

Werk

Titel: Oenothera Lamarckiana und die Mutationstheorie

Autor: Renner , O.

Ort: Berlin

Jahr: 1918

PURL: https://resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?34557155X_0006 | LOG_0040

Kontakt/Contact

Digizeitschriften e.V.
SUB Göttingen
Platz der Göttinger Sieben 1
37073 Göttingen

✉ info@digizeitschriften.de

DIE NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgegeben von

Dr. Arnold Berliner und Prof. Dr. August Pütter

Sechster Jahrgang.

1. Februar 1918.

Heft 5.

Oenothera Lamarckiana und die Mutationstheorie.

Von Prof. Dr. O. Renner, München.
(Schluß)

Konstanz der Bastarde.

Bei Selbstbefruchtung sind die künstlich hergestellten Oenotheramischlinge in den wesentlichen Charakteren meist konstant; sie stellen also das von normal mendelegenden Bastarden bekannte Verhalten: Einförmigkeit in der ersten, Spaltung in der zweiten Generation, in doppelter Weise auf den Kopf. Das gilt z. B. annähernd für beide Zwillinge aus der Kreuzung *O. biennis* ♀ × *Lamarckiana* ♂. Die Nachkommen der *laeta* bleiben nicht bloß ausgesprochene *laeta* im Gegensatz zu den Nachkommen der *velutina*, die ausgesprochene *velutina* bleiben, sondern die Ähnlichkeit der Individuen der zweiten Generation untereinander und mit der ersten Generation geht wirklich sehr weit, wenn wir von der variablen Blütengröße absehen. Auch diese Absonderlichkeit der Konstanz ist jetzt verständlich. Die Anlagenkomplexe verhalten sich eben in den neuen Verbindungen wie in den alten, insofern als ihre Einzelfaktoren zur Hauptsache verkoppelt bleiben. Trotz einer großen Zahl von Unterschieden in den Erbanlagen erzeugt der Bastard nur zwei wesentlich verschiedene Typen von Keimzellen, die die Eigentümlichkeit behalten, entweder geschlechtsbegrenzt zu sein oder, wo das nicht der Fall ist, nur lebensunfähige Homozygoten hervorzubringen. Der neu gewonnene Bastard wiederholt einfach die Keimzellenstruktur der „Arten“, die ja auch nichts anderes als konstante Bastarde sind.

Über die Kreuzungen der Bastarde untereinander und mit den Elternarten können wir kurz hinweggehen. Unsere Formeln sagen, was wir zu erwarten haben. Werden z. B. die zusammengehörigen Zwillinge aus einer Kreuzung miteinander gekreuzt, etwa *O. (bien. × Lam.) laeta* × *O. (bien. × Lam.) velutina*, so müssen entstehen *albicans. velans = velutina* und *gaudens. velans = Lamarckiana*. Die reziproke Kreuzung *velutina* × *laeta* liefert *albicans. gaudens = laeta* und *velans. gaudens = Lamarckiana*. Was uns hieran besonders interessiert, ist, daß wir auf diesem Weg die *Lamarckiana* aus ihren in der Zwillingspaltung getrennten Komponenten wieder aufbauen können.

Besonderes Aufsehen haben die von *de Vries* so genannten „doppeltreziproken Bastarde“ erregt. *De Vries* gewinnt aus der Kreuzung der holländischen *O. muricata* ♀ mit *biennis* ♂ einen lebensfähigen Bastard, während die venezianische Rasse

von *muricata* bei dieser Verbindung nur taube Samen liefert; außerdem ist die holländische Rasse der *O. biennis* streng heterogam, der *rubens*-Komplex ist nur im Pollen aktiv, nicht auch in einem Teil der Eizellen wie bei der Münchener Form. Werden nun die beiden reziproken Bastarde miteinander gekreuzt, so gleicht der entstehende doppeltreziproke Bastard vollkommen einer der Elternarten. $O. (mur. \times bi.) \varnothing \times (bi. \times mur.) \sigma$ gibt reine *muricata*, $O. (bi. \times mur.) \varnothing \times (mur. \times bi.) \sigma$ liefert reine *biennis*. Der in der Formel „zentrale Großelter“ wird „ausgeschaltet“ (*de Vries*). Ganz natürlich, denn der Bastard *O. (muricata × biennis)* hat ja nur *muricata*-, genauer *rigens*-Eizellen und *biennis*- oder *rubens*-Pollen, der reziproke Bastard besitzt nur *biennis*- oder *albicans*-Eizellen und *muricata*- oder *curvans*-Pollen. Die Verbindung $(m. \times b.) \varnothing \times (b. \times m.) \sigma$ ist also soviel wie *rigens. curvans = muricata*, die reziproke ist soviel wie *albicans. rubens = biennis*. Gerade diese merkwürdigen Ergebnisse haben *de Vries* zur Aufstellung der Hypothese von der Heterogamie geführt, die sich aufs beste bewährt hat.

Spaltende Bastarde.

Nach den Mitteilungen von *de Vries* ist die Konstanz der Bastarde nirgends vollkommen, insofern, als wenigstens nach der Blütengröße immer Spaltung in der zweiten Generation eintritt, wenn die gekreuzten Arten verschieden große Blüten besitzen. In verschiedenen Kreuzungen ist aber, wenn man genau zusieht, von einer auch nur annähernden Konstanz keine Rede. Z. B. spaltet der Bastard *O. (muricata × Lamarck.) velutina* in der zweiten Generation nach einer ganzen Anzahl von Charakteren in der auffälligsten Weise: nach der Blütengröße, nach der Wuchshöhe, nach der Verzweigung, nach der Dichte der Blütenstände, nach der Menge des Anthokyans in den Kelchblättern, nach der Farbe der Blattnerven. Und ganz ohne Mendelsche Spaltung nach Einzelfaktoren geht es augenscheinlich bei kaum einer frisch hergestellten Kreuzung ab, wenn die Charaktere, bezüglich deren die Spaltung stattfindet, auch gewöhnlich untergeordneter Art sind. Zwischen den beiden antagonistischen Komplexen werden also bei der Keimzellenbildung des Bastards gewisse Faktoren oder Faktorengruppen nach mendelschem Schema ausgetauscht, und dadurch unterscheidet sich ein „frischer“ Bastard von den alten, stabilen Bastardarten. Zwei neu zusammengefügte Komplexe vermögen ihre Bestandteile gegenüber der Anziehung, die der jeweils antagonistische Komplex auf einzelne der ihm fremden Faktoren ausübt, nicht immer festzu-

halten. Ist die „Affinität“ eines Faktors zu beiden Komplexen gleich stark, dann gliedert er sich ebenso oft dem einen wie dem anderen Komplex an; das gilt z. B. für den Rotnervenfaktor in verschiedenen Kreuzungen und wohl allgemein für die Faktoren, die die Blütengröße bedingen. Solche Faktoren mendeln dauernd fort, bis sie im Lauf der Generationen homozygotisch verwirklicht werden, natürlich nur, falls solche Homozygoten lebensfähig sind; bei dem Rotnervenfaktor kommt dieser Endzustand der homozygotischen Beruhigung nicht vor, dagegen dürften die Formen mit konstanter Blütengröße in bezug auf die Größefaktoren wirklich homozygotisch sein. Hat ein Faktor zu seinem angestammten Träger größere Affinität als zu dem neuen antagonistischen Komplex, so bleibt er seinem alten Herrn treu. Auf solche Weise kommt augenscheinlich die Konstanz der meisten Charaktere in den Bastarden zustande. Sie beruht keineswegs auf Homozygotie, sondern darauf, daß die Komplexe nach der Revolution, die auf die Kreuzung folgt und sich vielleicht über einige Generationen hinzieht, trotz vielfacher Heterozygotie zur Ruhe gekommen sind und als fest geschlossene Blöcke einander gegenüberstehen. Ist dieser Zustand erreicht, so ist ein künstlich hergestellter Bastard von den wild vorkommenden alten Bastardarten in bezug auf die Ausprägung der Heterozygotie nicht mehr verschieden.

Die Tiefe, bis zu der die Austauschvorgänge in das Gefüge der Anlagenkomplexe eingreifen, wechselt von einer Kreuzung zur andern, je nach dem Verhältnis der Affinitäten. An Beispielen können wir das nicht ausführen. Nur auf einen anderen wichtigen Punkt soll noch hingewiesen werden. Der rotnervige Bastard *O. (muricata) × Lamarckiana* *velutina* hat seine Nervenfarbe von dem Eizellenkomplex *rigens* der venezianischen *muricata*. Bei Selbstbestäubung spaltet er Weißnerven ab, die als *r-rigens* ♀, *r-velans* ♂ gebildet sein müssen. Der *rigens*-Komplex kann seinen Rotnervenfaktor natürlich nur dadurch verlieren, daß er ihn an *velans* abgibt; *R-rigens* wird zu *r-rigens*, wenn gleichzeitig *r-velans* in *R-velans* übergeht. Bei den Samenanlagen ist daran nichts Verwunderliches, weil beide Komplexe in den Eizellen aktiv auftreten. Es läßt sich aber nachweisen, daß derselbe Faktorenaustausch auch bei der Pollenbildung vorkommt. Aktiv finden wir im Pollen der *velutina* nur den *velans*-Komplex, aber das Auftreten von *R-velans*-Pollenzellen ist ein sicherer Beweis dafür, daß *rigens* auch im Pollen gebildet wird. Denn *velans* kann den *R*-Faktor doch nur von dem inaktiven Partner *rigens* beziehen, der durch dieses Tauschgeschäft seine sonst stille Anwesenheit an den Tag legt.

Die „Mutationen“.

Absolut stabil ist das Gleichgewicht zwischen den beiden einander abstoßenden Anlagenkomplexen wohl bei keiner komplexheterozygotischen Form. Wenn nun ausnahmsweise ein Faktor oder eine

Faktorengruppe sich von dem einen Komplex losreißt und auf den Antagonisten übergeht, dann treten „mutierte Keimzellen“ ins Leben. Das dürfte die Entstehungsweise der meisten „Mutationen“ bei den *Oenotheren* sein. Nehmen wir z. B. an, der Tupfenfaktor *P* von *velans* der *O. Lamarckiana* gehe auf *gaudens* über, es entstehen also zwei mutierte Keimzellen *p-velans* und *P-gaudens*. Daß die beiden Sexualzellen in einer Zygote gleich wieder zusammenkommen, ist ausgeschlossen, weil sie ja dem gleichen Geschlecht angehören, etwa Pollenzellen sind. Trifft nun der *P-gaudens*-Pollenschlauch auf eine *gaudens*-Eizelle, so ist die Mutation verloren, weil die Zygote nicht leben kann. Trifft er auf eine unveränderte *P-velans*-Eizelle — das wird viel häufiger vorkommen als das Zusammentreffen mit einer zufällig in *p-velans* mutierten Eizelle —, so entsteht eine Zygote, die im *P*-Faktor homozygotisch ist. Tatsächlich kennen wir eine Mutante der *O. Lamarckiana*, die u. a. diese Eigenschaft besitzt, nämlich die *rubrinervis*. Trifft der *p-velans*-Pollenschlauch, der seinen Tupfenfaktor an *gaudens* verloren hat, mit einer normalen *p-gaudens*-Eizelle zusammen, so entsteht eine andere Mutante, der die roten Tupfen am Stengel und an den Fruchtknoten abgehen; daß solche Formen gefunden werden, sobald man auf die Tupfen achtet, ist nicht zweifelhaft. Nun kann aber der Anteil, den *gaudens* und *velans* austauschen, auch eine ganze Anzahl von Einzelfaktoren umfassen, so daß die abgeänderten Keimzellen vielleicht mit *velans* ebensogut wie mit *gaudens* sich vertragen; weiter können mutierte Pollenzellen mit ebenfalls mutierten Eizellen zusammentreffen: kurz bei der großen Zahl von Unterschieden zwischen *velans* und *gaudens* ist eine unübersehbare Zahl von „Mutanten“ möglich. Der Vorgang der „Mutation“ ist eben zur Hauptsache nichts anderes als eine Aufspaltung, bei der infolge weitgehender Koppelung der Faktoren die meisten möglichen Kombinationen schon in den Keimzellen selten sind und zudem noch zahlreiche zygotische Kombinationen fehlschlagen, weil Homozygotie in bezug auf gewisse Faktoren verhängnisvolle Wirkung hat. Worin das Wesen einer Mutante gegenüber der Stammform besteht, wird am besten durch Kreuzung mit gut bekannten Arten ermittelt. So ist z. B. sichergestellt, daß die Mutante *rubrinervis* in beiden Komplexen gegenüber der *O. Lamarckiana* abgeändert ist.

Nicht zu vergessen ist auch, daß jede Mutante als neue Bastardform ins Leben tritt und deshalb zunächst bei Selbstbefruchtung in ihrer Nachkommenschaft Spaltung zeigen kann, bis die aus der Spaltung hervorgehenden Formen sich wieder gefestigt haben. Diese annähernd stabilen Formen können ihrerseits wieder gelegentlich mutieren, d. h. seltene Neukombinationen abspalten, und so muß der ganze Formenkreis unaufhörlich in Fluß bleiben, wie es nach den Studien von *de Vries* und anderen Forschern auch der Fall ist.

Nach dieser Hypothese kann jede komplex-heterozygotische Art „mutabel“ sein. Tatsächlich sind bei einer ganzen Reihe von *Oenothera*-spezies, die wir als heterozygotisch kennen, Mutationen beobachtet worden, so auch bei unserer *O. biennis* und bei *O. suaveolens*. Sehr stabil scheint *O. muricata* zu sein. Keine der bis jetzt studierten Formen ist aber auch nur annähernd so labil wie *O. Lamarckiana*; das kann mit der ungewöhnlich großen Zahl der Differenzpunkte zwischen den Komplexen *velans* und *gaudens* zusammenhängen.

Mutanten von besonderer Eigenart sind u. a. die *Riesen-* oder *gigas-Formen*, die durch große breite Blätter, plumpe Blütenknospen, dicke Stängel sich von den Stammformen unterscheiden und, was besonders wichtig ist, in ihren Zellkernen die doppelte Chromosomenzahl besitzen, also 28 Chromosomen in den gewöhnlichen Gewebezellen und 14 in den Keimzellen, statt 14 bzw. 7 wie die Normalformen. Eine Riesenform entsteht wahrscheinlich dann, wenn eine Pollenzelle, die die diploide Chromosomenzahl 14 besitzt statt der reduzierten Zahl 7, eine ebenfalls diploide, 14-chromosomige Eizelle befruchtet. Solche Keimzellen, bei deren Bildung die Reduktion der Chromosomenzahl unterblieben ist, sind augenscheinlich recht selten; daß also gerade zwei diploide Keimzellen in der Befruchtung zusammentreffen, ist schon ein besonderer Glücksfall, und dementsprechend finden sich die echten Riesenformen sehr selten. Wesentlich häufiger kommt es vor, daß eine diploide und eine normale Keimzelle sich vereinigen und eine *Halbriesen-*, eine *semigigas-*Form entstehen lassen, die 21 Chromosomen in ihren Zellkernen führt. In den diploiden Keimzellen müssen beide Anlagenkomplexe der Stammform vereinigt sein, weil die Trennung ja nur bei der hier unterbleibenden Reduktion stattfinden kann. Die *O. Lamarckiana* mut. *gigas* muß also die Konstitution (*velans* + *gaudens*) . (*velans* + *gaudens*) haben und lauter (annähernd) gleiche Keimzellen hervorbringen. Eine notwendige Folge dieser Struktur ist, daß bei Kreuzung etwa mit *O. biennis* nur eine Bastardform, kein Zwillingpaar auftritt, und das ist nach *de Vries* wirklich der Fall. Die *O. biennis* mut. *gigas* muß entsprechend lauter Keimzellen von der Zusammensetzung (*albicans* + *rubens*) hervorbringen, und ihre reziproken Verbindungen mit einem isogamen Komplex, etwa mit *velans* oder mit *gaudens*, müssen identisch sein. Darüber ist bis jetzt noch nichts durch Experimente bekannt. — Durch Störung der Chromosomenverteilung werden wohl auch die breitblättrigen *lata*-Mutanten ins Leben gerufen, die 15 Chromosomen besitzen, also durch Vereinigung einer normalen mit einer 8-chromosomigen Keimzelle entstehen.

Entstehung der Komplexheterozygotie.

Wie haben wir uns nun die dauernd komplex-heterozygotischen Formen entstanden zu denken?

N. w. 1918.

Am ehesten wohl aus homozygotischen Arten durch Kreuzung. Daß in einem Bastard die von den beiden Eltern stammenden Anlagenkomplexe je vereinigt bleiben, daß keine vielfache Mendelsche Spaltung in bezug auf zahlreiche Erbfaktoren eintritt, ist leicht zu verstehen, die Möglichkeit der Komplexheterozygotie als solcher ist also ohne Schwierigkeit einzusehen. Die Schwierigkeit beginnt erst bei der Erklärung der *Konstanz*, die nur durch die Ausschaltung der Homozygoten herbeigeführt werden kann. Wenn zwei homozygotische Arten AA und BB einen Bastard AB liefern, warum sollen aus diesem Mischling bei Selbstbefruchtung neben den Heterozygoten AB nicht auch die Mutterarten als lebensfähige Homozygoten wieder hervorgehen? Wir können uns nur mit einer Annahme helfen: die Komplexe A und B werden im Bastard durch Faktorenaustausch so verändert, daß sie nicht mehr in homozygotischer Verbindung verwirklicht werden können. Ob das vorkommt, ist noch nicht geprüft, doch sind dahin zielende Versuche schon eingeleitet. Vorläufig wissen wir das eine sicher, daß heterozygotische Kombinationen mit verschiedener Lebensfähigkeit begabt sein können, je nach der Verbindung, aus der die Komplexe entnommen sind. Wir haben oben gesehen, daß aus der Kreuzung *O. Lamarckiana* × *muricata* nur die Kombination *velans. curvans* lebensfähig ist, *gaudens. curvans* sehr früh abstirbt. Stellen wir aber die abgeleitete Kreuzung *O. (muric. × Lam.) laeta* × *muricata* her, so erhalten wir die Verbindung *gaudens. curvans* als stattliche, üppig wachsende *gracilis*-Form, die der Verbindung *velans. curvans* an Entwicklungskraft weit überlegen ist. In dem primären Bastard *laeta* hat sich also zwischen den Komplexen *rigens* und *gaudens* ein Faktorenaustausch vollzogen, der sich auch anderweitig bemerkbar macht, und dabei ist der zur Hauptsache noch unzweifelhaft als *gaudens* zu erkennende Komplex in einem Sinn abgeändert worden, daß er sich nun mit *curvans* ohne jede Störung verträgt. Daß umgekehrt eine Komplexverbindung, die wohl lebensfähig ist, wenn man sie durch Kreuzung der Arten gewinnt, schwachwüchsig wird oder die Entwicklungsfähigkeit ganz einbüßt, wenn die Komplexe aus Bastarden entnommen sind, dafür sind auch schon Beispiele bekannt. Wir haben also einigen Grund zu der Annahme, daß in einem Bastard zwischen homozygotischen Arten eine derartige Veränderung der Komplexe vor sich gehen kann, daß homozygotische Verbindungen der Komplexe zum Absterben verurteilt sind. Mit einem Schlag wäre natürlich die Möglichkeit der Homozygotenbildung beseitigt, wenn die Komplexe im Bastard die Eigenschaft der *Heterogamie* erwerben würden.

Zahlenverhältnisse.

Die beträchtliche genotypische Verschiedenheit der haploiden Komplexe, die in einer heterozygotischen *Oenothera*-art oder in einem künstlich