

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXXII.

20. September 1912.

N^o 9.

Inhalt: Stomps, Mutation bei *Oenothera biennis* L. — Szwarczewsky, Zur Chromidienfrage und Kernualismushypothese (III. u. IV.). — Buddenbrock, Über die Funktion der Statocysten im Sande grabender Meerestiere. — Wasmann, Nils Holmgren's „Termitenstudien“, Systematik der Termiten. — Pringsheim, Die Reizbewegungen der Pflanzen. — Jensen, Die Physiologie als Wissenschaft und a's Lehre. — v. Ebner, Über den feineren Bau der Knochensubstanz. — Raymond, Laienbrevier des Hückelismus.

Mutation bei *Oenothera biennis* L.

Von Theo J. Stomps (Amsterdam).

Während die Grundgedanken der Mutationstheorie heutzutage wohl allgemein angenommen werden, hegt man jedoch vielfach Zweifel über den Wert der Mutanten derjenigen Pflanze, bei der die Erscheinung der Mutation bis jetzt im größten Umfange festgestellt wurde, der *Oenothera Lamarckiana*. Einige Untersucher betrachten diese Art als Bastard und glauben das Auftreten von Mutationen in diesem Falle durch Bastardspaltung erklären zu können. In ihrer Meinung werden diese Forscher bestärkt durch die Mitteilung Honing's¹⁾, in der dieser sich für eine Bastardnatur der *O. Lamarckiana* ausspricht, ohne jedoch dieselbe für eine Erklärung der Mutanten zu benutzen. Die Tatsachen, welche Honing zu dieser Auffassung führen, sind folgende. Wenn man *O. biennis* oder *O. muricata* bestäubt mit *O. Lamarckiana* oder einigen ihrer Mutanten (*O. rubrinervis*, *O. nanella* und *O. brevistylis*) entstehen bekanntlich zwei deutlich voneinander verschiedene Formen, welche de Vries²⁾ Laeta und Velutina genannt hat, die sogen. Zwillingss-

1) J. A. Honing. Die Doppelnatur der *Oenothera Lamarckiana*. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb., 1, 1911, Bd. IV, Heft 3 u. 4.

2) Hugo de Vries. On twin hybrids. Botan. Gazette, 44, Dezember 1907.

bastarde. Honing findet nun, dass die Laeta-Form in 11, vielleicht sogar in 12 Merkmalen mit *O. Lamarckiana* übereinstimmt, die Velutina-Form hingegen in den korrespondierenden Merkmalen mit *O. rubrinervis*. Daraus folgert er³⁾: „Die Laeta-Form aus *O. biennis* (oder *muricata*) $\times$ *O. Lamarckiana* (oder *rubrinervis*) hat überwiegend *Lamarckiana*-Eigenschaften, die Velutina-Form überwiegend *Rubrinervis*-Eigenschaften. Und auf Grund dieses Satzes: Die bei Selbstbefruchtung konstanten *O. Lamarckiana* und *rubrinervis* sind Doppelindividuen, *O. Lamarckiana* enthält *O. rubrinervis* und diese letztere ihre Mutter *Lamarckiana*.“

Wie aus den weiteren Ausführungen des Verfassers hervorgeht, stellt er sich dieses derart vor, dass der *Lamarckiana*-Pollen und natürlich auch der *Rubrinervis*-Pollen Doppelnatur besitzen. Die Hälfte des Pollens bei beiden Arten würde überwiegend *Lamarckiana*-Eigenschaften besitzen, die Hälfte überwiegend *Rubrinervis*-Eigenschaften. Und zwar soll dieses dadurch verursacht werden, dass die *O. rubrinervis* ein Bastard mit *O. Lamarckiana* ist. Letztere wäre „vielleicht besser als ein Bastard mit einer unbekannten *rubrinervis*-ähnlichen *Oenothera* aufzufassen“⁴⁾.

Ich möchte hierzu folgende Bemerkungen machen, die zeigen sollen, dass Honing's Auffassung nicht ausreichend begründet und unwahrscheinlich ist. Betrachten wir zu allererst seine Annahme, dass *O. Lamarckiana* und *O. rubrinervis* zur Hälfte Pollen mit überwiegend *Lamarckiana*-Eigenschaften, zur Hälfte einen solchen mit überwiegend *Rubrinervis*-Eigenschaften besitzen. Nachher wollen wir dann die Frage in Betracht ziehen, ob, falls sie richtig wäre, die betreffenden Pflanzen unbedingt als Bastarde anzusehen sind.

Nehmen wir an, der Pollen von *O. Lamarckiana* und *O. rubrinervis* hätte die fragliche Doppelnatur. Dann müsste dies natürlich ebenso der Fall sein bei *O. nanella* und *O. brevistylis*, welche man mit gleichem Resultat für die Bestäubung von *O. biennis* oder *O. muricata* benutzen kann. De Vries hat ja auf die Übereinstimmung zwischen den Laeta- und Velutina-Individuen aus der Kreuzung *O. muricata* $\times$ *nanella* mit denen aus der Kreuzung *O. muricata* $\times$ *Lamarckiana* hingewiesen⁵⁾. Wie wäre weiter einzusehen, dass die *O. biennis* Chicago, mit den Pollen von *O. Lamarckiana* bestäubt, keine Laeta und Velutina gibt⁶⁾? Wenn wir eine Doppelnatur des Pollens von *O. Lamarckiana* annehmen, ist dieses für uns ebenso unverständlich wie das Auftreten von Zwillingsbastarden, falls wir diese Annahme nicht machen. Wenn sich also

3) J. A. Honing. l. c., S. 275.

4) J. A. Honing. l. c., S. 276.

5) Hugo de Vries. Über die Zwillingsbastarde von *Oenothera nanella*. Ber. d. D. Bot. Ges., 1908, Bd. XXVIa, Heft 9, S. 670.

6) Hugo de Vries. On triple hybrids. Botan. Gazette, 47, January 1909, S. 3.

Tatsachen finden lassen, welche gegen die Doppelnatur sprechen, so ist es einleuchtend, dass man dieselbe nicht annehmen darf. Solche Tatsachen gibt es. De Vries hat gezeigt, dass die reziproken Kreuzungen von *O. strigosa* und *O. Hookeri* mit *O. Lamarckiana* beide Laeta- und Velutina-Formen liefern, welche in den reziproken Kreuzungen einander gleich sind⁷⁾. Dieses zu erklären durch die Voraussetzung einer Doppelnatur der Eizellen der *O. Lamarckiana* ist nicht möglich. Denn bei Kreuzung von *O. Lamarckiana* mit *O. biennis* bekommt man einen einheitlichen Typus. Auch durch die Annahme einer Doppelnatur des Pollens von *O. strigosa* und *O. Hookeri* gelangt man nicht zum Ziel. Denn wie könnten in diesem Falle die Laeta- und Velutina-Individuen in den reziproken Kreuzungen mit *O. Lamarckiana* einander ähnlich sein? Meiner Meinung nach ist es also klar, dass eine Doppelnatur des Pollens das Auftreten von Zwillingsbastarden nicht genügend erklären kann und dass die Sachlage hier eine andere und wahrscheinlich eine viel kompliziertere ist. Ich weise noch darauf hin, dass Davis⁸⁾ in seinen Kreuzungen z. B. zwischen *O. muricata* und *O. grandiflora* auch Zwillinge bekommen hat. Er führt aber die Differenzen zwischen diesen auf jene zwischen den Eltern zurück, und nicht etwa auf eine Doppelnatur des Pollens von *O. grandiflora*. Honing selbst gibt übrigens zu, dass die Unterschiede zwischen der Laeta und der Velutina von *O. muricata* und *O. Lamarckiana* nicht ganz zurückzuführen sind auf jene zwischen *O. Lamarckiana* und *O. rubrinervis*. „Zum Teil findet man bei der Laeta mütterliche Merkmale, welche der Velutina fehlen, wie die Form der Ähre mit den vielen zugleich geöffneten Blüten und die scharfen Zähnnchen der Fruchtklappen der *O. muricata*⁹⁾.“ Die Zukunft muss entscheiden, ob in der Anschauung Davis' eine zutreffende Erklärung liegt. Jedenfalls begegnet man auch bei der Durchführung dieses Prinzips Schwierigkeiten. Durch die Arbeit von de Vries über doppeltreziproke Bastarde¹⁰⁾ wissen wir, dass das „Pollenbild“ von *O. biennis* vom „Eizellenbild“ verschieden ist und dass letzteres, der sogen. Conica-Typus, Velutina-ähnlich ist. Wie können im Lichte der Auffassung Davis' bei Kreuzung dieses Typus mit der ebenfalls Velutina-ähnlichen *O. rubrinervis* nun die beiden Formen Laeta und Velutina entstehen?

Wie dem auch sei, ich glaube zur Genüge gezeigt zu haben, dass Honing's Auffassung über eine Doppelnatur des Pollens der

7) Hugo de Vries. Botan. Gazette, 47, S. 2 u. 3.

8) Bradley Moore Davis. Genetical Studies on *Oenothera*, I. The American Naturalist, Vol. XLIV, Feb. 1910.

9) J. A. Honing. l. c., S. 277.

10) Hugo de Vries. Über doppeltreziproke Bastarde von *Oenothera biennis* L. und *O. muricata* L. Biol. Centralbl., Bd. 31, 1911, S. 97—104.

O. Lamarckiana und der *O. rubrinervis* nicht angenommen werden darf. Die Übereinstimmung in 11 oder 12 Merkmalen zwischen der Velutina-Form aus der Kreuzung *O. biennis* $\times$ *O. Lamarckiana* mit *O. rubrinervis* halte ich bis auf Näheres für eine zufällige.

Am Schlusse seiner Diskussion gegen Tischler weist Honing¹¹⁾ noch auf folgende Tatsachen hin, deren Entdeckung wir de Vries verdanken¹²⁾. *O. (Lamarckiana* $\times$ *biennis* oder *muricata*) bestäubt mit (*biennis* oder *muricata* $\times$ *Lamarckiana*) *laeta* oder *velutina* gibt wieder *O. Lamarckiana*. Das gleiche Resultat bekommt man, wenn man anstatt *O. (Lamarckiana* $\times$ *biennis* oder *muricata*) die *O. Lamarckiana* selbst in dieser Weise bestäubt. Wie Honing ganz richtig bemerkt, könnte man daraus schließen: „das Laeta-Pollenbild = das Velutina-Pollenbild = das Lamarckiana-Pollenbild“ und da die Laeta und Velutina selbst konstant sind: *Laeta* $\times$ *Velutina* = *Laeta* und *Velutina* $\times$ *Laeta* = *Velutina*. Tatsächlich aber spaltet die Kreuzung *O. (muricata* $\times$ *Lamarckiana* : *laeta*) $\times$ (*muricata* $\times$ *Lamarckiana* : *velutina*) in *Laeta* und *Velutina*. Auch dies möge zeigen, dass die Sachlage nicht so einfach ist, als Verfasser sich dieselbe vorgestellt hat.

Schreiten wir nunmehr zur Behandlung der Frage, ob *O. Lamarckiana* unbedingt als Bastard anzusehen wäre, falls ihr Pollen Doppelnatur hätte. Die Antwort muss eine verneinende sein. Wir kennen den Zwillingbastarden ähnliche Erscheinungen, welche man gleichfalls durch eine Doppelnatur des Pollens zu erklären geneigt ist. Ich weise nur hin auf das Entstehen männlicher und weiblicher Individuen bei den diözischen Gewächsen. Seit Correns' und Noll's Untersuchungen, sowie Strasburger's Ausführungen nimmt man wohl allgemein an, dass hier in den Pollenkörnern zur Hälfte verschiedene „Geschlechtstendenzen“ stecken. Doch neigt man wohl eher dazu, hier an das eigenartige Verhalten der Zwischenrassen zu denken als an das der Bastarde. Aus einer gegebenen Doppelnatur des Pollens könnte man also nicht auf eine Bastardnatur der betreffenden Pflanzen schließen.

Wenn wir uns jetzt zu einer Besprechung anderer Arbeiten wenden, in denen von einer Bastardnatur der *Oenothera Lamarckiana* die Rede ist, so sehen wir, dass manche Autoren ohne weiteres die Mutationen bei dieser Pflanze durch Bastardspaltung erklären wollen, andere aber durch Versuche dem Beweis eines hybriden Charakters nahezukommen suchen. Zu den ersteren ge-

11) J. A. Honing. Über Tischler's Sammelreferat „Neuere Arbeiten über *Oenothera*“. Zeitschrift für indische Abstamm. und Vererb., 1., Bd. VI, Heft 5, Juni 1912.

12) Hugo de Vries. Über doppeltreziproke Bastarde u. s. w.

hören z. B. Bateson¹³⁾ und Leclerc du Sablon¹⁴⁾, zu den letzteren Davis¹⁵⁾ und Gates¹⁶⁾.

Die erstgenannten Forscher sind überzeugt, dass Bastarde immer nach den Mendel'schen Gesetzen spalten müssen. Und da das Auftreten von Mutanten aus *O. Lamareckiana* jedenfalls an das Aufwachen eines Bastardes erinnert, nehmen sie eine hybride Natur von *O. Lamareckiana* an und betrachten ihre Mutanten als Folgen von Kreuzungen.

Die Meinung, dass Bastarde immer die Mendelspaltung zeigen müssen, braucht uns hier nicht eingehend zu beschäftigen, lässt sich aber nicht beweisen. Ich möchte sagen: die Tatsachen sind da, welche das Gegenteil beweisen. Ich weise z. B. hin auf die konstanten reziproken Bastarde zwischen *O. biennis* und *muricata*, auf die konstanten Laeta- und Velutina-Formen, welche in so zahlreichen *Oenothera*-Kreuzungen auftreten u. s. w., um von den Befunden Rosen's¹⁷⁾ an *Erophila verna*-Bastarden nicht zu sprechen. Meiner Meinung nach haben aber die Untersuchungen der letzten Jahre immer wieder nur die Richtigkeit gezeigt der Auffassung von de Vries, dass Bastarde zwischen Arten und ihren degressiven oder retrogressiven Mutationen mendeln. Für die Erkenntnis des Verhaltens von Artbastarden haben sie dagegen nicht viel geleistet. Hauptsächlich wohl nur dieses, dass wir jetzt wissen, dass eine Art eine Anzahl von Merkmalen haben kann — man könnte sie Varietätsmerkmale nennen —, welche bei Kreuzung mit einer anderen guten Art den Mendel'schen Gesetzen folgen. Auch auf diesen Punkt hat übrigens de Vries schon in seiner Mutationstheorie (Bd. II, S. 144) hingewiesen.

Was nun die Anschauung betrifft, dass die Mutanten der *O. Lamareckiana* als Folgen von Kreuzungen zu betrachten seien, so ist sofort zu bemerken, dass hier jedenfalls ein Spalten vorliegen würde nach Zahlenverhältnissen, welche völlig von den gewohnten abweichen. Wir kennen aber einige Fälle ganz sicherer Mendelspaltung, in denen solche Verhältnisse auftreten. In erster Stelle ist hier zu denken an die bemerkenswerten Tatsachen, welche Nilsson-Ehle¹⁸⁾

13) W. Bateson and Miss E. R. Saunders. Report to the Evolution Committee of the Royal Society, I, 1902.

14) M. Leclerc du Sablon. De la nature hybride de l'*Oenothère* de Lamareck. Rev. gen. de Bot., 22, 1910, S. 266—276.

15) Bradley Moore Davis. Genetical Studies on *Oenothera*, II. The American Naturalist, Vol. XLV, April 1911.

16) R. R. Gates. Mutation in *Oenothera*. The American Naturalist, Vol. XLV, Oct. 1911.

17) F. Rosen. Die Entstehung der elementaren Arten von *Erophila verna*. Beitr. z. Biol. d. Pfl., 10, 1911.

18) H. Nilsson-Ehle. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. I und II. Lund, 1909 u. 1911.

in seinen „Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen“ zutage gefördert hat. Dann aber kommt wohl besonders auch die in der letzten Zeit einige Male beschriebene sogen. Faktorenkoppelung und -Abstoßung für die Lösung des betreffenden Problems in Betracht.

Sehen wir, ob in der Tat solche Fälle besonderer Mendelspaltung das Auftreten von Mutanten bei *O. Lamarckiana* zu erklären imstande sind.

Nilsson-Ehle machte die außerordentlich wichtige Entdeckung, dass eine Eigenschaft von mehreren unabhängig mendelnden Erbinheiten hervorgerufen werden kann, von denen jede für sich allein schon imstande ist, diese Eigenschaft in geringerem Grade sichtbar zu machen. So wird die rote Kornfarbe des Weizens von mindestens drei Faktoren bedingt. In der zweiten Generation eines in drei solchen Faktoren heterozygotischen Bastardes zählt man auf 64 Individuen nur 1 Exemplar, das die betreffende Eigenschaft gar nicht zeigt, während die übrigen dieselbe in verschiedener Intensität zur Schau tragen. Da der Bastard selbst die Eigenschaft in mittlerem Maße besitzt, benimmt dieses ein Individuum sich gewissermaßen wie eine Mutation. Hierzu ist aber zu bemerken, dass, abgesehen von diesem einen Individuum, die Kultur der Deszendenz eines solchen Bastardes eben keinen einheitlichen Typus bietet, während eine Kultur von *O. Lamarckiana*, abgesehen von den einzeln auftretenden Mutanten, immer ganz gleichförmig ist. Außerdem mendeln die Individuen jener Kultur in verschiedenster Weise auf, während die Deszendenz einer beliebigen *Lamarckiana*-Pflanze immer die gleiche ist. Durch die Anwendung der von Nilsson-Ehle beschriebenen Erscheinung gelangt man also nicht zu einer befriedigenden Erklärung der Mutationen.

Vielleicht aber sind die Faktorenkoppelung und -Abstoßung imstande, dieselbe zu geben. Wenden wir uns deshalb einer kurzen Besprechung dieser Erscheinungen zu.

Ein in zwei Merkmalen heterozygotischer Bastard sollte nach den gewöhnlichen für Dihybriden geltenden Regeln viererlei Sexualzellen in gleichen Zahlen hervorbringen. Bateson hat aber entdeckt, dass dieses nicht immer der Fall zu sein braucht. Die uns hauptsächlich interessierenden Tatsachen sind folgende.

Wenn eine Pflanze aus der Vereinigung von zwei Eltern AABB und aabb hervorgegangen ist, werden Keimzellen AB und ab bisweilen viel häufiger gebildet als Gameten Ab und aB. Es scheint, als ob eine Anziehung zwischen den Faktoren A und B stattfindet. Diese Erscheinung wird Faktorenkoppelung genannt. Die Koppelung kann eine vollständige sein. In diesem Falle entstehen nur Gameten AB und ab, wie Bauer dieses z. B. für Faktoren der

Blattfarbe bei *Aquilegia* beschrieben hat¹⁹⁾. Im allgemeinen aber werden die Gameten eines als $AB \times ab$ entstandenen Bastardes im Verhältnis $n AB : 1 Ab : 1 aB : n ab$ gebildet, in welchem n besonders oft eine der Zahlen 3, 7, 15 u. s. w. ist. Doch scheinen auch andere Werte von n möglich zu sein.

Der Zahl 3 begegnete Baur in seinen Untersuchungen an *Antirrhinum* für die Koppelung zwischen den von ihm als F und G bezeichneten Faktoren der Blütenfarbe²⁰⁾. Doch wurden in anderen Bastardpflanzen die Gameten im Verhältnis $7FG : 1 Fg : 1 fG : fg$ gebildet und in einer Pflanze ergaben sich sogar durch dergleichen Verhältnisse nicht zu erklärende Unregelmäßigkeiten. Die Zahl 7 fanden Bateson²¹⁾ und seine Mitarbeiter für die Koppelung zwischen den Faktoren B (ändert rote Blütenfarbe in violette um) und L (macht runde Pollenkörner länglich) bei *Lathyrus odoratus*. Doch zeigte das Verhalten mehrerer Bastarde, dass die Gameten auch in einem Verhältnis $15 : 1 : 1 : 15$ gebildet werden können, und wieder andere gaben so unsichere Resultate, dass man nicht wusste, welches Schema anzuwenden. Für die Koppelung zwischen den Faktoren D (verursacht das Auftreten eines dunklen Fleckes in den Blattachseln) und F (bedingt Fertilität des Pollens) bei derselben Pflanzenart ergab sich n gleichfalls als 15. Gregory²²⁾ fand Koppelung bei *Primula sinensis* zwischen zwei Faktoren für Kurzgriffeligkeit und Magentafarbe und zwar nach dem Schema $7 : 1 : 1 : 7$. Eine andere Kreuzung gab dagegen in der nächsten Generation Zahlenverhältnisse, denen weder eine Koppelung nach dem Schema $7 : 1 : 1 : 7$, noch eine nach dem Schema $15 : 1 : 1 : 15$ zugrunde liegen konnte. Besonders hohe Werte für n wurden schließlich von Vilmorin und Bateson²³⁾ bei *Pisum* und von Bateson bei *Lathyrus odoratus* gefunden. Bei *Pisum* findet eine Koppelung zwischen den Faktoren T (für Rankenbildung) und R (für runde Samen) nach dem Schema $63 : 1 : 1 : 63$ statt; bei *Lathyrus odoratus* zwischen

19) Erwin Baur. Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit *Antirrhinum*, II Faktorenkoppelung. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb., 1, Bd. VI, Heft 4, 1912.

20) Erwin Baur. Ein Fall von Faktorenkoppelung bei *Antirrhinum majus*. Verh. d. naturf. Ver. in Brünn, Bd. XLIX, 1911. Siehe auch die unter 19 genannte Arbeit.

21) W. Bateson, E. R. Saunders, R. C. Punnett u. a. Reports Evol. Comm. of the Royal Society, London 1902—1909).

W. Bateson and R. C. Punnett. On the Inter-relations of Genetic Factors. Proc. Roy. Soc. B, Vol. 84, 1911, S. 3.

W. Bateson and R. C. Punnett. On gametic Series involving reduplication of certain terms. Journal of Genetics, Vol. I, Nr. 4, Nov. 1911, S. 1.

22) R. P. Gregory. On Gametic Coupling and Repulsion in *Primula sinensis*. Proc. Roy. Soc. B, Vol. 84, 1911, S. 12.

23) Philippe de Vilmorin and W. Bateson. A Case of Gametic Coupling in *Pisum*. Proc. Roy. Soc. B, Vol. 84, 1911, S. 9.

dem oben genannten Faktor B und einem Faktor für glatte Fahne im Verhältnis 127 : 1 : 1 : 127.

Für uns ist es jetzt besonders wichtig, zu erfahren, wie sich die zweite Generation eines solchen Bastardes gestaltet. In F_2 einer normal spaltenden dihybriden Pflanze AaBb zählt man bekanntlich auf 9 Individuen, welche A und B enthalten, je 3 Exemplare, in denen entweder nur A oder nur B anwesend ist, und 1 Individuum, in dem beide Eigenschaften inaktiv sind. Es stellt sich nun heraus, dass je höher die Zahl n ist, je geringer verhältnismäßig in der zweiten Generation die Anzahl der Individuen wird, welche entweder nur den Faktor A oder nur den Faktor B enthalten. Wenn z. B. Koppelung nach dem Schema 7 AB : 1 Ab : 1 aB : 7 ab stattfindet, muss F_2 auf 177 Individuen, welche beide Eigenschaften besitzen, je 15 Exemplare mit nur einer der beiden Eigenschaften enthalten und dazu 49 Individuen, in denen beide Eigenschaften inaktiv sind. Liegt eine Koppelung im Verhältnis 63 AB : 1 Ab : 1 aB : 63 ab der Spaltung zugrunde, so muss F_2 wie 12161 AB : 127 Ab : 127 aB : 3969 ab aussehen.

Die Individuen Ab und aB treten im letzten Falle in einem Prozentsatz auf, wie es auch manche Mutanten der *Oenothera Lamarckiana* zu tun pflegen. Lässt sich aber hieraus umgekehrt schließen, dass die Mutanten der *O. Lamarckiana* durch eine solche Bastardspaltung entstehen können? Durchaus nicht, denn während diese Mutanten in weiteren Generationen konstant zu sein pflegen, mendeln die Individuen AB und aB bis auf eins weiter auf. Auch treten neben den Individuen AB, welche dem Bastard ähnlich bleiben, in sehr bedeutender Zahl Individuen ab auf, eine Erscheinung, welche der Mutation von *O. Lamarckiana* ganz fremd ist, u. s. w.

Ebensowenig wie diese Faktorenkoppelung ist die von W. Bateson entdeckte und von ihm „spurious allelomorphism“ benannte Faktorenabstoßung geeignet, um das Auftreten der Mutanten von *O. Lamarckiana* zu erklären. Die Faktorenabstoßung ist gewissermaßen der Koppelung entgegengesetzt, insofern hier zwei Faktoren getrennt zu bleiben suchen. Sie zeigt sich bisweilen, wenn eine Bastardpflanze AaBb aus der Vereinigung zweier Gameten Ab und aB entstanden ist. In diesem Falle werden hauptsächlich wieder Keimzellen Ab und aB gebildet. Die Gameten AB und ab entstehen viel weniger häufig: die Faktoren A und B stoßen einander ab. Und zwar findet diese Abstoßung derart statt, dass die viererlei Gameten, anstatt in gleicher Zahl, in einem Verhältnis 1 AB : n Ab : n aB : 1 ab gebildet werden, in dem n wieder besonders häufig eine der Zahlen 3, 7, 15 u. s. w. ist.

Von vornherein ist es nicht unwahrscheinlich, dass eine Bastardpflanze AaBb, welche, als $AB \times ab$ entstanden, Koppelung zeigt, als $Ab \times aB$ erzeugt, ihre Keimzellen auch mit Abstoßung bildet.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 1

Dieses hat sich in der Tat in manchen Fällen ergeben. Bei der Spaltung einer Bastardpflanze, in der Koppelung stattfindet, entstehen immer einige wenige Individuen als $Ab \times aB$ oder $aB \times Ab$. In den untersuchten Fällen zeigten derartige Pflanzen Abstoßung, mit einer einzigen Ausnahme jedoch. Baur²⁴⁾ fand, dass seine FfGg-*Antirrhinum*-Bastarde ganz normal aufmendelten, wenn sie als $Fg \times fG$ entstanden waren. Dies braucht keine Verwunderung zu erregen, wenn man bedenkt, dass die Koppelung selbst bei einem bestimmten Bastard nicht immer in allen Individuen nach dem gleichen Schema verläuft. Im allgemeinen dürfte die Abstoßung jedoch nach dem gleichen Schema, wie die übereinstimmende Koppelung vor sich gehen, wie Bateson es dann auch für die Faktoren B und L bei *Lathyrus odoratus* gezeigt und für die Faktoren B und E bei der nämlichen Pflanze wahrscheinlich gemacht hat. In jenen Fällen, wo die Abstoßung eine vollständige war, während die Koppelung sich als partiell herausstellte, dürfte dies oft auf einer ungenügenden Menge untersuchten Materials beruhen.

Für uns ist nun wieder die Feststellung wichtig, dass ein Bastard AaBb, welcher mit Faktorenabstoßung spaltet, nur recht wenig Individuen ab erzeugt. Wenn das der Spaltung zugrundeliegende Schema $1 AB : 3 Ab : 3 aB : 1 ab$ ist, muss auf 64 Individuen nur 1 ab vorkommen. Wenn das Schema $1 : 7 : 7 : 1$ ist, so entsteht sogar nur 1 ab auf 256 Pflanzen. Da das Individuum ab in sich konstant ist, liegt hier auch wieder ein Verhältnis vor, das an die Mutation erinnert. Doch kann die Mutation umgekehrt nicht durch Spaltung mit Faktorenabstoßung erklärt werden: eben weil der Rest der F_2 -Pflanzen keinen gleichförmigen Typus bietet und die einzelnen Individuen in verschiedenster Weise aufmendeln.

Bis jetzt ist nur von einer Koppelung bzw. Abstoßung zwischen zwei Faktoren die Rede gewesen. Das Heranziehen mehrerer Faktoren könnte die Sachlage zwar komplizieren, jedoch nicht die Argumente entkräftigen, welche wir gegen eine Erklärung der Mutationen von *O. Lamarckiana* durch irgendeine komplizierte Mendelspaltung auführen können. Fassen wir also das bis jetzt Besprochene kurz zusammen, so sehen wir, dass eine komplizierte Mendelspaltung eine gewisse Ähnlichkeit mit der Mutation von *O. Lamarckiana* aufweisen kann, insofern stark abweichende Individuen in einem gleichen Prozentsatz wie die Mutanten auftreten können. Diese Ähnlichkeit ist aber nur eine scheinbare, weil die *O. Lamarckiana* konstant ist, die Hauptmenge der Nachkommen der Bastarde jedoch nicht.

Bevor ich nun weitergehe, möchte ich eine kurze Bemerkung über das Wesen der Faktorenkoppelung und -Abstoßung machen.

24) Erwin Baur. Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit *Antirrhinum*. II. u. s. w.

Anlass dazu geben mir folgende Äußerungen Bateson's²⁵⁾: „As to the actual meaning or nature of coupling or repulsion there is no clue“ und: „In a problem of such extreme difficulty even improbable suggestions are worthy of consideration.“ Da ich glaube, eine Erklärung geben zu können und dieselbe für nicht unwahrscheinlich halte, sei es mir gestattet, sie hier mit einigen Worten zu erwähnen. Ich knüpfe dabei an die herrschenden Vorstellungen an, dass wir in den Chromosomen „die Vererbungsträger — oder sagen wir vorsichtiger, die Träger der mendelnden Unterschiede — vor uns haben“²⁶⁾, und dass die Mendel'sche Bastardspaltung „auf einer Verteilung der väterlichen und der mütterlichen Chromosomen bei der Reduktionsteilung“²⁷⁾ beruht. Letzteres möchte ich inzwischen nur mit einem gewissen Vorbehalt annehmen. Ich bin nämlich der Meinung, dass hier die von so zahlreichen Forschern beschriebene Paarung der Chromosomen in der Prophase der Reduktionsteilung zu wenig gewürdigt wird. Ein Umtausch von Erbinheiten während der Synapsis wird häufig angenommen und kann neben einer Verteilung von väterlichen und mütterlichen Chromosomen für die Bastardspaltung von Bedeutung sein. Beweisen wird sich dies freilich erst lassen durch die Entdeckung einer Bastardspaltung, bei der mehr Erbinheiten unabhängig voneinander mendeln als Chromosomen in der haploiden Generation vorhanden sind. Es kommt mir aber nicht unwahrscheinlich vor, dass dieses in der nächsten Zeit gefunden werden wird.

Man braucht nun hierzu nur die Annahme zu machen, dass die Auswechslung der Erbinheiten während der Paarung der Chromosomen nicht immer vollständig stattfindet, und es liegt eine einfache Erklärung für die Faktorenkoppelung und -Abstoßung vor. Die Intensität der Verschmelzung der Chromosomen eines bestimmten Paares könnte sehr gut ein Artmerkmal sein. Ist sie sehr groß, so werden zwei Erbinheiten A und B, welche nebeneinander im gleichen Chromosom anwesend sind, unabhängig voneinander mendeln. Findet gar keine Verschmelzung statt, so muss ein Bastard $AB \times ab$ nur wieder Keimzellen AB und ab (vollständige Koppelung), ein Bastard $Ab \times aB$ dagegen nur Gameten Ab und aB (vollständige Abstoßung) erzeugen. Ist die Intensität der Paarung eine mittlere, so muss partielle Koppelung oder Abstoßung stattfinden. Nach welchem Schema dies geschieht, hängt von der Intensität ab. Für diese Auffassung spricht, dass die Koppelung und Abstoßung zwischen den nämlichen Faktoren in der Regel nach dem gleichen

25) W. Bateson and R. C. Punnett. I. c., Proc. Roy. Soc. B, Vol. 84, 1911, S. 6.

26) Erwin Baur. Einführung in die exakte Erblchkeitslehre. Berlin 1911, S. 177.

27) Erwin Baur. Ebenda. S. 179.

Schema zu verlaufen scheinen. Abweichungen vom gewöhnlichen Schema dürften auf eine Fluktuation in der Intensität der Verschmelzung zurückzuführen sein. Meine Hypothese ist somit imstande, die meisten hier entdeckten Tatsachen in einfacher Weise zu erklären, und nur für nebensächliche Punkte ergeben sich Hilfs-hypothesen als notwendig.

Ich komme jetzt zu den Arbeiten von Davis und Gates, in denen diese Autoren auf Grund ihrer Untersuchungen der *O. Lamarckiana* Bastardnatur zuschreiben. Davis sucht besonders die *O. Lamarckiana* durch Kreuzungen zwischen *O. biennis* und *O. grandiflora* und umgekehrt künstlich herzustellen. Bis jetzt haben seine Versuche jedoch nicht zu diesem Ziele geführt. Gates kommt durch ausgedehnte von ihm angestellte Herbarstudien zu der Überzeugung, dass *O. Lamarckiana* als Bastard entstanden ist. Ich glaube kaum, dass man einen solchen Schluss aus Herbarstudien wird ziehen können. Bewiesen haben diese beiden Forscher ihre Auffassung bis jetzt jedenfalls nicht.

In Anbetracht der Angriffe jedoch, denen die *Oenothera Lamarckiana* in der letzten Zeit ausgesetzt ist, wäre es ganz besonders wichtig, wenn sich feststellen ließe, dass ähnliche Mutanten, wie diejenigen der *O. Lamarckiana*, auch bei anderen *Oenothera*-Arten auftreten können. Dadurch würde es sich zeigen, dass die Mutation bei den *Oenotheren* älter ist als die Art *O. Lamarckiana*. Wenn eine solche *Oenothera*-Art außerdem den Vorteil hätte, nicht im Verdachte einer Bastardnatur zu stehen, wäre damit zu gleicher Zeit ein Argument beseitigt, das jetzt gegen die *O. Lamarckiana* angeführt werden kann.

Bei welcher Art würde man eher dergleichen Mutationen erwarten können als bei *O. biennis*, die ja meistens als Stammvater von *O. Lamarckiana* angesehen wird? Dazu ist dieser in Europa sowohl als in Amerika in zahlreichen Unterarten verbreiteten Form bis jetzt meines Wissens noch keine Bastardnatur zugeschrieben worden und wird sie allgemein als gute Art betrachtet.

A priori ist es nicht unwahrscheinlich, dass die *O. biennis* eine mutierende Pflanze ist. Erstens weil sie in so zahlreichen elementaren Arten vorkommt. Zweitens weil in unseren Dünen einige Male abweichende Typen inmitten der gewöhnlichen Form der *O. biennis* gefunden worden sind, welche wohl nicht anders als an Ort und Stelle durch Mutation aus *O. biennis* entstanden sein können. Es sind dies eine *O. biennis sulfurca*, welche sich durch schwefelgelbe Blüten kennzeichnet, und die *O. biennis cruciata*, bei welcher die Blütenblätter viel kleiner und schmaler sind als bei der Mutterart. Im Versuchsgarten sind diese Formen jedoch bis jetzt nicht

entstanden. Der strenge Beweis ist also noch nicht geliefert, dass hier wirklich Mutationen vorliegen. Mit ihnen wollen wir uns also nicht weiter beschäftigen. Sie sind für unseren Zweck auch deshalb weniger wichtig, da als Mutation entstandene Sulfurea- und Cruciata-Formen bei *O. Lamarckiana* nicht bekannt sind.

Im vergangenen Sommer gelang mir nun die Feststellung der Tatsache, dass die *O. biennis* imstande ist, ähnliche Mutanten abzuwerfen wie *O. Lamarckiana*. Seit einigen Jahren züchte ich *O. biennis* und *O. biennis cruciata*, sowie Bastarde zwischen diesen Typen, zwecks einer Untersuchung des Cruciata-Merkmales. In diesen Kulturen traten plötzlich zwei Individuen als Mutanten auf, welche ich, wegen ihrer Ähnlichkeit mit gewissen Mutanten von *O. Lamarckiana*, *O. biennis nanella* und *O. biennis semi-gigas* nenne.

Mit besonderem Nachdruck betone ich, dass die Samen, aus denen meine beiden Mutanten hervorgingen, durch reine Bestäubung gewonnen wurden. Die Mutterpflanzen waren aus Biennis- und Biennis cruciata-Eltern entstanden, die je einer reinen Linie angehörten. Alle meine Biennis-Pflanzen rührten von einem Individuum her, welches ich in 1905 in den Dünen unweit Wykaan-Zee ausgegraben hatte. Alle Biennis cruciata-Pflanzen von einem Exemplar, das in 1900 von Ernst de Vries in den Dünen unweit Santpoort gefunden worden war, und sich seitdem als konstant erwiesen hatte.

Die erstgenannte Mutation, *O. biennis nanella*, trat auf in der zweiten Generation einer in 1909 ausgeführten Kreuzung zwischen *O. biennis* und *O. biennis cruciata*. Das Resultat einer solchen Kreuzung ist ein Bastard nur in bezug auf das Cruciata-Merkmal; alle anderen Eigenschaften sind bei beiden Eltern dieselben. In der ersten Generation sind die Blumenblätter ausnahmslos herzförmig wie bei der Mutter *O. biennis*. In der zweiten Generation findet aber Spaltung in Biennis cruciata- und Biennis-Individuen statt. Eines der letzteren hatte nun anstatt der hohen Biennis-Statur Zwerggestalt. Im übrigen glich die Pflanze aber der *O. biennis*. Von den Zwergen von *O. Lamarckiana* war sie sehr deutlich unterschieden durch die nämlichen Merkmale, welche *O. biennis* von *O. Lamarckiana* trennen. So waren die Blüten kleiner und die Griffel kürzer als bei der *O. Lamarckiana nanella*. Fig. 1, Taf. I gibt uns unsere Pflanze in einem jugendlichen Stadium wieder.

In einem Merkmal jedoch stimmte meine Pflanze mit den Lamarckiana-Zwergen überein, nämlich in ihrer Empfindlichkeit gegenüber gewissen Bodenbakterien. Bekanntlich fand Zeylstra²⁸⁾ in den Gewebezellen der Lamarckiana-Zwerge ein Bakterium,

28) H. H. Zeylstra, Fzn. *Oenothera nanella* de Vries, eine krankhafte Pflanzenart. Biol. Centralbl., Bd. XXXI, 1911, S. 129–139.

das er vorläufig für einen *Micrococcus* hält. Es zeigte sich, dass einige Merkmale der Zwerge, welche zuvor als spezifisch betrachtet worden waren, krankhafte vom Parasiten verursachte Abänderungen sind. Denn unter günstigen Verhältnissen entstehen an den Pflanzen bakterienfreie Zweige, welche diese Merkmale nicht besitzen und ein normales Aussehen haben. De Vries²⁹⁾ fand darauf, dass man durch Anwendung einer reichlichen Düngung mit Calciumphosphat die Zwerge nahezu ganz gesund machen kann. Meine Pflanze verhielt sich in dieser Hinsicht in derselben Weise. In Fig. 1 sieht man bei * krüppelhafte Zweige, welche in den ersten Entwicklungsstadien, als die Pflanze in gewöhnlicher Gartenerde stand, ausgebildet worden waren. Die übrigen fast normalen Zweige entstanden später auf mit Calciumphosphat gedüngtem Boden.

Die zweitgenannte Mutation trat in der zweiten Generation einer Kreuzung zwischen *O. biennis cruciata* und *O. biennis* auf. Auch bei dieser Kreuzung hat der Bastard Biennis-Blüten und findet in der zweiten Generation Spaltung in Biennis- und Biennis *cruciata*-Individuen statt. Eines der ersteren unterschied sich nun durch eine besonders kräftige Statur von den übrigen Biennis-Pflanzen. Man vergleiche dazu die beiden Figuren 2 u. 3, Taf. I. Fig. 2 ist eine Abbildung des oberen Teiles der Infloreszenz der neuen Form; Fig. 3 zeigt das nämliche von einer normalen Biennis-Pflanze vom selben Beet. Durch ihre kräftige Gestalt erinnerte das betreffende Individuum auffallend an die aus *O. Lamareckiana* entstandene *O. gigas*. Aber auch in Einzelheiten ergab sich mit dieser letzteren eine gewisse Übereinstimmung. Die Blätter waren breiter als bei *O. biennis* und von dunklerem Grün. Die Blumen waren bedeutend größer, die Knospen dicker, wie aus den beigegebenen Figuren ersichtlich ist. In vielen Blüten trug der Griffel mehr als vier Narbenlappen, wie das bei *O. gigas* auch oft der Fall ist. Die Pollenkörner zeigten unter dem Mikroskop vielfach die für die Pollenkörner von *O. gigas* charakteristische viereckige Form. Außer diesen deuteten noch andere Merkmale auf einen Unterschied mit *O. biennis* hin. Auffallend waren z. B. die in großer Zahl vorhandenen zweigipfeligen Blätter, denen ich bei keiner anderen Pflanze begegnete. Der Griffel war viel länger, als gewöhnlich bei *O. biennis* der Fall ist. Infolgedessen war die Pflanze nicht wie *O. biennis* imstande, sich selbst zu bestäuben und musste Bestäubung künstlich vorgenommen werden. Übrigens war sie fast steril und bekam ich nur mit großer Mühe einen geringen Fruchtansatz.

Mein erster Gedanke war, dass meine Pflanze ihren Ursprung einem Bestäubungsfehler verdankte und ich einen Bastard zwischen

29) Hugo de Vries. *Oenothera nanella*, healthy and diseased. Science, N.S., Vol. XXXV, No. 906, S. 753—754, 1912.

O. biennis und *O. Lamareckiana gigas* vor mir hatte. Wahrscheinlich kam mir dieses jedoch nicht vor, da die Samenernte, aus der das abweichende Individuum hervorging, durch Selbstbefruchtung einer Biennis-ähnlichen F_1 -Pflanze gewonnen worden war. Wie oben schon bemerkt wurde, befruchtet eine Biennis-Blüte sich selbst und zwar schon bevor sie sich öffnet. Die Infloreszenz der betreffenden F_1 -Pflanze war deshalb vor der Blütezeit von einem Pergaminbeutel eingehüllt worden, der erst weggenommen wurde, als sämtliche Blumen verwelkt waren. Bestäubungsfehler waren dadurch völlig ausgeschlossen. Ein genauer Vergleich mit den reziproken Bastarden zwischen *O. biennis* und *O. gigas* lehrte sodann, dass auf keinen Fall ein solcher Bastard vorlag. Somit lag es nahe, die neue Erscheinung als Mutation zu betrachten.

Bekanntlich führt die *O. gigas* doppelt so viele Chromosomen in ihren Kernen als die Mutterart, *O. Lamareckiana*. In einer früheren Arbeit³⁰⁾ habe ich aus theoretischen Gründen zu beweisen gesucht, dass diese größere Zahl nicht nach der Befruchtung entstanden sein kann, wie Gates³¹⁾ und Strasburger³²⁾ dieses als wahrscheinlich hervorgehoben haben, sondern dass schon vor der Befruchtung eine Verdoppelung der Chromosomenzahl in den Keimzellen stattfindet und deshalb viel häufiger als *O. gigas* Mutanten mit 21 Chromosomen entstehen müssen. Neuerdings gelang es mir, diese Auffassung zu beweisen, wie ich an anderer Stelle ausführlicher mitteilen werde³³⁾. *O. Lamareckiana* bringt in der Tat Mutanten mit 21 Chromosomen hervor, die man wohl am besten mit dem Namen Semi-gigas andeutet.



Fig. 1. Kernplatte aus dem meristematischen Gewebe einer jungen Blütenknospe von *Oenothera biennis semi-gigas*.
Vergr. $\times 2250$.

Wegen ihrer Übereinstimmung mit *O. gigas* kam es mir wichtig vor, die Chromosomenzahl meiner Biennis-Mutation zu bestimmen. Deshalb wurden junge Blütenknospen mit Alkohol-Eisessig nach Carnoy und mit einer mittelstarken Flemming'schen Lösung fixiert. Das in Alkohol-Eisessig eingelegte Material erwies sich für die Untersuchung nicht besonders geeignet. Die Färbung mit Eisen-Hämatoxylin nach Heidenhain gelang mir mit diesem Material niemals gut. Dagegen bewährte sich das mit Flemming fixierte Material ausgezeichnet. Die Färbung der 10 μ dick geschnittenen

30) Theo J. Stomps. Kerndeeling en synapsis by *Spinacia oleracea* L. Amsterdam 1910.

31) R. R. Gates. The stature and Chromosomes of *Oenothera gigas* de Vries. Arch. f. Zellf., Bd. 3, Heft 4, 1909.

32) E. Strasburger. Chromosomenzahl. Flora, Bd. 100, 1910.

33) Theo J. Stomps. Die Entstehung von *Oenothera gigas* de Vries. Ber. d. D. bot. Ges. 1912, Bd. XXX, Heft 7.

Präparate gab hier immer die schönsten Resultate. Im meristematischen Gewebe junger Knospen begegnet man immer zahlreichen vegetativen Teilungen. So war es mir möglich, durch Zählung der Chromosomen in einer erheblichen Anzahl von Kernplatten ihre Zahl auf 21 festzustellen. Nebestehende Textfigur zeigt eine solche Kernplatte bei 2250maliger Vergrößerung. Ohne Mühe zählt man beim ersten Blick die 21 Chromosomen. Somit kann das abweichende Individuum in meiner Kultur als Mutation und zwar als eine *O. biennis semi-gigas* betrachtet werden.

Fassen wir kurz das Mitgeteilte zusammen, so sehen wir, dass die *O. biennis* L. instande ist, ähnliche Mutationen hervorzubringen wie *O. Lamarekiana*. Dies deutet darauf hin, dass die Mutabilität der *O. Lamarekiana* älter ist als diese Art selbst und dass somit die Mutationerscheinungen nicht als Folgen von Bastardierungen aufgefasst werden können.

Zur Chromidienfrage und Kerndualismushypothese.

Von B. Swarczewsky (Kiew).

III. Über die Doppelkernigkeit der Ciliaten.

Die Doppelkernigkeit der Ciliaten wurde seit langer Zeit als ein glänzendes Beispiel einer Duplizität der Kernsubstanz angenommen. Maupas und R. Hertwig hielten es für möglich, eine Parallele zwischen zwei funktionell verschiedene Kerne der Ciliaten einerseits und somatischen und Geschlechtszellen der Metazoen anderseits durchzuführen.

Von diesem eigentümlichen Bau des Ciliatenkernapparates ausgehend wurden die Voraussetzungen über die Duplizität der Kernsubstanz der Protozoen im allgemeinen aufgebaut.

So z. B. macht R. Hertwig (1907) einen Versuch, die Kerne von *Actinosphaerium Eichhorni* mit denjenigen von Ciliaten zu vergleichen.

Bei *Actinosphaerium*, einem vielkernigen Organismus, sind während dessen vegetativen Lebens alle Kerne gleichwertig und nehmen in gleichem Maße sowohl an dem vegetativen Leben des Tieres wie auch an dessen sogen. vegetativer Fortpflanzung Anteil. Es lässt sich demnach keinerlei Unterschied zwischen diesen zahlreichen Kernen feststellen und sie alle müssen nach der Hypothese von Schaudinn in ganz gleicher Weise sowohl aus vegetativer wie auch aus generativer Substanz bestehen. Allein bei dem Eintreten des geschlechtlichen Prozesses geht die Mehrzahl dieser Kerne (bis zu 95 %) zugrunde oder degeneriert und nur etwa 5 % nehmen Anteil an der geschlechtlichen Tätigkeit. Versuchte man es, diese letztere Tatsache im Sinne derselben Hypothese auszulegen, so müsste man annehmen, dass nur die an den geschlechtlichen Pro-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [32](#)

Autor(en)/Author(s): Stomps Theodoor Jan

Artikel/Article: [Mutation bei Oenothera biennis L. 521-535](#)