

21. Hugo de Vries: Halbmutanten und Massenmutationen.

(Eingegangen am 3. April 1918.)

In dem letzten Jahrzehnt haben sich die Beobachtungen über das plötzliche Auftreten neuer Formen immer zahlreicher angehäuft, und ist unsere Einsicht in diesen Vorgang allmählich klarer geworden. Dagegen sind keine einwurfsfreien Fälle aufgefunden, in denen neue Varietäten oder Arten durch eine allmähliche Häufung fluktuierender Variationen, auf Grund ihres Nutzens im Kampf ums Dasein, entstanden sind. E. BAUR hat diese Sachlage in seiner „Einführung in die experimentelle Vererbungslehre“ ausführlich betont und aus eigener Erfahrung neue Mutationen beschrieben. Ich hebe nur die beiden Formen hervor, welche in seinen *Antirrhinum*-Kulturen auftraten, eine mit grasartig schmalen Blättern und eine rein weibliche Sippe. Andere Beispiele, wie die rote Sonnenblume von COCKERELL, die eichenblättrige Wallnuß von BABCOCK usw. ließen sich leicht anhäufen. Auch im Tierreich sind sprungweise Neubildungen, namentlich durch die Untersuchungen MORGAN's und seiner Schüler an der Fliege *Drosophila*, über allen Zweifel erhoben worden.

Versucht man nun, auf Grund der vorliegenden Erfahrungen, sich eine Vorstellung über den Hergang der Neubildung in der Natur zu machen, so können dabei die Erscheinungen der Halbmutanten und der Massenmutationen als Ausgangspunkte dienen. Massenmutationen nennt man, nach dem Vorgange BARTLETT's, diejenigen Fälle, in denen Neuheiten nicht, wie sonst, in etwa 1% oder weniger der Individuen auftreten, sondern in weit höheren Prozentzahlen. Halbmutanten aber nennt man jene Exemplare, welche aus der Verbindung einer mutierten mit einer normalen Sexualzelle hervorgegangen sein müssen. Spaltet sich ihre Nachkommenschaft nach der bekannten Regel, so liefern sie etwa zu einem Viertel Mutanten, und rufen somit die Erscheinung der Massenmutation ins Leben.

Wie leicht ersichtlich, läßt sich dieses Prinzip auf zahllose Einzelfälle anwenden. Ich werde mich aber hier auf einige von mir selbst beobachtete, und anderswo bereits beschriebene Fälle beschränken. Sie werden hoffentlich ausreichen, um zu zeigen, daß Halbmutanten und Massenmutationen bei der Entstehung von Neuheiten, sowohl in Kulturen als im Freien, eine hervorragende Rolle spielen müssen. Ich gehe dabei von der Vorstellung aus, daß die inneren Mutationen während der Ausbildung der Sexualzellen stattfinden, und daß diese

somit zur Zeit der Befruchtung bereits mutiert sind. Treffen nun zwei in derselben Weise mutierte Zellen dabei zusammen, so entsteht eine volle Mutation; viel häufiger müssen sich aber mutierte Gameten mit nicht-mutierten verbinden und Halbmutanten erzeugen.

Völlig klar liegen die Verhältnisse in Kulturen von reinen Linien vor. Ich wähle deshalb als erstes Beispiel die Entstehung von Zwergen aus *Oenothera Lamarckiana mut. gigas*.¹⁾ Diese im Jahre 1895 entstandene und seitdem stets rein befruchtete und genau kontrollierte Rasse erzeugt regelmäßig Zwerge und zwar in zweierlei Weise. Alljährlich sieht man einzelne kleine Individuen unmittelbar aus den hohen Vorfahren entstehen und zwar in etwa 1—2 % der Nachkommen. Sie sind sofort konstant. Daneben aber treten Halbmutanten auf, welche den reinen Individuen äußerlich gleich sind und nur daran erkannt werden, daß sie nach Selbstbefruchtung zu etwa einem Viertel Zwerge liefern. Die übrigen Nachkommen sind dann teils normale konstante *Gigas*, zum größeren Teil aber — etwa in der Hälfte aller Exemplare — können sie nach Selbstbefruchtung die Spaltung wiederholen. Offenbar müssen diese Halbmutanten ihre Entstehung der Kopulation einer normalen mit einer mutierten Sexualzelle verdanken, und müssen die viel selteneren, unmittelbar aus der Rasse auftretenden Zwerge durch das Zusammentreffen zweier mutierter Gameten entstehen.

Hier liegen die beiden Möglichkeiten somit so klar vor, wie überhaupt möglich. In den meisten anderen Fällen beobachtet man aber nur die eine oder die andere. Bevor ich zu deren Besprechung schreite, sind noch zwei Punkte zu betonen. Erstens kann man offenbar aus den gelegentlich auftretenden Halbmutanten Rassen ableiten, indem man die beiden von ihnen abgespaltenen konstanten Typen alljährlich ausmerzt. Solche Rassen dürften in der Natur gar nicht selten sein. Zweitens aber erfordert unsere Vorstellung die Annahme wiederholter innerer Mutationen in demselben Merkmal, denn nur damit kann man die alljährliche Erscheinung von Zwergen und Halbmutanten aus der reinen Hauptlinie der Rasse erklären. Wie ich mehrfach betont habe, ist dieses wiederholte Umschlagen in derselben Richtung einer der wichtigsten Züge der ganzen Erscheinung; es deutet auf einen inneren Zustand der Mutabilität, dessen hypothetischen Anfang ich Prämutation genannt habe. Daß dieser Zustand von demjenigen der Halbmutanten prinzipiell verschieden ist, dürfte völlig klar sein.

1) *Oenothera gigas nanella*, a Mendelian mutant. *Botanical Gazette* Vol. LX, 1915 S. 337.

Halbmutanten kann man als Bastarde zwischen Gameten gleicher Abstammung betrachten, und dementsprechend auch Hybridmutanten nennen. Sie müssen denselben Spaltungsgesetzen folgen wie echte Bastarde, welche durch die Verbindung verschiedener Arten, Varietäten oder Rassen erzeugt worden sind. Demgegenüber sind die inneren Mutationen, welche die äußerlich sichtbaren Neubildungen hervorrufen, ganz anderer Natur; sie werden von den gewöhnlichen Spaltungsgesetzen nicht beherrscht und können durch diese nicht erklärt werden.

• Jetzt wollen wir das Prinzip auf die Erklärung einiger früher beobachteten Mutationen anwenden. Ich wähle zunächst das Auftreten einer sterilen Form aus dem gewöhnlichen badischen Mais. Diese Neuheit war völlig unverzweigt. Der Stamm hatte am Grunde keine Seitenstämme, trug keine Kolben und die Rispe war durch eine nackte Spindel ohne Blüten ersetzt¹⁾. Sie trat in einer Rasse auf, welche ich nach einer einfachen Regel kultivierte, indem ich jedes Jahr nur die Samen eines einzelnen Kolbens aussäte, die Befruchtung aber, bei genügender Entfernung der Pflanzen, dem Winde überließ. In den ersten sechs Jahren gab es keine unverzweigten Exemplare. Diese erschienen zuerst in der siebenten Generation und zwar waren es 40 Individuen in einer Kultur von 340. Die Prozentzahl ist somit 12 und deutet offenbar auf Massenmutation hin. Neben diesen nackten Stämmen gab es einige Pflanzen mit unvollkommen ausgebildeten Rispen, und in der Nachkommenschaft von einer von diesen wiederholte sich die Erscheinung, indem unter 59 Exemplaren 19% wiederum unverzweigt waren.

Zur Erklärung nehmen wir an, daß eine Sexualzelle der fünften Generation in der fraglichen Richtung mutiert worden war, und daß diese sich bei der Befruchtung mit einer normalen Zelle verbunden hat. So konnte in der sechsten Generation eine Halbmutante entstehen, und diese würde, im Falle reiner Selbstbefruchtung, etwa 25 % steriler Maispflanzen liefern. Da aber die Befruchtung nicht völlig rein war, mußte das prozentische Verhältnis etwas geringer ausfallen. Die sechste Generation mußte nebenbei Halbmutanten enthalten, und diese konnten die Spaltung wiederholen.

Dieses Vorbild dürfte zunächst eine Erklärung für das Entstehen steriler Varietäten im allgemeinen geben. Leider weiß man, obgleich solche im Gartenbau gar nicht selten und namentlich für gewisse gefülltblütige Formen allgemein bekannt sind, über ihre erste Entstehung fast gar nichts. Aber ein gutes Beispiel geben

1) Siehe die Abbildung in Botanisch Jaarboek Vol. I, Taf. I.

die gelben Keimlinge, welche sich, aus Mangel an Chlorophyll, nicht über das Stadium der Kotylen entwickeln können. Sie treten gar häufig als Massenmutationen auf. Ich fand z. B. bei *Linaria vulgaris* 25 %, bei *Papaver Rhoeas* 15—30 %, bei *Scrophularia nodosa* 10 bis 15 %, bei *Clarkia pulchella* 9—13 % und in anderen Fällen mehrfach über 10 % solcher gelber, bald absterbender Keime. Offenbar waren die Individuen, von denen ich die betreffenden Samen geerntet hatte, Halbmutanten gewesen. In einigen Fällen sind diese letzteren wohl neu in meinen grünen Rassen entstanden, in anderen aber dürften ihre Vorfahren bereits analoge Spaltungen erlitten haben, und handelte es sich somit um Rassen von solchen Halbmutanten. Nach neueren Erfahrungen, welche indessen noch nicht spruchreif sind, bringen solche Rassen auch konstante grüne Individuen hervor, wie sie die Spaltungsformel erwarten läßt.

Ueberall, wo im Freien oder in der Kultur Selbstbefruchtung für eine Art die Regel ist, können in der beschriebenen Weise Halbmutanten und Massenmutationen sich an dem Vorgange beteiligen. Und dieses würde erklären, weshalb solche Neuheiten so oft in mehr als einem Exemplare angetroffen werden.

Bei zweihäusigen Arten aber, und bei solchen, deren Individuen mit dem eigenen Pollen keine Samen hervorzubringen pflegen, müssen die Verhältnisse etwas komplizierter sein. Verschiedene Arten von Kompositen von Klee, von *Salvia* usw. sind selbst — steril auch wenn sie, in isolierten Exemplaren, von Insekten fleißig besucht werden. Ebenso verhielten sich in meinem Garten z. B. *Bartonia aurea*, *Convolvulus cupanicus*, *Nemesia versicolor*, *Nierembergia gracilis*, *Nycterinia capensis* und andere.

Treten nun in solchen Fällen Mutationen von Sexualzellen ein, so dürfte die Aussicht auf das Zusammentreffen zweier gleichsinnig umgebildeter Gameten eine äußerst geringe sein. Weniger selten müssen Halbmutanten entstehen können, und nimmt man an, daß dieselbe Mutation wiederholt vorkommt, so dürfte auch eine Kreuzung von Halbmutanten die neue Form sichtbar und in erheblicher Anzahl erscheinen lassen. Aber auch Halbmutanten sind selten, und die Aussicht, daß deren zwei im Freien oder in einer Kultur sich gegenseitig befruchten, scheint für die Erklärung der beobachteten Fälle noch zu gering zu sein. In der Regel werden die äußerlich als solche nicht kenntlichen Halbmutanten von normalen Exemplaren befruchtet werden, und es fragt sich, ob dadurch eine sichtbare Mutation entstehen kann. Dieses ist nun offenbar der Fall, wenn man annimmt, daß in den fraglichen Rassen die inneren Mutationen wiederholt vorkommen, daß es somit auf normalen Pflanzen von Zeit zu

Zeit mutierte Gameten gibt. Wird nun z. B. eine Halbmutante von solchem Pollen befruchtet, so ist die Aussicht auf eine sichtbare Mutation ausreichend groß, da von ihren Eizellen ja die Hälfte sich im mutierten Zustande befindet.

Wenden wir dieses auf die Entstehung der total-pelorischen Varietät von *Linaria vulgaris* an. Aus den Versuchen von BAUR über die analoge Form von *Antirrhinum majus* dürfen wir ableiten, daß es sich bei der fraglichen Mutation um einen einzigen Faktor handelt. Bei *Antirrhinum* ist die betreffende Rasse fruchtbar und im Handel, bei *Linaria* ist sie wiederholt entstanden, aber so gut wie steril.

In meiner Kultur von *Linaria vulgaris*, welche aus der bei uns im Freien wachsenden selbststerilen Rasse mit vereinzelt pelorischen Blüten abgeleitet war, trat in der fünften Generation die völlig pelorische Form plötzlich und unvermittelt auf, und wiederholte sich dann in der sechsten. Ich beobachtete sie in etwa 1% der 1700 blühende Pflanzen umfassenden Kultur. Nehmen wir nun an, daß in der dritten (oder in einer früheren) Generation einzelne Sexualzellen in die total-pelorische Varietät umgebildet wären. Im nächstfolgenden Jahre könnten dann eine oder einzelne Halbmutanten auftreten, welche wegen der Dominanz des normalen Typus, sich äußerlich nicht verraten würden. Würden solche Halbmutanten sich gegenseitig rein befruchten, so müßten in den isoliert gehaltenen Ernten etwa 25% pelorische Individuen gesehen werden. Solches war nicht der Fall. Würden aber die Halbmutanten von normalen Exemplaren mit vereinzelt mutierten Pollenkörnern befruchtet, so könnten nach dem Obigen vereinzelt Individuen des neuen Typus erwartet werden. Neben diesen müßten dann verhältnismäßig zahlreiche Halbmutanten erscheinen, und aus diesen könnte sich die sichtbare Mutation im nächsten Jahre wiederholen. In dieser Weise scheinen mir die beobachteten Tatsachen eine einfache und naturgemäße Erklärung zu finden.

Genau so verhält es sich mit *Chrysanthemum segetum*, welche Art gleichfalls in isolierten Exemplaren keine Samen ansetzt. Hier entstand in der fünften Generation meiner Rasse das erste Exemplar, welches eine Andeutung gefüllter Blütenköpfchen aufwies, und aus dessen Samen sich dann im nächsten Jahre die neue Varietät in der Mehrzahl der Individuen entfaltete. Hier liegt es auf der Hand anzunehmen, daß die kleine Gruppe von Samenträgern in jener fünften Generation neben der vollen, sichtbaren Mutation, eine oder mehrere Halbmutanten enthielt, und daß aus deren Kreuzung mit der ersteren sich die Neuheit in so großer Anzahl entwickelte.

Auch im Tierreich dürfte dasselbe Schema Anwendung finden. Das Zusammentreffen zweier gleichsinnig mutierten Gameten dürfte auch hier sehr selten sein, und die gegenseitige Befruchtung zweier Halbmutanten wäre gleichfalls eine Sache des Zufalls. Sie müßte die Erscheinung der Massenmutation hervorrufen. In den Kulturen von MORGAN mit *Drosophila ampelophila* sind weit über hundert Mutationen aufgetreten, aber, soweit aus seinen Angaben hervorgeht, immer nur vereinzelt und nie in höheren Prozentzahlen. Man muß somit annehmen, daß auch hier den inneren Mutationen zunächst Halbmutanten gefolgt sind, und daß erst nach deren Befruchtung die Mutation ans Licht trat.

Die im Obigen besprochenen Fälle erfordern nur die Annahme, daß die Halbmutanten sich nach dem Vorbilde der monohybriden MENDEL'schen Bastarde spalten. Ihre Erklärung ist dementsprechend einfach. Ohne Zweifel müssen innere Mutationen oft viel komplizierter sein, doch kann dieses das Prinzip nicht erschüttern. Bei geringem Umfang der Kulturen können die Mutationen auch erst einige Generationen nach der inneren Umbildung sichtbar werden, aber auch dadurch wird unsere Erklärung nicht geändert.

Gehen nun im Freien und in Kulturen Halbmutanten in der Regel den sichtbaren Mutationen voraus, so muß dadurch das Studium der inneren und äußeren Ursachen dieses Prozesses offenbar wenigstens um eine Generation verschoben werden, und dieses dürfte die Aufgabe wesentlich erschweren. Das Verhalten der Halbmutanten ist leicht zu erklären, aber wie die ursprünglichen inneren Mutationen zuerst entstehen, das ist die Frage, deren Lösung das Ziel der experimentellen Untersuchung auf diesem Gebiete sein muß.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: [36](#)

Autor(en)/Author(s): de Vries Hugo

Artikel/Article: [Halbmutanten und Massenmutationen. 193-198](#)