
MITTHEILUNGEN

DES

NATURWISSENSCHAFTLICHEN VEREINES

AN DER

UNIVERSITÄT WIEN.

UNTER MITWIRKUNG DES REDAKTIONSKOMITEES

REDIGIERT VON

RUDOLF BREUER.

Die Mittheilungen erscheinen in 8—10 Nummern jährlich, für Mitglieder kostenlos.
Bezugspreis für Nicht-Mitglieder 4 K. Preis einzelner Nummern 60 h.
Bibliotheksstunden des Vereines Dienstag und Freitag 6—8 Uhr.

Die Mutationstheorie und neuere Forschungen.

Sammelreferat von WOLFGANG HIMMELBAUR.

Stoßweise erbliche Änderungen des Gesamthabitus oder einzelner Merkmale in größerem Umfange sind schon lange bekannt. Sie treten im Tier- und Pflanzenreiche auf. Sie wurden Sprungvariationen, Knospenvariationen (Sports) etc. bezeichnet. Darwin erwähnt sie, und Korschinsky (48) nannte diese Erscheinung Heterogenese. (Vgl. auch 55 u. 76.) Seit de Vries spricht man solche Änderungen allgemein als Mutationen an. Während aber ihre Erbllichkeit vor de Vries kaum oder gar nicht untersucht wurde, ist es dessen ganz außerordentliches Verdienst, an *Oenothera* die Mutationen modernen Erbllichkeitsforschungen unterworfen zu haben. Durch diese seine neuen Beobachtungen aufmerksam gemacht, untersuchte man auch bei anderen Organismen die sprungweisen erblichen Änderungen. Es stellte sich heraus, daß solche Änderungen hauptsächlich in geringerem Umfange vorkommen. — Es läßt sich nun wohl sagen, daß Mutationen in der Natur durchaus nicht selten sind. Etwas anderes ist die Frage, ob die Mutationen (gleichgültig ob größeren oder geringeren Umfanges) wirklich die Bedeutung haben,

die ihnen de Vries in der Deszendenzlehre zuschreibt. De Vries (73) stellt sich nämlich in direkten Gegensatz zur Selektionslehre, wenn er sagt (II, pag. 659): „Die Mutationslehre betont gegenüber der jetzt herrschenden Selektionslehre die hohe Bedeutung der sprungweisen oder stoßweisen Änderungen und betrachtet nur (von mir gesperrt) diese als artbildend.“

Mutationen der *Oenothera*-kulturen de Vriesens.

Jahr	<i>gigas</i>	<i>albida</i>	<i>oblonga</i>	<i>rubri- ner- vis</i>	<i>Lamarcki- ana</i>	<i>na- nella</i>	<i>lata</i>	<i>scin- til- lans</i>	Muta- tions- prozent
1886/87	—	—	—	—	9	—	—	—	—
1888/89	—	—	—	—	15.000	5	5	—	0·07
1890/91	—	—	—	1	10.000	3	3	—	0·07
1895	1	15	176	8	14.000	60	73	1	2·39
1896	—	25	135	20	8.000	49	142	6	4·71
1897	—	11	29	3	1.800	9	5	1	3·22
1898	—	—	9	—	3.000	11	—	—	0·67
1899	—	5	1	—	1.700	21	1	—	1·65
Summe	1	56	350	32	53.500	158	229	8	1·56

(Nach de Vries: „Mutationstheorie“. Die Individuen jeder Generation sind sämtlich Nachkommen nur der *Oenothera Lamarckiana*-Individuen.)

Es sollen nun im Folgenden zunächst die züchterischen Versuche mit *Oenothera* besprochen werden und dann die Ergebnisse zytologischer Untersuchungen. Es wird hierauf erörtert, in welcher Weise die de Vriesschen Versuche am besten aufzufassen sind. Damit wird die Möglichkeit gegeben sein, eine bestimmte Fassung des Begriffes: Mutation aufzustellen. Auf Grund des Vorhergegangenen soll dann zum Schlusse die eingangs aufgeworfene Frage der theoretischen Tragweite der Mutationen beantwortet werden.

Zur näheren Einführung sei noch erwähnt, daß de Vries (73) nach längerem Suchen im Jahre 1886/87 in Hilversum bei Amsterdam eine augenscheinlich verwilderte *Oenothera Lamarckiana*-

Bevölkerung fand, die ihm eben die Eigenschaften der Mutation in hohem Maße zu haben schien. Er sammelte zunächst unter anderem 9 Exemplare dieser *Oenothera Lamarckiana* und setzte sie im Amsterdamer botanischen Garten in Kultur. Diese 9 Pflanzen gaben im Laufe von 11 Jahren eine sehr zahlreiche Nachkommenschaft mit 7 Mutanten, wie die vorstehende Tabelle zeigt.

Außerdem stellte de Vries noch zahlreiche andere Züchtungsversuche und Kreuzungen an, bis er dann im Jahre 1901 bis 1903 seine bekannte Mutationstheorie veröffentlichte. Im ganzen sind durch ihn und andere (hauptsächlich Mac Dougal etc., 57, 58) zirka 30 Mutanten bekannt geworden.

Die späteren Versuche de Vries' waren hauptsächlich fortgesetzte Beobachtungen von Kreuzungen. So seien zum Beispiel hervorgehoben: die Zwillingsbastarde (77, 1): *Oenothera biennis* oder *muricata* \times *Oe. Lamarckiana* geben in ihrer Nachkommenschaft zu fast gleichen Teilen *Oe. lata* (konstant) und *Oe. velutina* (konstant). Die entgegengesetzte Kreuzung *Oe. Lamarckiana* \times *biennis* ergibt nur eine Form: *Oe. laxa*, die der *velutina* ähnlich sieht; die Drillingsbastarde (79): *Oe. scintillans* oder *lata* \times *Oe. strigosa* oder *Hookeri* oder *biennis* geben in F_1 zu fast gleichen Teilen *Oe. laeta* (konstant) und *Oe. velutina* (konstant) sowie *Oe. lata* oder *scintillans* (wieder in die 3 Formen spaltend), möglicherweise gibt es sogar Vierlingsbastarde; *Oe. muricata* \times *nanella* gibt (82) einerseits konstante *laeta*, andererseits *velutina*, die in *velutina* und in eine *nanella*- und *muricata*-ähnliche konstante Zwergform: *murinella* spaltet; die doppelt reziproken Bastarde (80): *Oe. (biennis* \times *muricata)* \times (*muricata* \times *biennis*) = *Oe. biennis* oder umgekehrt: *Oe. (muricata* \times *biennis)* \times (*biennis* \times *muricata*) = *Oe. muricata*; die sesquizeiproken Bastarde (82): *Oe. biennis* \times *Oe. (muricata* \times *biennis)* = *Oe. biennis* oder *Oe. (biennis* \times *muricata)* \times *muricata* = *Oe. (biennis* \times *muricata)*; die iterativen Bastarde (82): *Oe. (biennis* \times *muricata)* \times *muricata* \times *muricata* u. s. f. = *Oe. (biennis* \times *muricata)*. De Vries drückt sich bei diesen letzten Kreuzungen, um sie kurz zu kennzeichnen, so aus, daß er sagt, das jeweilig zentrale Elter wird ausgeschaltet, also bei den doppelt reziproken Bastarden *muricata* oder *biennis*, bei den sesquizeiproken Bastarden (*muricata* \times *biennis*) oder *muricata*; die einseitig spaltenden Bastarde (82): *Oe. biennis* Chicago

× *Oe. Hookeri* oder umgekehrt ergeben in F_1 *Oe. rubiennis*, die in F_2 und weiterhin in eine konstante *Hookeri* und in eine immer wieder *Hookeri* abgebende *rubiennis* spaltet.

Um alle diese und ähnliche Erscheinungen zu erklären, arbeitet de Vries mit dem Begriffe der Iso- und Heterogamie (vgl. auch 71). Isogame Formen (zum Beispiel *Oe. Hookeri*, *Cockerevelli*, *strigosa*) übertragen im Pollenkorn und im Eichen die gleichen erblichen Eigenschaften. Heterogame Formen (zum Beispiel *biennis*, *muricata*, *cruciata*) vererben gewisse Merkmale nur im Pollenkorne, gewisse nur im Eichen. So kann man zum Beispiel annehmen, *velutina* ♂ vererbe nur das (rezessive) *nanella*-Merkmal, also (nn), *velutina* ♀ dagegen auch den hohen Wuchs, also (Hn); *laeta* ♂ vererbe nur den hohen Wuchs (HH), *laeta* ♀ dagegen Hn. Es wird bei dieser Voraussetzung klar, daß nach den einfachen Mendelschen Rückkreuzungen *laeta* ♀ (Hn) × *laeta* ♂ (HH) nur äußerliche *laeta* (Hn) ergeben muß und *velutina* ♀ (Hn) × *velutina* ♂ (nn) eine nicht konstante *velutina*, die immer 50% Zwerge (*murinella* — nn) abspaltet. Rückkreuzungen, die diese Voraussetzungen bestätigen sollten, ergaben die erwarteten Resultate; *velutina* ♀ (Hn) × *murinella* ♂ (nn) gibt 50% Zwerge (nn); *murinella* ♀ (nn) × *velutina* ♂ (nn) gibt 100% Zwerge (nn); *laeta* ♀ (Hn) × *murinella* ♂ (nn) gibt 50% Zwerge (nn); *murinella* ♀ (nn) × *laeta* ♂ (HH) soll zwar 100% Hn geben, aber die Exemplare sind alle äußerlich Zwerge — vielleicht wegen eines Dominanzwechsels (?).

Um die doppeltreziproken, sesquireziproken, iterativen Bastarde etc. dem Verständnisse näher zu bringen, geht de Vries (80) ebenfalls von der Annahme aus, das vererbte Bild des Eichens und das Bild des Pollens seien nicht dieselben und führt so folgerichtig durch alle Ergebnisse der Kreuzung seine Erklärung durch (vgl. auch 36), zum Beispiel: *Oe. (biennis × muricata)* hat *Oe. biennis*-Eichen und *Oe. muricata* Pollen. *Oe. (biennis × muricata)* ♀ × *Oe. (biennis × muricata)* ♂ ist also eigentlich gleich der ersten Kreuzung und bleibt daher konstant. Bei *Oe. (muricata × biennis)* ist das Gegenteil der Fall. *Oe. (biennis × muricata)* ♀ × *Oe. (muricata × biennis)* ♂ stellt also eigentlich nur *Oe. biennis × biennis* dar, muß also konstant sein und bleiben. Ebenso ist es umgekehrt. Bei den einseitig spaltenden Bastarden hat der Bastard:

rubienis Eichen mit *Hookeri*-Eigenschaften, die Pollenkörner dagegen haben zur Hälfte *Hookeri*-, zur Hälfte *biennis*-Eigenschaften. Je nachdem nun, ob ein *Hookeri*-Eichen mit einem *Hookeri*-Pollenkorn oder einem *biennis*-Pollenkorn zusammentreffen, entstehen weiterhin entweder konstante (weil isogame) *Hookeri*-Formen, oder eben wieder spaltende *rubienis*-Bastarde.

Es wurde hier natürlich nur eine ganz geringe Anzahl von Untersuchungen geschildert.

Während de Vries von Iso- und Heterogamie spricht und den Ausdruck Heterozygotie sorgfältig meidet, redet Honing (40) direkt von einer Doppelnatur der *Oe. Lamarckiana*. *Oe. velutina* soll zum Teil *rubrinervis*-, *Oe. laeta* zum Teil *Lamarckiana*-Eigenschaften besitzen. Erst Kreuzung „reingt“ die Väter von den in ihnen verkoppelten verschiedenen Faktoren. Stomps (66) wendet sich gegen die Annahme einer Doppelnatur (Heterozygotie). Eine Faktorenabstoßung genüge zur Erklärung vieler Erscheinungen bei *Oe. Lamarckiana* und ihren Abkömmlingen. Es sei nebenbei darauf hingewiesen, daß der äußeren Erscheinung nach bei Kreuzungen de Vries' labile, inaktive oder aktive Pangene (also Zerfallsprodukte) sich vielfach ähnlich verhalten müssen, wie nach einer Bastardierung mendelnde Faktoren. Noch viel früher wurde von Bateson und Saunders (3) der Verdacht ausgesprochen (vgl. auch 50, ferner 5), die *Lamarckiana*-Mutationen seien Mendelspaltungen. Die von Geertes (34) beobachtete teilweise Unfruchtbarkeit spreche auch dafür. (Vgl. auch Gates und Leclerc du Sablon [49].)

Diese ganze Sachlage, die erwähnten Kreuzungsergebnisse, dann noch viele andere nicht erwähnten, die bald angenommene, bald verschleiert zugestandene Doppelnatur (Heterozygotie, Heterogamie) von *Oenothera*-Individuen wird ferner dadurch verdunkelt, daß bezüglich der Herkunft der *Oe. Lamarckiana* noch gar nicht genügende Klarheit herrscht. De Vries (75, 82, 83) meinte, seine Exemplare seien erst 1860 durch Carter & Co. bei London direkt aus Texas eingeführt worden. Man habe sie dann überall hin und auch nach Deutschland (Erfurt) verkauft. Es ist aber auch möglich, daß *Oe. Lamarckiana* zu Michaux' Zeiten (Ende des 18. Jahrhunderts) durch ihn oder andere Botaniker schon aus den östlichen Vereinigten Staaten nach England kam und

sich dort verbreitete. (Davis, *New Phytologist*, XII, 234, 1913.) Jedenfalls habe man sie 1875 in Hilversum bezogen, von wo aus sie verwilderten und 1886 von de Vries in Zucht genommen wurden. Sie wurden von ihm als *Oenothera Lamarckiana* Seringe bestimmt. (1776 in Texas entdeckt, seit 1778 in Kew eingeführt.) Davis (8) leugnet die Identität von de Vries' Exemplaren mit *Oe. Lamarckiana* Seringe. Man müsse sie *Oe. Lamarckiana* de Vries nennen. Sie hätten Knospencharaktere von *Oe. biennis* und Blütencharaktere von *Oe. grandiflora*. De Vries (83) beharrt dagegen auf seiner Meinung. Im übrigen sind *Oe. Lamarckiana*-ähnliche Formen nun auch in Amerika (westliche Gebiete von Colorado und Neu-Mexiko) auffindbar (27, 39). Eine kleine Arbeit Hills (45), ferner eine von Gates (22) bringen durchaus keine weitere Klärung.

Dazu kommt noch der wichtige Einwand Johannsens (47), de Vries sei nicht von einer reinen Linie, sondern von einer Population (9 Erstlingspflanzen!) ausgegangen.

Unter solchen Umständen stellte sich die Notwendigkeit heraus, zu prüfen, ob das, was wir *Oenothera Lamarckiana* nennen, eine reine Elementarart oder am Ende etwas Polymorphes sei. Heribert-Nilsson (42) unternahm diese Aufgabe. Ganz abgesehen davon, daß er morphologische Unterschiede zwischen seinen schwedischen und de Vries' holländischen Kulturen feststellen konnte, gelang es ihm tatsächlich nachzuweisen, daß in Nerven und Blattfarbe, in der Blütenweite, der Fruchtlänge, der Narbenanzahl und in der Höhe viele erbliche Unterschiede innerhalb *Oe. Lamarckiana* beständen. Er konnte also mit vollem Rechte äußern, daß *Oe. Lamarckiana* selbst nicht rein sei, sondern genetisch verschiedene Individuen in sich enthalte. Dann muß aber auch die Möglichkeit bestehen, die in der Natur wahrscheinlich durch Polyhybridisation entstandene *Oe. Lamarckiana* künstlich zusammensetzen. Davis (7) bemüht sich nun auch seit einiger Zeit, durch Kreuzungen zwischen *biennis* und *grandiflora*, die er ja in *Oe. Lamarckiana* entdeckt zu haben glaubt, diese wieder zusammensetzen. Vollkommen ist dies noch nicht gelungen, immerhin aber erhielt er im Jahre 1911 zwei Exemplare, die der *Oe. Lamarckiana* ziemlich nahe stehen. Schouten (62) erhielt *blanda*-Typen aus *Oe. Lamarckiana* \times *rubrinervis* und umgekehrt.

Ferner zeigten sich in der Nachkommenschaft der Kreuzung: *biennis* × *grandiflora* ähnliche Mutanten, wie in der Nachkommenschaft der bastardverdächtigen *Oe. Lamarckiana*. Letztes spricht ebenfalls für eine gleiche Natur der künstlich erzeugten und der im Freien gefundenen Form.

Alle älteren und neueren züchterischen Versuche mit *Oe. Lamarckiana* und ihren Abkömmlingen zeigen also die Möglichkeit, Mutationen als Folge einer weit zurückliegenden Bastardierung aufzufassen.

Neben züchterischen Methoden setzten auch zytologische Untersuchungen an *Oe. Lamarckiana* ein. Sie erstreckten sich zunächst auf die Chromosomenzahl [Gates (30, 67), ferner Goldschmidt, Geerts, Stomps, Davis, Renner etc.]. Da zeigte es sich, daß alle untersuchten Arten (*Oe. Lamarckiana*, *biennis*, *grandiflora*, *lata*, *rubrinervis*, *laevifolia*, *nanella*, *oblonga*, *albida* etc.) 14 bzw. 7 Chromosomen enthalten. Die Zählungen wurden meist an Gonen gemacht. *Oe. gigas* (Lutz) hat 28, bzw. 14 Chromosomen. Man dachte daran, die doppelt so hohe Chromosomenzahl mit dem oft etwas derberen Wuchs der Pflanze in Verbindung zu bringen. Dagegen konnten Geerts (35) und später Stomps (67) nachweisen, daß die Kreuzung *Oe. gigas* (28 — 14) × *Oe. Lamarckiana* (14 — 7) konstant intermediäre Bastarde gibt (21 — 10 bzw. 11), die trotz der geringeren Chromosomenzahl (21 gegen 28) *gigas*-Charaktere besitzen. Ja, in der 4. und 5. Generation werde sogar die Chromosomenzahl auf die gewöhnliche gebracht (14 bzw. 7) und die *gigas*-Charaktere blieben doch erhalten, was eigentlich unter den Umständen nicht sein sollte. Es wird aber dabei vergessen, daß es doch nicht reine *gigas*-Formen sind, die nach diesen Kreuzungen zum Vorschein kommen, sondern eben nur *gigas*-ähnliche, was ja ganz gut mit der verminderten oder veränderten Chromosomenzahl im Zusammenhang stehen könnte. Es sei hier daran erinnert, daß Stomps (67) bei der aus *Lamarckiana* entstandenen *semigigas* nur 21 Chromosomen zählte, also bei einer Form, die auch noch keine reine *gigas* ist. Die Chromosomenzahl scheint also mit der Gestalt doch etwas zu tun zu haben, wenngleich die ganze Frage auch anderweitig noch durchaus nicht gelöst ist. Die Nebenfrage, wann eigentlich die Chromosomenverdoppelung entstehe, wird jetzt allgemein dahin beantwortet (31), daß man meint, sie geschehe

vor der Befruchtung. [Daher: *Oe. Lamarckiana* unmutiert (7) \times *Oe. Lamarckiana* mutiert (14) gibt *Oe. semigigas* (21); *Oe. Lamarckiana* mutiert (14) \times *Oe. Lamarckiana* mutiert (14) gibt *Oe. gigas* (28); selten! *Oe. gigas* tritt auch gar nicht häufig auf. Davis (6) fand sie erst 7mal auftretend.]

Weiters war es die Verteilungsweise der Chromosomen, wie überhaupt der Vorgang der Kernteilung, die genauer untersucht wurden. Davis und Geerts (6, 35) fanden eine ungleiche Verteilung der Chromosomen in Gonen, derart, daß 7+3 beziehungsweise 7+4 Chromosomen verteilt wurden. Ferner stellte Gates (15) eine unregelmäßige Synapsis fest, die typische Diakinese sollte fehlen, eine Chromatinfäden-Paarung unterbleibe, Metasyndese finde durchwegs statt (23) mit Ausnahme somatischer Teilungen, (29) wo auch Parasyndese stattfindet. Schließlich sah er auch Cytomixis (14, 28) eintreten, d. h. ein derartiges Anschwellen der Kerne während ihrer Teilung, so daß sie zersprengt würden und Kernmassen ins Cytoplasma träten, die aber schließlich wieder in den Teilungsprozeß einbezogen würden. Davis (6) sah dergleichen nicht. Renner (61) untersuchte die Bildung von Zwillingsbastarden. Er fand, daß gleichwie bei der Kreuzung *Oe. biennis* \times *Oe. Lamarckiana* in der Nachkommenschaft *Oe. laeta* und *velutina* zu gleichen Teilen gebildet werden, ebenso auch bei der umgekehrten Kreuzung *Oe. Lamarckiana* \times *Oe. biennis* eine Anzahl von Eichen befruchtet werde, von denen aber die Hälfte zugrunde ginge und sich aus dem anderen Teil nur die der *velutina* ähnliche *Oe. laxa* entwickle. Aus einer weiteren Kreuzung von *Oe. biennis* Chicago \times *Oe. Lamarckiana*, die auch umgekehrt gut gelingt, nämlich *densa* und *laxa* zu gleichen Teilen hervorbringt, schließt er wegen der nahen Verwandtschaft von *Oe. biennis* Europa und *Oe. biennis* Chicago und wegen desselben Auftretens von *Oe. laxa* in beiden Kreuzungen, daß die zugrundegehende Hälfte der Eichen in der Kreuzung *Oe. Lamarckiana* \times *biennis* Europa eben eine nicht entwicklungsfähige *Oe. densa* sei. Ferner ergibt sich aus diesem und dem Verhalten der *Oe. Lamarckiana* bei Selbstung, daß sie heterozygot sein müsse. Nehmen wir für *Oe. Lamarckiana* die Formel L l an, so muß sie bei Selbstung die Gameten L L, L l, l L, l l bilden, also nicht bloß Elternformen erzeugen, sondern auch von diesen

verschiedene LL- und ll- Formen. Diese treten in Wirklichkeit aber nicht in Erscheinung (es wird nicht einmal ll gebildet), sondern *Lamarckiana* bleibt sich in allen Generationen gleich. Renner konnte nun tatsächlich finden, daß 50 % taube Samen nach der Kreuzung auftreten. Diese dürften den Formen LL und ll entsprechen, die infolge einer ja auch schon von anderer Seite angenommenen Faktorenabstoßung (66) nicht lebensfähig sind. Renner untersuchte noch eine große Anzahl von Kreuzungen im Hinblick auf die Annahme der Heterozygotie von *Lamarckiana* und unter Voraussetzung einer Abstoßung gewisser Erbinheiten. Wirklich fand er in vielen Fällen, daß die berechneten Zahlen lebensfähiger und nichtlebensfähiger (weil vielleicht homozygotischer) Individuen mit den gefundenen Zahlen entwicklungsfähiger und zugrundegegangener Eichen gut übereinstimmen. So müßte sich z. B. die Zahl lebensfähiger Nachkommen rotnerviger und weißnerviger *Lamarckiana*-Pflanzen mit den angenommenen Erbformeln RR, Ll und r r Ll zur Zahl unlebensfähiger homozygotischer Individuen (die also LL, RR, ll besitzen), wie 6 : 10 verhalten. Tatsächlich kommen bei dieser Kreuzung beiläufig 2mal soviel abortierte Eichen vor, als entwicklungsfähige. Die Heterogamie de Vries' ist also wirklich besser als Heterozygotie aufzufassen. — Ein Versuch Goldschmidts (37), die reziproken Bastarde durch Mero- gonie zu erklären, konnte von Renner (60) nicht bestätigt werden.

Ein Überblick der zytologischen Untersuchungen an *Oenothera* zeigt viele Unregelmäßigkeiten und Abweichungen bei der Kernteilung der Gonen, wobei trotzdem die Chromosomen-Individualität erhalten bleibt. Diese Erscheinungen sind jedenfalls Zeichen eines gestörten Genotypus. Durch neue Untersuchungen wird gezeigt, daß diese mangelnde Festigkeit des Genotypus auf Heterozygotie beruht und nicht auf dem durch „Prämutationsperioden“ vorbereiteten Zerfall von Erbinheiten, wie es de Vries will. Es eröffnet sich somit im Vergleich mit den Zuchtergebnissen jetzt die Wahrscheinlichkeit, Mutationen als Folge einer weit zurückliegenden Bastardierung aufzufassen. Daher sind die Ergebnisse der Kreuzungen andere als bei einfachen Mendelomen. Klar mendeln bis jetzt nur das *rubrinervis*- und *brevistylis*-Merkmal.

Gegen die Behauptung de Vries', die Mutationen an *Oenothera* seien Erscheinungen *sui generis* und nicht Mendel-

spaltungen, läßt sich auch Zahlreiches anführen, das eben unter der Voraussetzung einer Polyhybridisation verständlicher erscheint.

Vor allem ist dies der schon einmal erwähnte Vorwurf Johannsens, de Vries habe exakte Untersuchungen, also Methoden für reine Linien unnütz an einer Population angewendet. Er leite somit Gesetze für einen Genotypus aus einem Phänotypus ab.

Diesen zunächst rein formalen Einwand bestätigen viele Tatsachen, so z. B.: daß *Oe. Lamarckiana* selbst wieder in Elementararten zerlegt werden kann [Heribert-Nilsson (43)], daß *Oe. Lamarckiana* unzweifelhaft heterozygot ist [Renner (61)], daß *Oe. biennis* und *Lamarckiana* in ihrer Variationsweite ineinander übergehen [Heribert-Nilsson(43), Gates(25)], daß bei den Nachkommen von *Oe. Lamarckiana* und *biennis* × *grandiflora* sowie von *biennis* allein parallele Mutationen vorkommen [Stomps (69), Davis (7)]¹⁾, daß de Vries (82) selbst angibt, manche Produkte aus seinen Kreuzungen glichen nicht ganz dieser oder jener erwarteten Form [er mußte sich deswegen schon den Vorwurf „allzu starken Schematisierens“ gefallen lassen — Heribert-Nilsson (44)], daß so verschiedene Kreuzungen, wie: *Oe. muricata* × *biennis* Chicago, × *Hookeri*, × *Cockerelli*; *Oe. Hookeri* × *biennis* Chicago und umgekehrt, *Oe. Hookeri* × *Cockerelli* und umgekehrt alle mehr oder weniger *Oe. rigida* zum Vorschein bringen (82), daß es gelingt, *Lamarckiana*-ähnliche Formen zusammensetzen [Davis — 7)], daß es verschiedenerlei Zwillingsbastarde gibt, daß diese Zwillingsbastarde weiterhin doch nicht so konstant sind, wie man es wünschen würde (Baur, Honing) u. s. f.

Beim Arbeiten mit Genotypen, d. h. mit reinen Linien, kommt eine solche Verschwommenheit der Resultate nicht vor. Wohl aber kann eine derartige „Durchschnittskonstanz“, wie wir sie in vielen der Kreuzungsergebnisse sehen, sehr gut bei Phänotypen auftreten. Weiß man doch nie, wenn man irgend welche quantitativ entfernte Formen eines Phänotypus kreuzt, welchen

¹⁾ Wenn Stomps (66) daraus den Schluß ziehen möchte: *Oe. biennis* stand nie im Verdacht, ein Bastard zu sein, und mutiert doch, folglich ist *Oe. Lamarckiana* auch kein Bastard, so ist er eben irrig. Es muß vielmehr heißen: *Oe. Lamarckiana* stand auch einmal nicht im Verdacht, ein Bastard zu sein; sie ist eben erst durch ihre merkwürdigen Mutationen in einen solchen gekommen, und *Oe. biennis* erscheint nun aus dem gleichen Grunde bastardverdächtig. Oder anders: die ganze Gruppe der *Oenotheren* scheint polyhybrid zu sein.

Genotypen die betreffenden Ausgangskategorien angehörten (vgl. auch 2).

Während es also immer wahrscheinlicher wird, daß die de Vriesschen Mutanten komplizierte und daher konstant scheinende Spaltungsergebnisse seinerzeitiger Kreuzungen sind, gibt es tatsächlich Mutationen, die nicht auf Kreuzungen zurückzuführen sind. Es sei dabei zunächst an die Insektenversuche von Standfuß (64, 65), Fischer (9, 10, 11) und Tower (72) erinnert, die durch Temperatur- oder Feuchtigkeitsänderungen plötzliche und zum Teil erbliche Abänderungen der Nachkommenschaft erzielten. Dann seien erwähnt Gagers (12) und Gates' (24) Radium- bzw. Warmhauseinwirkungen auf *Oenotheren*, die auch Mutationen auslösten. Schließlich sind noch zu nennen Mac Dougals (56) Einimpfungsversuche in Fruchtknoten von *Oenotheren*, die das Gleiche erzielten. Es sind das übrigens lauter Dinge, die mit dem Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften identisch sind [Semon (63)]. Ferner sehen wir bleibende Änderungen oft genug an Knospen auftreten oder an Zweigen etc., welche Dinge schon lange bekannt waren. Alle diese Umstände gestatten wohl eine umfassende Bestimmung für das Wort: Mutation. Wir sehen als gemeinsame Grundlage eine Änderung der Lebenslage (Insektenversuche, *Oenothera* - Experimente etc.) und dann unter Umständen äußerlich das Auftreten einer vollkommen oder teilweise anders gestalteten Form, als sie die Eltern aufweisen.

Wir müssen also annehmen, daß eine irgendwie entstandene Änderung der Lebenslage unter Umständen eine erbliche Änderung des Genotypus hervorrufen kann, und: eine vererbbaare Änderung des Genotypus, die äußerlich plötzlich zutage tritt, ist eine Mutation. Nach unseren bisherigen Erfahrungen sind die Mutationen meist kleineren Umfangs. So weit die Fälle bis jetzt genau untersucht worden sind, können Mutationen zustande kommen:

a) durch äußere Einflüsse¹⁾.

Änderungen der Lebenslage im allgemeinen (Insektenversuche, Kulturexperimente mit *Oenothera* in Glashäusern etc.),

¹⁾ Bei dieser rein formalen Einteilung ist stets daran zu denken, daß schließlich die letzten Möglichkeiten der Mutation auch in Gruppe a immer im Organismus selbst liegen.

b) durch innere Einflüsse,

nach (Poly-) Hybridisation (konstante neue Kombinationen im allgemeinen, dann durch frühe und vielfache Bastardierung eingetretene Störungen, vielleicht einzelne de Vriessche Mutanten, wie *Oe. gigas*, *Oe. rubricalyx*).

Ferner gibt es noch entschiedene Mutationen aus uns noch unbekanntem Ursachen in reinen Linien [Johanssen] (46) oder Klonen (Webber, Shull: Science, XXXV, 1912). Sie dürften je nach den Ursachen wohl unter beide Gruppen einreihen und müßten in jedem Falle genau untersucht werden. Aber auch die endgültige Entscheidung, ob eine anscheinend konstante plötzliche Formänderung bloß auf komplizierte Mendelspaltungen zurückzuführen ist, oder ob sie wirklich eine Neuerung des Erbschatzes, eine „progressive“ Änderung oder auch eine „Verlustmutation“ darstellt, wird, wie die letzten Jahre um *Oenothera* zeigen, oft außerordentlich schwer sein. Denn es begreifen doch derartige Untersuchungen mit allen ihren Ausblicken die Möglichkeit von Änderungen der Organisationsmerkmale überhaupt in sich.

Zum Schlusse sei noch die Frage aufgeworfen, ob die Mutationstheorie als solche, ganz abgesehen von der Herkunft der Mutanten, gleichberechtigt neben darwinistischen und lamarckistischen Anschauungen stehen darf? Diese Frage ist wohl mit nein zu beantworten! (Vgl. auch 59.) Die Mutationen sind nämlich als plötzlich auftretende, meist kleine, unscheinbare Änderungen genau das, was Darwin in seinen kleinen erblichen Unterschieden sah. Hier wie dort kommen natürlich auch große sprunghafte Änderungen vor, die sich in der Folge aber nur durch die ganz entschieden verminderte Lebensmöglichkeit von kleinen erblichen Änderungen unterscheiden. Die Mutationslehre reiht sich also vollkommen in darwinistische Anschauungen ein. — Während aber Darwin seine kleinen erblichen Änderungen als feststehend hinnahm, ohne sich weiter genau mit ihnen zu beschäftigen, hat man sich in der letzten Zeit eingehend über die Erblichkeitsverhältnisse dieser kleinen Änderungen unterrichtet. Die Anregung dazu ging in großem Maße von de Vries aus, wenn er auch mit falschen Voraussetzungen arbeitete. Und eine der wichtigsten Fragen des Darwinismus, ob kleine, unscheinbare Änderungen auch Selektionswert haben können, wurde durch Tower (72) in

seinen *Leptinotarsa*-Isolierungsversuchen bejahend gelöst. Tower setzte eine gleich große Zahl von mutierten und nicht mutierten Pärchen auf eine Insel und konnte schon nach wenigen Generationen feststellen, daß tatsächlich die für uns unscheinbare Mutation das Übergewicht erhielt. Warum dies nicht in der freien Natur ohne Isolierungsexperiment gelingt, liegt wohl daran, daß die betreffenden Käfer auf der Insel verhältnismäßig kampflös lebten, was in ihrem ursprünglichen Heimatsort schon wegen der Masse gleicher Lebensgenossen durchaus nicht der Fall sein dürfte, daß trotz der anfangs gleichen Zahl von Pärchen auch auf der Insel 7mal mehr gleiche Kreuzungen vorkamen als Kreuzungen mit Mutanten, was in der Heimat der Käfer zu einer verschwindend geringen Zahl ungleicher Paarungen führen müßte, und endlich, daß das Mutationsprozent hier überhaupt bloß 0·02% betrug. Wenn man unter solchen Umständen nicht helfend eingreift, versteht man leicht das Zugrundegehen mutierter Formen unter Brüdern in der Heimat. Auch die Vriesschen Mutanten traten ja erst bei Pflege auffallend in Erscheinung und auch unter ihnen gibt es Formen, die man nur mit Mühe erhalten kann (*Oe. albida*, bakterienfreie *nanella*, 81, 84).

Wir sehen also, daß es noch immer nur zwei Hauptvorstellungen über die Entwicklung der Organismen gibt, die zwar vielfach jede für sich Ausgestaltungen und Vertiefungen erfuhren, in die sich aber alle späteren Lehren einordnen lassen. Um jedoch zu einem halbwegs abgerundeten Bilde zu gelangen, darf keine der früheren oder späteren Theorien als allein gültig betont werden, sondern es müssen sich eben diese zwei grundlegenden lamarckistischen und darwinistischen Ideenrichtungen gegenseitig ergänzen.

Literaturverzeichnis.

(Die mit einem * bezeichneten Arbeiten waren mir nur durch Referate zugänglich.
Das Verzeichnis ist nicht vollständig.)

1. Andrews Frank M., Twin hybrids (*laeta* and *velutina*) and their anatomical distinctions. — Bot. Gaz., L., 1910.
2. Bateson W., Problems of genetics (mit Literatur). 1913.
- 3.* Bateson W., Report to the Evolution Committee of the royal society. I—IV, 1902—1908.
4. Baur E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre (mit Literatur). Berlin 1911.

5. Boulenger G. A., On the variations of the evening primrose. — The journal of botany, XLV, 1907.
6. Davis B. M., Cytological studies on *Oenothera*.
 - I. Pollen development of *Oenothera grandiflora*. — Ann. of Bot., XXIII, 1910.
 - II. The reduction divisions of *Oenothera biennis*. — Ann. of Bot., XXIV, 1910.
 - III. A comparison of the reduction divisions of *Oenothera Lamarckiana* and *Oe. gigas*. — Ann. of Bot. XXV, 1911.
7. Genetical studies on *Oenothera*.
 - I. Notes on the behavior of certain hybrids of *Oenothera* in the first generation. — The American Nat., XLIV, 1910.
 - II. Some hybrids of *Oenothera biennis* and *Oenothera grandiflora* that resemble *Oe. Lamarckiana*. — The American Nat., XLV, 1911.
 - III. Further hybrids of *Oenothera biennis* and *Oe. grandiflora* that resemble *Oe. Lamarckiana*. — The American Nat., XLVI, 1912.
 - IV. Mutations in *Oenothera biennis* L. — The American Nat., XLVII, 1913.
8. Davis B. M., Was Lamarcks evening primrose (*Oe. Lamarckiana* Seringe) a form of *Oenothera grandiflora* Solander? — Bull. Torrey Bot. Club, XXXIX, 1912.
- 9.* Fischer E., Transmutation der Schmetterlinge infolge Temperaturänderungen. Experimentelle Untersuchungen über die Phylogenie der Vanessen. Berlin 1894.
- 10.* Fischer E., Experimentelle Untersuchung über die Vererbung erworbener Eigenschaften. — Allg. Zeitschr. für Entomologie, VI, 1901, B.
- 11.* Fischer E., Weitere Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. — Allg. Zeitschr. f. Entom., VII, 1902.
12. Gager C. Stuart, Cryptomeric inheritance in *Onagra*. — Bull. Torrey Bot. Club, XXXVIII, 1911.
13. Gates Reginald Ruggles, Hybridization and germ cells of *Oenothera mutants*. — Bot. Gaz., XLIV, 1907.
14. Gates Reginald Ruggles, Pollen development in hybrids of *Oenothera lata* × *Oe. Lamarckiana* and its relation to mutation. — Bot. Gaz., XLIII, 1907.
15. Gates Reginald Ruggles, A study of reduction in *Oenothera rubrinervis*. — Bot. Gaz., XLVI, 1908.
16. Gates Reginald Ruggles, The chromosomes of *Oenothera*. — Science, XXVII, 1908.
17. Gates Reginald Ruggles, Further studies of *Oenothera*. — Cytology Science, XXIX, 1909.
18. Gates Reginald Ruggles, Apogamy in *Oenothera*. — Science, XXX, 1909.
19. Gates Reginald Ruggles, The behavior of the chromosomes in *Oe. lata* × *Oe. gigas*. — Bot. Gaz., XLVIII, 1909.
20. Gates Reginald Ruggles, The material basis of mendelian phenomena. — The American Nat., XLIV, 1910.
21. Gates Reginald Ruggles, The earliest description of *Oe. Lamarckiana*. — Science, XXXI, 1910.

22. Gates Reginald Ruggles, The stature and chromosomes of *Oenothera gigas* de Vries. — Arch. f. Zellforsch., III, 1909.
23. Gates Reginald Ruggles, Chromosomes reduction in *Oenothera*. Bot. Gaz., XLIX, 1910.
24. Gates Reginald Ruggles, Some effects of tropical conditions on the development of certain English *Oenotheras*. — Rep. Brit. Assoc. Advanc. Sc. (1909), Winnipeg 1910.
25. Gates Reginald Ruggles, Studies on the Variability and heritability of Pigmentation in *Oenothera*. — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungsl., IV, 1910, 1911.
26. Gates Reginald Ruggles, The mode of chromosomes reduction. — Bot. Gaz., LI, 1911.
27. Gates Reginald Ruggles, Mutation in *Oenothera*. — The American Nat., XLV, 1911.
28. Gates Reginald Ruggles, Pollen formation in *Oenothera gigas*. — Ann. of Bot., XXV, 1911.
29. Gates Reginald Ruggles, Somation mitoses in *Oenothera*. — Ann. of Bot., XXVI, 1912.
30. Gates Reginald Ruggles, A contribution to a knowledge of the mutating *Oenotheras*. — Transact. of the Linn. Soc. of London, Ser. 2, VIII, 1913.
31. Gates Reginald Ruggles, Tetraploid mutants and Chromosomes mechanism. — Biol. Centr., XXXIII, 1913.
32. Geerts I. M., Über die Zahl der Chromosomen von *Oenothera Lamarckiana*. — Ber. D. Bot. Ges., XXV, 1907.
33. Geerts I. M., Beiträge zur Kenntnis der cytologischen Entwicklung von *Oenothera Lamarckiana*. — Ber. D. Bot. Ges., XXVIa, 1908.
- 34.* Geerts I. M., Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oe. Lamarckiana*. — Rec. Travaux. Bot. Neerl., T. V, 1909.
35. Geerts I. M., Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *Oenothera gigas*. — Ber. D. Bot. Ges., XXIX, 1911.
36. Giglio-Tos. E., Les dernières expériences du Prof. de Vries et l'éclatante confirmation de mes lois rationnelles de l'hybridisme. — Biol. Centralbl., XXXI, 1911.
37. Goldschmidt R., Die Merogonie der *Oenothera*-Bastarde und die doppelt-reziproken Bastarde von de Vries. — Archiv. f. Zellforsch., IX, 1912.
38. Goldschmidt R., Einführung in die Vererbungswissenschaft (mit Literatur). 2. Aufl., Leipzig 1913.
39. Häcker V., Allgemeine Vererbungslehre (mit Literatur). 2. Aufl., Braunschweig 1912.
40. Honing I. A., Die Doppelnatur der *Oenothera Lamarckiana*. — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungsl., IV, 1910/11.
- 41.* Honing J. A., Untersuchungen an *Oenothera*-Früchten und -Samen. — Rec. Travaux Bot. Neerl., T. VIII, 1911.
42. Heribert-Nilsson N., Pollenslangarnes tillväx thostighet hos *Oe. Lamarckiana* och *gigas*. (Die Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche bei *Oe. Lamarckiana* und *Oe. gigas*.) — Bot. Nat., 1911.

43. Heribert-Nilsson N., Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungsl., VIII, 1912.
44. Heribert-Nilsson N., Referat über de Vries: Gruppenweise Artbildung. — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungsl., XII, 1914.
45. Hill E. J., *Oenothera Lamarckiana*: its early cultivation and description. — Bot. Gaz., LI, 1911.
46. Johannsen W., Om nogle Mutationer i rene Linier. — Warming Festschrift, 1911.
47. Johannsen W., Elemente der exakten Erblchkeitslehre (mit Literatur). 2. Aufl., Jena 1913.
48. Korsinsky S., Heterogenesis und Evolution. — Flora, LXXXIX, 1901.
49. Leclerc du Sablon M., De la nature hybride de l'*oenothère* de Lamarck. — Rev. gén. Bot., XXII, 1910.
50. Lotsy J. P., Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage (mit Literatur). Jena 1906.
51. Lutz Anne M., A preliminary note on the chromosomes of *Oe. Lamarckiana* and one of its mutants *Oe. gigas*. — Science, XXVI, 1907.
52. Lutz Anne M., Chromosomes of the somatic cells of the *Oenotheras*. — Science, XXVII, 1908.
53. Lutz Anne M., Notes on the first generation hybrid of *Oe. lata* × *gigas*. — Science, XXIX, 1909.
54. Lutz Anne M., Triploid Mutants in *Oenothera*. — Biol. Centralbl., XXXII, 1912.
55. Mac Dougal D. T., Mutation in plants. — The Americ. Nat., XXXVII, 1903.
56. Mac Dougal D. T., Alterations in heredity induced by ovarial treatments (mit Literatur ab 1905). — Bot. Gaz., LI, 1911.
- 57.* Mac Dougal D. T., Shull G. H. and Vail A. M., Mutants and hybrids of the *Oenotheras*. — Washington, Carnegie-Inst., Publ. Nr. 24, 1905.
- 58.* Mac Dougal D. T., Shull G. H. and Vail A. M., Mutations, Variations, and relationship of the *Oenotheras*. — Washington, Carnegie-Inst., Publ. Nr. 81, 1907.
59. Plate L., Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung (mit Literatur). IV. Aufl., Leipzig 1913.
60. Renner O., Über die angebliche Merogonie der *Oenothera*-Bastarde. — Ber. D. Bot. Ges., XXXI, 1913.
61. Renner O., Befruchtung und Embryobildung bei *Oe. Lamarckiana* und einigen verwandten Arten. — Flora, VII (107), 1914.
- 62.* Schouten A. R., Mutabilität en Variabilität. — Diss., Amsterdam 1908.
63. Semon R., Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften (mit Literatur). — Leipzig 1912.
- 64.* Standfuß M., Über die Gründe der Variation und Aberration des Falterstadiums bei den Schmetterlingen mit Ausblick auf die Entstehung der Arten. — Leipzig 1894.

- 65.* Standfuß M., Weitere Mitteilungen über den Einfluß extremer Temperaturen auf Schmetterlingspuppen. — Entomol. Zeitschr., 1895.
66. Stomps Theo J., Mutation bei *Oe. biennis* L. — Biol. Zentralbl., XXXII, 1912.
67. Stomps Theo J., Die Entstehung von *Oe. gigas* de Vries. — Ber. D. Bot. Ges., XXX, 1912.
68. Stomps Theo J., Das Cruciata-Merkmal. — Ber. D. Bot. Ges., XXXI, 1913.
69. Stomps Theo J., Parallele Mutationen bei *Oe. biennis* L. — Ber. D. Bot. Ges., XXXII, 1914.
70. Stomps Theo J., Kerndeeling en synapsis bij *Spinacia oleracea* L. — Diss., Amsterdam 1910.
71. Swingle Walter T., Dimorphism of the gametes of *Oenothera*. — Science, XXXIII, 1911.
- 72.* Tower L. L., An Investigation of evolution in Chrysomelid beetles of the Genus *Leptinotarsa*. — Washington, Carnegie-Inst., Publ. Nr. 48, 1906.
73. De Vries H., Die Mutationstheorie (mit Literatur). — 2 Bde., Leipzig 1901/3.
74. De Vries H., On atavistic variation in *Oe. cruciata*. — Bull. of the Torr. Bot. Club, XXX, 1903.
75. De Vries H., Über die Dauer der Mutationsperiode bei *Oe. Lamarckiana*. — Ber. D. Bot. Ges., XXIII, 1905.
76. De Vries H., Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation (mit Literatur). — Berlin 1906.
77. De Vries H., On twin hybrids. — Bot. Gaz., XLIV, 1907.
78. De Vries H., Bastarde von *Oenothera gigas*. — Ber. D. Bot. Ges., XXVIa, 1908.
79. De Vries H., On triple hybrids. — Bot. Gaz., XLVII, 1908.
80. De Vries H., Über doppeltreziproke Bastarde von *Oe. biennis* L. und *Oe. muricata* L. — Biol. Zentralbl., XXXI, 1911.
81. De Vries H., *Oenothera nanella*, healthy and diseased. — Science, XXXV, 1912.
82. De Vries H., Gruppenweise Artbildung (mit vollständiger Literatur ab 1903). — Berlin 1913.
83. De Vries H., The probable origin of *Oe. Lamarckiana* Seringe. — Bot. Gaz., LVII, 1914.
84. Zeijlstra Fzn. H. H., *Oenothera nanella* de Vries, eine krankhafte Pflanzenart. — Biolog. Zentralbl., XXXI, 1911.

VEREINSNACHRICHTEN.

Regierungsrat Ernest Preißmann erhielt den Titel eines Hofrates.

Kustosadjunkt Dr. Viktor Pietschmann ist Ende Oktober von seiner zoologischen Expedition nach Armenien wieder nach Wien zurückgekehrt.

Privatdozent Dr. A. Himmelbauer ist auf der Rückreise von seiner Expedition an den Baikalsee in russische Gefangenschaft geraten und befindet sich in Moskau.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereins an der Universitaet Wien](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Himmelbauer Wolfgang

Artikel/Article: [Die Mutationstheorie und neuere Forschungen. 85-101](#)