

VERHANDLUNGEN
DER
PHYSIKALISCH-MEDIZINISCHEN GESELLSCHAFT
ZU
WÜRZBURG.

MIT UNTERSTÜTZUNG VON SEITEN
DER NOTGEMEINSCHAFT DER DEUTSCHEN WISSENSCHAFT SOWIE
DER GESELLSCHAFT ZUR FÖRDERUNG DER WISSENSCHAFTEN
AN DER UNIVERSITÄT WÜRZBURG

HERAUSGEGEBEN VON DEM
SCHRIFTFÜHRUNGS-AUSSCHUSS DER GESELLSCHAFT:
M. VON FREY. O. SÜSSMANN. M. VOGT.

NEUE FOLGE. XLVII. BAND.

WÜRZBURG.
KOMMISSIONSVERLAG DER UNIV.-DRUCKEREI H. STÜRTZ A. G.
1922.

Alle Rechte vorbehalten.



Inhaltsverzeichnis.

	Seite
<i>J. Beckenkamp</i> : Über die Atomanordnung der kristallisierten Elemente . . .	31
<i>J. Beckenkamp</i> : Über Spaltung und Gleitung beim Kalkspat	39
<i>Hch. S. Kirchner</i> : Ein mitteldevonischer Euomphalus mit mehrfacher Abschnürung	43
<i>H. Kniep</i> : Über Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung	1



VERHANDLUNGEN
DER
PHYSIKALISCH-MEDICINISCHEN GESELLSCHAFT
ZU
WÜRZBURG.

N. F. BAND 47.



N^o. 1.

ÜBER GESCHLECHTSBESTIMMUNG UND
REDUKTIONSTEILUNG.

(UNTERSUCHUNGEN AN BASIDIOMYZETEN.)

VON
H. KNIEP.

WÜRZBURG.
VERLAG DER PHYSIKALISCH-MEDIZINISCHEN GESELLSCHAFT.
DRUCK UND KOMMISSIONSVERLAG
DER UNIVERSITÄTSDRUCKEREI H. STÜRTZ A. G.
1922.



Jede Nummer ist als Separatabdruck auch einzeln käuflich.

Über Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung.

(Untersuchungen an Basidiomyzeten¹⁾).

Von

Hans Kniep.

Im Entwicklungsgang eines sich geschlechtlich fortpflanzenden Organismus pflegt man bekanntlich zwischen Haplophase und Diplophase zu unterscheiden. Bei den höheren Basidiomyzeten finden wir in der Diplophase die charakteristischen Kernpaare, die sich durch konjugierte Teilungen vermehren. Wie wir jetzt wissen, spielen bei diesen Teilungen die Schnallen eine wichtige Rolle²⁾; sie verhindern das Zusammenkommen von Schwesterkernen. Wo Schnallen sind, da haben wir es mit dem diploiden Zustand zu tun. Sind sie einmal entstanden, dann erhalten sie sich nicht nur im Myzel sondern auch im Fruchtkörpergewebe, das aus diesem Myzel hervorgeht, bis zur Basidienbildung. Ganz junge, aus Basidiosporen hervorgegangene Myzelien haben noch keine Schnallen. Ihre Zellen sind zum Unterschied von denen des Schnallenmyzels gewöhnlich einkernig. Gehen wir von einer Sporendichtsaaht aus, so sehen wir alsbald die jungen Keimmyzelien durcheinanderwuchern und miteinander anastomosieren. Erst nach einiger Zeit, wenn die Keimmyzelien ein gewisses Alter erreicht haben, treten da und dort Schnallen auf. Die Schnallenbildung greift nun schnell um sich, die Diplophase breitet sich aus, und wir können in günstigen Fällen schon nach zwei bis drei Wochen im Reagenzglas Fruchtkörperbildung beobachten.

Es hat sich nun herausgestellt, dass die Diplophase bei sehr vielen Formen nur dann entsteht, wenn die Kultur von mehreren,

¹⁾ Über den grössten Teil der hier mitgeteilten Ergebnisse wurde auf der Generalversammlung der Deutschen Botanischen Gesellschaft in München am 7. August 1921 berichtet.

²⁾ vgl. *Kniep*, Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten III und IV. Zeitschr. f. Botanik. 1915 (Bd. 7) und 1916 (Bd. 8).

mindestens zwei (aber nicht zwei beliebigen!) Sporen ausgeht. Isoliert man einzelne Basidiosporen und zieht man daraus Myzelien, so bleibt die Schnallenbildung bei den meisten Hymenomyzeten aus. Die Zellen bleiben dann einkernig. Nichtsdestoweniger können in solchen Fällen äusserlich völlig normal gestaltete Fruchtkörper entstehen. Ausser bei *Schizophyllum commune*¹⁾ habe ich derartige haploide Fruchtkörper beobachtet bei *Armillaria mucida*, *Collybia tuberosa*, *Coprinus fimetarius*, *Typhula erythropus*. In diesen Fruchtkörpern lässt naturgemäss die junge Basidie das Kernpaar und die Kernverschmelzung vermissen, die in normalen Basidien stets eintritt; aus einem haploiden Kern entstehen hier auf dem Wege normaler Mitosen (also ohne Reduktionsteilung) die vier Basidienkerne, die in die Sporen wandern. Wir haben es hier also mit einem Fall zu tun, in dem der haploide Zustand Formen annimmt, die sonst nur bei der Diplophase bekannt sind. Solche Fälle sind im Pflanzenreich nicht eben häufig. 1902 hat *Maire*²⁾ für *Hygrocybe conica* Scop. angegeben, dass hier in der Basidie keine Kernverschmelzung stattfindet; trotzdem bilden auch hier die Basidien vier Sporen, in die je ein Kern wandert. *R. E. Fries*³⁾ hat diese Beobachtung bestätigt, und auch ich habe bei der Nachuntersuchung feststellen können, dass die Karyogamie tatsächlich ausbleibt, ferner, dass der Pilz keine Schnallen hat. Hier liegt also offenbar ein Pilz vor, der in der Natur seinen ganzen Entwicklungsgang im haploiden Zustand durchmacht (falls es sich nicht, was auch denkbar wäre, um einen der somatischen Parthenogenese bzw. Apogamie⁴⁾ im Sinne *Winklers* analogen Fall handelt), also eine Entwicklungsweise zeigt, die wir im Experiment *Schizophyllum* und den anderen oben genannten Pilzen durch Isolierung von Einspormyzelien aufgezwungen haben. Es liegt da natürlich nahe, anzunehmen, dass *Hygrocybe conica* von einer schnallenbildenden Form

¹⁾ Worüber ich bereits in dem Aufsatz „Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung“ in Bd. 46 dieser Verhandlungen (1919) berichtet habe.

²⁾ *Maire, R.*, Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes. Thèse. Paris 1902. S. 118.

³⁾ *Fries, R. E.*, Zur Kenntnis der Cytologie von *Hygrophorus conicus*. Svensk botanisk Tidskrift. 1911. Bd. 5.

⁴⁾ Da wir es bei den Hymenomyzeten nicht mit Eizellen zu tun haben und überhaupt eigentliche Gameten nicht vorliegen (sofern man nicht die haploiden Myzelien als „personifizierte Gameten“ bezeichnen will), so ist eine scharfe Trennung der Begriffe Apogamie und Parthenogenesis in dem Sinne, wie sie von *Winkler* auseinandergehalten werden, nicht wohl möglich.

abstammt, und dass die zur Schnallenbildung nötigen haploiden Myzelien sich nicht zusammengefunden haben. — Ausser an *Hygrocybe* kann man noch an gewisse Endophyllumarten denken, bei denen die Karyogamie in der Aecidiospore ausbleibt, obgleich hier bei den „normalen“ Formen die Diplophase keine nennenswerte Ausdehnung hat. Sehen wir aber von den Pilzen ab, so sind analoge Fälle tatsächlich sehr selten, während das Umgekehrte (Erzeugung diploider Gametophyten) bekanntlich z. B. bei Moosen und Farnen häufig beobachtet und experimentell erzielt worden ist. Bei den Algen hat *Klebs*¹⁾ in verschiedenen Fällen Gameten ohne Kopulation zur Entwicklung gebracht. Da aber in all diesen Fällen die Diplophase offenbar auf die Zygote beschränkt ist, so sind sie eigentlich mit den unsrigen nicht vergleichbar. Eher wäre noch die künstliche Parthenogenese der Fucuseier hier heranzuziehen, über die *Overton*²⁾ berichtet hat. Aber auch da wurden bisher nur 25 zellige Keimlinge beobachtet. Ganz analoge Verhältnisse würden die beiden Farne *Lastrea pseudo-mas* var. *cristata* apospora *Druery*³⁾, bei dem es im natürlichen Entwicklungsgang weder zur Sporenbildung noch zur Erzeugung von Geschlechtsorganen kommt, und *Nephrodium molle* *Desv.*⁴⁾, bei dem nach *Yamanouchi* generative Apogamie induziert werden kann, bieten, wenn nicht bei beiden noch gewisse Zweifel beständen, ob wirklich die Chromosomenzahl des Sporophyten die haploide ist.

Die Isolierung der Einspormyzelien stösst auf keine Schwierigkeit. Man kann sich der Plattengussmethode bedienen (mit 3% Malzextrakt-Gelatine) oder die Aussaat auf der Gelatineplatte so dünn vornehmen, dass die einzelnen Sporen weit voneinander getrennt liegen, ihre Keimung bei schwacher Vergrösserung (ohne dass die Petrischale geöffnet wird) verfolgt werden kann und die Einspormyzelien dann abgestochen werden können. Wie ich schon früher angegeben habe, entstehen bei der paarweisen Kombination solcher Einspormyzelien im Reagenzglas in einigen (durchaus nicht in allen) Fällen Schnallen, also Diplonten. Als meine ersten Untersuchungen hierüber, in denen ich dieses Verhalten bei 22 Hymenomyceten-Arten festgestellt hatte, abgeschlossen und gedruckt waren, wurde mir die Arbeit von

1) *Klebs, G.* Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena, 1896.

2) *Overton, J. B.* Artificial Parthenogenesis in *Fucus*. *Science* 1913. N. S. Bd. 37.

3) *Farmer, J. B. and Digby, L.* Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. *Annals of Botany*. 1907. Bd. 21.

4) *Yamanouchi, S.* Apogamy in *Nephrodium*. *Botanical Gazette* 1908. Bd. 45.

*Bensaude*¹⁾ bekannt, die für *Coprinus fimetarius* ebenfalls festgestellt hat, dass Myzelien, die von einer Spore stammen, nicht zur Bildung von Schnallen übergehen, und dass man durch Kombination von zwei Einspormyzelien Schnallen erhalten kann. Wenn *Bensaude* ausserdem angibt, dass die haploiden Myzelien sich von den diploiden dadurch unterscheiden, dass erstere keine Fruchtkörper bilden, so liegt hier ein Irrtum vor. Oben wurde bereits bemerkt, dass *Coprinus fimetarius* haploide Fruchtkörper bildet, und zwar tut es dieser Pilz nach meinen Erfahrungen im Reagenzglas oder Erlenmeyerkolben auf Pferdemitagar besonders leicht, sofern er nicht zuvor zu lange in künstlicher Kultur gehalten worden ist. Inzwischen ist über den gleichen Gegenstand eine kurze Mitteilung von *A. Lendner*²⁾ erschienen, der für *Coprinus clavatus* Fr. Heterothallie, für *Coprinus sterquilinus* Fr. dagegen Homothallie angibt. Da *Lendner* auch in dem Irrtum befangen ist, dass Fruchtkörperbildung ein sicheres Kennzeichen für die diploide Beschaffenheit einer Kultur sei, so ist seine Angabe wenigstens für *Coprinus sterquilinus* nicht beweisend. Ich halte es durchaus für möglich, dass *Coprinus sterquilinus* homothallisch ist, bewiesen wäre das aber erst dann, wenn gezeigt wäre, dass in Einspormyzelien Schnallen auftreten und dass in den daraus entstehenden Fruchtkörpern in den Basidien Karyogamie stattfindet. Über beides fehlen bei *Lendner* Angaben.

Auf Grund meiner bisherigen Untersuchungen, die sich inzwischen noch auf weitere Formen, auch anderer Verwandtschaftskreise (z. B. auch die Tremellineen) erstreckt haben³⁾, glaube ich zu der Annahme

¹⁾ *Bensaude, M.*, Recherches sur le Cycle évolutif et la Sexualité des Basidiomycètes. Thèse Paris 1918. (Nemours, Imprimerie nemourienne, H. Bouloy.)

²⁾ *Lendner, A.*, A propos de l'hétérothallisme des Coprins. Bull. soc. botanique Genève 1920.

³⁾ Für folgende Formen wurde noch Heterothallie festgestellt: *Aleurodiscus polygonius* (Pers.) v. Höhn. et Litsch., *Collybia cirrhata* (Schum.), *Coprinus fimetarius* (L.) (in Bestätigung der Angabe *Bensaudes*), *Corticium varians*, *Peniophora ciliata* (Fr.) Bres., *Sebacina calcea* (Pers.) Bres., *Solenia poriaeformis* (Pers.), *Trogia crispa* (Pers.). Die Prüfung auf Heterothallie wurde (wie auch in früheren Fällen) immer in der Weise vorgenommen, dass eine Anzahl Einspormyzelien (10 bis 30) durch Plattengüsse oder mit der Zylinderstichmethode (s. darüber S. 8 dieser Arbeit) isoliert und auf Schnallen geprüft wurden. Das Ausbleiben der Schnallenbildung spricht für Heterothallie, vorausgesetzt, dass der betreffende Pilz unter den gegebenen Kulturbedingungen (Reagenzglaskultur auf Malzextrakt-Agar) überhaupt Schnallen bildet. Es wurden daher immer zur Kontrolle Dichtsaaten von Sporen gemacht und untersucht, ob in Reinkulturen des Pilzes, die von Dichtsaaten ausgehen, im Gegensatz zu den Einsporkulturen Schnallen auftreten. Auch wurden in fast allen Fällen zahlreiche Einspormyzelien miteinander kombiniert und geprüft, welche Kombinationen zur Schnallenbildung führen, welche nicht.

berechtigt zu sein, dass die heterothallischen Formen weit in der Überzahl sind, wenn auch ganz gewiss homothallische Hymenomyzeten existieren.

Was die zytologischen Vorgänge anlangt, die sich beim Zusammenkommen zweier miteinander kopulierender Einspormyzelien (bei den heterothallischen Arten) abspielen, so hat *Bensaude* die Vermutung ausgesprochen, dass das erste Kernpaar direkt vor der Bildung der ersten Schnalle infolge einer Anastomose der beiden geschlechtsverschiedenen haploiden Myzelien entsteht. Damit wäre der Ausgangspunkt für die Diplophase gegeben, von dem aus sie sich unter konjugierter Teilung der Paarkerne weiter entwickeln könnte. Die Untersuchungen, die in dieser Richtung bisher ausgeführt worden sind (*Bensaude* selbst hat über den Punkt keine Klarheit gewinnen können), haben jedoch ergeben, dass dieser einfachste und scheinbar am schnellsten zum Ziele führende Modus offenbar nur sehr selten verwirklicht ist. Wie aus einer demnächst in der „Hedwigia“ erscheinenden Arbeit aus dem Würzburger Institut von *W. Lehfeldt* hervorgeht, hat sich bisher nur ein Pilz gefunden, der sich etwa in der geschilderten Weise verhält. Es ist *Corticium serum* Fries (nicht Pers.), bei dem ich früher die konjugierten Teilungen untersucht habe. Dieser Pilz unterscheidet sich von anderen u. a. dadurch, dass schon ganz junge, manchmal einzellige Keimmyzelien miteinander kopulieren und sofort zur Schnallenbildung schreiten. Die Haplophase tritt also in einer Basidiosporen-Dichtsaat ganz zurück. Natürlich kann man sie aber auch hier zu beliebig grosser Entwicklung bringen, wenn man Einspormyzelien isoliert. Bei der Mehrzahl der Hymenomyzeten scheint es verwickelter zu sein. Es ist klar, dass auch hier die Paarkernigkeit (Diplophase) dadurch zustande kommen muss, dass die beiden geschlechtsverschiedenen Haplonten irgendwo und irgendwann anastomosieren und dadurch die geschlechtsverschiedenen Kerne zusammen gelangen. Die ersten Schnallen entstehen aber erstens nicht so frühzeitig wie bei *Corticium serum*, sondern erst, nachdem die Keimmyzelien eine gewisse Entwicklung erreicht haben (letztere werden offenbar erst nach einer bestimmten Zeit geschlechtsreif), zweitens nicht an der Stelle der Anastomose, sondern in mehr oder weniger grosser Entfernung davon. Der Kern, der durch die Anastomose vom einen in den anderen Haplonten hineingelangt (wir wollen ihn den körperfremden Kern mit Bezug auf den letzteren Haplonten nennen), tritt hier eine Wanderung an. Die Querwände werden zum Teil aufgelöst (später offenbar zum Teil wieder geschlossen) und lassen

den Kern hindurchtreten. Er teilt sich dabei jedenfalls mehrfach; das Endergebnis ist, dass plötzlich an verschiedenen Stellen, oft weit entfernt von der Stelle der Anastomose, Schnallen auftreten. Als ein geeignetes Objekt für diese Feststellung hat sich die Clavariacee *Typhula erythropus* erwiesen. Die Beobachtungen, die ich früher an *Corticium varians* und *Collybia conigena* gemacht habe, stimmen mit denjenigen *Lehfeldts* im wesentlichen überein. Wenn ich damals, als von Heterothallie bei Hymenomyzeten noch nichts bekannt war, bei der Deutung meiner Befunde von der Annahme der Homothallie ausging, so ist diese Deutung heute hinfällig geworden. Wenigstens habe ich für einen der Pilze (*Corticium varians*) inzwischen heterothallisches Verhalten feststellen können. Aller Wahrscheinlichkeit nach verhalten sich beide Pilze wie *Typhula erythropus* oder wenigstens ähnlich. Jedenfalls treten auch bei ihnen in der Regel die ersten Schnallen nicht gleich an den Stellen auf, wo die geschlechtsverschiedenen Myzelien miteinander anastomosieren (das scheint, worauf ich auch früher¹⁾ schon hingewiesen habe, nur ganz selten vorzukommen), sondern an anderen Stellen, wo von der Anastomose nichts mehr zu sehen ist. Deshalb wurde die Deutung nahegelegt, dass das erste Kernpaar am Entstehungsort der ersten Schnalle durch Mitose aus einem Kern hervorgehe.

Mehr als die Tatsache der Heterothallie an sich, die ja bei anderen Thallophyten schon bekannt war, und als die zytologischen Verhältnisse, die jetzt als im Prinzip geklärt angesehen werden können, scheint mir das höchst eigenartige Verhalten der Hymenomyzeten-Haplonten bei der Kombination Interesse zu beanspruchen, weil es von demjenigen der heterothallischen Mucorineen in mehrfacher Hinsicht abweicht. Bei *Phycomyces* unterscheiden wir bekanntlich zwischen zwei verschiedenen Geschlechtsmyzelien (zu denen noch die neutralen kommen, die aber bekanntlich nur eine Kombination von beiden sind). Diese Zwei- (oder Drei-)teilung ist bei den Hymenomyzeten nicht durchzuführen. Ich habe das schon in meiner oben zitierten kleinen Mitteilung (diese Verhandlungen Bd. 46, Heft 1, 1919) hervorgehoben und durch Tabellen erläutert (vergl. besonders a. a. O. Tabelle II). Die von mir bisher daraufhin untersuchten Hymenomyzeten fügen sich dem *Phycomyces-Ustilago*-Schema nicht. Es liegen

¹⁾ Beitr. z. Kenntn. d. Hymenomyzeten V. Zeitschr. f. Botanik 1917, Bd. 9. S. 100.

hier mehr als zwei verschiedene Geschlechtsformen vor, wie sich aus den Kopulationsverhältnissen deutlich ergibt. Mein Bestreben ging nun zunächst dahin, einmal festzustellen, um wieviele geschlechtsverschiedene Einspormyzelien es sich handelt, wenn man von der Sporenaussaat eines Fruchtkörpers ausgeht, ferner, wie sich deren eigenartiges Verhalten erklärt. Ich ging von dem mir aus meinen früheren Untersuchungen bestbekanntesten Objekt *Schizophyllum commune* aus und suchte die erste Frage durch Prüfung eines möglichst grossen Materials zu beantworten. Es wurden von einzelnen Fruchtkörpern nicht nur ein oder zwei Dutzend, sondern über hundert Einspormyzelien isoliert und miteinander kombiniert, um zu prüfen, in welchen Fällen Schnallen (also Diplonten) entstehen, in welchen nicht. Während bei 12 Myzelien die Kombinationsmöglichkeiten theoretisch 144 sind (tatsächlich brauchen nur 66 Kombinationen gemacht zu werden, denn unter den 144 sind 12 Kombinationen eines jeden Myzels mit sich selbst, die natürlich nicht ausgeführt zu werden brauchen, unter den übrigen 132 gehört aber jeweils zu einer Kombination eine reziproke, die notwendig zu demselben Ergebnis führt), so sind es bei 100 Myzelien theoretisch 10000, praktisch 4950. Ich unterlasse es, dieses umfangreiche Material an dieser Stelle vorzuführen. Es ergab sich bei *Schizophyllum* zunächst das eine, dass die gegenseitige Fertilität der Haplonten, die jeweils aus einem Fruchtkörper hervorgegangen sind, je nach der Herkunft dieses Fruchtkörpers verschieden sein kann. Sie erwies sich in mehreren Fällen als beträchtlich grösser wie diejenige der 14 Einspormyzelien, über deren gegenseitiges Verhalten Tabelle II meiner früheren Veröffentlichung (1919) Aufschluss gibt. Das Ergebnis derartiger rein statistischer Untersuchungen ist naturgemäss an gewisse Grenzen gebunden. Namentlich war nicht ohne weiteres zu erwarten, dass sie über die zweite der oben aufgeworfenen Fragen (Erklärung des gegenseitigen Verhaltens der Geschlechtsformen) eine erschöpfende Antwort geben würden. Ich suchte daher dieser letzteren Frage, insbesondere also auch der Erklärung des Zustandekommens der sexuellen Mannigfaltigkeit, noch auf einem anderen Wege nahe zu kommen.

Von vornherein liess sich annehmen, dass man einen beträchtlichen Schritt weiterkommen würde, wenn es gelänge, die vier Sporen einer Basidie zu isolieren und daraus vier getrennte Einspormyzelien zu ziehen. Der Versuch, einzelne Basidien durch Präparation zu isolieren, von ihnen die vier Sporen abzutrennen und ebenfalls zu isolieren, stösst auf erhebliche technische Schwierigkeiten. Die ausser-

ordentlich kleinen Basidien von Schizophyllum schrecken von vornherein ab, den Versuch bei diesem Objekt zu machen. Bemühungen in dieser Richtung wurden überflüssig, da mir ein günstiger Umstand zu Hilfe kam. Ich hatte schon lange nach einem Pilze gefahndet, der seine Basidiosporen so ausstreut, dass immer die vier einer Basidie gleichzeitig abfallen, so dass „Vierergruppen“ ausgestreut werden. Die meisten Basidiomyzeten streuen unregelmässig. Schliesslich fand ich in der Corticiee *Aleurodiscus polygonius* (Pers.) von Höhnel und Litschauer ein Objekt, das geradezu in idealer Weise meinen Wünschen entsprach. Klebt man das Hymenium des Pilzes innen an den Deckel einer mit einer Gelatineschicht bedeckten Petrischale und lässt die Sporen ausstreuen, so sieht man unter geeigneten Bedingungen die Sporen schön regelmässig in Gruppen von je vier zusammenliegen. Allerdings nicht unter allen Bedingungen. Längere Einwirkung von Wärme (Zimmertemperatur) scheint das Ausstreuen unregelmässig zu machen. Es ist also notwendig, dass man beim Ausstreuen die Petrischalen kühl aufbewahrt.

Nunmehr war der Weg für die weiteren Untersuchungen vorgezeichnet. Es galt jetzt, die Vierergruppen zu isolieren. Das geschah in der Weise, dass das Hymenium exzentrisch am Deckel der Petrischale befestigt und dieser über der Gelatineschicht langsam gedreht wurde. Die Ausstreuung erfolgt dann in einem Kreis, den man bei hundertfacher Vergrösserung, ohne die Petrischale öffnen zu müssen, absuchen kann. Jede Vierergruppe, sofern sie isoliert liegt, wird dann mit dem Objektmarkierer markiert (Tuschering), mit einem kleinen Platinhohlzylinder von etwa $\frac{3}{4}$ mm Durchmesser wird dann an der Stelle, wo die vier Sporen liegen, ein Gelatinezylinder ausgestochen, auf dessen oberer Grundfläche also die Sporen liegen müssen (Zylinderstichmethode). Wenn die Gelatine die richtige Konsistenz hat, so wird der Gelatinezylinder durch den Platinhohlzylinder nicht mit herausgehoben, und man kann mikroskopisch kontrollieren, dass die vier Sporen sich wirklich innerhalb der Grundfläche befinden. Nunmehr hebt man den Gelatinezylinder mit einem kleinen Platinspatel heraus und überträgt ihn in einen Erlenmeyerkolben, in dem sich etwas flüssige Gelatine befindet. Durch Schütteln werden dort die vier Sporen verteilt und nach einiger Zeit sieht man vier Myzelien auftreten, die in Reagenzgläser übertragen werden. All diese Manipulationen gelingen bei nötiger Vorsicht ohne jede Schwierigkeit, ohne dass Infektionen irgendwelcher Art auftreten.

Wir haben also bei *Aleurodiscus* die Haplonten, die

bei den Phanerogamen so schwer fassbar sind, nicht nur in der Hand, wir können auch direkt feststellen, was bei der Reduktionsteilung eines diploiden Kerns entsteht und sind somit in der Lage, die Aufspaltung unmittelbar kontrollieren und die personifizierten Gonon¹⁾ in jeder beliebigen Weise miteinander kombinieren zu können.

Meine erste Aufgabe bestand darin, zu prüfen, wie die vier einer Basidie entstammenden Einspormyzelien aufeinander sexuell regieren. Sie mussten also miteinander paarweise kombiniert werden. Ich habe in einer ersten Versuchsreihe 35 solcher Vierergruppen (also 140 Myzelien, die 35 Basidien entstammen) isoliert. Ohne Ausnahme war das Verhalten derselben untereinander gleich:

die Myzelien einer Vierergruppe gleichen einander paarweise. Jedes Myzelium des einen Paares einer Vierergruppe gab mit jedem des anderen Paares derselben Vierergruppe Schnallen, während sich die zu einem Paare gehörigen Myzelien bei Kombination indifferent verhielten. Es gibt also keine Basidie, deren vier Sporen Myzelien erzeugen, die alle gegeneinander indifferent sind oder die alle miteinander Schnallen geben (bei paarweiser Kombination). Durch Tabelle I wird dieses Verhalten veranschaulicht. Hier gleichen die Myzelien 1 und 2 einerseits und 3 und 4 andererseits einander. Wie sich die Tabelle gestalten würde, wenn jeweils 1 u. 3 und 2 u. 4 oder 1 u. 4 und 2 u. 3 einander gleich wären, das braucht wohl im einzelnen nicht ausgeführt zu werden. Die Zahlenbezeichnung bedeutet ja nur die Reihenfolge, in der die Myzelien isoliert worden sind.

Lässt man Vierergruppen auf der Petrischale, d. h. auf der Gelatineschicht, auf die sie aufgestreut worden sind, keimen, so zeigt sich in vielen, allerdings nicht in allen Fällen ein eigentümliches Verhalten. Es eilen nämlich häufig zwei Sporen in der Entwicklung den anderen beiden voraus (siehe Figur 1—6). Hierin kann man wohl einen morphologischen Ausdruck für die genotypische Verschiedenheit der zwei Sporenpaare erblicken, die durch das Experiment er-

Tabelle I.

	1	2	3	4
1	—	—	+	+
2	—	—	+	+
3	+	+	—	—
4	+	+	—	—

Aleurodiscus polygonius.
Erklärung im Text. + bedeutet, dass die betr. beiden Myzelien miteinander kopulieren (Schnallen bilden), — bedeutet, dass die Schnallenbildung ausbleibt.

¹⁾ Im Sinne *M. Hartmanns* (Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen. Zeitschr. f. induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre 1918. Bd. 20. S. 23—24).

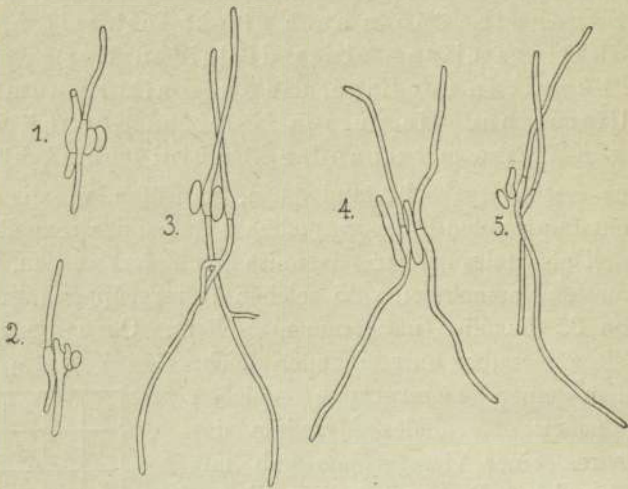


Fig. 1—5. Junge Keimungsstadien (1—2 Tage alt) von *Aleurodiscus polygonius*. Die vier Keimlinge gehen jeweils auf Sporen zurück, die von einer Basidie stammen. Zwei Keimlinge eilen in der Entwicklung voraus. Vergr. 160. Umrisszeichnung mit Zeichenapparat.

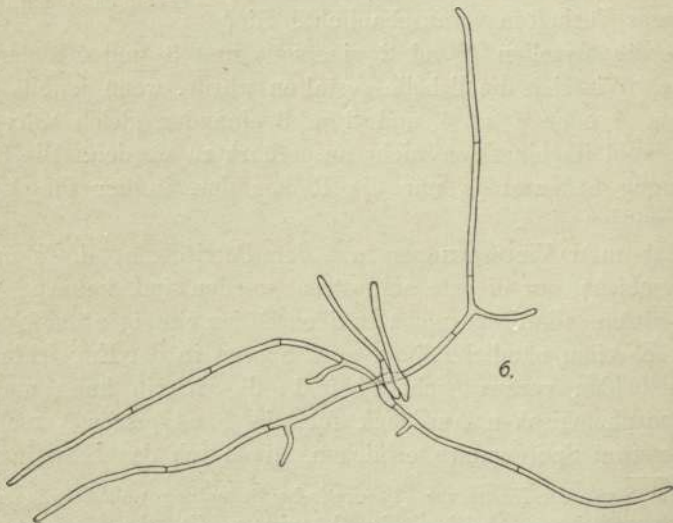


Fig. 6. Dasselbe wie Fig. 1—5, Stadium einen Tag älter.

wiesen ist. Übrigens zeigte sich auch, dass in den Erlenmeyerkolben öfter zwei Myzelien in der Entwicklung vorseilten und die anderen erst später auftraten und langsamer wuchsen. Darin darf jedoch nicht ohne weiteres ein Ausdruck genotypischer Verschiedenheiten gesehen werden, denn es könnten hier verschiedene Aussenbedingungen für die Entwicklungsgeschwindigkeit eine wesentliche Rolle spielen (z. B. verschieden tiefe Lage der Sporen in der Gelatineschicht und dadurch bedingte verschiedene Sauerstoffzufuhr).

Die nächste Frage, die nun zu beantworten war, war die: wie verhalten sich die Myzelien verschiedener Vierergruppen zu einander, wenn sie miteinander kombiniert werden. Sind etwa alle Vierergruppen identisch? Das ist sicher nicht der Fall. Das gegenseitige Verhalten kann nun ein verschiedenes sein. Es gibt drei Fälle: entweder die Myzelien einer Vierergruppe kopulieren (bilden Schnallen) mit keinem der vier Myzelien der anderen

Vierergruppe; oder sie reagieren mit allen vier (und umgekehrt); oder endlich das eine Paar reagiert mit dem einen Paar der anderen Vierergruppe, mit dem anderen nicht und umgekehrt. Im letzteren Falle sind beide Vierergruppen identisch. Das lässt sich z. B. auch dadurch zeigen, dass man sie beide gegen andere Einspormyzelien, die demselben Fruchtkörper entstammen, prüft (siehe Tabelle II und die dazu gehörige Erläuterung). Sie verhalten sich dann, wie ich das in einer grossen Anzahl von Kombinationsserien festgestellt habe, untereinander völlig gleich. — Der zweite Fall tritt nur dann ein, wenn Vierergruppen miteinander kombiniert werden, die von Fruchtkörpern verschie-

Tabelle II.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
3 a	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
3 b	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
3 c	—	—	—	—	+	—	—	+	—	+
3 d	—	—	—	—	+	—	—	+	—	+
5 a	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—
5 b	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—
5 c	+	—	+	+	—	+	—	—	—	—
5 d	+	—	+	+	—	+	—	—	—	—
10 a	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—
10 b	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—
10 c	+	—	+	+	—	+	—	—	—	—
10 d	+	—	+	+	—	+	—	—	—	—

Aleurodiscus polygonius.

Von den Basidien 3, 5 und 10 wurden die 4 Sporen isoliert und daraus Einspormyzelien gezogen. Dieselben wurden mit 10 beliebigen, demselben Fruchtkörper entstammenden Einspormyzelien kombiniert. Es zeigt sich Identität der Vierergruppen 5a, b, c, d und 10a, b, c, d. 3a, b, c, d ist dagegen von den beiden anderen Vierergruppen verschieden. Es tritt Kopulation nur mit denjenigen der zehn Myzelien ein, die gegenüber 5a, b, c, d und 10a, b, c, d indifferent sind.

dener Herkunft herrühren. Dann kopulieren sie also alle miteinander, mögen sie gekreuzt werden wie auch immer. Es ist dabei nicht notwendig, dass diese Fruchtkörper an Standorten gesammelt worden sind, die weit voneinander entfernt liegen; es kann das auch zutreffen für Fruchtkörper, die von derselben Stelle stammen, nur wenige Schritte voneinander entfernt gefunden wurden. — Der erste der oben erwähnten drei Fälle schliesslich, dass nämlich Einspormyzelien von zwei Vierergruppen überhaupt nicht miteinander reagieren, wird nur dann mit voller Sicherheit angetroffen, wenn man von Vierergruppen ausgeht, die ein und demselben Fruchtkörper entstammen. Wir wollen diesen Fall ein wenig näher ins Auge fassen. Er beweist, dass es unter den Abkömmlingen eines Fruchtkörpers in ihrem sexuellen Reaktionsvermögen verschiedene Vierergruppen gibt. Wie viele verschiedene sind das nun? Es hat sich herausgestellt, dass es bei *Aleurodiscus* nur zwei sind. Da jede Vierergruppe zwei sexuell verschiedene Myzelien enthält, so gibt es also im ganzen unter der Nachkommenschaft eines Fruchtkörpers (unter den P_1 -Gametophyten¹⁾ vier geschlechtsverschiedene Myzelien, und zwar genotypisch verschiedene. Das lässt sich z. B. aus Tabelle II ersehen. In dieser Tabelle ist das Resultat verzeichnet, das sich ergibt, wenn die vier Einspormyzelien von der Basidie 3 und diejenigen von den Basidien 5 und 10 mit zehn beliebigen, von demselben Fruchtkörper herrührenden Einspormyzelien kombiniert werden. Wir sehen, dass 3_a u. 3_b und 3_c u. 3_d paarweise einander gleich sind, ebenso 5_a u. 5_b und 5_c u. 5_d , 10_a u. 10_b und 10_c u. 10_d . Diese einzelnen Paare reagieren jeweils mit verschiedenen der zehn Myzelien, mit denen sie kombiniert worden sind. Aus Raumrücksichten habe ich diese kleine Tabelle gewählt. Das mir vorliegende statistische Material ist natürlich viel umfangreicher und lässt den Schluss als gesichert erscheinen, dass bei *Aleurodiscus polygonius* das Auftreten von vier Geschlechtstypen innerhalb der von einem Fruchtkörper abstammenden Population von Gametophyten die Regel ist.

Aleurodiscus repräsentiert also einen erfreulich einfachen Fall,

¹⁾ Wenn die Generation, der der Fruchtkörper angehört, als die P_1 -Generation bezeichnet wird, so würden die daraus hervorgehenden Einspormyzelien nach der Terminologie von *F. von Wettstein* (*Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungsl.* 1919, 21, 236) die Generation P_1-H (haploide Parentalgeneration) zu nennen sein. Noch besser, weil allgemeiner anwendbar, sind vielleicht die von *Ernst* (Bastardierung als Ursache der Apogamie, Jena 1918, S. 192) vorgeschlagenen Bezeichnungen P_1 -Sporophyt, P_1 -Gametophyt, F_1 -Sporophyt, F_1 -Gametophyt usw., da es ja z. B. auch tetraploide und triploide Organismen gibt.

der auch der Erklärung, wie mir scheint, keine erheblichen Schwierigkeiten bereitet. Bleiben wir zunächst einmal bei den Abkömmlingen eines Fruchtkörpers. Die nächstliegende und einfachste Erklärung scheint mir folgende zu sein: Ich nehme an, es gibt in dem Fruchtkörper, von dem ich ausgehe, nur einerlei diploide Basidienkerne. Diese sollen also alle miteinander genotypisch übereinstimmen. Es ist das eine Annahme, die, wie wir später noch sehen werden, nicht etwa aus der Luft gegriffen ist. Da nun vier verschiedene Haplonten abgespalten werden, so können die Basidien in der diploiden Phase nicht homozygotisch sein; wir werden vielmehr zu der Annahme gedrängt, dass Dihybridismus vorliegt. Nennen wir die beiden Faktorenpaare, um die es sich hier handelt, Aa und Bb, so würde der Zygotenkern (der Basidie) also die Formel haben: ABab. Die vier möglichen Gameten (haploiden Myzelien) würden zu schreiben sein: AB, ab, Ab, aB. Durch paarweise Kombination dieser vier Haplonten ist theoretisch die Entstehung von 16 Diplonten denkbar¹⁾. Vier von ihnen wären in beiden Faktoren homozygotisch (1. ABAB, 2. abab, 3. AbAb, 4. aBaB), acht in je einem Faktor (5. ABab, 6. AbAB, 7. ABAb, 8. aBAB, 9. aBab, 10. abaB, 11. Abab, 12. abAb), vier in beiden Faktoren heterozygotisch (13. ABab, 14. abAB, 15. AbaB, 16. aBAb). Da 5 = 6, 7 = 8, 9 = 10, 11 = 12, und 13 = 14 = 15 = 16, so würden sich nur neun genotypisch verschiedene Diplonten ergeben.

Aus 1, 2, 3, 4 müssten jeweils lauter gleiche Haplonten herauspalten, aus 5 bis 12 jeweils zwei verschiedene (z. B. AB und Ab aus 5), aus 13 bis 16 schliesslich jeweils vier verschiedene, und zwar immer die folgenden: AB, ab, Ab, aB; also dieselben vier Haplonten, von denen wir oben ausgegangen waren. Da nun in dem von mir untersuchten ziemlich umfangreichen Material von *Aleurodiscus polygonius*, das von verschiedener Herkunft war (im ganzen habe ich 550 haploide Myzelien untersucht, die von vier an verschiedenen Orten gesammelten Fruchtkörpern abstammten), immer innerhalb der Nachkommenschaft eines Fruchtkörpers vier (niemals mehr oder weniger) geschlechtsverschiedene Myzelien auftraten, so ist der Schluss kaum abweisbar, dass nur solche Kombinationen möglich sind, bei



Schema zur Verdeutlichung der Reaktion der vier Geschlechtsformen (AB, ab, Ab, aB) von *Aleurodiscus polygonius*. Nur die durch Pfeile verbundenen Myzelien kopulieren miteinander, alle diejenigen, die durch einfache Linien verbunden sind, nicht.

¹⁾ Vergl. hierzu Tabelle III S. 13 meines oben zitierten Aufsatzes „Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung“ 1919.

denen vollständige Heterozygoten in bezug auf die beiden Faktorenpaare entstehen. Das Schema S. 13 mag das verdeutlichen.

Für die Richtigkeit dieser Auffassung spricht meines Erachtens vor allem das gegenseitige Verhalten der haploiden Myzelien, die von Sporen verschiedener Basidien desselben Fruchtkörpers stammen. Wir haben ja oben (S. 9) gesehen, dass die vier Sporen einer Basidie paarweise verschieden sind. Es entstehen also aus einer Basidie nur zweierlei Sporen. Wenn nun aus einem Fruchtkörper, dessen Basidien in der diploiden Phase einheitlich sind (wie wir das angenommen haben) viererlei Haplonten hervorgehen, so folgt, dass sich die einzelnen Basidien bei der Aufspaltung der Gene nicht gleich verhalten können; die einen (I) ergeben zwei Sporen von der Formel AB, zwei andere von der Formel ab; die anderen (II) ergeben $2 \times Ab$ und $2 \times aB$. Aus obiger Annahme, dass nur vollständige Heterozygoten entstehen können, folgt, dass Myzelien, die von einer Basidie des Typus I abstammen, niemals mit Abkömmlingen der Basidie II kopulieren können, und umgekehrt, was ja auch tatsächlich zutrifft. Würden auch Diplonten zustande kommen können, die nur in einem Faktor heterozygot sind, so müssten ja die von Basidie I und II herrührenden Myzelien miteinander fertil sein, und zwar müsste ein beliebiges der Basidie I mit allen vier der Basidie II kopulieren und umgekehrt. Sehen wir uns nochmals die Tabelle I an und setzen dort die Erbformeln ein, die wir eben angenommen haben, so ergibt sich das in Tabelle III und IV wiedergegebene Resultat. Die Tabellen stellen die beiden Aufspaltungs-

Tabelle III

		1	2	3	4
		AB	AB	ab	ab
1	AB	—	—	+	+
2	AB	—	—	+	+
3	ab	+	+	—	—
4	ab	+	+	—	—

Aleurodiscus polygonius.
Aufspaltung von Basidie I.

Tabelle IV

		1	2	3	4
		Ab	Ab	aB	aB
1	Ab	—	—	+	+
2	Ab	—	—	+	+
3	aB	+	+	—	—
4	aB	+	+	—	—

Aleurodiscus polygonius.
Aufspaltung von Basidie II.

möglichkeiten dar, die sich ergeben, wenn der diploide Basidienkern die Formel ABab hat und zeigen zugleich, wie die von je einer Basidie abstammenden Einspormyzelien aufeinander reagieren.

Das geschilderte Verhalten von *Aleurodiscus polygonius* lässt nun noch eine andere Schlussfolgerung zu, die mir nicht unwichtig zu sein scheint. Ich bin bisher von der stillschweigenden Voraussetzung aus-

gegangen, dass die Aufspaltung der Gene (die die Geschlechtsverschiedenheit der Einspormyzelien bedingen) bei der Reduktionsteilung vor sich geht. Diese Auffassung ist so unbestritten, dass es überflüssig erscheint, weiteres Belegmaterial dafür beizubringen. Gerade unser Fall lässt wohl von vornherein jede andere Deutung ausgeschlossen erscheinen. Da wir nun nicht nur die Haplonten als solche in der Hand haben und ihr sexuelles Verhalten durch beliebige Kombination derselben untersuchen können, sondern auch genau wissen, welche von einer, welche von einer anderen Basidie abstammen, da wir es ferner mit einer Aufspaltung nach dem Schema des Dihybridismus zu tun haben, so ist die Möglichkeit gegeben, experimentell in einwandfreier Weise zu entscheiden, ob die erste oder die zweite Teilung in der Basidie die Reduktionsteilung ist. Ist es die erste, dann können aus einer Basidie nur zweierlei Geschlechtstypen entstehen. Ist es die zweite, dann ist zu erwarten, dass alle vier Geschlechtstypen aus einer Basidie hervorgehen können; und zwar müsste das in der Hälfte der Fälle geschehen, während in der anderen Hälfte der Fälle nur zwei verschiedene Haplonten entstehen würden (vorausgesetzt, dass für die beiden Aufspaltungsmöglichkeiten die gleiche Wahrscheinlichkeit besteht). Unter den 35 Vierergruppen, die ich in den ersten Versuchsserien mit *Aleurodiscus* isoliert habe, war nun keine, bei der die vier verschiedenen Haplonten aufgetreten wären. Aus jeder Basidie entstanden also immer nur zwei Geschlechtstypen (entweder AB und ab oder Ab und aB). Darin liegt der experimentelle Beweis, dass in diesen Fällen die Reduktion der Chromosomenzahl bei der ersten Teilung des diploiden Basidienkerns erfolgt ist.

Die gegebene (zunächst als Arbeitshypothese aufgestellte) Formulierung für den Diplonten von *Aleurodiscus*, die angenommene Aufspaltung der Gene und die Annahme, dass durch Kopulation nur Diplonten entstehen können, die mit Bezug auf zwei Faktorenpaare heterozygot sind (womit selektive Befruchtung gegeben ist), hat sich, wie wir sehen werden, auch noch bei der Erklärung anderer Erscheinungen bewährt; sie scheint andererseits zu keiner mir bisher bekannten Tatsache in Widerspruch zu stehen. Ich halte also daran fest, solange sich nicht die Notwendigkeit ergibt, sie durch eine andere Vorstellung zu ersetzen.

Bei völliger Unabhängigkeit der Spaltung wäre zu erwarten, dass beide Vierergruppen gleich häufig auftreten. Ich verfüge zwar noch nicht über ein sehr grosses Zahlenmaterial, glaube aber doch an-

Fruchtkörpern verschiedener Herkunft stammen¹⁾, scheint mit hierfür zu sprechen, wenn ich auch durchaus nicht sagen will, dass darin ein Beweis dafür läge. Experimentell lässt sich die Annahme dadurch prüfen, dass man Einspormyzelien von Fruchtkörpern verschiedener Herkunft miteinander bastardiert, die so erzeugten Diplonten zur Fruchtkörperbildung bringt und die F_1 -Gametophyten nun gegeneinander prüft. Wenn die beiden P_1 -Sporophyten (Fruchtkörper), von denen je ein P_1 -Gametophyt zur Kombination verwendet worden war, bei der Sporenbildung je vier geschlechtlich verschiedene Genotypen abspalten (sich also so verhalten, wie wir das bei *Aleurodiscus* gefunden haben), und wenn aus den Bastardfruchtkörpern des F_1 -Sporophyten wieder vier Gametophyten bei der Aufspaltung hervorgehen, dann ist die einfachste Erklärung für dieses Verhalten wohl die Annahme des multiplen Allelomorphismus. Nennen wir (wie oben) den einen P_1 -Diplonten $ABab$, den anderen $A'B'a'b'$ (diese Formulierung trägt der Annahme des multiplen Allelomorphismus schon Rechnung), so sind, da jeder Diplont vier Haplonten abspaltet, 16 verschiedene Bastardierungsmöglichkeiten gegeben. Wir wählen davon eine beliebige, also z. B. $ABA'b'$. Geht die Spaltung dieses Diplonten normal nach dem *Mendelschen* Schema vor sich, dann wird man wieder vier Haplonten erhalten, die die Formeln AB , $A'b'$, Ab' , $A'B$ haben müssten.

Ich habe diesen Versuch bei *Aleurodiscus* noch nicht ausführen können, weil ich diesen Pilz in Reinkultur bisher nicht zur Fruchtkörperbildung gebracht habe. Seit einiger Zeit verfüge ich aber über vier Schizophyllumpopulationen (von Fruchtkörpern verschiedener Herkunft, die in meinen Protokollen die Bezeichnungen B , E , W und Lk führen), die auch aus vier Genotypen zusammengesetzt sind. Mit diesen habe ich zahlreiche Bastardierungen vorgenommen, habe auch diploide Bastardfruchtkörper (F_1 -Sporophyten) erhalten und von ihnen Einspormyzelien (F_1 -Gametophyten) isoliert. Bei der Kombination solcher jeweils von einem Bastardfruchtkörper abstammenden Ein-

¹⁾ Ich habe von neun verschiedenen Schizophyllum-Fruchtkörpern, die alle verschiedener Herkunft waren (sie wurden gesammelt in der näheren und weiteren Umgebung Würzburgs, in der Rhön, bei Basel, in Holland) Einspormyzelien isoliert. Sie ergaben bei gegenseitiger Prüfung in allen Fällen Schnallen. Es würde zu weit führen, das gesamte mir zur Verfügung stehende Material, das sich auch auf zahlreiche andere Hymenomyzeten erstreckt, hier wiederzugeben. Die gegenseitige Fertilität von Gametophyten verschiedener Herkunft ist jedenfalls eine Erscheinung, die unter den heterothallischen Hymenomyzeten zum mindesten sehr weit verbreitet ist.

spormyzelien zeigte sich nun in einigen (nicht in allen) Fällen in der Tat, dass auch die haploide F_1 -Generation sich aus vier geschlechtlich verschiedenen Myzelien zusammensetzt. Das trat z. B. ein bei Bastardierung eines Haplonten vom Fruchtkörper E mit einem solchen von W. Die vier geschlechtsverschiedenen Haplonten waren bezeichnet worden mit Ea, Eb, Ec, Ed und Wa, Wb, Wc, Wd. Der Bastardfruchtkörper war auf der Kombination $Wa + Ed$ aufgetreten. Wir nehmen nun einmal an, Ea habe die Formel AB; dann muss dasjenige der drei anderen haploiden E-Myzelien, das mit Ea kopuliert, die Formel ab haben. Es ist Eb. Ec sei = Ab, Ed muss dann aB sein. Ebenso sei $Wa = A'B'$, $Wb = a'b'$, $Wc = A'b'$, $Wd = a'B'$. Ob und wie sich entscheiden lässt, ob gerade diese Voraussetzungen zutreffen oder nicht, das ist für unsere weiteren Betrachtungen zunächst nebensächlich. Der F_1 -Sporophyt müsste nach Obigem die Formel haben $A'B'aB$. Es müssten also bei der Aufspaltung, wenn sie dem *Mendelschen* Gesetz folgt, die Haplonten $A'B'$, aB, $A'B$ und aB' auftreten. Um diese Annahme auf ihre Richtigkeit zu prüfen, ist der vorgezeichnete Weg zunächst der, die Konsequenzen zu untersuchen, die sich daraus ergeben. Ich will nur zwei Versuche hier anführen, die für die Annahme sprechen.

1. Kreuzt man die vier F_1 -Gametophyten mit den P_1 -Gametophyten der Fruchtkörper E und

Tabelle V.

		A'B'	aB	A'B	aB'
Ea	AB	+	-	-	+
Eb	ab	+	-	+	-
Ec	Ab	+	+	+	+
Ed	aB	+	-	-	-
Wa	A'B'	-	+	-	-
Wb	a'b'	+	+	+	+
Wc	A'b'	-	+	-	+
Wd	a'B'	-	+	+	-

Schizophyllum commune.
Erklärung im Text.

W, so muss das in Tabelle V wiedergegebene Ergebnis resultieren, wenn die angenommene Formulierung richtig ist. Das war auch der Fall. Wir ersehen aus der Tabelle, dass von den vier F_1 -Gametophyten ($A'B'$, aB, $A'B$, aB') zwei mit fünf der acht P_1 -Gametophyten reagieren, und zwar entweder mit allen vier von E und mit Wb oder mit allen vier von W und mit Ec. Die beiden anderen

reagieren mit vier P_1 -Gametophyten und zwar mit jeweils zwei von E und zwei von W. Wir sehen ausserdem, dass mit Ec und Wb sämtliche vier F_1 -Gametophyten reagieren. Das war deshalb zu erwarten, weil ja die beiden Komponenten, die den F_1 -Sporophyten zusammensetzen ($A'B'$ und aB) sowohl mit Ec wie mit Wb kopu-

lieren. Ob wir nun einen Bastardfruchtkörper von der Formel $A'B'aB$ oder irgendeinen anderen wählen, das ist insofern gleichgültig, als sich bei Kreuzung mit den acht P_1 -Gametophyten immer im Prinzip dasselbe Bild ergeben muss. Stets werden unter den F_1 -Gametophyten zwei sein, von denen einer mit allen vier E-Gametophyten und ausserdem mit Wb, der andere mit allen W-Gametophyten und mit Ec reagiert. Eine Betrachtung der Tabelle V zeigt auch, dass das immer diejenigen sein müssen, die mit den zur Erzeugung des F_1 -Sporophyten kombinierten P_1 -Gametophyten übereinstimmen¹⁾. Die beiden anderen F_1 -Gametophyten müssen in allen Fällen mit je zwei E- und je zwei W-Gametophyten reagieren. Es sind die haplomiktischen²⁾ F_1 -Gametophyten.

2. Das Ergebnis des zweiten Versuches, der eigentlich nur ein Spezialfall des ersten ist, ist nach dem, was soeben auseinandergesetzt wurde, ohne weiteres ersichtlich. Er bestand in der Rückkreuzung der sämtlichen F_1 -Gametophyten gleichen Ursprungs mit den elterlichen Gametophyten, also denjenigen beiden P_1 -Haplonten, die zur Synthese des F_1 -Sporophyten verwandt worden waren. Schon in meiner früheren Mitteilung (1919) habe ich darauf hingewiesen, dass bei dieser Rückkreuzung entweder Kopulation mit dem einen oder mit dem anderen der elterlichen Gametophyten eintritt oder mit keinem von beiden, niemals aber mit beiden. Dieses Resultat, das sich auch aus Tabelle V ablesen lässt, hat sich auch bei weiteren Versuchen bestätigt. Auch das zu erwartende Zahlenverhältnis ist ungefähr eingetreten, wiewohl mein statistisches Material noch nicht gross ist. Es müssen nämlich nach der Theorie 25% aller F_1 -Gametophyten mit dem einen, 25% mit dem anderen elterlichen Gametophyten kopulieren, 50% mit keinem von beiden. In einem Versuch, der mit F_1 -Gametophyten gemacht wurde, erhielt ich das Verhältnis 6:4:10, in einem anderen 9:5:10.

Aus den soeben mitgeteilten Ergebnissen an Schizophyllum lässt sich nun auch die Bestätigung einer Voraussetzung ableiten, von der

¹⁾ Die Übereinstimmung wurde durch besondere Versuche bestätigt. Kombiniert man z. B. den F_1 -Gametophyten aB mit sämtlichen P_1 -Haplonten, die vom Fruchtkörper E isoliert worden sind, dann müssen in allen den Fällen Schnallen entstehen, in denen sie bei Kombination mit Ed auftreten. Das war auch der Fall. Analog waren die Resultate mit $A'B'$, das mit den sämtlichen P_1 -Haplonten von W kombiniert wurde.

²⁾ Über den Ausdruck „haplomiktisch“ siehe Pascher A., Die Kreuzung einzelliger, haploider Organismen: Chlamydomonas. Berichte d. deutschen botan. Gesellschaft 1916, Bd. 34, 241.

wir oben ausgegangen waren. Einige der Schizophyllumfruchtkörper, von denen durch Isolierung von Einspormyzelien vier geschlechtlich verschiedene Gametophyten gewonnen wurden, waren auf diploiden Myzelien aufgetreten, die synthetisch durch Kombination zweier bekannter Haplonten erzeugt worden waren. Hier können nur einerle diploide Basidienkerne entstehen, trotzdem die Abspaltung von vier verschiedenen Haplonten. Bei *Aleurodiscus* war ich von Fruchtkörpern ausgegangen, die in der Natur gesammelt, ihrer Herkunft nach also unbekannt waren. Es hätte ja sein können, dass sich an ihrer Entstehung mehr als zwei Haplonten beteiligt hatten, bezw. dass verschiedene Myzelien durcheinandergewachsen waren und dementsprechend auch verschiedene Basidien gebildet worden waren. Diese Auffassung wird nach dem Verhalten der oben erwähnten, ihrer Herkunft nach genau bekannten Schizophyllumkulturen zwar nicht direkt widerlegt, es wird aber jedenfalls gezeigt, dass das gleiche Bild entstehen kann, wenn nur zwei Haplonten kombiniert werden.

Nachdem wir die Argumente kennen gelernt haben, die für die Annahme des multiplen Allelomorphismus sprechen, drängt sich die Frage auf, worin die Unterschiede der multiplen Allelomorphen bestehen, worin sich also die in homologen Chromosomen an einander entsprechenden Stellen liegenden Gene wohl unterscheiden. Da wir über die Natur der Gene selbst nichts Sicheres wissen, so ist die endgültige Entscheidung dieser Frage natürlich nicht möglich. Doch scheint mir ein Punkt wert, diskutiert zu werden: ob nämlich die Gene, die die Geschlechtsdifferenzen der Gametophyten bedingen, untereinander qualitativ oder nur quantitativ verschieden sind. *Goldschmidt* hat ja neuerdings die Ansicht vertreten, dass es sich bei multiplen Allelomorphen überhaupt nur um quantitative Unterschiede der Gene handelt¹⁾. Wenn wir diese Auffassung auf unseren Fall anwenden, so würden wir es, da offensichtlich Dihybridismus vorliegt, mit zwei Faktorenpaaren zu tun und folglich anzunehmen haben, dass zwischen A und a einerseits und B und b andererseits nur quantitative Unterschiede bestehen, mit anderen Worten, dass quantitativ verschiedene Zustände desselben Faktors vorliegen. Die Unterschiede, die bei Fruchtkörpern verschiedener Herkunft beobachtet worden sind, würden dann auch auf quantitative Verschiedenheiten der Gene zurückzuführen sein. Ich glaube in der Tat, dass diese Vorstellung, wenn auch zunächst nur als Arbeitshypothese, angenommen werden kann. Wenn

¹⁾ *R. Goldschmidt*, Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. Berlin 1920. S. 36 ff.

ich früher geäußert habe, dass die Annahme von zwei hinsichtlich ihres sexuellen Verhaltens verschiedenen Formen nicht ausreicht¹⁾, so schwebte mir allerdings ursprünglich die Vorstellung vor, dass in den komplizierteren Fällen (die erst unten kurz berührt werden sollen), eine grössere Anzahl qualitativ verschiedener Anlagen vorhanden ist. Es ist möglich, dass wir auch da mit weniger Qualitäten auskommen, vielleicht sogar mit zwei, wie das für *Aleurodiscus* und ganz allgemein wohl in den Fällen, wo wir die Aufspaltung in vier Geschlechtsformen feststellen können, angenommen werden kann. Hier würden A und B qualitativ verschieden sein, ebenso a und b. Wenn ich mich damit der Auffassung *Max Hartmanns* nähere, so glaube ich doch hervorheben zu sollen, dass sich meine Ansichten mit den seinigen nicht decken. *Hartmann* ist ja neuerdings mehrfach für Quantitätsunterschiede eingetreten; sie bilden gewissermassen die Grundlage seiner Sexualitätshypothese²⁾, die er vor kurzem auch auf die von mir mitgeteilten Beobachtungen an *Ustilago violacea* und *Schizophyllum commune* und diejenigen *Burgers* an *Cunninghamella Bertholletiae* angewandt hat³⁾. Da das Ergebnis von *Burgers* Untersuchungen, die *Hartmann* für besonders beweiskräftig für seine Anschauung ansieht, inzwischen durch die Untersuchungen *Blakeslees* und seiner Schüler⁴⁾ stark in Frage gestellt worden ist, so kann hier von einer Diskussion derselben abgesehen werden. *Hartmann* ist der Meinung, dass meine ursprüngliche Deutung (der ich übrigens absichtlich noch keine festere Gestalt gegeben hatte, weil mir hierzu mein Material noch zu lückenhaft erschien), „einer Übertreibung der formalistisch-mendelistischen Betrachtungsweise entsprungen zu sein scheint“ und dass sich die Erscheinungen (bei *Schizophyllum*) in ungezwungener Weise durch die Annahme der relativen Sexualität erklären. Darunter versteht *Hartmann* folgendes: „Jede Geschlechtszelle hat sowohl die vollständigen männlichen wie weiblichen Anlagekomplexe oder Potenzen. Dadurch,

¹⁾ Vergl. „Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung“ (1919), S. 14 und meine Besprechung der Arbeit *Burgers* (Sexuality in *Cunninghamella*. Bot. Gazette 1919, Bd. 68) in der Zeitschr. f. Botanik 1920, Bd. 12, S. 519.

²⁾ *M. Hartmann*, Ergebnisse und Probleme der Befruchtungslehre im Lichte der Protistenforschung. Die Naturwissenschaften 1918, Bd. 6, S. 368 ff.

³⁾ *M. Hartmann*, Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels bei Phytomonadinen III. Arch. f. Protistenkunde 1921, Bd. 23, S. 270 (Anm.).

⁴⁾ *Blakeslee, Cartledge and Welch*. Sexual Dimorphism in *Cunninghamella*. Bot. Gazette 1919, Bd. 72.

dass die einen Anlagekomplexe gefördert, die anderen gehemmt werden, kommt es zu einem Überwiegen der männlichen oder weiblichen Tendenz der Zelle“. „Durch das Überwiegen des einen oder des anderen Faktors wird eine Zelle männlich oder weiblich in bezug auf eine andere Zelle, bei der der entgegengesetzte Faktor überwiegt“. (*Hartmann a. a. O.* 1918, S. 369). In letzterem Satze ist die Relativität ausgedrückt. Durch die relative Verschiedenheit wird, wie *Hartmann a. a. O.* S. 370 sagt, die Spannung erzeugt, welche zur Vereinigung der Geschlechtszellen führt. — Ich habe hierzu zunächst zu bemerken, dass meines Erachtens die Annahme von Quantitätsverschiedenheiten der Gene die mendelistische Betrachtungsweise keineswegs ausschliesst. Wenn den Quantitäten eine gewisse Stabilität zukommt und sie nicht ständigen Schwankungen unterworfen sind, so wird man in genau der gleichen Weise Aufspaltungen erwarten dürfen, wie wenn es sich um Qualitätsunterschiede handelt. In der Tat wurden ja auch bei *Aleurodiscus* sowohl wie bei einigen *Schizophyllum*-Stämmen ganz regelmässige Aufspaltungen beobachtet. — Wichtiger scheint mir ein anderer Punkt zu sein. Ich bestreite keineswegs die Beweiskraft der Tatsachen, die für die Annahme sprechen, dass die Anlagen für die männlichen und die weiblichen Geschlechtscharaktere in beiden Keimzellen enthalten sein müssen. Zweifeln könnte man höchstens noch, ob das ganz allgemein, also auch bei den niederen Organismen der Fall ist. Doch wollen wir hier davon absehen. Sicher ist, dass diese Annahme nicht ohne weiteres die *Hartmannsche* Sexualitätshypothese in sich schliesst, wonach die Kopulation durch die Förderung der Potenzen des einen Geschlechts über die des anderen bedingt wird. Für die Annahme der Relativität der Sexualität in diesem Sinne scheinen sich mir aus meinen Ergebnissen bisher keine Anhaltspunkte zu ergeben. Da wir es mit zwei Faktorenpaaren zu tun haben, so würden wir wohl im Sinne *Hartmanns* in dem einen (Aa) die Potenzen für das männliche, in dem anderen (Bb) diejenigen für das weibliche Geschlecht sehen müssen. Der Umstand nun, dass sowohl bei Kombination von AB mit ab wie bei Kombination von Ab mit aB Kopulation eintritt, scheint mir nur zu dem Schluss zu berechtigen, dass zur Kopulation Heterozygotie in zwei Faktorenpaaren nötig ist, nicht aber zur Annahme des gegenseitigen Überwiegens der Geschlechtstendenzen. Stellen wir also in der Voraussetzung, dass quantitative Unterschiede der Gene vorliegen, eine Hypothese über das Zustandekommen der Kopulation auf, so kann dieselbe für unsere Fälle meines Erachtens nur lauten: Kopulation findet dann statt,

wenn die Gene der miteinander reagierenden Myzelien bestimmte (minimale) quantitative Unterschiede aufweisen.

Nicht alle Fälle sind nun so einfach wie die bisher berücksichtigten, bei denen Aufspaltung in vier verschiedene Geschlechtsformen nachgewiesen wurde. Die Schizophyllen verhalten sich in den meisten Fällen anders; auch bei anderen Hymenomyceten habe ich ein kom-

Tabelle VI.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	+	-	+
2	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	+	-	+	+
3	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	+
4	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	+
5	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
6	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	+	-	+	+
7	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	+	-	+	+
8	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
9	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	+
10	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	+
11	-	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12	-	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13	+	-	+	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
14	-	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15	+	-	+	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
16	-	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-

Schizophyllum commune.

Ergebnis der Kombination von 17 F_1 -Gametophyten eines Bastardfruchtkörpers bekannter Herkunft untereinander.

plizierteres Verhalten festgestellt, worauf aber hier noch nicht eingegangen werden soll. Schon in Tabelle II meiner früheren Veröffentlichung (1919) ist ein Verhalten wiedergegeben, das sich dem „Viererschema“ nicht fügt, worauf ja auch damals schon hingewiesen wurde. Es handelt sich da um eine Generation von P_1 -Gametophyten, die untereinander eine sehr geringe Fertilität zeigen. In anderen Fällen finden wir viel häufiger positive Reaktionen (Schnallenbildung). Das zeigt Tabelle VI. Es ist bemerkenswert, dass die Haplonten,

deren Kombinationsergebnisse auf Tabelle VI dargestellt sind, einem Bastardfruchtkörper entstammen, der gewonnen worden ist durch Kombination eines P_1 -Gametophyten des Fruchtkörpers Lk mit einem solchen von E. Wie S. 17 bemerkt wurde, spalten diese beiden Fruchtkörper nach dem „Viererschema“ auf. Wir hätten also erwarten müssen, dass auch in der F_1 -Generation vier Geschlechtsformen auftreten. Wenn man ein Verhalten, wie es Tabelle VI zeigt, bei den Abkömmlingen von einem Fruchtkörper beobachtet, der in der Natur gesammelt worden ist, so liegt die Erklärung nahe, dass dieser Fruchtkörper ein komplizierter Bastard von Gametophyten verschiedener Herkunft ist, so dass schon aus dem Grunde die herausspaltenden F_1 -Gametophyten ein verwickelteres Bild ergeben. Diese Erklärungsmöglichkeit ist aber hier ausgeschlossen, wo wir von zwei bekannten Haplonten ausgegangen sind. Damit ist das Problem zwar eingeeengt, aber nicht entschieden. Die nähere Betrachtung der Tabelle VI und ein Vergleich derselben mit Tabelle II, auf der das Viererschema dargestellt ist, zeigt ohne weiteres die Unterschiede zwischen beiden. Werden in Tabelle II sämtliche +-Zeichen in eine Ebene (nach unten) projiziert, so decken sich immer nur solche von sexuell gleichen Haplonten. Alle Myzelien, die mit einem und demselben kopulieren, sind geschlechtsgleich. Wir können einen solchen Typus deshalb auch einen exklusiven nennen¹⁾. Beide Erscheinungen treffen nun für Tabelle VI nicht zu. Hier ist das Verhalten der Haplonten nicht streng exklusiv, sondern es gibt Einspormyzelien, die mit verschiedenen anderen reagieren, welche ihrerseits untereinander nicht geschlechtsgleich sind. So reagiert z. B. 1 mit 2 und 8; dass 2 und 8 nicht geschlechtsgleich sein können, folgt daraus, dass sie beide miteinander kopulieren. Die in Tabelle VI dargestellten Verhältnisse scheinen mir auch deshalb Beachtung zu verdienen, weil sie sich der *Mendelschen* Spaltungsregel nicht fügen. Bei strenger Gültigkeit dieser Regel wären ja nur vier haploide Genotypen zu erwarten. Ich glaube allerdings, dass diese Ausnahme im Grunde nur eine neue Bestätigung der Spaltungsregel ist. Da es jedoch noch nicht möglich war, die mir am wahrscheinlichsten erscheinende Erklärung für das Verhalten einwandfrei zu beweisen, so soll die Erörterung dieses Punktes einer späteren Mitteilung vorbehalten bleiben.

¹⁾ Exklusiv in diesem Sinne sind auch *Ustilago violacea* und *Phycomyces nitens*.

Zum Schluss mögen noch ein paar theoretische Bemerkungen Platz finden. Bei der Gefahr, Analogieschlüsse aus einem Tatsachenmaterial zu ziehen, das noch nicht nach allen Richtungen völlig durchgearbeitet ist, ist hier Zurückhaltung geboten. Da jedoch von anderer Seite aus meinen Befunden mit mehr oder weniger grosser Bestimmtheit Folgerungen abgeleitet worden sind, so will ich mit wenigen Worten darauf eingehen.

Wir sind gewohnt, den Begriff der Sexualität mit dem der Zweigeschlechtigkeit zu verbinden. Ist das auch hier möglich? Es scheint nicht. *Burgeff*¹⁾ hat ja bereits für das, was ich andeutungsweise gesagt habe, den Ausdruck multipolare Sexualität angewendet, im Gegensatz zur bipolaren. Es wären also mehr als zwei Geschlechter anzunehmen. Die Argumentation, die dazu führen kann, ist ja höchst einfach: Innerhalb der Nachkommenschaft eines Fruchtkörpers kopulieren die Myzelien 1 und 2 miteinander. Nennen wir einmal 1 männlich und 2 weiblich. Nun kombinieren wir sowohl mit 1 wie mit 2 ein Einspormyzel (3) eines Fruchtkörpers anderer Herkunft. Es tritt in beiden Fällen Kopulation ein. Ist nun 3 männlich oder weiblich? Offenbar weder das eine noch das andere — oder beides zugleich. Letzteres ist aber nicht gut möglich, denn seinerseits kopuliert ja 3 mit sehr vielen Einspormyzelien des Fruchtkörpers, von dem es isoliert worden ist, nicht, mit anderen dagegen kopuliert es. Andererseits gibt es innerhalb der von einem Fruchtkörper abstammenden Population Myzelien, die weder mit 1 noch mit 2 kopulieren, aber mit anderen Myzelien (4, 5, 6 usw.). Es sind das bei *Aleurodiscus polygonius* die Abkömmlinge einer Basidie desselben Fruchtkörpers, bei der eben die Aufspaltung in anderer Weise vor sich gegangen ist. Hieraus wäre also zu folgern: mit zwei Geschlechtern kommen wir nicht aus; wir haben mehr als zwei: multipolare oder pluripolare Sexualität. Weitere Folgerung: Der Begriff der Sexualität ist nicht unbedingt mit dem der Zweigeschlechtigkeit verknüpft. Oder sollen wir den Spiess umdrehen und sagen: weil keine Beschränkung auf zwei Geschlechter vorliegt, so ist das eben keine Sexualität²⁾. Diesem Schluss kann ich nicht folgen. Die Kennzeichen der Sexualität sind so offensichtliche, dass daran nicht gezweifelt werden kann. Wir

¹⁾ *Burgeff, H.*, Sexualität und Parasitismus bei den Mucorineen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. 1920. Bd. 38. S. 326.

²⁾ So äussert sich etwa *H. Prell* (Anisogametie, Heterogametie und Aëthogametie als biologische Wege zur Förderung der Amphimixis. Archiv f. Entwicklungsmechanik 1921. Bd. 49. S. 478).

haben Zellkopulation, Kernverschmelzung und darauffolgende Reduktionsteilung (in der Basidie). Es würde eine Vergewaltigung der Tatsachen sein, wenn man diesen Vorgängen den sexuellen Charakter absprechen wollte.

Will man von einer Relativität der Geschlechter sprechen in dem Sinne, dass man von zwei miteinander kopulierenden Gametophyten den einen den männlichen, den anderen den weiblichen nennt, so ist dagegen prinzipiell nichts einzuwenden. Allerdings ist diese Art der Relativität nicht gleichbedeutend mit dem, was *M. Hartmann* darunter versteht (s. o. S. 21). Vielleicht ergeben sich sogar einmal bei genauer Untersuchung Verschiedenheiten bei der Kopulation, die die Entscheidung ermöglichen, welcher der Gametophyten in einem gegebenen Falle als das Männchen und welcher als das Weibchen angesehen werden kann. Damit ist aber die Tatsache nicht aus der Welt geschafft, dass schon innerhalb der Nachkommenschaft eines Fruchtkörpers mehr als zwei genotypisch verschiedene Haplonten (z. B. im einfachsten bisher bei den Hymenomyzeten bekannten Fall AB, ab, Ab, aB) auftreten. Es ist damit eben etwas gegeben, was von dem bisher Bekannten abweicht, und zwar auch dann, wenn der exakte Nachweis erbracht werden sollte, dass die Unterschiede der Gene A und a und B und b nur quantitative sind.

Vielleicht ist hier eine kurze phylogenetische Bemerkung am Platze. Es bereitet keine Schwierigkeiten, sich vorzustellen, wie das Verhalten von *Aleurodiscus* etwa aus dem Verhalten von *Ustilago violacea*, wo wir nur zwei Geschlechtsformen haben, abgeleitet werden kann. Nehmen wir z. B. an, wir hätten bei *Ustilago violacea* ebenfalls die beiden Faktorenpaare Aa und Bb. Wenn diese beiden Faktorenpaare in der Weise streng gekoppelt sind, dass immer A u. B und a u. b zusammen abgespalten werden müssen, so haben wir die Zweigeschlechtigkeit. Angenommen, die Koppelung wird ganz aufgehoben, so muss das Verhalten von *Aleurodiscus* herauspringen. Natürlich ist es auch möglich, dass bei *Ustilago violacea* nur ein Faktorenpaar da ist und das andere im Laufe der phylogenetischen Entwicklung bei den Hymenomyzeten dazu gekommen ist.

Ein weiterer Punkt, auf den ich kurz eingehen möchte, ist folgender. Es ist gesagt worden, dass bei dem Verhalten der Hymenomyzeten im Prinzip dieselbe Erscheinung vorliege wie bei der Selbststerilität der höheren Pflanzen. U. a. ist mir der Einwand gemacht worden, es handle sich bei den Hymenomyzeten nicht um multipolare Sexualität, sondern es liege hier einfach Selbststerilität vor. Sollte man

eine innere Verwandtschaft der Erscheinungen allein darauf gründen, dass sie sich beide auf mendelistischer Basis betrachten lassen, so könnte diese Argumentation allerdings nicht als stichhaltig anerkannt werden, denn das ist für sehr viele, ihrer Natur nach ganz verschiedene Erscheinungen möglich. Abgesehen davon ist indessen nicht zu bestreiten, dass zwischen der Selbststerilität der höheren Pflanzen und dem Verhalten der heterothallischen Hymenomyzeten in gewissen Punkten Ähnlichkeit besteht. Ich nenne z. B. folgende Tatsachen: Cardamine verschiedener Herkunft geben bei Kreuzbestäubung stets guten Samenansatz¹⁾. Wir können also die Pflanzen A und B mit X, Y, Z von verschiedener Herkunft bestäuben und werden immer guten Erfolg haben, genau wie bei der Kombination von Einspormyzelien, die von Fruchtkörpern verschiedener Herkunft stammen. Schon *Morgan*²⁾ hat anlässlich seiner Versuche mit *Ciona intestinalis* die Meinung geäußert, dass Selbststerilität eine Folge der Ähnlichkeit der Erbfaktoren der einzelnen Gameten sei. Ähnliche Gedanken sind später von *East* und *Park*³⁾ ausgesprochen worden. Es würde das also ganz mit der hier vertretenen Anschauung stimmen, dass genotypische Gleichheit der Einspormyzelien bei Kombination die Schnallenbildung verhindert. Der Hauptgrund, weshalb man die Erscheinungen bei Hymenomyzeten mit Selbststerilitätsvorgängen verglichen hat, ist wohl der, dass innerhalb der Nachkommenschaft eines Fruchtkörpers so viele Kombinationen fehlschlagen, während Kombination mit Einspormyzelien anderer Fruchtkörper meist zum Ziele führt. Geht man aber der Sache auf den Grund, so ist nicht zu verkennen, dass es auch sehr wesentliche Unterschiede gibt. Zunächst ist die Sterilität innerhalb der Nachkommenschaft eines Fruchtkörpers ja durchaus keine vollständige. Man könnte also nur von partieller Selbststerilität innerhalb der haploiden Nachkommenschaft eines Fruchtkörpers reden. Gibt es nun auch solche partielle, genotypisch begründete Selbststerilität bei höheren Pflanzen? *East* bestreitet das z. B. für seine Versuchsobjekte (*Nicotiana*). Wenn bei Selbstbestäubung Samenansatz eintritt, so ist das die Folge äusserer Bedingungen, nicht einer genotypischen Verschiedenheit.

¹⁾ *Correns, C.* Selbststerilität und Individualstoffe. *Biolog. Zentralbl.* 1913. Bd. 33.

²⁾ *Morgan, Th. H.* Cross- and Selffertilization in *Ciona intestinalis*. *Archiv f. Entwicklungsmechanik* 1910 Bd. 30.

³⁾ *East, E. M. and Park, J. B.* Studies in Self-Sterility I. The Behavior of Self-sterile Plants. *Genetics* 1917. Bd. 2.

Wie sieht nun aber die Sache aus, wenn wir sie vom Standpunkt der Basidien betrachten? Innerhalb der Nachkommenschaft einer Basidie (Vierergruppe) herrscht doch, wie wir gesehen haben, hochgradige Fertilität, zwischen den Abkömmlingen verschiedener Basidien dagegen Sterilität. Hier könnte man also von Selbstfertilität und Fremdsterilität der Basidien reden. Ich will die weiteren Konsequenzen nicht ausmalen. Wichtig ist auch, dass es sich bei den Phanerogamen um diploide Geschlechtsindividuen handelt, während bei den Pilzen die diploide Phase geschlechtlich neutral ist. Dass ein Ei von einem männlichen Sexualkern nicht befruchtet wird, wenn er von derselben Pflanze stammt, das beruht offenbar nicht darauf, dass die Kopulation als solche unmöglich ist, sondern darauf, dass der Sexualkern wegen gehemmten Pollenschlauchwachstums gar nicht hinkommt. Das Hemmnis liegt bei den Phanerogamen also im Sporophyten. Für diese Erscheinung gibt es bei den Hymenomyzeten gar kein Analogon.

Und schliesslich: zur Selbststerilität gehören doch Zwitter. Auch wenn man annimmt, dass jeder Haplont im genotypischen Sinne ein Zwitter ist, so ist das doch etwas ganz anderes wie die Zwitter der Phanerogamen, die diploid sind, und bei denen wir phänotypische Geschlechtstrennung haben. Weitere Unterschiede ergeben sich, wenn wir die Rückkreuzungen von F_1 -Haplonten mit P_1 -Haplonten bei Hymenomyzeten und bei selbststerilen Phanerogamen vergleichen. Unter den Individuen der F_1 -Generation von *Cardamine*, die *Correns* (1913) untersucht hat, waren 25%, die mit beiden Eltern fertil waren, 25%, die mit keinem der Eltern reagierten, und 25%, die mit je einem der Eltern Samenansatz ergaben. Eine solche Reaktionsweise wäre bei der genotypischen Konstitution der daraufhin untersuchten heterothallischen Hymenomyzeten nicht möglich.

Ich will jedoch auf Einzelheiten nicht eingehen; nur das eine muss ich noch nachdrücklich betonen: Selbststerilität und pluripolare Sexualität sind Dinge, die sich durchaus nicht ausschliessen müssen. Angenommen also selbst, es wäre erwiesen, dass bei den Hymenomyzeten Erscheinungen auftreten, die mit den Selbststerilitätsphänomenen der Phanerogamen wesensgleich sind, so wäre damit die pluripolare Sexualität nicht abgetan.

Mag man nun von multi- oder pluripolarer Sexualität, von Geschlechtlichkeit ohne Geschlechter, von Selbststerilität (bezogen auf die Abkömmlinge eines Fruchtkörpers) oder Fremdsterilität (bezogen auf die Abkömmlinge verschiedener Basidien) sprechen, Tatsache ist, dass bei den Pilzen, über die hier berichtet wurde, genotypische Ver-

schiedenheiten der Gameten vorliegen, die sich dem bisher Bekannten nicht ohne weiteres einfügen. Ihre genaue Erforschung wird wahrscheinlich weiter führen als der Streit um Begriffe. Sie wird uns vielleicht auch Hinweise für die Lösung der Frage geben, worauf das Auftreten so vieler hinsichtlich ihres geschlechtlichen Verhaltens verschiedener Sippen bei einer und derselben Hymenomyzetenart beruht, eine Frage, deren Lösung nicht nur für das Sexualitätsproblem sondern auch für das der Artentstehung wichtig wäre.

Würzburg, Botanisches Institut.



VERHANDLUNGEN

DER

PHYSIKALISCH-MEDICINISCHEN GESELLSCHAFT

ZU

WÜRZBURG.

N. F. BAND 47.

No. 2.

ÜBER DIE ATOMANORDNUNG
DER KRISTALLISIERTEN ELEMENTE.

VON

J. BECKENKAMP,

WÜRZBURG.

WÜRZBURG.

VERLAG DER PHYSIKALISCH-MEDIZINISCHEN GESELLSCHAFT.

DRUCK UND KOMMISSIONSVERLAG
DER UNIVERSITÄTSDRUCKEREI H. STÜRTZ A. G.

1922.



Jede Nummer ist als Separatabdruck auch einzeln käuflich.

Über die Atomanordnung der kristallisierten Elemente.

Von

J. Beckenkamp (in Würzburg).

Das Kristallsystem ist bis auf etwa 10 also für die Mehrzahl der 92 Elemente bekannt; mehrere derselben sind polymorph; d. h. sie kristallisieren in mehreren Kristallklassen. Man kennt bisher etwa 5 monokline, 6 rhombische, 8 trigonale, 1 tetragonales, 6 hexagonale und 33 reguläre Formen. Nach der Atomanordnung gehören die bisher in dieser Hinsicht bekannt gewordenen Elemente folgenden Typen an

1. Au-Typus (Au, Ag, Cu, Fe, zwischen 906 und 1401°) Ni, Co, Al, Pb).

Die Atomschwerpunkte ordnen sich nach einem flächenzentrierten Gitter, welches der kompaktesten Anordnung (geringstes Volumen) einer grösseren Anzahl gleichgrosser Kugeln entspricht. Je 4 nächst benachbarte Atompunkte bilden bei diesem Typus ein reguläres Tetraeder.

2. Mg-Typus, hexagonal α) Mg, Ti, Zr, β) Cd, Zn.

Die Atome ordnen sich nach innenzentrierten, dreiseitig prismatischen Gittern, und zwar α) nach einem Gitter mit dem Achsenverhältnis $a : c = 1 : \frac{2}{3} \sqrt{6} = 1 : 1,63298$ ca, welches ebenfalls einem Minimum des Volumens entspricht, und β) nach einem Gitter mit dem Verhältnis $a : c = \frac{4}{3} \sqrt{2} = 1 : \frac{4}{3} \times 1,41421 = 1 : 1,8856$ ca. Bezeichnen wir den Abstand der Gitterpunkte in den 3 kubischen Gittern (einfaches, raumzentriertes, flächenzentriertes) in der Richtung der Hexaedernormalen, der Oktaedernormalen, der Granatoedernormalen und der Leuzitoedernormalen mit $h_1 o_1 g_1 l_1$ bzw. $h_2 o_2 g_2 l_2$ bzw. $h_4 o_4 g_4 l_4$, so ist $o_4 : g_4 = 1 : \frac{1}{6} \sqrt{6}$ und $o_4 : l_4 = 1 : \frac{1}{2} \sqrt{2}$. Es bestehen also beim Mg und beim Cd-Typus relativ einfache Beziehungen zum kubischen Gitter.

3. Hg-Typus bildet einen zusammengesetzten Cd-Typus, indem 2 Gitter des letzteren sich durchdringen und um eine Strecke p in

der Richtung der Hauptachse gegenseitig verschoben sind, die Grösse p konnte bei Hg nicht mit Sicherheit ermittelt werden.

4. Sb-Typus (As, Sb, Bi) bildet einen in der Richtung einer der 4 trigonalen Achsen deformierten Diamanttypus.

5. der S-Typus (S_α) steht ebenfalls mit dem regulären System in allerdings komplizierterer Beziehung.

6. Sn (weisses Zinn) stellt nach A. Byl eine Durchdringung von 3 tetragonalen Gittern dar; die Punkte von 2 Gittern liegen in der Mitte der Prismenfläche des Elementarkörpers des anderen Gitters.

7. der Li-Typus (Li, Na, Ni_α , Fe_α (unter 790°), Wo) besitzt ein raumzentriertes Gitter, welches dem Prinzip der geringsten Oberfläche genügt.

8. Diamant-Typus (C, Si, graues Zinn), 2 flächenzentrierte Gitter durchdringen sich derart, dass im Schwerpunkt eines jeden Tetraeders des einen Gitters ein solcher des anderen Gitters liegt.

Für alle Kristalle scheint das Prinzip „Gruppierung möglichst vieler gleichartiger Atome in gleichen Abständen um irgendein Atom“ zur Geltung zu kommen. Dieses ist am reinsten erfüllt bei den Kristallen vom Au- und Mg-Typus. Um jedes Atom legen sich 12 andere nächst benachbarte. Diese letzteren bilden beim Au-Typus für sich ein spezielles Kubooktaeder, d. h. eine Kombination von Würfel und Oktaeder, dessen Kombinationskanten gleich dem Abstand der äusseren Punkte von dem Zentralpunkt sind. Solche Kubooktaeder lassen sich nicht lückenlos in beliebiger Anzahl im Raum aneinanderlegen, denn es bleiben oktaedrische Räume zwischen je 8 Kubooktaedern. Die 12 äusseren und der eine innere Punkt bilden 8 kongruente reguläre Tetraeder.

Beim Mg-Typus mit dem Achsenverhältnis 1:1,63298 gehört wie beim Au-Typus jeder Punkt zu 8 verschiedenen Tetraedern; während aber beim Au-Typus je 2 benachbarte Tetraeder sich nur mit ihren Kanten berühren, geschieht dies beim Mg-Typus mit einer Fläche. Die 12 äusseren Punkte bilden bei letzterem einen Zwilling nach dem Spinellgesetz, dessen einfacher Kristall dasselbe Kubooktaeder darstellen würde wie beim Au-Typus. Beim Au-Typus folgt auf die 1. Sphäre eine 2. mit 8 Punkten, welche die Ecken eines regulären Oktaeders bilden. Beim Mg-Typus dagegen folgt eine Sphäre von 6 Atomen, welche die Ecken eines dreiseitigen Prismas mit basischen Endflächen bilden.

Das flächenzentrierte kubische Gitter kann aufgefasst werden als eine Durchdringung von 4 einfachen kubischen oder von 3 dreiseitigen prismatischen Gittern.

Bezeichnen wir den kürzesten Abstand der Gitterpunkte dieses dreiseitig prismatischen Gitters in horizontaler Richtung mit 1, so ist der kürzeste Abstand zweier Gitterpunkte in vertikaler Richtung 2,44949: Der Abstand der Punktebenen parallel zur Basisfläche des dreiseitig prismatischen Gitters (parallel zu einer Oktaederebene des flächenzentrierten Gitters) ist sonach $2,44949 : 3 = 0,81649$. Bezeichnen wir den vorerwähnten horizontalen Abstand 1 mit a und den vertikalen Abstand 0,81649 mit c , so liegen bei dem flächenzentrierten kubischen Gitter die Punkte der Schichten $0c, 3c, 6c$, ebenso die Punkte der Schichten $1c, 4c, 7c \dots$ und die Punkte der Schichten $2c, 5c, 8c \dots$ jedesmal vertikal übereinander. Lassen wir die Punkte der Schichten $0c, 6c, 12c \dots$ unverändert, verschieben aber die Punkte der Schichten $2c, 4c, 8c, 10c \dots$ so, dass sie mit den Punkten $0c, 6c, 12c \dots$ in die gleichen Vertikalen fallen, so bilden die Schichten $0c, 2c, 4c, 6c \dots$ ein dreiseitiges prismatisches Gitter mit den Dimensionen $a : 2c = 1 : 1,63298$. Verschieben wir darauf die Schichten $1c, 3c, 5c \dots$ parallel ihrer jedesmaligen Schichtebene so, dass ihre Punkte jedesmal in einen Schwerpunkt des dreiseitigen Prismas mit horizontaler Basis des Gitters mit den Dimensionen $a : 2c$ fallen, so erhalten wir ein innen-zentriertes Gitter mit den Dimensionen $1 : 1,63298$. Das flächenzentrierte kubische Gitter mit hexakisoktaedrischer Symmetrie, geht also durch die genannten Schiebungen in das raumzentrierte hexagonale Gitter mit dihexagonaler dipyramidaler Symmetrie über.

Durch fortgesetzte Wiederholung einer doppelten Zwillingsbildung nach (10 $\bar{1}$ 6) geht der Mg-Typus in den Au-Typus über, während umgekehrt durch fortgesetzte Zwillingsbildung nach ein und derselben Oktaederfläche der Au-Typus in den Mg-Typus übergeht¹⁾.

Beim Cd-Typus treten an Stelle der regulären Tetraeder Tetraide, deren horizontale Kanten 1,73205 und deren gegen die Basis geneigten Kanten 1,9140 sind, wenn der Abstand der Atomschwerpunkte in der Richtung der Nebenachsen gleich 3 gesetzt wird. Um jedes Atom des Cd-Typus liegen zunächst 6 Punkte auf einem horizontalen Kreis, dann folgt die 2. Sphäre mit ebenfalls 6 Punkten auf einer Kugelschale. Man kann den Cd-Typus aus dem Mg-Typus in der Weise ableiten, dass man in der Richtung der Nebenachsen des letzteren die Punkte 1, 4, 7 . . . , in der Richtung der Zwischenachsen die Punkte 1, 2, 3 . . . und in der Richtung der Hauptachse die Punkte

Die Si-Atome des Tridymits bilden höchstwahrscheinlich auch ein Punktsystem vom Mg-Typus, die des Christobalit ein solches nach dem Au-Typus, die Zn-Atome des Wurtzits folgen dem Mg-Typus, die der Zinkblende dem Au-Typus.

1, 5, 9 . . . mit Atomschwerpunkten besetzt, die übrigen aber unbesetzt lässt.

3. Bezüglich des Hg-Typus lässt sich nichts weiter angeben, da p unbestimmt ist.

4. Der Sb-Typus besteht aus 2 ineinander gestellten flächenzentrierten rhomboedrischen Gittern. Der Winkel α des Rhomboeders beträgt $54^\circ 8'$ bei As, $56^\circ 36'$ bei Sb, $57^\circ 15'$ bei Bi.

Wäre $\alpha = 60^\circ$, dann läge der Diamanttypus vor. Die nächstbenachbarten Atome liegen zu je 6 auf einer Kugelschale.

5. S-Typus: Das Achsenverhältnis des rhombischen Schwefels ist

$$a : b : c = 0,813 : 1 : 1,903$$

$$= 0,813 : 1 : \frac{4}{3} \times 1,427, \text{ also annähernd}$$

$$= 0,816 : 1 : \frac{4}{3} \times 1,414 =$$

$$g_4 : 2o_4 : l_4$$

Dasselbe Achsenverhältnis entspricht aber auch annähernd dem regulären Verhältnis $0,8 : 1 : 2 = \frac{4}{5} h_4 : h_4 : 2h_4$ der Wert 1,903 liegt ungefähr in der Mitte zwischen $\frac{4}{3} \times 1,414 = 1,885$ und 2,0. Man kann also vermuten, dass das tatsächliche Achsenverhältnis des Schwefels durch Überlagerung der beiden verschieden orientierten regulären Gitter erzeugt wurde.

Die *Bragg'schen* röntgenometrischen Untersuchungen konnten nicht zu Ende geführt werden. *Bragg* kam zu dem Resultat, dass dem Schwefel ein Gitter zugrunde liegt mit dem Achsenverhältnis 0,813 : 1 : 1,903, dass die Basisflächen zentriert seien, und dass zwischen diesen noch 7 andere flächenzentrierte Gitter gleichfalls einzuschalten seien. Betrachten wir die 8 Eckpunkte des *Bragg'schen* Gitters als Punkte eines kubischen Gitters, dessen Achsen g, o, l parallel mit den Achsen a, b, c des Schwefels gehen, so liegen zwischen den der zentrierten rhombischen Basis entsprechenden beiden Flächen bei dem kubischen Gitter tatsächlich noch 7 gleichwertige Schichten parallel zu den beiden. Betrachten wir dagegen die genannten Eckpunkte als Ecken von 2 übereinanderliegenden deformierten Würfeln mit der Diamantstruktur, so müssen zwischen den beiden Endflächen des *Bragg'schen* Gitters ebenfalls noch 7 gleiche Schichten liegen. Die Gesamtperiode setzt sich deshalb nicht aus 4, wie bei dem gewöhnlichen Diamanttypus, sondern aus 8 Schichten zusammen; bei den Schichten 1, 9, 17 . . . decken sich die Eckpunkte mit Gitterpunkten der beiden kubischen Systeme. Diese Eckpunkte der Schichten konnten allein von *Bragg* bestimmt werden.

Jeder Atompunkt ist von 4 nächstliegenden anderen Punkten

umgeben, welche auf einer Kugeloberfläche liegen; es folgt dann eine 2. Sphäre, welche wiederum mit 4 Atomen besetzt ist.

6. Beim Typus des weissen Sn liegen zwei nächstbenachbarte Atome beiderseits in der Richtung der Hauptachse.

7. Beim Li-Typus lagern sich die Atome nach den Punkten eines raumzentrierten kubischen Gitters. Jeder Punkt ist also von 8 anderen umgeben, welche die 1. Sphäre bestimmen und die Ecken eines regulären Würfels bilden. Es folgt dann eine 2. Sphäre mit 6 Punkten, welche die Ecken eines regulären Oktaeders bilden. Das raumzentrierte Gitter kann als eine Durchdringung von 4 flächenzentrierten Gittern aufgefasst werden.

8 α . Beim Diamant-Typus durchdringen sich 2 flächenzentrierte kubische Gitter derart, dass jeder Atomschwerpunkt des einen Gitters im Schwerpunkt des von dem anderen Gitter gebildeten Tetraeders liegt. Auf einer 1. Sphäre liegen deshalb 4, auf der 2. Sphäre 12 Punkte.

8 β . Wählt man eine der 4 trigonalen Achsen zur trigonalen Hauptachse und besetzt auf den Polkanten nur die Punkte 1, 3, 5 . . . mit Atomen, während beim Diamant die Punkte 1, 2, 3, . . . besetzt sind, so erhält man annähernd die Anordnung des Graphits.

Da das reguläre Tetraeder der flächenärmste Körper ist, welcher den Raum vollständig begrenzt und bei welchem die Abstände der Ecken alle gleich sind, so hat Verf. bereits früher (Sitz. Ber. Phys. Med. Ges. Wbg. 1912 Sep. S. 6) ganz allgemein die Ansicht ausgesprochen: „die einfachste Form, welche zur Ableitung des gesamten möglichen Flächenkomplexes eines Kristalles genügt, ist das Tetraeder“, wobei sich „die Schwerpunkte der chemischen Bausteine insgesamt nach dem vierfach kubischen, (d. h. flächenzentrierten) Raumgitter verteilen.

Hiernach wird man bezeichnen:

1. den Au-Typus als einfaches Tetraedersystem α ;

2a. den Mg-Typus als einfaches Tetraedersystem β ;

beim Mg-Typus und bei allen Ableitungen aus demselben sind die relativen Werte nur annähernd gleich, weil diese durch die Symmetrie nicht festgelegt sind;

2b. den Cd-Typus als ein einfaches Tetraedersystem β , bei welchem nur $\frac{1}{6}$ der Tetraederecken mit Atomschwerpunkten besetzt ist. Wir können deshalb diesen Typus als ein nur teilweise besetztes einfaches Tetraedersystem β bezeichnen;

3. der Hg-Typus ist nicht vollständig bestimmt.

Beim Zinkoxyd ZnO, Jodzilber AgJ und vermutlich beim Wurtzit ZnS liegen zwei Gitter vom Mg-Typus vor, welche gegeneinander in

der Richtung der Hauptachse um den Betrag p verschoben sind. Für ZnO und AgJ wurde $p = \frac{15}{24}$ ermittelt, wenn der Abstand zwischen 2 Punkten des einfachen Gitters in derselben Richtung gleich 1 gesetzt wird. Wäre der Abstand gleich $\frac{16}{24}$, dann lägen die Eckpunkte des Tetraeders des einen Systems in den Schwerpunkten des Tetraeders des anderen Systems. Wir können somit diesen Typus als ein zur Hälfte innen zentrisch zentriertes Tetraedersystem β bezeichnen;

4. der Sb-Typus kann als deformierter, vielleicht aber auch als nur teilweise besetzter Diamanttypus bezeichnet werden, d. h. als ein nur teilweise besetztes innenzentriertes Tetraedersystem α ;

5. ähnliches gilt für den S-Typus, doch ist die Art der Besetzung hier eine andere;

6. der Sn-Typus lässt sich wegen der Ungleichwertigkeit der Atompunkte nur schwer einreihen;

7. der Li-Typus bildet ein vollständig innenzentriertes Tetraedersystem α ;

8a. bei dem Diamant-Typus sind nur die in der Richtung g , nicht aber die in der Richtung h benachbarten Tetraeder innenzentriert. Dieser kann daher als ein zur Hälfte innenzentriertes Tetraedersystem α bezeichnet werden;

8b. der Graphit-Typus stellt ein nur zur Hälfte besetztes Tetraedersystem vom Diamanttypus dar, wenn die Abweichung der Flächenzentrierung eines Tetraeders von der Innenzentrierung nur als klein betrachtet wird.

Wird das zwischen den 8 Kubooaktaedern des Tetraedersystems α liegende Oktaeder innen besetzt, so geht das einfache Tetraedersystem α in ein aussenzentriertes Tetraedersystem α über, welchem das einfache kubische Gitter entspricht.

Die Charakterisierung der Atomanordnung bei den kristallisierten Elementen nach den Tetraedersystemen ist ohne Frage übersichtlicher als die nach den analytisch leichter zu bearbeitenden Raumgittern. Die Charakterisierung durch eines der 230 Punktsysteme ist natürlich in allen Fällen anwendbar, aber infolge der grossen Zahl von Fällen weniger übersichtlich; zudem ist die Charakterisierung nach dem Tetraedersystem einer mechanischen Behandlung leichter zugänglich.

Die bisherigen Beobachtungen an kristallisierten Elementen haben ergeben, dass im allgemeinen diejenigen, deren 1. Sphäre von 12 Atomen besetzt ist, also die beiden einfachen Tetraedersysteme α und β einen metallischeren Charakter haben als die mit einer geringeren Zahl von Atomen auf der

ersten Sphäre. Im allgemeinen nimmt der metallische Charakter mit der Summe der Gitterpunkte der beiden ersten Sphären zu; ferner scheint im allgemeinen dem genauen oder einem nur wenig deformierten regulären Tetraeder, mögen seine 4 Ecken alle oder nur teilweise mit Atomen besetzt sein, nicht nur eine geometrische sondern auch eine physikalische Bedeutung zuzukommen.

Schon *Hauy* sprach (1781) die Ansicht aus, dass dem Tetraeder, als demjenigen Körper, welcher von den den Raum allseitig begrenzenden Körpern die geringste Flächenzahl hat, eine Hauptbedeutung bei der Kristallstruktur zukomme.


Die atomistische Theorie *Hauys* wurde theoretisch von *Seeber*, *Frankenheim*, *Bravais*, *Sohncke* und *Schoenflies* weitergeführt.

Es war aber bis zu den Arbeiten von *Laue* (1912) und *Bragg* (1913) nicht möglich, dieselbe experimentell zu bestätigen. Die Schule von *Fr. Neumann* sah deshalb von dem Aufbau der Kristalle aus Atomen ab und betrachtete dieselben als Continua. Einzelne erklärten sogar: „Entwickelt man nach Reihen, so ist nicht einzusehen, wozu dann noch eine Strukturtheorie nötig wäre“. Demgegenüber stellte ich (Sitz.-Ber. Phys. Med. Ges. Wbg. 1906) den Satz auf: „Die Entwicklung der Konstanten der elementaren Raumbgitter sowie die Art der Durchdringung der letzteren bei den einzelnen Mineralien stellt eine wesentliche Aufgabe der Mineralogie dar“.

Die Frage, ob ein Zusammenhang besteht zwischen den hier beschriebenen Atomanordnungen und der *Werner'schen* Koordinations-theorie, möchte ich den Vertretern der Chemie zur Entscheidung überlassen.

Sind zwar die älteren spekulativen Arbeiten über spezielle Atomanordnungen durch die neuen experimentellen Arbeiten überholt, so haben jene doch unzweifelhaft für diese den Weg gebahnt.

Würzburg im Juli 1922.



VERHANDLUNGEN

DER

PHYSIKALISCH-MEDICINISCHEN GESELLSCHAFT

ZU

WÜRZBURG.

N. F. BAND 47.

№ 3.

ÜBER SPALTUNG UND GLEITUNG
BEIM KALKSPAT.

VON

J. BECKENKAMP,
WÜRZBURG.

EIN MITTELDEVONISCHER EUOMPHALUS MIT
MEHRFACHER ABSCHNÜRUNG.

VON

HCH. S. KIRCHNER.

WÜRZBURG.

VERLAG DER PHYSIKALISCH-MEDIZINISCHEN GESELLSCHAFT.

DRUCK UND KOMMISSIONSVERLAG
DER UNIVERSITÄTSDRUCKEREI H. STÜRTZ A. G.

1922.



Jede Nummer ist als Separatabdruck auch einzeln käuflich.

Über Spaltung und Gleitung beim Kalkspat.

Von

J. Beckenkamp (in Würzburg).

Vor einiger Zeit¹⁾ habe ich darauf hingewiesen, dass beim Kalkspat je zwei Schichten parallel zu den Flächen (100) (Spaltungsrhomboeder) mit O-Atomen von einer Schicht mit C-, O- und Ca-Atomen beiderseits eingeschlossen werden und dabei die Vermutung ausgesprochen, dass beim Spalten die Trennung zwischen den beiden O-Schichten, also längs den Mittelebenen zwischen den letzteren stattfindet.

Die genannten Mittelebenen begrenzen ein System von rhomboedrischen Zellen, deren Kanten an den beiden Polen Winkel von $\alpha = 101^{\circ}55'$ einschliessen. In der einen Hälfte der Schwerpunkte einer jeden Zelle liegen die Schwerpunkte der Ca-Atome, in der anderen die der C-Atome. Mit den C-Atomen liegen in derselben Zelle je drei Schwerpunkte von O-Atomen in der durch den Schwerpunkt des C-Atoms gehenden wagrechten Ebene im gleichen Winkelabstande von 120° .

Wir wollen diese Art von rhomboedrischen Zellen Ionenzellen a nennen, und zwar die mit Ca-Atomen besetzten als Kationenzellen a, die mit CO_3 besetzten als Anionenzellen a. Beide Arten der Ionenzellen sind einander kongruent. Bei der Spaltung bleiben die Ionenzellen a erhalten.

Ausser den genannten Mittelebenen parallel (100) gibt es drei andere Scharen von Mittelebenen zwischen zwei O-Schichten, welche den Flächen des nächst stumpferen Rhomboeders (110) mit dem Winkel $\alpha = 134^{\circ}57'$ parallel gehen. Dieses Rhomboeder stumpft die Polkanten

¹⁾ Ztschr. f. Krist. 57, 303.

von (100) gerade ab. Längs diesen Polkanten lässt sich der Kalkspat leicht derartig verschieben, dass der verschobene Teil in spiegelbildliche Stellung zu dem unverschobenen gelangt, in bezug auf eine Rhomboederfläche (110). Diese Rhomboederfläche heisst „Gleitfläche“, die in dieser Fläche liegende Polkante von (100) „Gleitrichtung“. Die Zwillingsschicht gehört sowohl zu dem verschobenen als zu dem unverschobenen Individuum; die Atomanordnung in ihr entspricht sowohl der des einen wie der des anderen Individuums. Das System der von den Mittelebenen nach (110) eingeschlossenen Rhomboeder soll als System b bezeichnet werden.

Bezeichnen wir einen C-Punkt als Nullpunkt und den vertikalen Abstand C-Ca als 1, dann schneiden die Mittelebenen a die c-Achse in $\pm \frac{1}{2}$, $\pm \frac{3}{2}$, $\pm \frac{5}{2}$,, die Mittelebene b in $\pm \frac{1}{4}$, $\pm \frac{3}{4}$, $\pm \frac{5}{4}$ Die Ionenschwerpunkte folgen in der Richtung der vertikalen Achse in den Abständen 0, 1, 2, folglich ist nur ein Teil der von den Mittelebenen b gebildeten Zellen mit Ionenschwerpunkten besetzt. Auch bei dem System b liegen die drei O-Schwerpunkte mit ihrem C-Schwerpunkt in denselben Zellen. Die Verbindungslinien zweier O-Atome benachbarter Anionenzellen b ist gegen die Mittelebene weniger geneigt als bei den Kationenzellen a. Bei der einfachen Schiebung nach Gleitflächen wandert jeder Ionenschwerpunkt in der einen Hälfte der zu (110) parallelen Atomschichten C-Ca d. h. in den Ebenen 2, 4, 6 ungefähr um die Strecken $\frac{5}{6}$, $\frac{10}{6}$, $\frac{15}{6}$ des Abstandes C-Ca der Gleitrichtung. In den Ebenen 1, 3, 5 um die Strecken $\frac{5}{12}$, $\frac{10}{12}$, $\frac{15}{12}$ von C-Ca. Fällt man nach dieser Schiebung von jedem Schwerpunkte der Zellen ein Lot auf die als Gleitfläche zu betrachtende Mittelebene, und dreht die Zelle samt den darinliegenden Ionen Ca bez. CO_3 um 180° um dieses Lot, so stellt die neue Lage der Atome Ca— CO_3 die Zwillingsslage der sämtlichen Atomschwerpunkte des verschobenen Teils dar.

Wie bei der Spaltung die Ionenzellen a, so bleiben bei der Schiebung nach Gleitflächen die Ionenzellen b erhalten. Die Spaltung lässt sich hiernach zurückführen auf eine leichtere Trennung zwischen den benachbarten Ionenzellen a, die Gleitung besteht in einer leichteren Verschiebung mit Drehung der einzelnen Ionenzellen b. Beide Erscheinungen sind auf eine abstossende Wirkung zwischen den O-Atomen benachbarter Ionen zurückzuführen.

Ausser den beiden genannten Arten von benachbarten Schichten mit O-Atomen gibt es beim Kalkspat noch eine dritte Art parallel

zum Prisma zweiter Art ($10\bar{1}$). Die zu diesen O-Schichten gehörigen Mittelebenen trennen die O-Atome von den zugehörigen C-Atomen. Nach diesen findet weder Spaltung noch Gleitung statt. Die Atome eines Ions sind also untereinander fester verbunden, als mit Atomen benachbarter Ionen. Die geringere Neigung der Verbindungslinien zwischen den O-Punkten benachbarter Zellen gegen die Zellenwände *b* scheint die leichte Verschiebung innerhalb der Gleitebene, die grössere Neigung bei dem System *a* die leichte völlige Trennung benachbarter Zellen zur Folge zu haben.

Ähnliche Verhältnisse liegen auch bei verschiedenen anderen Kristallen vor. Eine ausführlichere Mitteilung darüber erfolgt in einer Fachzeitschrift.

Die Atomschichten eines Kristalls betrachte ich als unendlich dünne elektromagnetisch schwingende Platten, die Atomschwerpunkte als Knotenpunkte. Wird eine Stelle der Platte festgehalten, so bildet sich ein ganzes System von Knotenpunkten, welche von der Plattensymmetrie bedingt werden. Die durch einen C-Schwerpunkt gehenden Nebenachsen sind, wenn der Abstand C-C in der Richtung der Nebenachse gleich 1 gesetzt wird, im Abstände $\frac{1}{3}$ mit O-Punkten besetzt, aber jedesmal nur auf der einen Seite von C; auf der gegenüberliegenden Seite sollte man in gleichem Abstände Knotenpunkte erwarten, so dass die Nebenachsen in den gleichen Abständen $\frac{1}{3}$ Knotenpunkte hätten; diese sind aber nur zum Teil mit Atomschwerpunkten besetzt.

Legen wir in das System der Atomschwerpunkte des Kalkspates ein einfach kubisches Raumgitter, dessen Dimension in der Richtung g [110] nur die Hälfte des Abstandes des C-Atoms von seinen nächstbenachbarten O-Atomen beträgt, dann fallen sämtliche Atomschwerpunkte des unverschobenen Kalkspates mit grosser Annäherung mit Knotenpunkten des genannten einfachen kubischen Gitters zusammen. Sämtliche Atomschwerpunkte des Zwillings stellen demnach ein nur teilweise mit Atomschwerpunkten besetztes kubisches Gitter dar (vgl. auch *J. Beckenkamp*: „Über Zwillingsbildung“ speziell den Abschnitt: „Erklärung der Zwillingsbildungen des Kalkspates“, im Gedächtnisband auf Herrn Geheimrat *Liebisch*).

In meiner Mitteilung: „Über die Atomanordnung der kristallisierten Elemente“ (Verh. d. phys. med. Ges. z. Würzburg 1922, 47) Sep. Abz. S. 6 Z. 4 von oben waren nachstehende gesperrt gedruckten Worte ausgefallen. Es sollte heissen: „Wäre der Abstand gleich $\frac{16}{24}$, dann lägen die Punkte im Schwerpunkte eines gleichseitigen Dreiecks, bei dem Abstände $\frac{15}{24}$ liegen die Eckpunkte usw.“ Z. 7 von oben sollte es heissen: „innen-zentriertes“ statt „innen zentrisch zentriertes“.

Würzburg, den 5. November 1922.

Ein mitteldevonischer *Euomphalus* mit mehrfacher Abschnürung.

(*Euomphalus discoidalis* n. sp.)

Von

Hch. S. Kirchner (Würzburg).

Die devonischen *Euomphaliden* bieten in verschiedener Beziehung Interessantes. Einmal in biostratigraphischer bezw. fazieller Hinsicht, denn es kommen z. B. bei Soetenich in der Eifel manche Formen (*Euomphalus radiatus* Goldf., *E. Goldfussi* d' A. V., *Euomphalus circinalis* Goldf.) nicht mit der Hauptmasse der etwa 80 von dort bekannten Gastropoden-Arten¹⁾ zusammen vor, sondern nur im Verein mit wenigen anderen (*Naticopsis* sp., *Macrochilina arculata* Schloth., *M. imbricata* Sow., *M. subimbricata* d' Orb., *M. elevata* Whidb.), die eine kräftigere Beschaltung aufweisen und daher auch mechanischen Einflüssen grösseren Widerstand zu bieten imstande waren; und ferner in biologischer Hinsicht, da sie häufig (bei *Euomphalus Goldfussi* d' A. V. stets) Abschnürung der ersten Umgänge und infolgedessen auch deren Fehlen aufweisen. Diese letztere Tatsache kann nicht allein mit der Fossilisation zusammenhängen, sondern muss in erster Linie in der Biologie der *Euomphaliden* bezw. ihren Wachstumsverhältnissen begründet sein.

In dieser Annahme wurde ich bestärkt, als ich vor Jahren bei der Sichtung und Bestimmung der fossilen Gastropoden in den Sammlungen des Geolog. Paläontolog. Institutes Bonn einen *Euomphalus* aus dem Mitteldevon vorfand, der nicht nur die bekannte Abschnürung der ersten Umgänge, sondern sogar eine mehrmalige Bildung von

¹⁾ Kirchner, Verhandl. Nat. Hist. Ver. Rheinl. Westf. 71. Jahrg. 1914, S. 189 ff.

Scheidewänden zeigt, die oberflächlich an die einfachen Septen mancher paläozoischer Cephalopoden erinnern könnten. Dass aber das erwähnte Exemplar nicht zu den Cephalopoden gehört, sondern ein echter *Euomphalus* ist, das ergibt sich daraus, dass bei einem Cephalopoden nie eine so grosse Wohnkammer auftritt und dass ferner keine Spur eines Siphos zu finden ist.

Der *Euomphalus* mit mehrfacher Abschnürung zeigt mindestens 9 Scheidewände. Die ersten Umgänge fehlen wie bei *Euomphalus Goldfussi* d' A. V. vollständig. Entweder haben also innerhalb derselben keine Abschnürungen stattgefunden oder sie standen derart weit voneinander ab, dass sie den Windungen noch keine nennenswerte Festigkeit verleihen konnten, um mechanischen Einflüssen standzuhalten. Ich halte aber die erstere Annahme für die wahrscheinlichere, da ja im zweiten Falle zwar die Windung eingebrochen sein könnte, aber dennoch die Abschnürungswände hätten erhalten bleiben können. Erst von der Stelle an, wo die Entfernung zweier Scheidewände nur noch einen halben Umgang beträgt, ist die Kammerung bzw. die Ausfüllung mit Gesteinsmasse erkennbar. Die folgende Kammer misst nur noch ein viertel Umgang und dann schliessen sich noch 6 weitere an, bei denen man im allgemeinen eine geringe Grössenabnahme gegen vorn bemerkt. Diese Grössenunterschiede zusammen mit der Betrachtung des Windungslumens geben einen Schlüssel für die Erklärung der Abschnürungen mancher Gastropoden.

Junge *Euomphaliden* haben einen mehr oder weniger drehunden Windungsquerschnitt, das Windungslumen nimmt nur allmählich an Weite zu. Nun scheinen aber die *Euomphaliden* ihre Schale sehr rasch verlängert zu haben und zwar mit einer Schnelligkeit, die mit der Längenzunahme des Weichtieres nicht Schritt hielt; möglicherweise ist die zum Bau des Gehäuses nötig gewesene intensivere Energie-Inanspruchnahme dafür verantwortlich zu machen, dass das Längenwachstum des Tieres vernachlässigt wurde. Das Vorderende des Weichtieres befand sich natürlich in der Nähe der Mündung, so dass von der bedeutend grösseren Windungsröhre hinten ein Teil leer bleiben musste. Nach einer gewissen Zeit traten im weiteren Aufbau des Gehäuses Ruhepausen ein, die etwa auf äussere Einflüsse zurückzuführen wären. Da die Gastropoden im allgemeinen die ganze Schale ausfüllen, das hintere Ende des Tieres im vorliegenden Falle an einen freien Hohlraum grenzte, wurde die schalenbildende Fähigkeit dieses Teiles des Mantels angeregt, nach rückwärts eine abschliessende Wand auszuscheiden. Nach einiger Zeit fand aber wieder

eine relativ rasche Verlängerung der Schale statt, es blieb rückwärts wieder ein Hohlraum übrig, gegen den sich dann das Tier abermals durch eine Scheidewand trennte. Es kann dies mehrere Male sich wiederholt haben, wie es bei dem erwähnten Euomphalus der Fall war. Allmählich scheint aber die Schalenverlängerung nicht mehr so stürmisch verlaufen zu sein, bis sie schliesslich mit dem Wachstum des Tieres die Wage hielt. Dann hörten selbstverständlich auch weitere Septenbildungen auf.

Dass die Scheidewände tatsächlich vom hinteren Ende des Tieres abgeschieden wurden und sich nicht erst nachträglich gelegentlich der Fossilisation, also anorganisch, bildeten, ergibt sich daraus, dass sie alle nach vorn konkav sind und der hinteren gewölbten Endigung des Tieres entsprechen. Nachträglich hat sich natürlich bei der Fossilisation an die Scheidewände noch Kalk angelegt und sie hierdurch verdickt. Man kann bei einigen noch deutlich eine in der Mitte der Abschnürungen verlaufende, nach vorne konkave dünne dunklere Lage wahrnehmen, welche der ursprünglichen Scheidewand entspricht, demnach auf die schalenbildende Tätigkeit des Tieres zurückzuführen ist.

Es ist auch die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass mitunter die ersten, vom Tier nicht mehr bewohnten Umgänge durch äussere Einflüsse zerstört wurden, so dass es gezwungen war, sich am hinteren Ende durch Bildung eines neuen Schalenteiles gegen die Berührung mit dem Wasser und gegen Angriffe von seiten anderer Tiere zu schützen. In diesem zweiten Falle, der aber nur beim Vorliegen einer einmaligen Abschnürung gelten kann, würde also das Tier sich nicht gegen die leeren Anfangsumgänge abgeschnürt haben, sondern es würde eine Zerstörung der leeren Röhre der Bildung der abschliessenden Scheidewand vorausgegangen sein.

Wir kommen demnach zusammenfassend bezügl. der Abschnürungen zu dem Ergebnis, dass der Körper der betr. Schnecke weniger an Länge zunahm als das Längenwachstum der Windungen betrug. Hierdurch entstand in den Anfangsumgängen ein leerer Raum, der entweder in periodischen Wachstumspausen durch Scheidewände abgeschnürt wurde, die als Ausscheidung des den Eingeweidessack umgebenden Mantels entstanden. In diesem Falle konnten sich auch mehrere Scheidewände mit dazwischen liegenden Kammern bilden. Oder der leere Raum wurde durch äussere Einflüsse zerstört, bevor es zur Bildung einer Abschnürung gekommen war und dann musste sich das Tier gegen die Gefahren einer Verletzung gleichfalls durch Ausscheidung einer Wand schützen.

In der spiralen Einrollung erinnert das gekammerte Exemplar an *Euomphalus Goldfussi* d' A. V. Bei dieser Art sind die Windungen fast völlig rund, nur bildet sich auf der Unterseite eine Kante aus, die anfangs faltig bis knotig, später glatt ist. Die Zuwachsstreifen sind sehr fein, nach vorne gerichtet und liegen eng beieinander. Die Windungen nehmen ziemlich rasch an Breite zu, nach einem Umgang jeweils um das $2\frac{1}{2}$ fache.

Das Exemplar mit mehrfacher Kammerung hat mit *Euomphalus Goldfussi* d' A. V. lediglich die weitnabelige, spirale Einrollung gemeinsam. Der Querschnitt der Windungen ist dagegen stark zusammengepresst, die Ober- und Unterseite daher abgeflacht und ohne Andeutung eines Kieles. Die feinen Zuwachsstreifen wenden sich anfangs gegen vorne, biegen auf der Mitte der Oberseite halbkreisförmig um und verlaufen gegen die Aussenseite zu nach rückwärts. Die Breite eines Umganges beträgt nicht ganz das Doppelte des vorhergehenden an der gleichen Stelle. Die flachscheibenförmige Gestalt dieses *Euomphalus*, den ich mit keinem anderen bekannten identifizieren konnte, veranlasste mich, ihn *Euomphalus discoidalis* zu benennen. Das Original befindet sich im Geolog. Paläontolog. Institut Bonn.