

Besprechungen.

Neuere Oenotherenarbeiten.

Sammelreferat III.

Die Oenotherenmutanten
und die chromosomalen Grundlagen ihrer Entstehung.

Von

Ernst Lehmann (Tübingen).

Mit 19 Abbildungen im Text.

Seit de Vries die Mutanten der *Oenothera Lamarckiana* zuerst festgestellt hat, hat die Forschung nicht geruht, das Wesen dieser interessanten, plötzlich und ohne Zwischenbildungen aus der Mutterart hervortretenden Formen zu ergründen. De Vries selbst führte anfänglich die Mutantenbildung auf das Neuauftreten von Pangenen bzw. Aktivierung und Inaktivierung von solchen zurück; später genügte diese Annahme nicht mehr und de Vries nahm noch die Vorstellung labiler Pangene zur Erklärung der Mutantenbildung zu Hilfe. Von anderen Seiten glaubte man dann mendelistische Kombinationsvorgänge den Mutationen zu Grunde legen zu sollen, während noch andere in Unregelmäßigkeiten der Verteilung des chromosomalen Materials während der Reduktionsteilung das Wesen der Mutationen erblickten. Dieser letzte Weg ist nun, besonders in den letzten Jahren und in erster Linie von Amerikanern mit großem Erfolge beschritten worden. Wir wollen im folgenden die wichtigsten Resultate dieser Arbeiten betrachten.

Die Chromosomenarbeiten an Oenotheren wurden bekanntlich eröffnet erstens durch die Feststellung von mancherlei Unregelmäßigkeiten in der Chromosomenverteilung bei der Reduktionsteilung durch Gates und zweitens durch die Entdeckung von abweichenden Chromosomenzahlen bei verschiedenen Kreuzungsprodukten und Mutanten, wie 21 bei einer etwas zweifelhaften Kreuzung *lata* × *gigas* (Gates), 28 bei *O. gigas*, 15 bei *O. lata* und *albida* durch Fräulein Lutz, wobei aber gleich hier bemerkt sei, daß das Vorkommen von 15 Chromosomen bei *O. albida* anfangs nicht allgemein bekannt und gewürdigt wurde. Beide Befunde hängen aufs engste untereinander

zusammen und haben außerordentlich glückliche weitere Untersuchungen nach sich gezogen.

I. Die unregelmäßige Verteilung der Chromosomen bei der Reduktionsteilung und ihre Folgen.

Bekanntlich hatte Gates, besonders 1908 bei *O. rubrinervis*, zuerst gezeigt, daß die Chromosomen während der heterotypischen Spindel zumeist nicht gepaart liegen, sondern einzeln und mehr oder weniger unregelmäßig. Er hat dann weiter gefunden, daß wohl im Zusammenhange mit dieser unregelmäßigen Lagerung, die Verteilung auf die beiden Pole gelegentlich keine normale ist, sondern einzelne Chromosomen nach den falschen Polen gehen können. Hieraus schloß Gates zunächst auf ein labiles Verhalten des chromosomalen Materials.

Wird nun die heute durchaus geläufige Annahme gemacht, daß die einzelnen Chromosomen genotypisch verschieden sind, so ergibt sich aus der gelegentlichen unregelmäßigen Verteilung der Chromosomen, bzw. aus der Labilität des chromosomalen Materials ungezwungen eine Erklärung für das Auftreten der Mutanten.

In ihrer Arbeit von 1917 sucht Fräulein Lutz im einzelnen auf kombinatorischem Wege die Folgerungen aus den Vorstellungen und Befunden von Gates zu ziehen. Sie bezeichnet die Chromosomen der weiblichen Gameten der *O. Lamarckiana* mit a, b, c, d, e, f, g, die der männlichen mit a', b', c', d', e', f', g'. Die somatischen Zellen

ergeben sich also durch Zusammenfügen der Gameten mit den entsprechenden Chromosomensätzen. Bei der Keimzellbildung tritt aber dann die von Gates beobachtete mangelhafte Paarung der antagonistischen Chromosomen ein. Wir erhalten demnach das nebenstehende Schema, in dem die unregelmäßige Lagerung der Chromosomen bildlich angedeutet und das Auftreten normaler Keimzellen angenommen ist.

Schema 1.

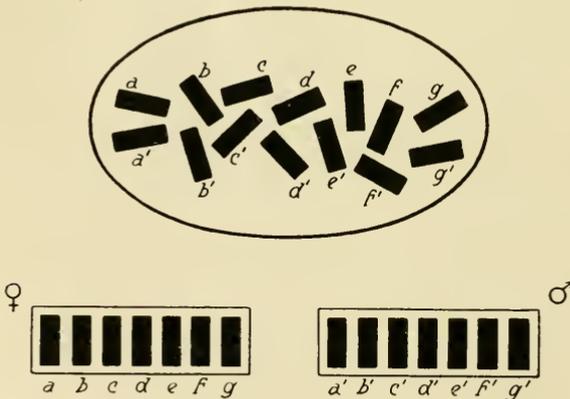


Abb. 1. Chromosomen in der Kernplatte der heterotypischen Spindel und normale Gameten bei *O. Lamarckiana*.

Wir betrachten nun zunächst die Reduktionsvorgänge, die auf dem Boden der dargelegten Vorstellungen zu den

Mutanten mit 14 Chromosomen

führen.

Nehmen wir mit Gates an, bei der Reduktionsteilung ginge eine Chromosomenverteilung derart vor sich, daß »a germ cell might be formed containing two chromosomes of one pair and lacking both representatives of another pair«, dann könnten wir bei konstant bleibender Chromosomenzahl natürlich eine große Zahl von Kombinationen erhalten und wenn wir, wie eben angenommen, die einzelnen Chromosomen erblich verschieden betrachten, müßten wir eine große Anzahl von verschiedenen Mutanten erwarten. Fräulein Lutz führt die Verhältnisse in folgendem Beispiele durch.

Aus der *O. Lamarckiana* entstehe die Mutante *nanella* in folgender Weise. Bei der Reduktionsteilung seien ein *b*- und ein *b'*-Chromosom, beide nach der einen Seite gezogen worden, während ein *c*- und ein *c'*-Chromosom nach der anderen Seite gehen. Es sei also folgende heterotypische Teilung zustande gekommen:

Es habe sich nun ein Gamet der Veranlagung mit *bb'* mit einem normalen *Lamarckiana*-Gameten verbunden. So sei *nanella* entstanden, repräsentiert durch das folgende Schema (3):

Schema 3.

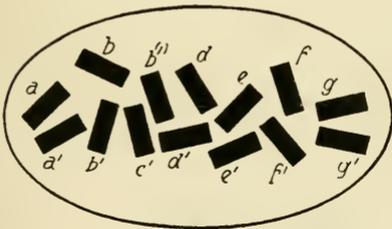


Abb. 3. Mutant mit 14 Chromosomen auf unregelmäßiger Chromosomenverteilung beruhend.

Schema 2.

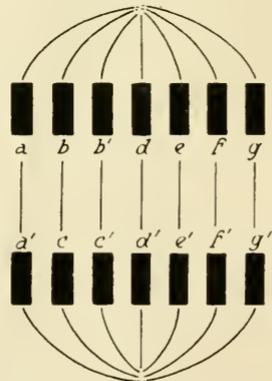


Abb. 2. Unregelmäßige Chromosomenverteilung bei *O. Lamarckiana*. *b'* und *c* gehen zu den falschen Polen.

Es entspräche dieser Vorgang also der sogenannten Halbmutantenbildung von de Vries (s. Sammelreferat II).

Auch diese *nanella* hat dann 14 Chromosomen in der diploiden

Phase. Wenn dann die nanella wieder dieselben Gameten hervorbringt als die, aus denen sie hervorgegangen ist, und zwar im männlichen und im weiblichen Geschlecht, so sieht das im Schema aus wie folgt.

Schema 4.

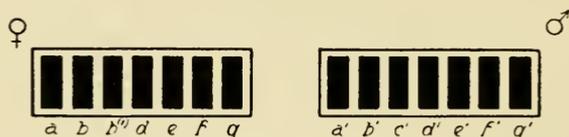


Abb. 4. Gameten des in Abb. 3 dargestellten Mutanten.

Fräulein Lutz versucht nun durch Kombination auf alle möglichen Weisen diese Gametenbildung mit dem Befunde bei Selbstbefruchtung der nanella wie bei ihrer Kreuzung mit Lamarckiana in Verbindung zu bringen, ohne indessen zu positivem Resultate zu gelangen. Wenn wir die chromosomale Erklärung indessen auf den Boden der Vorstellungen Renners über die Konstitution der O. nanella und Lamarckiana stellen, so ist die Erklärung nicht schwer zu geben. Sie sei durch folgendes Schema der nanella erläutert, von der sich dann jedermann leicht die Schemen für die Zwillingbastardbildung herleiten kann.

Schema 5.

nanella
gaudens nanovelans

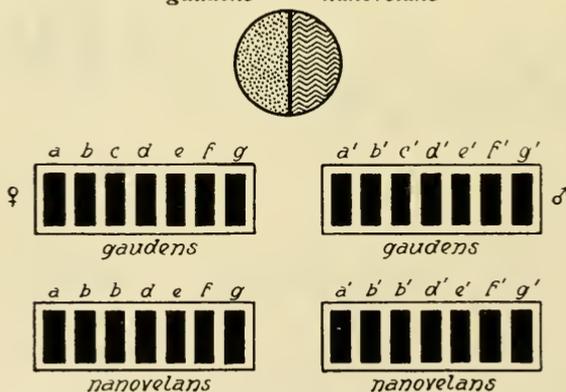


Abb. 5. Keimzellbildung der O. nanella.

So ließen sich also auf dem Boden der Gatesschen Befunde Mutanten mit 14 Chromosomen wohl verstehen.

In ihrer Arbeit von 1916 fügt Fräulein Lutz den bisher bekannten 14chromosomigen Mutanten einige neue bei. Von denen bleiben mehrere unbenannt, eine, ohne nähere Beschreibung, wird als *delicatula* bezeichnet, während die als *plicatula* benannte neue Mutante eingehend behandelt und beschrieben und mit Abbildungen versehen wird.

Boedijn (1920, S. 71) stellt hingegen bei den von de Vries gefundenen Mutanten *simplex*, *blandina*, *simplex nanella*, *linearis*, *deserens* und *secunda* die Chromosomenzahl 14 fest.

Die Mutanten mit 15 und 16 Chromosomen.

a) Die gewöhnlichen 15-, bzw. 16chromosomigen Mutanten.

Im Anschluß an die oben genannten 15chromosomigen Mutanten, wie *lata* und *albida*, sind nun aber in den letzten Jahren immer zahlreichere Mutanten mit abweichender Chromosomenzahl gefunden worden. So war einmal eine ganze Reihe von *lata* oder *lata*-ähnlichen Formen mit 15 bzw. 16 Chromosomen entdeckt worden; z. T. hatten dieselben auch besondere Namen erhalten, wie *semilata* de Vries, *incurvata* Gates usw.; vgl. auch *blandina lata* und *simplex lata* (Boedijn 1920); außerdem aber war einmal auch bei längst bekannten Mutanten entweder eine abweichende Chromosomenzahl außer Zweifel gestellt worden, so bei *O. scintillans* durch Hance (1917), bei *subovata*, bei einer Form von *rubrinervis* (nicht bei jeder *rubrinervis*) durch Fräulein Lutz (1917), oder die Abweichungen wurden doch wahrscheinlich gemacht, so bei *elliptica* und *oblonga*, ebenfalls von Lutz; zum andern aber wurden von derselben Autorin auch neue Mutanten mit 15 Chromosomen festgestellt, so die interessanten Formen *exilis*, *exundans* und *bipartita* 1917 und die eigenartige *aberrans* 1916. Wir können, auf die Besprechung dieser Formen im einzelnen hier natürlich nicht eingehen; man findet näheres an den bezeichneten Stellen.

Die Vorstellungen über das Zustandekommen dieser Mutanten mit abweichender Chromosomenzahl gehen nun wieder durchaus auf die oben dargelegten Befunde von Gates über die unregelmäßige Verteilung der Chromosomen während der Reduktionsteilung zurück, derart also, daß etwa bei *Lamarckiana* nach der einen Seite 8 und nach der anderen Seite 6 Chromosomen gehen, oder aber 9 und 5. Das Schema 6 erläutert die Verhältnisse.

Schema 6.

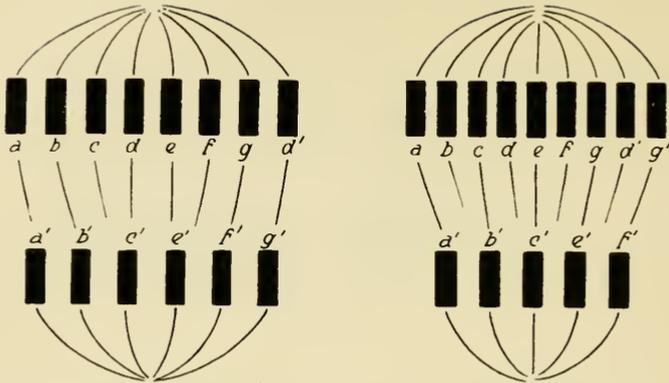


Abb. 6. Zahlenmäßig unregelmäßige Verteilung der Chromosomen bei der Reduktionsteilung; es entstehen Tochterkerne mit 5—9 Chromosomen.

Treffen nun so entstandene Gameten mit abweichender Chromosomenzahl aufeinander oder aber mit normalen 7-chromosomigen Gameten zusammen, so entstehen die Mutanten mit abweichender Chromosomenzahl, also etwa eine lata mit 15.

Schema 7.

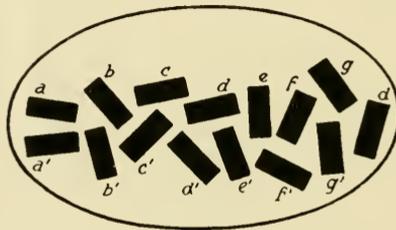


Abb. 7. Somatische Chromosomenanordnung eines Mutanten mit 15 Chromosomen.

Wie Fräulein Lutz auseinandersetzt, ist die Zahl der Mutanten mit überzähligen Chromosomen größer als die Zahl der Mutanten mit der gewöhnlichen Chromosomenzahl. Endgültig läßt sich das allerdings noch nicht sagen, da noch weitaus nicht bei allen Mutanten die Chromosomenzahl festgestellt ist.

Verständlich ist jedenfalls auf Grund der obigen Annahmen eine große Zahl 15-chromosomiger Mutanten durchaus. Denn nehmen wir

für jedes der Chromosomen der gaudens- wie der velans-Keimzelle verschiedene genotypische Veranlagung an, so können wir schon auf diesem Boden 14 verschiedene 15chromosomige Typen uns vorstellen. Wenn aber auch die 7chromosomige Garnitur, wie wir oben sahen, durch Übergang von Einzelchromosomen nach dem falschen Pol wechselnd sein kann, so steigen die Möglichkeiten natürlich noch erheblich.

Keineswegs aber läßt sich die anfangs von Gates vertretene Annahme aufrecht erhalten, daß etwa alle 15chromosomigen Mutanten lata- oder semilata-Charakter besitzen.

Von besonderem Interesse sind nun aber noch die chromosomalen Untersuchungen einmal von Fräulein Lutz an der neuen Mutante aberrans und einer Form von rubrinervis, zum andern die von Hance an der schon de Vries bekannten Mutante scintillans geworden.

b) Die Formen mit »diminutive chromosome«.

Der Mutant aberrans und eine Form von rubrinervis zeichneten sich von den übrigen Formen mit überzähligen Chromosomen dadurch aus, daß das überzählige Chromosom viel kleiner als die anderen 14 Chromosomen ist, Fräulein Lutz bezeichnet es als »diminutive chromosome«. Dabei aber war dieses »diminutive chromosome« bei den beiden Individuen von aberrans übereinstimmend gestaltet — »a body, which was quite short and even more slender, than the longer members of the group«, während das »diminutive chromosome« der rubrinervis-Form »seemed to be even broader than the other members of the group«. Fräulein Lutz bringt mit diesen Unterschieden in der Gestaltung des »diminutive chromosome« auch die Differenzen in den vegetativen Charakteren der Mutanten in Verbindung. Über die Entstehung des »diminutive chromosome« weiß Fräulein Lutz nichts Sicheres auszusagen, doch läßt es sich mit der von Gates, Davis u. a. beobachteten nicht selten auftretenden Degeneration von chromosomalem Material in Verbindung bringen.

c) Die somatischen Chromosomen von *O. scintillans*.

Besonders eingehend sind nun aber die Studien, welche Hance an den somatischen Chromosomen von *O. scintillans* angestellt hat. Zunächst findet dieser Autor im Gegenteil zu Gates und Fräulein Lutz, welche die Zahl der Chromosomen bei den von ihnen untersuchten Formen immer konstant angeben, auch bei einzelnen Individuen der *O. scintillans* eine variable Chromosomenzahl. Weit aus in der Mehrzahl der somatischen Mitosen treten allerdings 15 Chromosomen auf, doch finden sich auch nicht wenige mit 16—21 Chromosomen. Hance

stellt auf Grund von 114 gezählten somatischen Mitosen eine Variationskurve auf.

Während weiter Gates und Lutz keine konstanten Größenunterschiede zwischen den Chromosomen ihrer Versuchspflanzen gefunden haben, findet Hance durch mit Hilfe der camera lucida ausgeführte Messungen nicht geringe Größenvariationen zwischen den einzelnen Chromosomen. Dabei erwiesen sich die Chromosomen der 15-chromosomigen Zellen immer paarweis gleichgroß, jedes folgende Paar aber erreicht nur ungefähr 90% der Größe des nächst größeren. Das unpaare Chromosom ist das kleinste.

Hance hat nun aber die Gesamtlänge der Chromosomen in den Zellen mit verschiedener Chromosomenzahl festgestellt. Dabei hat er das interessante Ergebnis erhalten, daß diese in allen Zellen, ganz gleich, ob sie 15, 16 oder 21 Chromosomen besitzen, ungefähr die gleiche ist. Hance schließt daraus, daß die Variation in der Zahl der somatischen Chromosomen auf Fragmentation einzelner Chromosomen beruht; er findet auch solche fragmentierende Chromosomen und bildet sie ab.

Weiter versucht Hance, ob es möglich ist festzustellen, welche Chromosomen sich an der Fragmentation beteiligen »which chromosomes had fragmented and whether the chromosomes involved were the same in all cases«. Er versucht das zunächst dadurch festzustellen, daß er sich bemüht, die Fragmente in Reihen mit mehr als 15 Chromosomen unter Vergleichung mit der Typenreihe und unter Bezugnahme der Fragmente auf das kleinste Chromosom der Typenreihe im Bilde wieder zusammenzustellen und so eine normale Verteilung der 15 Chromosomen zustande zu bringen. Auf diese Weise kann er, wie das der Arbeit entnommene Schema (8) erkennen läßt, aus den zusammengesetzten Fragmenten der Chromosomen Reihen zustande bringen, welche in ihrem Höhenverlaufe dem Höhenverlaufe der unfragmentierten Chromosomen der Typengruppen entsprechen. Das Ergebnis dieser Untersuchungen besteht darin, daß die langen Chromosomen diejenigen sind, welche fragmentieren. »It is decidedly interesting to note, that the chromosomes that have fragmented belong chiefly at the long end of the series — from A to H«. Eine zweite ähnliche Methode, auf die wir hier nicht näher zu sprechen kommen wollen, führt, abgesehen von untergeordneten Abweichungen im Prinzip, zum gleichen Ergebnis.

Anders wie bei den somatischen Chromosomen liegen die Verhältnisse bei den Chromosomen der Haplonten. Auch diese wurden gemessen, erwiesen sich aber nach ihrer Gesamtlänge in den 8-chromosomigen Tetradenzellen länger als in den 7-chromosomigen, während

Schema 8.

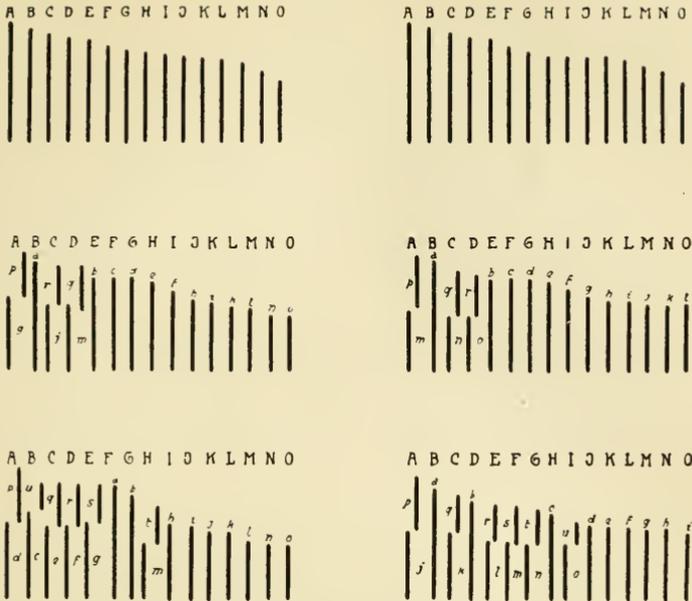


Abb. 8. Somatische Chromosomensätze von *O. scintillans*. Es wird versucht, die fragmentierten Chromosomen zu rekonstruieren (nach Hance).

die Einzelchromosomen dieselben Längenverhältnisse zueinander aufweisen, wie in den somatischen Mitosen. Das 8. Chromosom der Haplonten ist das unpaare somatische. Aus diesem Befunde schließt Verf., daß »the individuality of the chromosomes of *O. scintillans* is not destroyed by fragmentation, however much their morphology may be modified«.

Züchterische Ergebnisse der Formen mit überzähligem Chromosom.

Von besonderem Interesse erwiesen sich schon immer die Formen wie *lata* und *scintillans* wegen ihrer Nachkommenschaftsverhältnisse. *Scintillans* war ja von Anfang an als inkonstant festgestellt worden. Während aber anfangs *lata* wegen ausschließlicher Kenntnis von Formen ohne tauglichen Pollen bei Selbstbestäubung nicht auf ihre Nachkommenschaft untersucht werden konnte und die Inkonstanz nur nach Rückkreuzung beobachtet werden konnte, hat sich nach Auffindung von *latae* mit fertilem Pollen außer Zweifel stellen lassen, daß auch *lata* wie *scintillans* niemals konstant ist, sondern stets neben dem eigenen Typus wie diese

wieder *O. Lamarckiana* hervorbringt. Dazu kommt in beiden Fällen eine Reihe anderer Mutanten, von denen in der Nachkommenschaft der *scintillans* besonders *oblonga* auffällt.

Zur näheren Klärung der *lata* und *scintillans* hatte dann de Vries eine Reihe weiterer Kreuzungen angestellt. Von Bedeutung sind in erster Linie die Kreuzungen mit *Lamarckiana*. Wurde *lata* ♀ mit *Lamarckiana* ♂ gekreuzt, so traten stets sowohl *lata* als *Lamarckiana* auf; dasselbe geschah bei Kreuzung von *scintillans* ♀ mit *Lamarckiana* ♂. Dagegen brachte die Kreuzung *Lamarckiana* ♀ × *scintillans* ♂ nur *Lamarckiana*, nicht den Mutanten hervor. Daraus schloß de Vries auf Heterogamie der *scintillans* und Übertragung der *scintillans*-Eigenschaft nur durch die Eizellen. Für *lata* wurde die Heterogamie ursprünglich auf Umwegen durch Rückkreuzungen erschlossen. Fräulein Lutz (1917, S. 86) hat nun aber durch Verwendung pollenfertiger *latae* auch direkte reziproke Kreuzungen zwischen *lata* und *Lamarckiana* angestellt, durch welche nun auch auf diesem Wege die Heterogamie der *lata* sicher gestellt wurde.

Aus *lata*- und *scintillans*-Kreuzungen mit anderen Arten, vor allem *Hookeri*, *Cockerelli*, *biennis*, *biennis Chicago* usw., hatte indessen de Vries auch seine *Drillings*- und *Vierlingsbastarde* erzogen. Hier bildeten sich neben den aus entsprechender Kreuzung zwischen *Lamarckiana* und diesen Arten zu erwartender reiner *laeta* und *velutina* auch *lata-velutina* und hie und da, allerdings selten auch *lata-laeta*, also *velutina* und *laeta*-Formen, welche zugleich die *lata*-Charaktere aufwiesen. Daraus war zu schließen, daß die *lata* nicht nur *gaudens*- und *velans*-Gameten, sondern auch *lata-velans*- und *lata-gaudens*-Gameten bildet, daß diese aber nur seltener zu lebensfähigen Zygoten sich vereinigen, als die reinen *velans*- und *gaudens*-Gameten. Auf chromosomaler Basis müssen wir dann, wie Fräulein Lutz (1917, S. 87) und Renner (1917, S. 256) ausgeführt haben, annehmen, daß die *lata-gaudens*- und *lata-velans*-Gameten 8-chromosomig sind und wegen der Züchtungsergebnisse erörtert Renner (1917, S. 258) die Möglichkeit, daß das 8. Chromosom häufiger mit dem *velans*- als mit dem *gaudens*-Komplex verbunden ist, da die *lata-laeta* seltener ist als die *lata-velutina*. Doch können dafür auch andere Gründe maßgebend sein.

Im Schema dargestellt kommen wir zu folgender Konstitution der *lata*, aus der dann die Kreuzungen verständlich sind (vgl. S. 241).

Bei *O. scintillans* liegen die Verhältnisse im Prinzip ganz gleich wie bei *O. lata*, nur tritt einmal die *lata-laeta* gar nicht auf, zum andern ist besonders häufiges Auftreten der Mutante *oblonga* auffallend. Das Fehlen der *scintillans-laeta* dürfte entweder darauf zurückzuführen

Schema 9.

lata

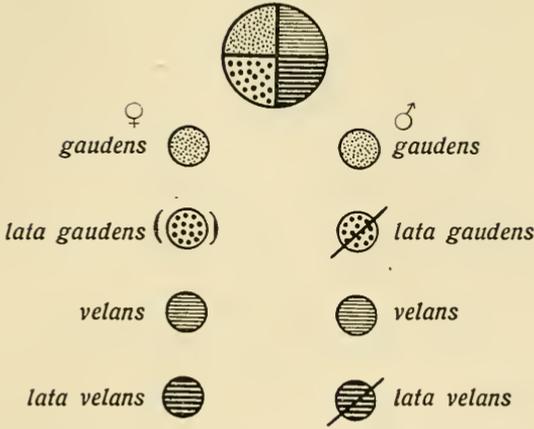


Abb. 9. Konstitution pollenfertiler *lata*.

sein, daß *scintillans-gaudens*-Gameten gar nicht gebildet werden, oder doch ihre Kombination mit anderen Komplexen nicht stattfindet.

Die von Hance (1918) versuchte chromosomale Erklärung der Vererbungsverhältnisse von *scintillans* berücksichtigt die Heterogamie dieser Mutante nicht.

Im Jahre 1916 hat nun aber de Vries über eine Reihe weiterer Mutanten berichtet, welche sich sowohl, was ihre Nachkommenschaft bei Selbstbestäubung als die Kreuzungsfolgen anbelangt, ganz entsprechend wie *O. lata* und *scintillans* verhalten; solche Mutanten stammen von *Lamarckiana*, nämlich: *cana*, *pallescens*, *Lactuca* und *liquida*, eine von *biennis-Chicago*: *saligna*; außerdem hat noch Bartlett eine *lasiopetala* benannte Mutante von *O. stenomeris* beschrieben, welche sich in ihrem Verhalten hier anschließt. De Vries hat die von ihm beschriebenen Mutanten bei Selbstbefruchtung und nach Kreuzungen mit anderen Arten auf das Verhalten der Nachkommenschaft untersucht; ganz besonders eingehend hat er *cana* studiert. So hat er zunächst besonders sorgfältig den Prozentsatz an *cana*, welche bei Selbstbefruchtung hervorgeht, unter Berücksichtigung der individuellen Kraft der einzelnen Individuen wie der äußeren Bedingungen untersucht und kommt hier zu ganz entsprechenden Ergebnissen, wie früher bei *O. scintillans*, daß nämlich besonders auf kräftigen zweijährigen Individuen die Mutante reichlich wieder auftritt. Auch bei den Kreuzungsversuchen finden sich prinzipiell keine abweichenden Ergebnisse, so daß wir auf eingehende

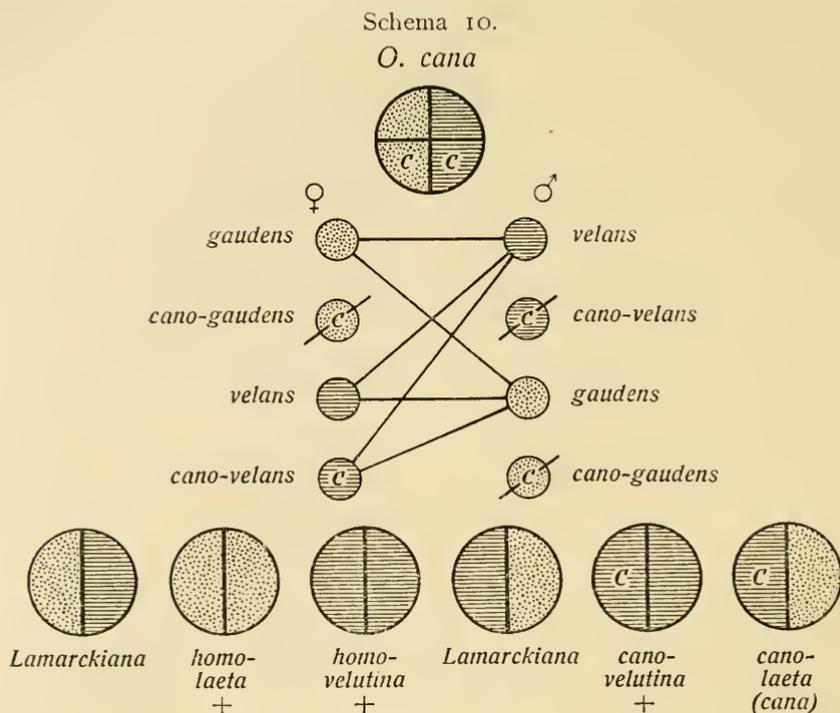


Abb. 10.

Behandlung dieser Kreuzungen an dieser Stelle verzichten können. De Vries hat versucht, die Kreuzungsfolgen mit Hilfe seiner pangenetischen Vorstellungen zu erklären, während Renner in Ref. ind. 1920, S. 171 die einzelnen Verbindungen mit gutem Erfolg auf seine gametischen Vorstellungen zurückführt. Es sei auf dessen Ausführungen hier verwiesen und die Konstitution der *cana* im Schema 10 dargestellt. Die Chromosomenzahl wurde noch nicht festgestellt, doch ist kaum daran zu zweifeln, daß sich 15 Chromosomen finden werden wie bei *scintillans* und *lata*.

Die Studien an Gigasformen.

Zwei weitere neuere amerikanische Arbeiten knüpfen dann an andere Untersuchungen von Gates an, nämlich an die Studien über den Zusammenhang zwischen Chromosomenzahl und Zellgröße bei der gigas-Form von *O. Lamarckiana*.

Da ist zuerst die Arbeit von Tupper und Bartlett (1916) zu nennen. Diese beiden Autoren untersuchten vergleichend die Größe der

Holzelemente von *O. stenomerus* und *O. stenomerus gigas*. Sie maßen die einzelnen Zellen sowie die ganzen Markstrahlen in verschiedener Richtung. Es zeigte sich, daß die Gefäße, Tracheiden und Markstrahlzellen der *gigas*-Form erheblich größer sind, als die des Typus, daß aber *gigas* auch in der Form der Markstrahlzellen von *stenomerus* abweicht, ganz entsprechend, wie Gates auch qualitative Unterschiede zwischen den Epidermiszellen von *gigas* und *Lamarckiana* fand. Auch Unterschiede im Bau der Markstrahlen wurden bei beiden Formen festgestellt, auf die wir indessen hier nicht näher eingehen wollen.

Dieselben Autoren beschrieben dann 1918 einige *gigas*-ähnliche Pflanzen von *O. pratincola*, deren Chromosomenzahl allerdings nicht zweifelsfrei erwiesen wurde. Jedenfalls sind sie nicht mit der früher von Bartlett beschriebenen *gigas* mit einwandfrei 28 Chromosomen identisch. Auch waren die einzelnen Individuen nicht gleichartig. Der Pollen erwies sich, wie das ja bei *gigas*-Pflanzen die Regel ist, zumeist als viereckig. Mit eigenen Pollen zeigten sie sich nahezu steril, was den Verdacht auf *semigigas* nahelegte. Die Größenverhältnisse der Zellen auch dieses Riesentypus werden vergleichend mit der Mutterart studiert. Auch hier finden die Autoren in allen Fällen die Zellen des Riesentypus größer als diejenigen der typischen Art. Indessen erweist sich, daß die Gesamtgrößenzunahme in keiner Weise vergleichbar ist mit der Zunahme der Zellgröße. »Thus, if the petals of *f. typica* and *mut. gigas* (?) were composed of equal numbers of cells, the area of the latter would be roughly $2\frac{1}{2}$ instead of $1\frac{1}{2}$ times as great as the former.« und »Although the cells of all tissues are indeed larger in *mut. gigas* than in homologous tissues of the parent form, there is a compensation for the larger cells in the smaller number of cells of which organs and the entire individual are composed«. So würden also die entsprechenden Organe der *gigas* und der typischen *pratincola* nicht nur durch die Größe, sondern auch durch die Anzahl der Zellen unterschieden sein.

Boedijn (1920) stellte dann bei den *semigigas*-Formen von *simplex* (*blandina* \times *simplex*) 21, bei einer Form, die er als *simplex nanella duplex* bezeichnet, 28 Chromosomen fest.

Crossing-over im Dienste der Oenotherenforschung.

Von allergrößter Bedeutung für die Mutationsfragen der Oenotheren, wie auch für das Verständnis der Zwillingbastarde sind nun aber die Vorstellungen, welche sich Muller und Morgan auf Grund ihrer Untersuchungen an *Drosophila* gebildet haben, und die sie dann auf die Mutationsbildung und Zwillingbastardbildung bei den Oenotheren übertragen haben.

Durch die Untersuchungen Morgans und Dexters war bekannt geworden, daß eine *Drosophila*-Rasse vorkam, welche den sogenannten Beaded-Faktor enthielt, denselben aber niemals rein vererbte, sondern stets normale Individuen abspaltete. Plötzlich aber war ein konstant vererbender Beadedstamm entstanden. Muller stellt sich nun das Auftreten des konstant vererbenden Beadedstammes aus dem dauernd heterozygotischen wie folgt, mit Hilfe der crossing-over-Theorie und der von Morgan in die Forschung eingeführten Vorstellung der letalen Faktoren, vor.

Schema II.

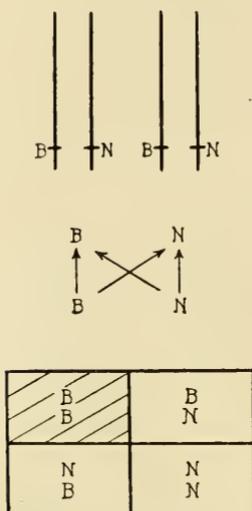


Abb. II. Der dauernd heterozygotische, Normale abspaltende Beaded-Stamm.

B = Beaded
N = Normal.

In Eiern und Spermien des dauernd Normal abspaltenden Beadedstammes liegen gegen das eine Ende des dritten Chromosoms im einen Fall der Faktor Beaded, im anderen der Faktor Normal. Der Faktor für Beaded ist in doppelter Dosis letal. Das führt bei Selbstbestäubung dieser dauernden Heterozygote zu nebenstehendem, der Arbeit Morgans entnommenen Schema, in dem BB abstirbt, NB die Beadedindividuen darstellt, während NN die stets abgespaltenen Normalen versinnbildlicht.

Wir können nun dieses Schema leicht auf die *Oenotheren* übertragen. Setzen wir beispielsweise statt B Rot- und statt N Weißnervig, so erhalten wir den Befund Heribert-Nilssons für die rot- und weißnervigen *Oenotheren*, wenn ihn dieser Forscher auch anders erklärt hat, worauf wir hier nicht näher eingehen wollen. Dasselbe Ergebnis wird erzielt, wenn wir mit de Vries statt B den grandiflora-Faktor, statt N aber den ochracea-Faktor einsetzen. Jedermann sieht leicht ein, daß dies zu der Spaltung führt, welche de Vries bei Selbstbefruchtung der grandiflora erhielt (vgl. das Schema Sammelreferat 2, S. 65).

Nun trat aber der Fall ein, daß der Beadedstamm keine Normalen mehr abgab. Es läge dann am nächsten anzunehmen, daß er homozygotisch geworden wäre. Dem widersprach das Auftreten von Zwillingbastarden bei Kreuzung mit normalen, wilden *Drosophilae*. Und so kommt Muller zu der Auffassung, daß die Konstanz nicht durch Homozygotischerwerden, sondern im Gegenteil durch verstärkte Hetero-

zygotie zustande kam. »The reason, that a race which bred true to beaded was finally secured is not because a condition of homozygosis as at last established, but, on the contrary, because of the establishment of a state of enforced heterozygosis, where in not only the homozygous beaded but also the homozygous normal winged flies were prevented from hatching« (Muller, 1917, S. 620).

Diese verstärkte Heterozygotie aber kommt nach Muller durch Einführung eines zweiten letalen Faktors zustande. »The letal factor is recessive; it is fatal when in double dose« (Morgan 1918, S. 388). Solche verkettete Letalfaktoren bezeichnet Muller als »balanced letals«. Das Schema von Morgan zeigt die Verhältnisse in folgender Weise: B und N wie vorher, L_1 bedeutet den letalen Faktor.

Schema 12.

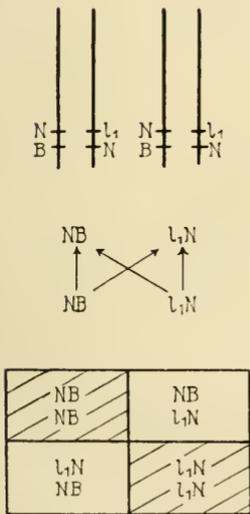
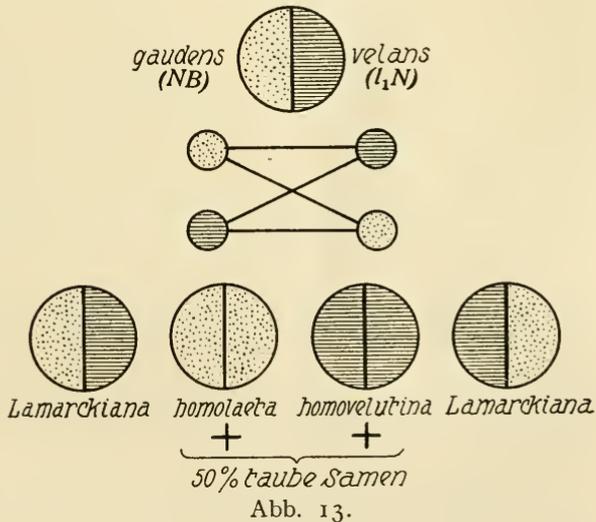


Abb. 12. Der konstante Beadedstamm.
 l_1 = letaler Faktor.
 (Balanced letals.)

Schema 13.
Lamarckiana



Dieser Fall entspricht dann nach Muller und Morgan dem von *O. Lamarckiana*, wobei nur statt NB *gaudens* und statt L_1N *velans* einzusetzen wäre, wenn wir an die Schemen von Morgan anknüpfen oder umgekehrt, wenn wir an meine nicht chromosomalen Schemen anschließen. Ich setze das Schema für *Lamarckiana* in unserer Weise mit den Buchstabenbezeichnungen von Morgan hier hin (Abb. 13).

Aus diesem Schema lassen sich leicht Zwillingbastarde ableiten; wenn man beispielsweise eine durchaus normale, homozygotische wilde Form mit männlich beaded konstant kreuzt, so ergibt sich das folgende Schema (14). Bei den Oenotheren würde das etwa *O. Hookeri* \times *Lamarckiana* entsprechen.

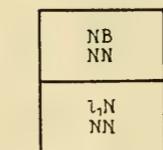
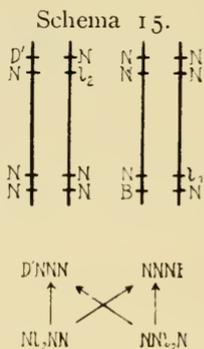


Abb. 14.
Zwillingbastard.



D'NNN NNNB Bead Dichte	D'NNN NNl ₂ N Dichte
Nl ₂ NN NNNB Beaded	Nl ₂ NN NNl ₂ N Normal

Abb. 15. Vierlingsbastarde.
D = Dichte.

Vierlingsbastarde erklärt Morgan durch das Hinzutreten zweier weiterer Faktoren, von denen einer ein letaler ist. Die Verhältnisse sind wieder ohne weiteres aus Schema 15 verständlich. Auf Oenotherengebiet würde das dem Falle *suaveolens* \times *Lamarckiana* entsprechen. Ich stelle unser Schema (16) dazu, unter Beifügung der Buchstaben Morgans.

Schließlich würde der Fall *biennis* \times *Lamarckiana* ohne weiteres dadurch verständlich, daß statt *flavens rubens* eingesetzt wird, welche im weiblichen Geschlecht keine lebensfähigen Gameten bildet, also nach Morgan einen geschlechtsbegrenzten »gametic letal« besitzt (vgl. Schema 5, Sammelreferat II, S. 67). So wären also Zwillingbastarde auch auf dieses zweite Schema zurückzuführen.

Wie kommen aber nun die Mutanten zustande?

Zu ihrer Erklärung wird auf dem Boden der bisherigen Vor-

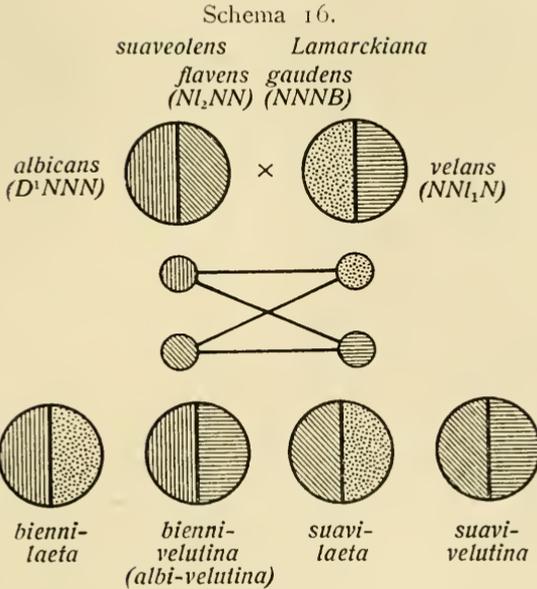
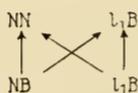
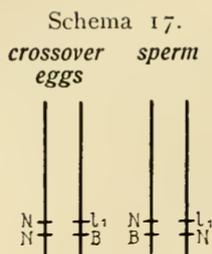


Abb. 16.

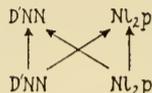
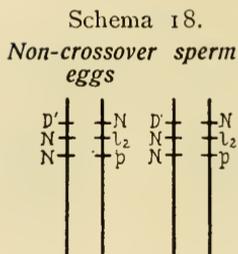
stellungen das Auftreten von Cross-overs zu Hilfe genommen. So könnte in unserem zweiten Morganschen Schema (Schema 12) ein crossing-over zwischen N und B in den Eizellchromosomen zustande kommen. Dadurch würde sich der im folgenden Schema (17) mitgeteilte Fall ergeben, in welchem, je nach der Häufigkeit des crossing-over verschieden oft neben Beaded auch Normal auftritt. Oder aber im folgenden Schema (18) kommt es zwischen N und N bzw. p und l₂ im Ei zum crossing-over; das führt dann zum nächsten Schema (19), aus dem sich ergibt, daß je nach der Häufigkeit des crossing-over verschieden oft die Mutante Dichete peach aus peach auftritt.

Denken wir uns nun statt dieser Bezeichnungen irgendwelche Faktoren von Oenotheren eingesetzt und nehmen deren Austausch an, wie es Renner beispielsweise bei *O. rubrinervis* getan hat, so kommen wir zu einer neuen Erklärung von Oenotherenmutanten. Im einzelnen wird allerdings noch viel Arbeit zu tun sein, um die Oenotherenmutanten auf diese chromosomale Basis zurückzuführen. Auch läßt Morgan selbst die chromosomale Erklärung der Mutanten mit überzähligen Chromosomen, wie sie Gates gegeben hat und wie wir sie weiter oben dargelegt haben, gelten, so daß also die crossing-over-Theorie keine allgemein gültige Erklärung der Oenotherenmutanten darstellt.



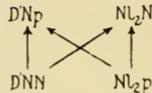
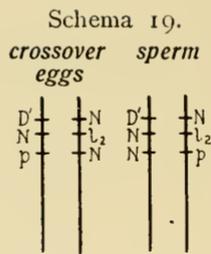
NN	NN
NB	l ₁ N
l ₁ B	l ₁ B
NB	l ₁ N

Abb. 17. Mutantenbildung durch Crossing-over.



D'NN	D'NN
D'NN	Nl ₂ p
Nl ₂ p	Nl ₂ p
D'NN	Nl ₂ p

Abb. 18.
p = peach.



D'Np	D'Np
D'NN	Nl ₂ p
Nl ₂ N	Nl ₂ p
D'NN	Nl ₂ p

Abb. 19. Mutantenbildung durch crossing-over.

Die erzielten Ergebnisse lassen aber wohl keinen Zweifel mehr daran aufkommen, daß de Vries durchaus im Rechte war, als er bei den Mutationen von Vorgängen anderer Art als Mendelspaltungen sprach und trotz der ungeheuren Fortschritte der Mendelforschung an einer eigenartigen Labilität des Keimplasmas zur Erklärung der Mutanten festhielt, wenn auch die vorwärtsdrängende Erkenntnis seine anfänglichen Auffassungen in mehr als einem Punkte modifiziert hat.

Literatur.

- Boedijn, K., Die Chromosomen von *Oenothera Lamarckiana* mut. simplex. Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- und Vererb.-Lehre. 1920. 24, 71—76.
- Hance, R. T., Variation in the number of somatic chromosomes in *Oenothera scintillans* de Vries. Genetics. 1918. 3, 225—275.
- Lutz, A. M., *Oenothera* mutants with diminutive chromosomes. Amer. Journ. of Botany. 1916. 3, 502—526.
- , Fifteen and sixteen-chromosome *Oenothera* mutants. Ebenda. 1917. 4, 53—111.
- Morgan, Concerning the Mutation theory. The Scientific Monthly. 1918. 386—405.
- Muller, H., An *Oenothera*-like case in *Drosophila*. Proceedings of the National Academy of Sciences. 1917. 3, 619—626.
- , Genetic-Variability, Twin hybrids and constant hybrids, in a case of balanced lethal factors. Genetics. 1918. 3, 422—499.

- Tupper and Bartlett, A comparison of the wood structure of *Oenothera stenomeris* and its tetraploid Mutation Gigas. *Genetics*. 1916. **1**, 177—184.
- , The relation of Mutational characters to cell size. *Ebenda*. 1918. **3**, 93—105.
- Vries, H. de, New dimorphic mutants of the *Oenotheras*. *The Bot. Gazette*. 1916. **62**, 249—280.

Cribbs, J. E., A Columella in *Marchantia polymorpha*.

Bot. Gazette. 1918. **65**, 91—96. 2 Taf.

Trotzdem *Marchantia polymorpha* ein vieluntersuchtes Objekt ist, scheint des Verf.s Beobachtung einer Columellabildung im Sporogon bisher die einzige zu sein. Die Ausbildung einer zentralen Säule sterilen Gewebes erfolgt auf zwei Wegen. Einmal durch einen allgemeinen Sterilisierungsprozeß in der Längsachse des Sporogons, wobei aber keineswegs die Columella von Anfang an aus Zellen aufgebaut ist, die nur Elateren bilden, sondern diese sind untermischt mit sporogenen Zellen, die aber vor der Tetradenbildung desorganisieren und nur als dunkel gefärbte, lebende Plasmareste weiter bestehen. Die zentrale Columella ist nun nicht das Ergebnis einer Zusammenlegung aller normalerweise entwickelten Elateren nach der Mitte hin, denn ihre diffuse Anordnung ist im übrigen Teile unverändert beibehalten, ebenso ist ihre Anzahl dadurch nicht verringert worden. Eine andere Ausbildungsweise ist durch Eliminierung aller sporogenen Zellen gekennzeichnet. Auch in diesem Falle sind Überreste von solchen zu finden, doch diese haben nicht einmal das Stadium von Sporenmutterzellen erreicht. Dieser Typ zeigt einige Annäherung an den Elaterenträger von *Pellia*, doch steht er an Organisationshöhe hinter diesem noch zurück. Außer dieser fortschreitenden Entwicklung sterilen Gewebes in der Kapsel wurde noch eine weitere beobachtet, nämlich eine Kappenbildung aus sterilen Zellen, ähnlich der Elateren tragenden bei *Aneura*. Hier findet kurz vor dem Eindringen des Fußes in das Gewebe des Gametophyten Isolierung von Zellen statt, die den Ausgangspunkt der Kappenbildung darstellen. Diese werden von den sich streckenden sporogenen Zellen zum Gipfel hingedrängt. Nur sie bauen die sterile Kappe auf, doch findet auch hier und da späterer Zuwachs statt, der entweder durch periklinale Teilungen der sporogenen Zellen bewirkt wird, welche diese noch gerade vor den rasch erfolgenden antiklinalen eingehen oder im selteneren Falle durch Teilungen der Wandzellen in der Nähe des Gipfels. Ob sich jene isolierten Zellen auch durch eigene Teilungen vermehren, konnte nicht festgestellt werden. Die Kappe bildet ein deutliches Konvergenzzentrum der Elateren. Verf. ist der Ansicht, daß der Ausfall der sporogenen Zellen innerhalb der Columella weniger in Beziehung

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Botanik](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Lehmann Ernst

Artikel/Article: [Besprechungen. Neuere Oenotherenarbeiten. Sammelreferat III. Die Oenotherenmutanten und die chromosomalen Grundlagen ihrer Entstehung. 231-249](#)