwierigkeit eines solchen Unternehmens liegt in dem ungeheueren Umfang der Ergebnisse dieser sich rasch entwickelnden Wissenschaft. Das vorliegende Heft beschäftigt sich mit der plasmatischen Vererbung. Nur hier und da wird das umfangreichere Gebiet der chromosomalen Vererbung gestreift. Trotzdem ist es im Rahmen eines Beitrages zur Neuen Brehm-Bücherei unmöglich, eine umfassende Darstellung der plasmatischen Vererbung zu geben. Darauf wurde von vornherein verzichtet. Das Ziel war vielmehr, einen Überblick über die Nachweismethoden des vom Plasma übertragenen Erbgutes zu geben und die in verschiedenen Erbträgern liegenden Komponenten des plasmatischen Erbgutes (des Plasmotypus) sowie ihr Zusammenwirken im genetischen System zu schildern. Bei den einzelnen Fragestellungen wird als Beispiel meist nur eines der zahlreichen Resultate experimenteller Forschung näher dargestellt, und zwar das nach meiner Ansicht einfachste und für den Nicht-Genetiker verständlichste. Es sei ausdrücklich betont, daß diese Auswahl keine Herabminderung des Wertes derjenigen Ergebnisse bedeutet, die um der Kürze der Darstellung willen übergangen werden mußten. Die Vielzahl der erwähnten Objekte, Pflanzen und Tiere, möge zugleich die umfassende Geltung der Grundgesetze der Vererbung bei allen Lebewesen verdeutlichen.

Diejenigen Forscher, aus deren Schriften die einzelnen Beispiele entnommen wurden, sind genannt; stammen von ihnen mehrere Arbeiten über dasselbe Gebiet, so wurde die letzte Veröffentlichung zitiert, aus der die vorhergehenden leicht zu ersehen sind.

Herr Prof. Dr. H. Stubbe gab die Anregung zu dieser Schrift und gestattete die Untersuchung seiner weißbunten Antirrhinen. Die Herren Dr. P. Michaelis, Köln, Prof. Dr. F. Oehlkers, Freiburg, Prof. Dr. J. Schwemmle, Erlangen, und Dr. A. Wild, Mainz, überließen mir

Originalfotos bzw. gaben die Erlaubnis, Abbildungen aus ihren Arbeiten übernehmen zu dürfen. Frl. R. Kilian und Herr N. Franke leisteten mir wertvolle Hilfe bei der Herstellung der Zeichnungen und Fotos. Ihnen allen sei herzlich gedankt.

Gatersleben, im Dezember 1958

Rudolf Hagemann

Inhaltsverzeichnis

I. Der Begriff der Vererbung	7
A. Das genetische System der Zelle	7
B. Scheinvererbung	8
II. Die Komponenten des Idiotypus	10
III. Der Nachweis der plasmatischen Vererbung	19
A. Die wichtigsten Kriterien	19
B. Fehlermöglichkeiten beim Nachweis plasmatischer Vererbung	21
1. Scheinvererbung	21
2. Besonderheiten in der Vermehrungsweise	21
3. Sonderfälle der chromosomalen Vererbung	22
4. Direkte Einwirkung der Mutter auf den Embryo (Biaiomorphosen)	22
5. Prädetermination	23
6. Dauermodifikationen	25
C. Nachweismethoden einer Wirkung des Plasmotypus	31
1. Operativer Austausch der Zellkerne	31
2. Verdrängung des mütterlichen Genotypes durch dauernde Rückkreuzungen mit der als Vater benutzten Sippe	32
D. Die zwei Möglichkeiten einer Wirkung des Plasmotypus	38
1. Spezifische Substratwirkung	39
2. Genetisch-konstitutive Wirkung	39
IV. Das Plastom	40
A. Der Status albomaculatus	40
B. Der Status paralbomaculatus	46
C. Plastidenvererbung bei Oenothera-Artkreuzungen	48
D. Trennung von Plastom- und Cytoplasmon-Wirkung	50
E. Anhang über die Typen der Weißbuntheit	54
V. Das Cytoplasmon	57
A. Mitochondrien als Erbträger?	57
B. Cytoplasmon-Wirkung ohne genauere Lokalisierung der Erbträger	58
VI. Grenzfälle der plasmatischen Vererbung	60
VII. Allgemeines über den Plasmotypus	64
A. Die vom Plasmotypus beeinflussten Merkmale	64
B. Die Bedeutung des Plasmotypus	65
C. Die Wechselwirkungen zwischen Plasmotypus und Genotypus — das genetische System	68
VIII. Die Einwirkung der Komponenten des Idiotypus aufeinander	73
A. Einwirkung des Plasmotypus auf den Genotypus	73
B. Einwirkung des Genotypus auf den Plasmotypus	75

IX. Die Entstehung plasmotypischer Unterschiede	76
A. Mutationen im Plasmotypus	76
B. Plasmamischung bei der Befruchtung	77
C. Umkombinationen des Plasmotypus	77
X. Schluß	82
Literaturverzeichnis	85

I. Der Begriff der Vererbung

A. Das genetische System der Zelle

Der Ausgangspunkt der Vererbungslehre oder Genetik ist die Beobachtungstatsache, daß die Lebewesen dann in sehr vielen Merkmalen übereinstimmen oder sich sehr ähneln, wenn sie in unmittelbarem oder mittelbarem Abstammungsverhältnis zueinander stehen. Den Vorgang, der dazu führt, daß sich Vorfahren und Nachkommen in ihren Merkmalen gleichen, bezeichnet man als Vererbung. Diese Merkmalsübereinstimmung kommt zustande durch die bei der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Vermehrung erfolgende Übertragung von Erbanlagen von den Vorfahren auf die Nachkommen. Die Gesamtheit der Erbanlagen oder Erbfaktoren eines Organismus nennt man sein Erbgut (Erbgefüge, Erbbild) oder seinen Idiotypus.

Die Erbanlagen bewirken oder beeinflussen in Wechselwirkung miteinander und mit der Umwelt bestimmte Merkmale eines Lebewesens. Sie liegen in spezifisch strukturierten Zellbestandteilen, den Erbträgern, die in den der Vermehrung dienenden Zellen vorhanden sind. Aufgabe der Genetik ist es, den Mechanismus der Übertragung von Erbanlagen zu studieren, die Erbanlagen in den Zellen zu lokalisieren und ihre Wirkungen zu untersuchen.

Die Erbträger sind Zellbestandteile mit der Fähigkeit zu identischer Reproduktion: Ihre charakteristische Struktur kann von den Zellen nur dann neu gebildet, d. h. vermehrt werden, wenn eine solche Struktur bereits in der Zelle vorhanden ist und bei der Neubildung als Vorbild dient. Negativ ausgedrückt heißt das: Ein identisch reproduktiver Bestandteil kann von der Zelle nicht neu hergestellt werden, wenn er von ihr einmal verloren worden ist (Kriterium des unersetzbaren Verlustes).

Daß ein Zellbestandteil die Fähigkeit der identischen Reproduktion hat, bedeutet nicht, daß er sich selbst (autokatalytisch) vermehrt, also autoreproduktiv ist wie z. B. die Desoxyribonucleinsäure-Doppelspirale des Watson-Crick-Modells. Natürlich ist jedes autoreproduktive Gebilde zugleich identisch reproduktiv, aber nicht umgekehrt. Es läßt sich sehr wohl eine identische Reproduktion ohne Vorliegen von Autoreproduktion denken. Bis jetzt ist selbst die autoreproduktive Vermehrung der Desoxyribonucleinsäure-Doppelfäden

nicht bewiesen, noch weniger die irgendeines anderen Zellbestandteils. Ein Kriterium für den Nachweis der Autoreproduktion gibt es gegenwärtig noch nicht, dagegen ist die identische Reproduktion durch das Kriterium des unersetzbaren Verlustes eindeutig gekennzeichnet (vgl. Ephrussi 1953). Bei der Suche nach Zellbestandteilen mit identischer Reproduktion wird man zunächst diejenigen ins Auge fassen, die sich durch Zweiteilung vermehren, weil hier der Zusammenhang zwischen der vorhandenen und der neu gebildeten Struktur besonders deutlich ist.

Genauso wie z. B. eine befruchtete Eizelle nicht eine zufällige Zusammenwürfelung verschiedenster Stoffe und Partikel ist, sondern eine zweckmäßig reagierende Einheit mit komplizierter und wechselseitig auf das genaueste eingespielter Organisation der einzelnen Zellbestandteile, so ist auch der Idiotypus nicht einfach die Summe isolierter Erbfaktoren, sondern ein in sich geordnetes genetisches System, dessen Komponenten aufeinander abgestimmt sind und dessen Eigenart sowohl von der Struktur der einzelnen Erbfaktoren als auch „von der Art und Weise bestimmt wird, in der diese zu einem Reaktionssystem verknüpft sind“ (Michaelis 1947).

B. Scheinvererbung

Vom Begriff der Vererbung müssen alle Fälle von „Scheinvererbung“ ausgeschlossen werden (Correns 1937). Davon seien einige Beispiele genannt:

Verfüttert man fettlösliche Farbstoffe an Schmetterlingsraupen (z. B. von *Tineola biselliella*), so werden sie von fettreichen Zellen in beträchtlichem Maße gespeichert. Auch in die Eier gelangt dabei der Farbstoff in solcher Menge, daß die sich entwickelnden Nachkommen noch etwas gefärbt sind. Die Färbung verschwindet immer mehr, je mehr der Farbstoff verdünnt wird. Mit echter Vererbung hat dies selbstverständlich nichts zu tun.

In den Zellen des Polypen *Chlorohydra viridissima* leben symbiontisch Grünalgen (Zoochlorellen), die ihn, wie in seinem Namen zum Ausdruck kommt, deutlich grün färben. Bereits die Eizellen des Polypen nehmen vom mütterlichen Körper eine große Zahl von Zoochlorellen auf, so daß die Symbiose auch bei den sich neu entwickelnden Polypen von vornherein gesichert ist. Bei der Endosymbiose von Insekten mit Bakterien und Pilzen fand man prinzipiell das gleiche (Füller 1958).

Bestimmte höhere Pflanzen (*Ardisia*, *Pavetta*) leben in Symbiose mit Bakterien, die auch in die Samenanlagen kommen, im Samen mitgenommen werden und bei der Samenkeimung unmittelbar in die Jungpflanzen gelangen. Eine solche „zyklische“ Symbiose ist von echter Vererbung klar zu trennen.

Schwieriger wird die Unterscheidung manchmal bei Viruserkrankungen. Allgemein bekannt ist die sogenannte infektiöse Chlorose vieler höherer Pflanzen, eine Viruserkrankung, die zu einer Grün-Weiß-Scheckung der Laubblätter (= Buntblättrigkeit) führt. Die Pflanzen erlangen hierdurch oft gärtnerisches Interesse als Ziergewächse. Die Scheckung kann nur durch vegetative Vermehrung der erkrankten Form erhalten werden, weil das Virus, wie bei den meisten dieser Erkrankungen, nicht in die Samen gelangt und die generative Nachkommenschaft daher gesund, d. h. hier rein grün ist. Im Jahre 1917 berichtete Ikeno über eine Buntblättrigkeit bei *Capsicum annuum*. Die Nachkommenschaft einer selbstbestäubten bunten Pflanze war einheitlich bunt. Nach den reziproken Kreuzungen¹ grün ♀ x bunt ♂ und bunt ♀ x grün ♂ traten ebenfalls nur bunte Sämlinge auf. Dieses Verhalten wurde längere Zeit als ein besonderer Typus der nicht-mendelnden Buntblättrigkeit angesehen, also eines bestimmten Vererbungsmodus, bis Ikeno (1930) feststellte, daß die Scheckung durch Pfropfung auf grüne Pflanzen übertragbar ist. Damit erwies sie sich als eine infektiöse Chlorose, die durch Eizellen und Pollen auf die Nachkommenschaft übertragen wird.

¹ Unter Kreuzung oder Bastardierung (Symbol x) versteht man die durch Verschmelzung der Geschlechtszellen vollzogene Vereinigung der Erbanlagen zweier erblich verschiedener Lebewesen (z. B. A und B) in einem Organismus.

Von reziproken Kreuzungen spricht man bei gemischtgeschlechtigen Individuen dann, wenn A und B jeweils einmal als Mutter (weiblich, ♀) und einmal als Vater (männlich, ♂) verwendet werden: A ♀ x B ♂ und B ♀ x A ♂. In den Kreuzungsformeln wird stets die Mutter zuerst genannt, daher schreibt man kürzer A x B und B x A.

Bei getrenntgeschlechtigen Individuen werden entsprechend Weibchen und Männchen zweier erblich verschiedener Linien gekreuzt:

♀ der Linie I x ♂ der Linie II und

♀ der Linie II x ♂ der Linie I.

Die Kreuzungsprodukte heißen Bastarde oder Hybriden.

Die Elterngeneration wird als P-(Parental-)Generation bezeichnet, die aufeinanderfolgenden Bastardgenerationen oder F-(Filial-)Generationen als F₁, F₂ usw. (parentes — die Eltern; filius, filia — Sohn, Tochter).

Ähnliches ergab sich bei der „mütterlichen Vererbung“ des Brustdrüsenkrebses der Mäuse. Hier konnte gezeigt werden, daß eine Infektion der Jungtiere mit Virus-Partikeln erfolgte, die in der Muttermilch enthalten waren (Bittner 1938).

Daneben gibt es noch einige andere Befunde, deren Abgrenzung von Viruserkrankung nur schwer, vielleicht überhaupt nicht möglich ist (Kappa-Partikel bei *Paramecium*, CO₂-Empfindlichkeit bei *Drosophila*). Davon wird in Kapitel VI eingehend die Rede sein.

II. Die Komponenten des Idiotypus

Bei dem Versuch, die Komponenten des Idiotypus festzustellen, muß man die Ergebnisse der Cytologie, der Wissenschaft von der Zelle und ihren Bestandteilen, heranziehen. Vor allem gilt es, die genetischen Leistungen der kontinuierlichen Zellstrukturen zu bestimmen.

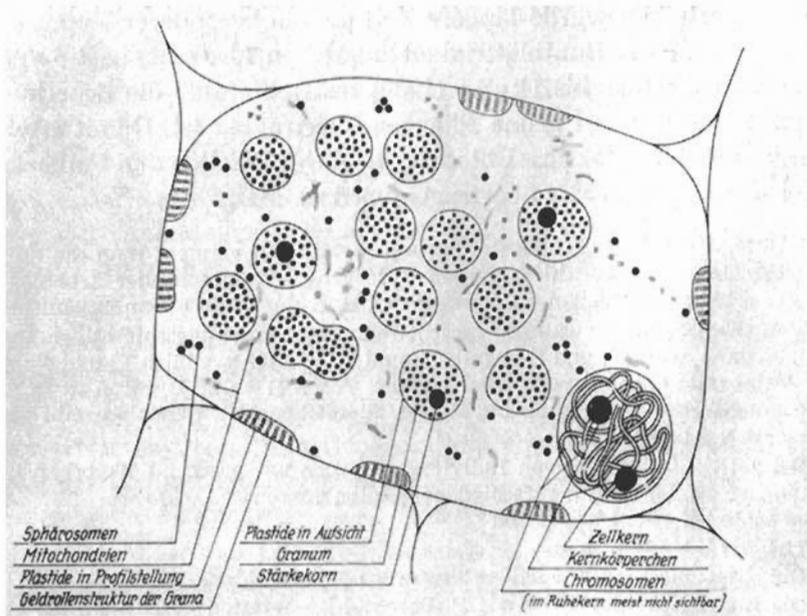


Abb. 1. Schema einer Pflanzenzelle (Mesophyllzelle).

Alle Zellen haben einen in ihren Grundzügen gleichen Bau (Abb. 1). Ihre lebende Substanz, der Protoplast, ist grundsätzlich¹ differenziert in den Zellkern (Nucleus) und das Zellplasma (Protoplasma oder kurz Plasma genannt)². Die vollentwickelten Zellen höherer Pflanzen haben außerdem eine feste Zellwand, welche den Protoplasten allseitig umgibt; im Zellplasma befinden sich Vakuolen mit wäßrigem Zellsaft.

Der Zellkern (Nucleus) ist eine zum Leben der Zelle unentbehrliche Organelle. Er ist von der Kernmembran umgeben, welche die Kerngrundsubstanz oder den Kernsaft (Karyolymphe) umschließt. In der Kerngrundsubstanz liegen die Chromosomen, die in den sich nicht teilenden Zellkernen, den sogenannten Ruhekernen, wegen ihrer starken Entspiralisierung meist nicht als distinkte Körper zu beobachten sind. Im Zellkern befinden sich außerdem ein oder mehrere Kernkörperchen (Nucleolen), die an bestimmten Chromosomenregionen gebildet werden. Beim Beginn einer Kernteilung (Mitose), die oft von einer Zellteilung (Cytokinese) begleitet ist, treten die Chromosomen als faden- oder stäbchenförmige Gebilde von charakteristischer und bei der gleichen Sippe konstanter Struktur auf. Die Chromosomen, die in der Prophase bereits aus zwei gleichen Längshälften (Chromatiden) bestehen, werden nach Auflösung der Kernmembran im Verlauf der Metaphase in der Äquatorialebene der Teilungsspindel zu einer Kernplatte angeordnet. Nunmehr erfolgt ihre Längsteilung in zwei Tochterchromosomen. Diese werden in der Anaphase mit Hilfe von Spindelfasern, die an den Spindelfaseransatzstellen (den Centromeren) der Tochterchromosomen ansetzen, auf die beiden Pole der Spindel verteilt. In der Telophase sind die Tochterchromosomen an den Enden der Teilungsspindel eingetroffen. Nunmehr wird eine neue Kernmembran gebildet,

¹ Wir lassen im folgenden die Verhältnisse bei den niederen Pflanzen ohne echten Zellkern (Bakterien und Cyanophyceen) sowie den Viren unberücksichtigt. Irgendwelche Erscheinungen, die mit plasmatischer Vererbung zu vergleichen wären, wurden bei ihnen nicht festgestellt.

² Von anderen Autoren wird „Protoplasma“ in gleicher Bedeutung wie „Protoplast“ als Oberbegriff für Zellkern und Zellplasma verwendet. Wir folgen Küster (1935) und stellen Zellkern und Protoplasma (= Zellplasma) einander gegenüber. Dadurch haben wir den Begriff „Cytoplasma“ zur Bezeichnung des Grundplasmas frei, dem der genetische Begriff des „Cytoplasmons“ entspricht (s. Seite 18).

es erscheinen neue Kernkörperchen, gleichzeitig vollzieht sich die Entspiralisierung der Chromosomen: Es entstehen zwei neue Ruhekerne.

In den Chromosomen haben wir die erste Gruppe der sich durch exakte Zweiteilung vermehrenden Zellbestandteile vor uns. In den cytologischen Untersuchungen, die sich mit Chromosomenumbauten und -stückverlusten, mit dem Verlust oder dem zusätzlichen Vorhandensein einzelner Chromosomen sowie mit der Verdoppelung ganzer Chromosomensätze beschäftigten, erwiesen sich die Chromosomen stets als Gebilde mit identischer Reproduktion. Es ist Allgemeingut der Biologie, daß die Chromosomen wichtige Erbträger sind. Die Übertragung der in den Chromosomen lokalisierten Erbanlagen oder Gene auf die Nachkommenschaft wird seit einem halben Jahrhundert intensiv erforscht. Die Aufdeckung der Gesetzmäßigkeiten der chromosomalen Vererbung ist das Verdienst Gregor Mendels, Thomas Hunt Morgans sowie zahlreicher anderer Vererbungsforscher aus vielen Ländern der Erde. Auf die Schilderung der Einzelergebnisse bei der Erforschung der chromosomalen Vererbung wird hier verzichtet.

Wir haben für unser Problem folgendes festzuhalten: In den Chromosomen liegen Erbanlagen, die Gene. Ihre Gesamtheit bezeichnet man als den Genotypus. Der Genotypus ist der erste von uns festgestellte Teil des Idiotypus, die erste Komponente des genetischen Systems. (Die Existenz von Erbfaktoren, die zwar im Kern, nicht aber in den Chromosomen liegen, ist früher gelegentlich erwogen worden. Es gibt hierfür nicht die geringsten Hinweise.)

Nun hat man bei der Untersuchung der chromosomalen Vererbung keineswegs die Rolle des Protoplasmas übersehen; denn die in den Chromosomen liegenden Gene können ihre Wirkung nur über das Plasma entfalten. Es liefert das Rohmaterial für Kernwachstum und Verdoppelung der Chromosomen und nimmt Genprodukte auf, die vom Kern ins Plasma, den Ort ihrer Wirkung, geleitet werden. Daß das Protoplasma als (unspezifisches) Substrat für die Genwirkung benötigt wird, war deshalb von vornherein klar (vgl. Seite 39). Unentschieden war aber zunächst die Frage, ob es darüber hinausgehende, genetische Funktionen ausübt.

Zuerst sprach einiges dagegen: Bei der Befruchtung bringt bei höheren Pflanzen und Tieren das weibliche Ei neben dem Kern eine

große Plasmamenge mit, während die Samenzellen sehr wenig Plasma für die Zygote beisteuern. Trotzdem treten gewöhnlich die Eigenschaften des Vaters beim Bastard und dessen Nachkommen in gleicher Weise wie die der Mutter auf. Die Gleichheit der Bastarde bei reziproken Kreuzungen ist der Regelfall. Außerdem ist für keinen Teil des Protoplasmas ein auch nur annähernd so genau arbeitender Verteilungsmechanismus bekannt wie der der Chromosomen bei der Kernteilung. Und selbst, wenn man nach reziproken Kreuzungen unterschiedliche Resultate erhält, ist das noch kein Beweis für eine genetische Funktion des Zellplasmas.

Die Mendelschen Regeln

1. von der Uniformität der F_1 -Bastarde,
2. von der Reinheit der Gameten und der Spaltung in den F_2 -Generationen,
3. von der freien Kombination der Gene (bei ihrer Lokalisierung in verschiedenen Chromosomen)

und ebenso die von Morgan hinzugefügten Erkenntnisse von der linearen Anordnung der Gene im Chromosom, von der Koppelung der in einem Chromosom lokalisierten Gene, vom Chromosomenstücktausch als der Grundlage des genetischen Faktorentausches

beschreiben das normale Verhalten. Treten infolge von Unregelmäßigkeiten während der Reduktionsteilung Geschlechtszellen mit überzähligen, stark veränderten oder fehlenden Chromosomen auf, so führt das zu erblichen Veränderungen, die aber gerade durch das abweichende Verhalten der Chromosomen zu erklären sind. Man ist in der Genetik übereingekommen, als chromosomale Vererbung all das zusammenzufassen, wofür die Chromosomengarnituren und ihr Verhalten bei Mitose und Reduktionsteilung verantwortlich sind. Die nunmehr zu besprechende Frage nach einer „plasmatischen Vererbung“ ist also zugleich die Frage nach einer außerchromosomalen (= extrachromosomalen) Vererbung.

Auch hier empfiehlt sich zuerst eine kurze cytologische Betrachtung des Protoplasmas. Das Protoplasma besteht nach lichtmikroskopischen Untersuchungen aus dem homogenen Grundplasma (Cytoplasma) und charakteristischen Gebilden, die im Grundplasma

liegen: den Plastiden grüner Pflanzen, den Mitochondrien und den Sphärosomen (Abb. 1). Dazu kommen in Zellen von Tieren und niederen Pflanzen noch die Centrosomen, die Basalkörner von Geißeln sowie die Blepharoplasten der Trypanosomen. Außerdem findet man im Protoplasma Fetttröpfchen, Kristalle, in den Plastiden Stärkekörner usw. Alle sich durch Teilung vermehrenden Gebilde mit identischer Reproduktion sind mögliche Erbträger.

Hierzu gehören die Plastiden grüner Pflanzen. Der Begriff „Plastiden“ ist die zusammenfassende Bezeichnung für alle Organellen des Protoplasmas, die Assimilationsfarbstoff tragen (1), sich zu solchen entwickeln können (2) oder aus einer dieser beiden Gruppen durch sekundäre Veränderungen entstanden sind (3).

- (1) Die chlorophyllhaltigen Chromatophoren sind zum Teil grün (Chloroplasten), zum Teil erscheinen sie durch das Übergewicht von Begleitfarbstoffen braun oder rot (Chromatophoren der Braun- und Rotalgen; ein Teil der Chromoplasten).
- (2) In den embryonalen Geweben höherer Pflanzen befinden sich Proplastiden; in nicht ergrüneten, aber ausdifferenzierten Zellen Leukoplasten.
- (3) Aus Proplastiden oder Chloroplasten entstehen durch Einlagerung, z. B. von Carotinoiden, Chromoplasten ohne assimilatorische Funktionen.

Daß sich die Plastiden nur durch Zweiteilung vermehren, ist augenfällig bei einzelligen Flagellaten und verschiedenen Gruppen höher organisierter Pflanzen, die nur einen Chromatophoren in der Zelle haben, der sich vor bzw. bei der Zellteilung ebenfalls teilt. Schwieriger war der Nachweis dieser Vermehrungsweise bei den Blütenpflanzen, weil sich in deren teilungsfähigen Zellen Proplastiden befinden, farblose, amöboid bewegliche Plastiden, die sich in den ergrünenden Geweben zu den typischen Chloroplasten der grünen Blätter und Sprosse umbilden. Die Proplastiden wurden früher oft mit den Mitochondrien verwechselt, können heute aber klar von ihnen unterschieden werden. Die Plastiden vermehren sich durch Zweiteilung (Zerfall in mehr als zwei Teile sowie Plastidenverschmelzung sind krankhafte Erscheinungen).

Zellen, die ihre Plastiden verloren haben, sind nicht in der Lage, sie neu aufzubauen. Versuche mit dem Einzeller *Euglena mesnili* lieferten ein gutes Beispiel: Diese *Euglena* hat 75—100 Chloroplasten. Wird sie in Dunkelheit kultiviert, so werden die Chloroplasten blaßgrün, und ihre Teilungshäufigkeit wird erniedrigt. Die Euglenen aber

teilen sich weiter, und dadurch verringert sich die Zahl der Plastiden pro Individuum fortlaufend, bis schließlich Euglenen ohne Chloroplasten entstehen. Eine Neubildung von Chloroplasten ist ihnen nicht möglich. Werden bestimmte Varietäten von *Euglena gracilis* bei Temperaturen von 32°—35° C gehalten, so entstehen ebenfalls chloroplastenlose Formen, die bei Ernährung mit den benötigten organischen Substanzen auch weiterhin lebensfähig sind.

Sehr früh in der Geschichte der Genetik konnte durch E. Baur (1909) bei Blütenpflanzen die Vererbung von Chlorophylldefekten durch Plastiden mitgeteilt werden. Zahlreiche andere Beispiele einer genetischen Funktion der Plastiden schlossen sich an (siehe Kapitel IV). Damit wurde der Cytologie ein entscheidender Hinweis auf die Selbständigkeit der Plastiden gegeben, die danach auch cytologisch gesichert werden konnte.

Die Mitochondrien oder Chondriosomen sind stets vorhandene Bestandteile der tierischen und pflanzlichen Zellen. Sie sind kugelige, ovale, stäbchen- oder fadenförmige und formveränderliche Organellen von einer Größenordnung zwischen 0,3 μ (Durchmesser der kugeligen) und mehreren μ (Länge der fadenförmigen). Die Mitochondrien sind der Sitz der wichtigsten Atmungsfermente; mit Janusgrün B werden sie elektiv gefärbt. Ihre Teilung erfolgt quer zur Längsachse. (Allerdings können längliche Formen auch leicht nach Beschädigung in Tröpfchen zerfallen; pathologische Veränderung!) Bei Zellteilungen werden sie gewöhnlich annähernd gleichmäßig auf die Tochterzellen verteilt. Es ist möglich, Mitochondrien durch Hitze oder durch Röntgenstrahlen zu zerstören. In lebenden Zellen werden dann ziemlich schnell neue Mitochondrien gebildet. Es ist noch unklar, ob sie durch Teilung aus doch noch vorhandenen oder durch Vergrößerung aus sogenannten „Promitochondrien“ entstehen oder von den Zellen neu gebildet werden. Dies zeigt, daß die identische Reproduktion der Mitochondrien cytologisch (noch) nicht bewiesen ist. Ein genetischer Beweis, daß die Mitochondrien als Erbtträger fungieren, liegt gegenwärtig nicht vor, obwohl Befunde von Ephrussi in diese Richtung deuten (s. Kapitel V).

In den Zellen vieler Blütenpflanzen kommen regelmäßig Sphärosomen vor, 0,4—1,6 μ große, runde und stark lichtbrechende Plasmagebilde, die von Fetttropfen gleicher Größe durch verschiedenes Ver-

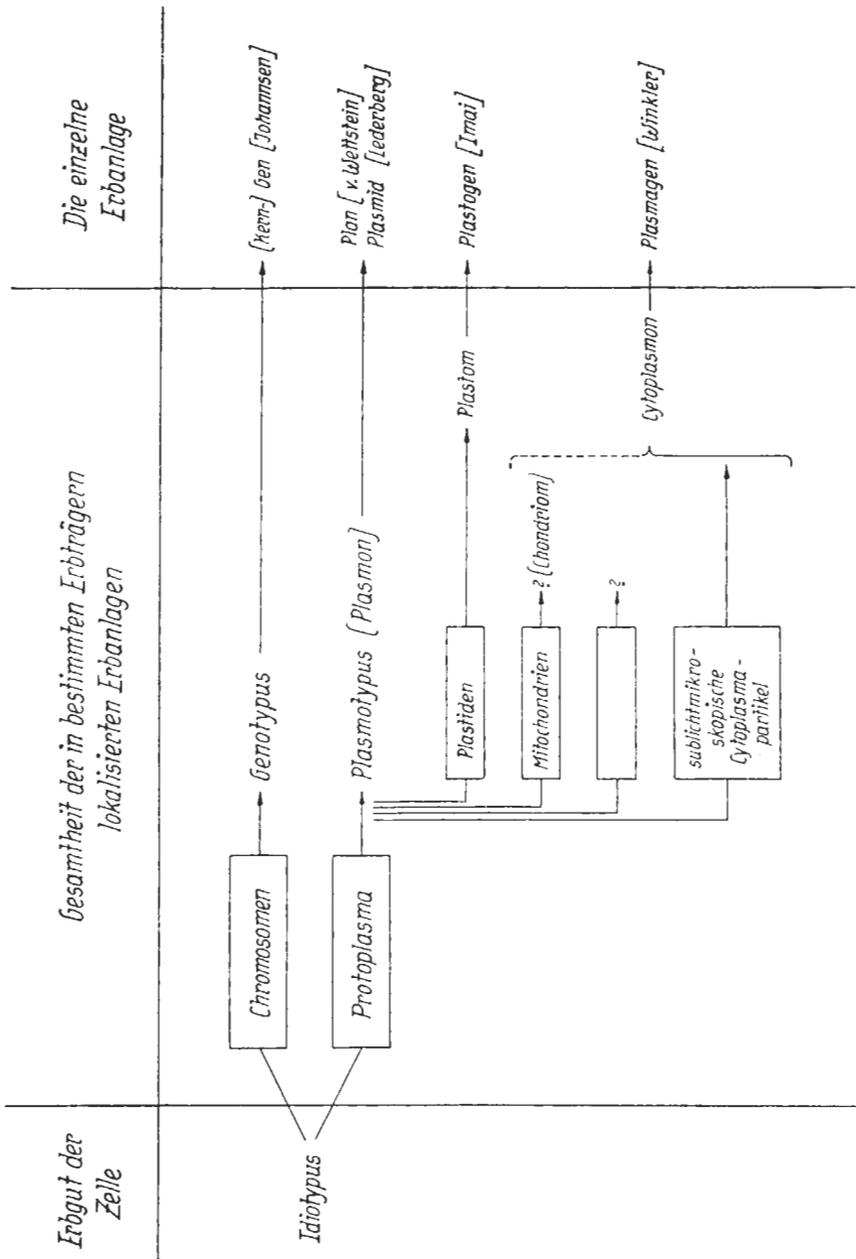


Abb. 2. Zusammenstellung genetischer Begriffe. Die Bezeichnungen der Erbträger sind umrandet.

halten im Leben und nach Abtötung und Färbung zu unterscheiden sind. Ihre identische Reproduktion ist nicht nachgewiesen. Hinweise auf genetische Funktionen liegen nicht vor (vgl. aber Fußnote auf Seite 57).

Die meisten Tiere und viele niedere Pflanzen besitzen Centrosomen, die von strahlenförmig orientiertem Plasma umgeben sind. Vor Zellteilungen teilen sie sich und wandern zu den Zellpolen. Zwischen ihnen wird die Teilungsspindel ausgebildet, die die geregelte Wanderung der Tochterchromosomen zu den entgegengesetzten Zellpolen ermöglicht. Die Centrosomen scheinen autonome Organellen zu sein; genetische Funktionen sind nicht nachgewiesen. Dasselbe gilt von den Kinetosomen bestimmter Protozoen, von den Basalkörpern der Geißeln und deren Blepharoplasten oder Parabasalia.

Das im Lichtmikroskop homogen erscheinende Grundplasma (Cytoplasma) besteht nach elektronenmikroskopischen Untersuchungen aus einer Fülle verschiedener Partikel, an deren Struktur- aufklärung und gegenseitiger Unterscheidung intensiv gearbeitet wird. Die Aufzählung auch nur der wichtigsten Strukturen würde zu weit führen (vgl. die zusammenfassende Darstellung von Sitte 1958). Es muß sicher damit gerechnet werden, daß sich darunter auch identisch reproduktive Gebilde befinden, die wichtige genetische Funktionen haben. Gegenwärtig lassen sich nur indirekt aus den genetischen Ergebnissen Rückschlüsse auf ihre Zahl pro Zelle und ihre einzelnen Funktionen ziehen.

Nachdem wir uns einen Überblick über diejenigen Zellbestandteile verschafft haben, die als Erbträger in Frage kommen können, sollen in den nächsten Kapiteln typische Fälle von plasmatischer Vererbung und die Methoden ihres Nachweises dargestellt werden. Um eine klare Terminologie für die Schilderung dieser Befunde zu haben, sei einiges über die Begriffe vorausgeschickt. Es sind zahlreiche Fälle bekannt, in denen das Protoplasma Erbfunktionen hat. Bei der Besprechung des Zellkernes und der Chromosomen in ihrer Bedeutung für die Vererbung hatten wir den Genotypus kennengelernt, die eine Komponente des Idiotypus. Dem Genotypus können wir nunmehr den Plasmotypus (Imai 1936, Jollos 1939) oder das Plasmon (F. v. Wettstein 1927) als die Gesamtheit der im Protoplasma loka-

lisierten Erbanlagen gegenüberstellen. Genotypus und Plasmotypus (Plasmon) bilden das genetische System der Zelle, ihren Idiotypus.

Der Begriff „Genotypus“ ist allgemein geläufig. Gelegentlich wird „Genom“ in gleichem Sinne verwendet. Das ist unglücklich; denn Genom ist die Bezeichnung für einen haploiden Chromosomensatz, und Genom-Mutationen sind eine der drei großen Gruppen von Mutationen des Genotypus. „Plasmotypus“ ist eindeutig definiert. Sehr oft wird in gleicher Bedeutung „Plasmon“ benutzt. Wir bevorzugen Plasmotypus als sprachlich entsprechenden Gegenbegriff zu Genotypus, zumal Plasmon oft auch im Sinne von Cytoplasmon gebraucht wird.

Der einzelne Erbfaktor im Genotypus heißt das Gen (das in verschiedenen Allelen vorliegen kann). Eine Erbinheit des Plasmotypus hat F. v. Wettstein (1928) mit dem Wort „Plan“ (als Gegenstück zu Gen) bezeichnet, Lederberg (1952) sprach von „Plasmid“. Der Ausdruck „Plasmagen“ (Winkler 1924, Correns 1937) wird z. T. in gleichem Sinne wie „Plan“ und „Plasmid“ verwendet, meist aber als Bezeichnung für die Erbinheit des Cytoplasmons. Obwohl gegen den Begriff „Plasmagen“ sehr viele Bedenken bestehen, scheint er sich immer mehr durchzusetzen (vgl. Abb. 2).

Die Gegenüberstellung Genotypus—Plasmotypus darf über einen Unterschied zwischen den beiden Komponenten nicht hinwegtäuschen. Die Gene, deren Gesamtheit den Genotypus bildet, liegen alle in den Chromosomen, und damit ist ein einheitlicher Verteilungsmodus gewährleistet. Diese Einheitlichkeit ist beim Plasmotypus (Plasmon) nicht gegeben. Hier sind verschiedene Erbträger vorhanden, zum Teil die Plastiden, zum Teil sublichtmikroskopische Partikel, vielleicht noch die Mitochondrien. Der Verteilungsmodus dieser Erbträger bei aufeinanderfolgenden Zellteilungen ist im einzelnen sehr verschieden. Trotzdem war es nötig, einen einheitlichen Begriff für die extrachromosomale Vererbung zu finden; denn in vielen Versuchen konnte bisher nur nachgewiesen werden, daß die Anlage einer bestimmten Eigenschaft extrachromosomal, d. h. (proto-)plasmatisch vererbt wird. Eine Zuordnung zu bestimmten protoplasmatischen Erbträgern war in Abhängigkeit von der Gunst der Objekte nur in einer geringen Zahl von Fällen möglich, die natürlich gerade deshalb besonders interessant und wichtig sind. Ein Teil der plasmatischen Erbfaktoren konnte in den Plastiden lokalisiert werden, ihre Gesamtheit heißt das „Plastom“. Andere Faktoren liegen im Cytoplasma, sie bilden das „Cytoplasmon“ (beide Begriffe nach Renner 1929). Plastom und Cytoplasmon gehören zum Plasmotypus oder Plasmon.

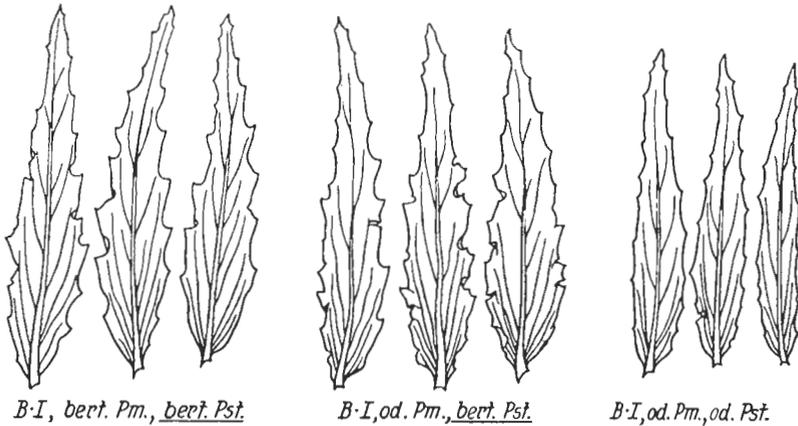
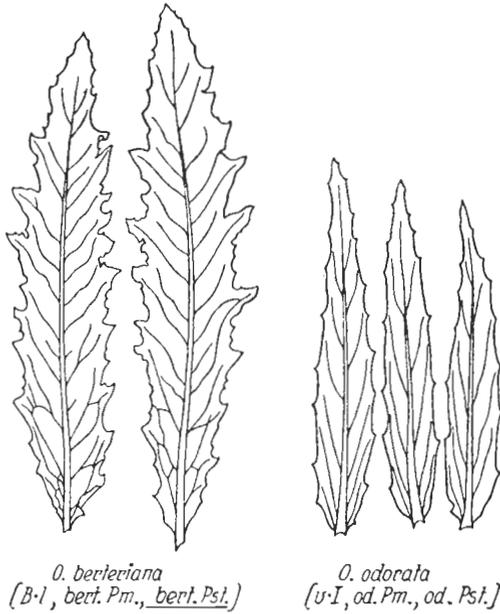


Abb. 13. Die Vererbung der Blattsäuerung bei den Nachkommen der Kreuzung *Oenothera berteriana* x *Oenothera odorata*. Das *berteriana*-Plastom (*bert. Pst.*) bewirkt die starke Säuerung. (Aus Sch w e m m l e 1938.)

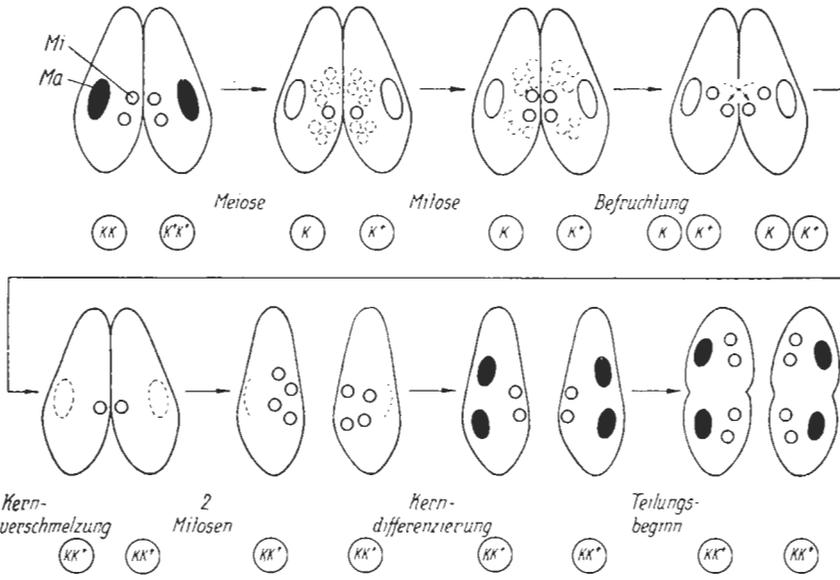
zen in bezug auf die Blutfärbung ist ein interessantes Phänomen, auf das wir später zurückkommen.) Die mütterliche Vererbung der Blattform konnte weiter analysiert werden. Bei der Kreuzung *O. od.* x



Abb. 14. Die Grün-Weiß-Scheckung von *Humulus japonicus*. Eines der ersten bunten Laubblätter. (Aus Correns 1937.)

fand Winge (1919) eine Weißbuntheit, die in einer völlig unregelmäßigen Fleckung der Laubblätter bestand (Abb. 14). Die Kotyledonen waren stets homogen grün. Die ersten gescheckten Laubblätter hatten vor allem am Blattrand kleine weiße Bezirke (Correns 1937). Größere entmischte Sektoren oder Triebe traten nie auf. Bei reziproken Kreuzungen mit normal grünen Pflanzen wurde die Scheckung rein mütterlich auf sämtliche Nachkommen vererbt (also keine rein weißen oder rein grünen Nachkommen, sondern nur ge-

Konjugation



Autogamie

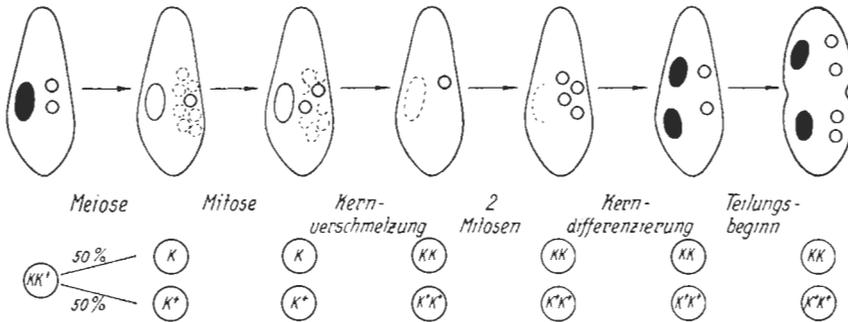


Abb. 15. Sexualvorgänge bei *Paramecium aurelia*: Konjugation und Autogamie. Ma-Makronucleus, Mi-Mikronucleus. (Nach Beadle aus Ephrussi 1953, verändert.)