

den Anforderungen, die in Deutschland an eine Levkoje als Schnittblume gestellt werden, während in USA höhere Stiele bevorzugt werden. Die Farben entsprechen etwa den übrigen Klassen, es fehlt noch ein ausgeprägtes Dunkelrot; die Blauen neigen hier wie überall noch zur Verzweigung und sind als Stangen durchzuzüchten. Der Blütenstand ist z. T. noch etwas locker und wird von einigen anderen Levkojen übertroffen, doch haben auch hier die letzten Jahre erfreuliche Fortschritte gebracht. Die Abbildung 2 gibt einen Vergleich zwischen einer Allgefüllten und einer Excelsior-Levkoje.

Es besteht kein Zweifel, daß mit den Allgefüllten ein neuer Abschnitt in der Levkojen-Züchtung und -Kultur begonnen hat und daß sie die übrigen Klassen vom Markt verdrängen werden. Die Leistung des Züchters bei der Weiterentwicklung der Allgefüllten wird bestimmen, wann dieser Zeitpunkt erreicht ist. Man sollte wünschen, daß einst maßgebend in der deutschen Levkojenzüchtung tätige Kreise an dieser Weiterentwicklung beteiligt werden könnten, damit

nicht ausländische Züchter, die trotz Patentschutz züchterisch stark an den Allgefüllten tätig sind und damit auf dem Weltmarkt erscheinen, diese deutsche Züchtung KAPPERTS zu einer ausländischen Domäne machen.

Die Betreuung der Versuche lag in den Händen von Frl. GERDA NOLTING, die Auswertung besorgte Herr KOBABE. Sie wurden im Rahmen des Arbeitskreises „Selektion und Züchtung von Sommerblumen“ mit Unterstützung des BML durchgeführt, dem auch hier für diese Förderung unser Dank ausgesprochen sei.

Literatur

1. MAATSCH: Treiberei Allgefüllter Levkojen. *Gartenwelt* 49, 392—393 (1949). — 2. KAPPERT: Die vererbungswissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenzüchtung. Parey, Berlin 1948. — 3. MÖLLERS Deutsche Gärtnerei. LÖBNER, TOPF und KAISER: Gefüllte von einfachen Levkojen zu trennen. 30, 21 und 110 (1915). — 4. BALL: The BALL Red Book, Chicago 1952. — 5. WASSCHER, Dr.: Gevuld- of Enkelbloemigheid bij Violieren. Veröffentlichung der Proeftuin Aalsmeer. Sonderdruck aus „De Tuinbouw“ Nr. 7, Okt. 1946.

(Aus dem MAX-PLANCK-Institut für Züchtungsforschung [ERWIN-BAUR-Institut] Voldagsen)

Modellversuche zur Plastiden- und Plasmavererbung

Von P. MICHAELIS*

Mit 4 Textabbildungen

Das zur Zeit wichtigste Problem der plasmatischen Vererbung ist die Unterscheidung der in den einzelnen Plasmabestandteilen lokalisierten Erbfaktoren. Es ist an anderer Stelle geschildert worden (MICHAELIS 1954), daß ein „Nicht-Mendeln“ nur eine extrachromosomale Vererbung beweisen kann, eine mütterliche Vererbung nur eine Lokalisation in Bestandteilen, in denen sich mütterliche und väterliche Geschlechtszellen unterscheiden. Weiterhin erscheint es sehr bedenklich, von den morphologischen und physiologischen Unterschieden der Plasmabestandteile Rückschlüsse auf die Lokalisation der maßgeblichen Erbträger ziehen zu wollen, seit die engen Wechselwirkungen zwischen den einzelnen Gliedern des genetischen Zellsystems bekannt geworden sind. Eine eindeutige Lokalisation der Erbanlagen ist nur mit Methoden möglich, die auf den eigentlichen genetischen Prinzipien, auf Weitergabe, Vermehrung und Mutabilität der Erbträger, aufbauen.

Eine Möglichkeit zur Lokalisation des plasmatischen Erbgutes ergibt sich aus den Gesetzmäßigkeiten, die durch die Zahl der plasmatischen Erbträger je Zelle bedingt sind. Diese Gesetzmäßigkeiten lassen sich in verhältnismäßig einfacher Weise durch Modellversuche und mit Hilfe der für diese Versuche gültigen mathematischen Regeln ableiten. Solche Überlegungen hat schon CORRENS (1937) im Hinblick auf die Plastidenvererbung durchgeführt, doch sind seine Anregungen nicht weiter ausgebaut worden.

In diesen Modellversuchen sei die Zelle durch eine Urne repräsentiert, in der eine Zahl von Kugeln liegt, die der Zahl der plasmatischen Erbträger — z. B. der Zahl der Plastiden — in der Zelle vor deren Teilung entspricht. Die verschiedenen Plastidentypen seien

durch verschiedene Farben gekennzeichnet. Der zufallsgemäßen Verteilung der Plastiden während der Zellteilung entspräche eine zufallsgemäße Halbierung der Kugeln in der Urne.

Dieses Modell läßt sich entweder zur Ableitung der geeigneten mathematischen Formeln verwenden (MICHAELIS 1955), und es lassen sich die Gesetzmäßigkeiten z. B. der Plastidenvererbung errechnen, oder es lassen sich die Modellversuche praktisch erproben. Die Berechnung erfordert besonders bei größeren Zahlen einen erheblichen Arbeitsaufwand und ergibt Durchschnittswerte der Mischungsverhältnisse und der Entmischungsgeschwindigkeiten. Die Übertragung auf das biologische Objekt ist mit manchen Schwierigkeiten verknüpft. Die Darstellung der ausführlichen Berechnungen sei einer gesonderten Publikation vorbehalten.

Im Gegensatz zu den Berechnungen gibt die praktische Durchführung des Modellversuches Einzelbeispiele, über deren Allgemeingültigkeit jedoch nur bei zahlreichen Wiederholungen eine Aussage gemacht werden kann. Sind Art und Zahl der Zellteilungsfolgen im biologischen Objekt bekannt, so lassen sich die Auslösungsergebnisse direkt auf dieses Objekt übertragen. Man erhält auf diese Weise Muster, die für die Zahl der Erbträger je Zelle kennzeichnend sind. Der Vorteil derart ausgebaute Modellversuche beruht darauf, daß sie direkt mit dem Muster des biologischen Objektes verglichen werden können. Durch einen solchen Mustervergleich läßt sich verhältnismäßig rasch die Zahl der die Muster verursachenden plasmatischen Erbträger je Zelle wenigstens größenordnungsmäßig abschätzen. Es lassen sich bei der Durchsicht eines größeren Pflanzenmaterials diejenigen Typen erkennen und aufsuchen,

* Herrn Prof. H. KAPPERT zum 65. Geburtstag gewidmet

an denen ausführliche Untersuchungen und Berechnungen lohnen. Diese Modellversuche sollen hier dargestellt werden.

I. Versuchsanordnung

In dem oben erwähnten Modell der Zelle werden die einander gleichwertigen plasmatischen Erbträger durch eine entsprechende Anzahl von Kugeln repräsentiert, die

in einer Urne liegen, wobei die verschiedenen Abarten („Allele“) eines Erbträgers durch verschiedene Farben gekennzeichnet sind. Die Zahl der Kugeln resp. der plasmatischen Erbträger einer Zelle sei vor der Teilung mit $2n$, nach ihrer Halbierung mit n bezeichnet. Die Zahl der Kugeln einer Farbe resp. die Anzahl der Erbträger eines Alleltyps a je Zelle sei vor der Teilung $2s_a$, nach der Teilung i_a . Die Zahlen des zweiten Allels b lassen sich aus $2n - 2s_a = 2s_b$, resp. $n - i_a = i_b$ bestimmen.

Tabelle I. Die Umkombination von 2 Erbkombinationen im Verlauf 1 Zellteilung in Abhängigkeit von der Konstantenanzahl n je Zelle. Das Ausgangsmischungsverhältnis ist in allen Fällen $s_a : s_b = 1 : 1$. Unter den ausgelosten Werten sind die theoretisch errechneten Werte angegeben

$2n$	ausgelost theoretisch	Zahl der Auslösungen	$i_a : i_b$	i_a	i_b	$2s_a$	$2s_b$	s_a	s_b							
4	ausgelost theoretisch	100	$i_a : i_b$	0/2 21,0% 16,67%	1/1 63,0% 66,67%	2/0 16,0% 16,67%										
6	ausgelost theoretisch	100	$i_a : i_b$	0/3 7,0% 5,0%	1/2 43,0% 45,0%	2/1 42,0% 45,0%	3/0 8,0% 5,0%									
8	ausgelost theoretisch	150	$i_a : i_b$	0/4 1,5% 1,43%	1/3 23,0% 22,86%	2/2 52,5% 51,43%	3/1 21,5% 22,86%	4/0 1,5% 1,43%								
10	ausgelost theoretisch	250	$i_a : i_b$	0/5 0% 0,40%	1/4 13,3% 9,92%	2/3 36,4% 39,68%	3/2 39,0% 39,68%	4/1 11,0% 9,92%	5/0 0,3% 0,40%							
20	ausgelost theoretisch	300	$i_a : i_b$	0/10 0 0,0005	3/7 7,50 7,79	4/6 24,00 23,87	5/5 36,00 34,37	6/4 25,50 23,87	7/3 7,00 7,79	8/2 0 1,10	9/1 0 0,05	10/1 0 0,0005				
24	ausgelost theoretisch	200	$i_a : i_b$	0/12 0 0,000039	1/11 0 0,00056	2/10 0 0,18	3/9 0 1,79	4/8 0 9,06	5/7 27,0 23,19	6/6 36,5 31,56	7/5 23,0 23,19	8/4 0 9,06	9/3 0 1,79	10/2 0 0,18	11/1 0 0,00056	12/0 0 0,000039
50	ausgelost theoretisch	100	$i_a : i_b$	0/25 0 7,9 · 10 ⁻¹⁸	1/24 0 4,9 · 10 ⁻¹⁰	2/23 0 7,1 · 10 ⁻⁸	3/22 0 4,2 · 10 ⁻⁶	4/21 0 1,2 · 10 ⁻⁴	5/20 0 0,002	6/19 0 0,02	7/18 0 0,18	8/17 0 0,93	9/16 0 3,90	10/15 6,0 8,45	11/14 17,0 15,72	12/13 22,0 21,93
100	ausgelost theoretisch	400	$i_a : i_b$	0/50 0 9,9 · 10 ⁻³⁸	1/49 0 2,5 · 10 ⁻²⁸	2/48 0 1,5 · 10 ⁻¹¹	3/47 0 3,8 · 10 ⁻¹⁹	4/46 0 5,3 · 10 ⁻¹⁷	5/45 0 4,4 · 10 ⁻¹⁵	6/44 0 2,5 · 10 ⁻¹³	7/43 0 9,9 · 10 ⁻¹³	8/42 0 2,8 · 10 ⁻¹⁰	9/41 0 6,2 · 10 ⁻⁸	10/40 0 1,0 · 10 ⁻⁷	11/39 0 1,3 · 10 ⁻⁶	12/38 0 1,4 · 10 ⁻⁴
100	ausgelost theoretisch	400	$i_a : i_b$	13/37 29,0 21,93	14/36 20,0 15,72	15/35 8,0 8,45	16/34 0 3,30	17/33 0 0,93	18/32 0 0,18	19/31 0 0,02	20/30 2,00 2,20	21/29 4,00 4,49	22/28 7,00 7,81	23/27 12,25 11,57	24/26 14,50 14,64	25/25 20,00 15,84
100	ausgelost theoretisch	400	$i_a : i_b$	26/24 14,75 14,64	27/23 11,25 11,57	28/22 8,25 7,81	29/21 4,25 4,49	30/20 1,75 2,20	31/19 0 0,92	32/18 0 0,32	33/17 0 0,10	34/16 0 0,02	35/15 0 5,0 · 10 ⁻³	36/14 0 8,7 · 10 ⁻⁴	37/13 0 1,2 · 10 ⁻⁴	38/12 0 1,4 · 10 ⁻⁶
100	ausgelost theoretisch	400	$i_a : i_b$	39/11 0 1,3 · 10 ⁻⁸	40/10 0 1,0 · 10 ⁻⁷	41/9 0 6,2 · 10 ⁻⁹	42/8 0 2,8 · 10 ⁻¹⁰	43/7 0 9,9 · 10 ⁻¹³	44/6 0 2,5 · 10 ⁻¹³	45/5 0 4,4 · 10 ⁻¹⁵	46/4 0 4,4 · 10 ⁻¹³	47/3 0 5,3 · 10 ⁻¹¹	48/2 0 3,8 · 10 ⁻¹⁰	49/1 0 1,5 · 10 ⁻¹¹	50/0 0 2,5 · 10 ⁻²⁴	51/0 0 9,9 · 10 ⁻²⁹

In den folgenden Versuchen sei die Verteilung von Plasmonkonstituenten unter den Voraussetzungen untersucht, (1) daß in der Zelle entweder durch Mutation oder durch Mischung bei der Befruchtung nur zwei Abarten eines Plasmakonstituenten entstanden sind, (2) daß die verschiedenen Plasmakonstituenten während der Zellteilung zufallsgemäß verteilt, aber ihre Zahl genau halbiert wird und (3) daß nach jeder Zellteilung alle Plasmakonstituenten wieder verdoppelt werden und damit die Gesamtzahl der Konstituenten je Zelle konstant gehalten wird. Ein solches Modell repräsentiert den Grundtyp der Plasmom-Umkombination, von dem ohne Schwierigkeit

ließ sich in einer Rinne erleichtern, die eine dem Durchmesser der Kugeln entsprechende Einteilung aufwies¹.

II. Die Umkombination in einer Teilungsfolge

Die Umkombinationsmöglichkeiten hängen einerseits von der Zahl der Konstituenten je Versuch und von ihrem Ausgangsmischungsverhältnis ab. In Tabelle I sind die Auslösungsergebnisse für verschiedene Konstituentenzahlen je Zelle und für ein Ausgangsmischungsverhältnis $s_a : s_b = 1 : 1$ angegeben. Zur Beurteilung der Versuchsfehler sind die theoretisch errechneten Durchschnittswerte zugefügt worden (MICHAELIS 1955).

Tabelle 2. Mischung und Entmischung in 1 Teilungsfolge bei $n = 5$, $2n = 10$ Konstituenten je Zelle. Vollständige Tabelle für alle Mischungsverhältnisse

	Zahl der Auslosungen	Ausgangsmischungsverhältnis $2s_a/2s_b$	Mischungsergebnisse in %					
			$i_a/i_b = 0/5$	1/4	2/3	3/2	4/1	5/0
		0/10	100,0	0	0	0	0	0
ausgelost theoretisch	1035	2/8 (mut.)	21,15 22,22	54,12 55,56	24,73 22,22	0	0	0
ausgelost theoretisch	1322	4/6	1,66 2,38	22,99 23,81	48,94 47,62	24,21 23,81	2,19 2,38	0
ausgelost theoretisch	1507	6/4	0	2,19 2,38	23,89 23,81	48,83 47,62	23,36 23,81	1,73 2,38
ausgelost theoretisch	995	8/2 (mut.)	0	0	0	25,62 22,22	53,16 55,56	21,22 22,22
		10/0	0	0	0	0	0	100,0

Tabelle 3. Mischung und Entmischung in 1 Teilungsfolge bei $n = 10$, $2n = 20$ Konstituenten je Zelle

	Zahl der Auslosungen	Ausgangsmischungsverhältnis $2s_a/2s_b$	Mischungsergebnisse in %												
			$i_a/i_b = 0/10$	1/9	2/8	3/7	4/6	5/5	6/4	7/3	8/2	9/1	10/0		
		0/20	100,00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20/0
ausgelost theoretisch	100	2/18	23,00 23,68	55,00 52,64	22,00 23,68	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18/2
ausgelost theoretisch	100	4/16	6,00 4,33	22,00 24,77	45,00 41,80	22,00 24,77	5,00 4,33	0	0	0	0	0	0	0	16/4
ausgelost theoretisch	100	6/14	0 0,54	4,00 6,50	24,00 24,38	42,00 37,16	25,00 24,38	5,00 6,50	0 0,54	0	0	0	0	0	14/6
ausgelost theoretisch	100	8/12	0 0,04	0 0,95	6,00 7,50	24,00 24,01	40,00 35,00	24,00 24,01	5,00 7,50	1,00 0,95	0 0,04	0	0	0	12/8
ausgelost theoretisch	300	10/10	0 0,0005	0 0,05	0 1,10	8,00 7,79	24,33 23,87	33,33 34,37	25,33 23,87	8,67 7,79	0,34 1,10	0 0,05	0 0,0005	0	10/10
			10/0	9/1	8/2	7/3	6/4	5/5	4/6	3/7	2/8	1/9	0/10		$2s_a/2s_b$ i_a/i_b

andere Möglichkeiten einer Plasmaverteilung abgeleitet werden können. Wie schon CORRENS (1937) ausführlich diskutierte, hat dieses Modell der Plasmaverteilung z. B. für die meisten Fälle einer Plastidenvererbung Gültigkeit.

Bei der Auslösung von Kugeln müssen genau gleichartige Kugeln verwendet werden, da durch verhältnismäßig kleine Unterschiede in Größe, Gewicht oder Oberflächenstruktur die zufallsgemäße Verteilung stark gestört werden kann. Leider ließ sich diese Forderung an den verwendeten Spielzeugkugeln nicht restlos erfüllen, obwohl Kugeln gleicher Größen- und Gewichtsklassen (± 10 mg) ausgelesen wurden. Die Zählung der Kugeln

Aus Tabelle 1 sind folgende Ergebnisse zu entnehmen: die Zahl der theoretisch gegebenen Kombinationsmöglichkeiten ist $n + 1$. Diese $n + 1$ Möglichkeiten können aber nach 1 Zellteilung nur bei kleinen n -Zahlen vollzählig realisiert werden. Am häufigsten sind die Werte des Ausgangsmischungsverhältnisses, und mit zunehmender Abweichung von diesem Verhältnis werden die einzelnen Kombinationsmöglich-

¹ Bei den zahlreichen Auslosungen waren mir meine Tochter H. MICHAELIS und Fräulein E. KLUGE behilflich, denen auch an dieser Stelle gedankt sei.

Tabelle 4. Mischung und Entmischung in 1 Teilungsfolge bei $n = 25$, $2n = 50$ Konstituenten je Zelle. Bei Tabelle 3 mischungsverhältnis z. B. 2:18,

Zahl der Auslosungen	Ausgangsmischungsverhältnis $\frac{2^5 a^2 3^5}{2^5 a^2 3^5}$	Mischungsergebnisse in %											
		$i_a/i_b = 0/25$	1/24	2/23	3/22	4/21	5/20	6/19	7/18	8/17	9/16	10/15	11/14
	0/50	100,00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ausgelost theoretisch 136	2/48	24,26 24,49	55,15 51,02	20,59 24,49	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ausgelost theoretisch 138	4/46	5,07 5,49	26,81 24,97	37,68 39,08	23,91 24,97	6,52 5,49	0	0	0	0	0	0	0
ausgelost theoretisch 218	6/44	0,92 1,11	6,88 8,36	25,23 23,88	33,02 33,29	25,23 23,88	7,80 8,36	0,92 1,11	0	0	0	0	0
ausgelost theoretisch 290	8/42	0 0,20	1,72 2,24	9,66 9,90	24,48 22,76	33,11 29,81	21,03 22,76	7,59 9,90	2,41 2,24	0 0,20	0	0	0
ausgelost theoretisch 189	10/40	0 0,03	0,53 0,50	4,23 3,16	13,76 10,76	21,16 21,81	23,81 27,48	23,28 21,81	11,64 10,76	1,59 3,16	0 0,50	0 0,03	0
ausgelost theoretisch 496	12/38	0 0,005	0 0,09	0,60 0,81	2,22 3,88	9,88 11,27	22,98 21,03	27,02 25,83	24,60 21,03	9,07 11,27	3,43 3,88	0,20 0,81	0 0,09
ausgelost theoretisch 716	14/36	0 0,0005	0 0,01	0 0,17	0,42 1,09	5,31 4,41	10,05 11,57	20,67 20,43	25,70 24,04	20,39 20,43	11,45 11,57	5,03 4,41	0,98 1,09
ausgelost theoretisch 834	16/34	0 $4,1 \cdot 10^{-5}$	0 $1,7 \cdot 10^{-3}$	0 0,03	0,24 0,24	0,96 1,33	4,44 4,81	10,91 11,76	18,71 19,95	24,94 23,76	19,66 19,95	14,27 11,76	4,44 4,81
ausgelost theoretisch 1100	18/32	0 $2,7 \cdot 10^{-6}$	0 $1,5 \cdot 10^{-4}$	0 0,003	0,09 0,04	0,54 0,31	1,73 1,53	4,73 5,10	11,73 11,87	16,91 19,59	26,18 23,12	18,36 19,59	11,91 11,87
ausgelost theoretisch 623	20/30	0 $1,1 \cdot 10^{-6}$	0 $9,4 \cdot 10^{-4}$	0 $3,1 \cdot 10^{-4}$	0 $5,3 \cdot 10^{-3}$	0 0,06	0,16 0,37	2,09 1,68	4,49 5,30	11,40 11,93	19,10 19,32	22,95 22,67	19,58 19,32
ausgelost theoretisch 1184	22/28	0 $2,6 \cdot 10^{-8}$	0 $3,6 \cdot 10^{-7}$	0 $1,8 \cdot 10^{-5}$	0 $4,6 \cdot 10^{-4}$	0 $6,9 \cdot 10^{-3}$	0,17 0,07	0,34 0,41	1,77 1,77	4,56 5,43	11,99 11,97	20,52 19,75	21,30 22,39
ausgelost theoretisch 592	24/26	0 $2,1 \cdot 10^{-11}$	0 $6,2 \cdot 10^{-9}$	0 $5,7 \cdot 10^{-7}$	0 $2,4 \cdot 10^{-5}$	0 $5,5 \cdot 10^{-4}$	0 $7,7 \cdot 10^{-3}$	0,17 0,07	0,34 0,43	2,20 1,82	6,93 5,49	12,33 11,99	16,72 19,07
		25/0	24/1	23/2	22/3	21/4	20/5	19/6	18/7	17/8	16/9	15/10	14/11

keiten seltener. Das hat zur Folge, daß mit zunehmenden n -Zahlen Teilungen, die den einen Konstituententyp rein (homoplasmonisch) ergeben, immer seltener werden. Bei $2n$ -Zahlen über 20 kommen solche vollständigen Entmischungen praktisch nicht mehr vor. Bei $2n$ -Zahlen über 100 vergrößert sich die Zahl der in 1 Teilung realisierbaren Kombinationsmöglichkeiten kaum mehr, und mit steigenden n -Werten tritt ein stets zunehmender Teil der Kombinationsmöglichkeiten nicht mehr auf. Die Durchmischung und die Entmischung wird immer schwieriger.

Beim Ausgangsmischungsverhältnis 1:1 ist die Zahl der in 1 Teilungsfolge realisierten Kombinationsmöglichkeiten am größten und die Mischung und Entmischung am stärksten. Mit der Abweichung von diesem Ausgangsmischungsverhältnis nehmen die Durchmischungsmöglichkeiten ab. Die Entmischung nach der Seite der häufigeren Konstituenten nimmt zwar zu, die nach der Seite des selteneren Anteils aber erheblich ab. In Tabelle 2—4 sind die Werte für einige niedrigere Konstituentenzahlen angegeben, die das auch für höhere Zahlen gültige Prinzip gut erkennen lassen.

III. Umkombination im Verlauf vieler Teilungsfolgen

Die Modellversuche lassen sich auch auf mehrere Teilungsfolgen ausdehnen, wenn nach jeder Teilung das Ergebnis (i -Werte) verdoppelt und eine neue Teilung angeschlossen wird (Abb. 1).

Zur leichteren Durchführung des Versuches wurden bei den untersuchten Konstituentenzahlen von jedem der verschiedenen Ausgangsmischungsverhältnisse zahlreiche Auslosungen durchgeführt. Aus den so erhaltenen Listen wurden zufallsgemäß die benötigten Werte für die Teilungen entnommen. Da sich mit jeder Teilungsfolge

die Zahl der Werte (Zellen) verdoppelt, ist der Gang der Auslosungen am besten zeichnerisch darzustellen, wenn die Einzelwerte zu einem Fächer angeordnet werden, in dem jede Teilungsfolge eine Etage bildet. So lassen sich 9 Teilungsfolgen darstellen. Die Zahl der Werte in der letzten Teilungsfolge ist 512, die aller Werte ist 1022.

In Abb. 1 ist für 4 Konstituentenzahlen von mehreren Versuchsreihen nur diejenige dargestellt, die am besten dem Durchschnitt der übrigen Reihen entspricht. Die Unterschiede zwischen den Versuchsreihen einer Konstituentenzahl sind bei niedrigen n -Zahlen verhältnismäßig groß, werden aber mit zunehmender Konstituentenzahl und zunehmender Zahl der Teilungsfolgen immer kleiner.

In Ergänzung dieser Darstellung sind in Tabelle 5 die Zahlenwerte für einige weitere Teilungsfolgen summarisch angegeben.

Abb. 1 und Tabelle 5 zeigen, daß die Entmischungsgeschwindigkeit eine Funktion der Zahl der Konstituenten je Zelle ist. Bei $2n = 10$ treten schon in der ersten Teilungsfolge jeweils rund 1% homoplasmonisch entmischte Zellen auf. Bei $2n = 20$ wird dieser Anteil erst nach vier Zellteilungen überschritten, bei $2n = 50$ erst bei der elften Zellteilung. Bei $2n = 100$ liegt in der 16. Zellteilung der Prozentsatz der entmischten Zellen noch unter 0,1%, und bei noch höheren n -Zahlen hat sich in derselben Zellteilungsfolge das Verhältnis 1:1 noch nicht einmal auf das Verhältnis 1:9 verschoben, ist also noch weit von einer völligen Entmischung entfernt. Dieselbe Erscheinung, die hier für das Auftreten der ersten entmischten Zellen festgestellt wurde, läßt sich auch bei der vollständigen Entmischung beobachten. Bei $2n = 10$ verschwinden die Mischzellen praktisch zwischen der 32. und 64. Teilungsfolge, bei $2n = 20$ sind zur Erreichung desselben Zustandes doppelt so viel Zellteilungsfolgen notwendig.

und 4 sind die Werte nur bis zum Ausgangsmischungsverhältnis 1:1 angegeben. Theoretisch entspricht dem Ausgangs- das Verhältnis 18:2

Mischungsergebnisse in %														
12/13	13/12	14/11	15/10	16/9	17/8	18/7	19/6	20/5	21/4	22/3	23/2	24/1	25/0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50/0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	48/2
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	46/4
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	44/6
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	42/8
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40/10
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	38/12
0,005	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	36/14
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	34/16
0,17	0,01	0,0005	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	34/16
1,20	0,24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	34/16
1,33	0,24	0,03	$1,7 \cdot 10^{-3}$	$4,1 \cdot 10^{-5}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	34/16
4,91	2,27	0,54	0,09	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	32/18
5,10	1,53	0,31	0,04	0,003	$1,5 \cdot 10^{-4}$	$2,7 \cdot 10^{-6}$	0	0	0	0	0	0	0	32/18
13,80	4,82	0,96	0,64	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	30/20
11,93	5,30	1,68	0,37	0,06	$5,3 \cdot 10^{-3}$	$3,1 \cdot 10^{-4}$	$9,4 \cdot 10^{-6}$	$1,1 \cdot 10^{-6}$	0	0	0	0	0	30/20
20,19	11,99	4,22	2,11	0,84	0	0	0	0	0	0	0	0	0	28/22
19,15	11,97	5,43	1,77	0,41	0,07	$6,9 \cdot 10^{-3}$	$4,6 \cdot 10^{-4}$	$1,8 \cdot 10^{-5}$	$3,6 \cdot 10^{-7}$	$2,6 \cdot 10^{-9}$	0	0	0	28/22
21,79	16,39	13,68	7,26	1,86	0,17	0,17	0	0	0	0	0	0	0	26/24
22,25	19,07	11,99	5,49	1,82	0,43	0,07	$7,7 \cdot 10^{-3}$	$5,5 \cdot 10^{-4}$	$2,4 \cdot 10^{-5}$	$5,7 \cdot 10^{-7}$	$6,2 \cdot 10^{-9}$	$2,1 \cdot 10^{-11}$	0	26/24
13/12	12/13	11/14	10/15	9/16	8/17	7/18	6/19	5/20	4/21	3/22	2/23	1/24	0/25	$\frac{2 s_a^{1/2} s_b}{i_a i_b}$

Die an anderer Stelle zu besprechenden Berechnungen zeigen, daß die Zahl von $n \cdot 10$ Zellteilungsfolgen einen ungefähren Anhalt über den Zeitpunkt einer praktisch vollständigen Entmischung geben kann. Bei $2n = 10$ wären demnach rund 50, bei $2n = 50$ sind 250 und $2n = 100$ sind ungefähr 500 Zellteilungsfolgen zur vollständigen Entmischung notwendig.

Aus der Abb. 1 läßt sich weiterhin ableiten, daß die durch Entmischung entstehenden Muster bei steigender n -Zahl nicht nur mit zunehmender Verzögerung auftreten; bei kleinen n -Zahlen entstehen wenige große Flecken, bei großen n -Zahlen treten in einzelnen Sektoren zahlreiche kleine Flecken auf.

Die Auslosungen, die mit anderen Ausgangsmischungsverhältnissen beginnen, zeigen im Prinzip ähnliche Verhältnisse. Der Mischungsgrad verhielt sich von Zellgeneration zu Zellgeneration im ganzen gesehen in ähnlicher Weise, und der Zustand völliger Entmischung wird unabhängig vom Ausgangsmischungsverhältnis zum gleichen Zeitpunkt erreicht. Ein vom 1:1-Verhältnis abweichendes Ausgangsmischungsverhältnis äußert sich nur darin, daß die Entmischung anfangs nach der Seite der zahlreicheren Plasmonanteile schneller, nach der Seite der selteneren Plasmonanteile langsamer erfolgt. Die Kurven der Mischungsverhältnisse sind dadurch anfangs stark asymmetrisch. Mit zunehmender Entmischung nehmen diese Asymmetrien ab. Sinkt der Anteil der Mischzellen unter 10%, so wird die Kurve der einzelnen Mischungsverhältnisse symmetrisch, und das Verhältnis der i -Werte bleibt bis zur völligen Entmischung nahezu konstant. Nach vollständiger Entmischung entspricht das Verhältnis der beiden homoplasmonisch entmischten Zelltypen genau dem Mischungsverhältnis der Konstituententypen in der Aus-

gangszelle. Ist zum Beispiel in einer Zelle von 20 normalen Plastiden vor ihrer Verdoppelung 1 Plastid mutiert ($n = 20$, Verhältnis $s_+ : s_m = 19:1 = 5\%$), so ist nach vollständiger Entmischung das Verhältnis der Zellen mit homoplasmonisch normalen Plastiden zu den Zellen mit homoplasmonisch mutierten Plastiden 95% : 5%, wenn nur die Plastidenverteilung zufallsgemäß erfolgt ist und alle Plastiden- und Zell-descendenten gleich lebensfähig sind. Tabelle 6 gibt diese Verhältnisse für zwei verschiedene n -Werte und für zwei verschiedene Ausgangsmischungsverhältnisse wieder.

IV. Das Problem der Mischzellen bei der Vererbung von Plastidenmerkmalen

Aus den Modellversuchen ist eindeutig folgendes Ergebnis abzuleiten: Sind unter den plasmatischen Erbringern einer Zelle durch Mutation oder Plasmamischung Erbunterschiede entstanden, so müssen bei den Teilungen dieser Zelle in überwiegendem Ausmaße wieder Zellen entstehen, in denen die beiden verschiedenen Erbkategorien gemischt vorkommen, so nur die Verteilung der Erbräger zufallsgemäß erfolgt. Homoplasmonische Zellen, also Zellen, die nur eine Erbkategorie enthalten, können nach 1 Zellteilung nur ausnahmsweise und nur bei Zahlen von weniger als $2n = 20$ Konstituenten je Zelle erwartet werden. Erst im Verlaufe zahlreicher Teilungsfolgen können solche homoplasmonischen Zellen entstehen und langsam häufiger werden. Über eine lange Folge von Zellteilungen, deren Zahl aus der Konstituentenzahl je Zelle recht genau abschätzbar ist, müssen heteroplasmonische Zellen vorkommen.

Diese Regel ist besonders wichtig in den Fällen, in denen das Erbgut das Aussehen der Einzelplastiden bestimmt. Wird zum Beispiel die Ergrünungsfähig-

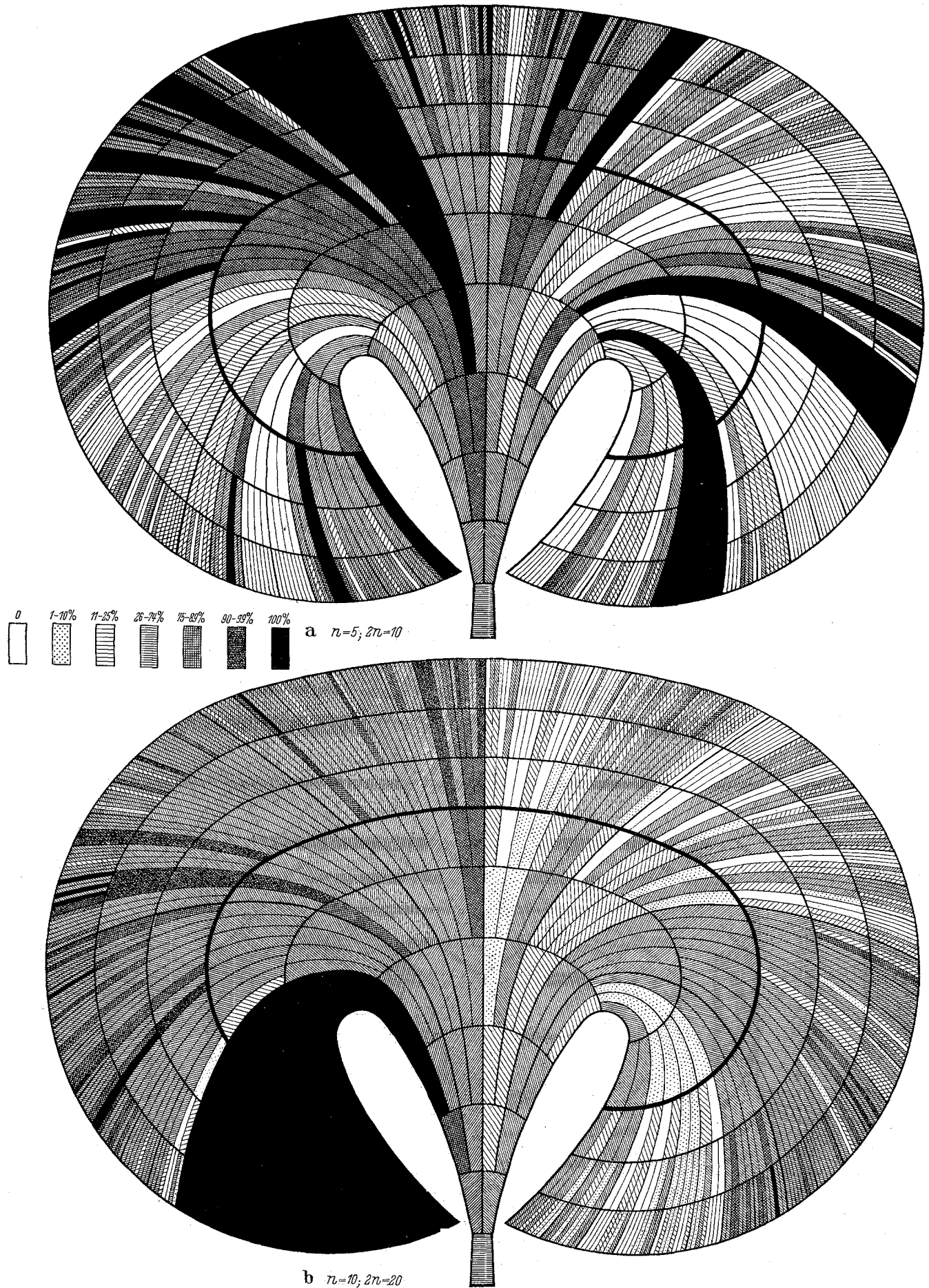
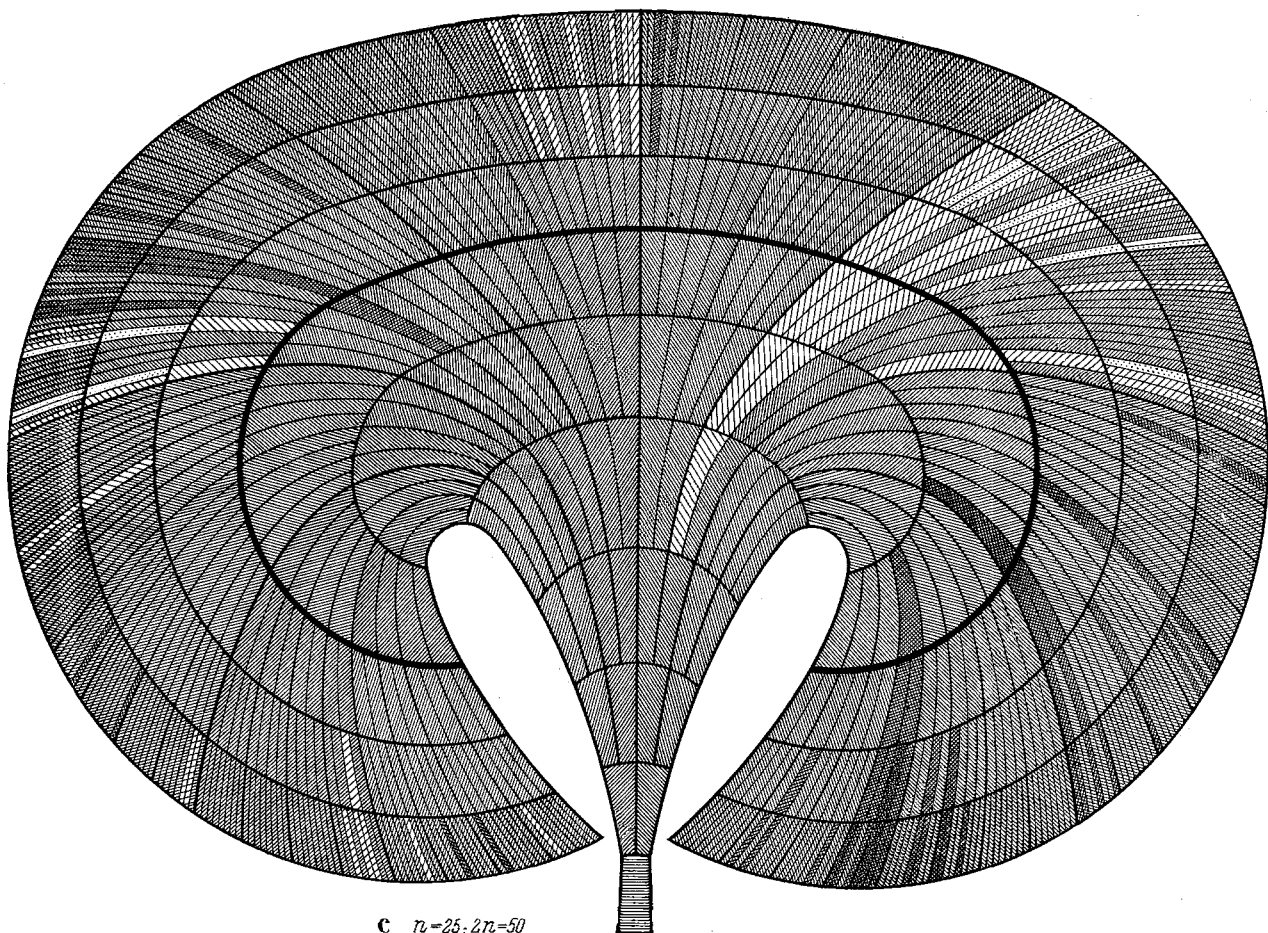
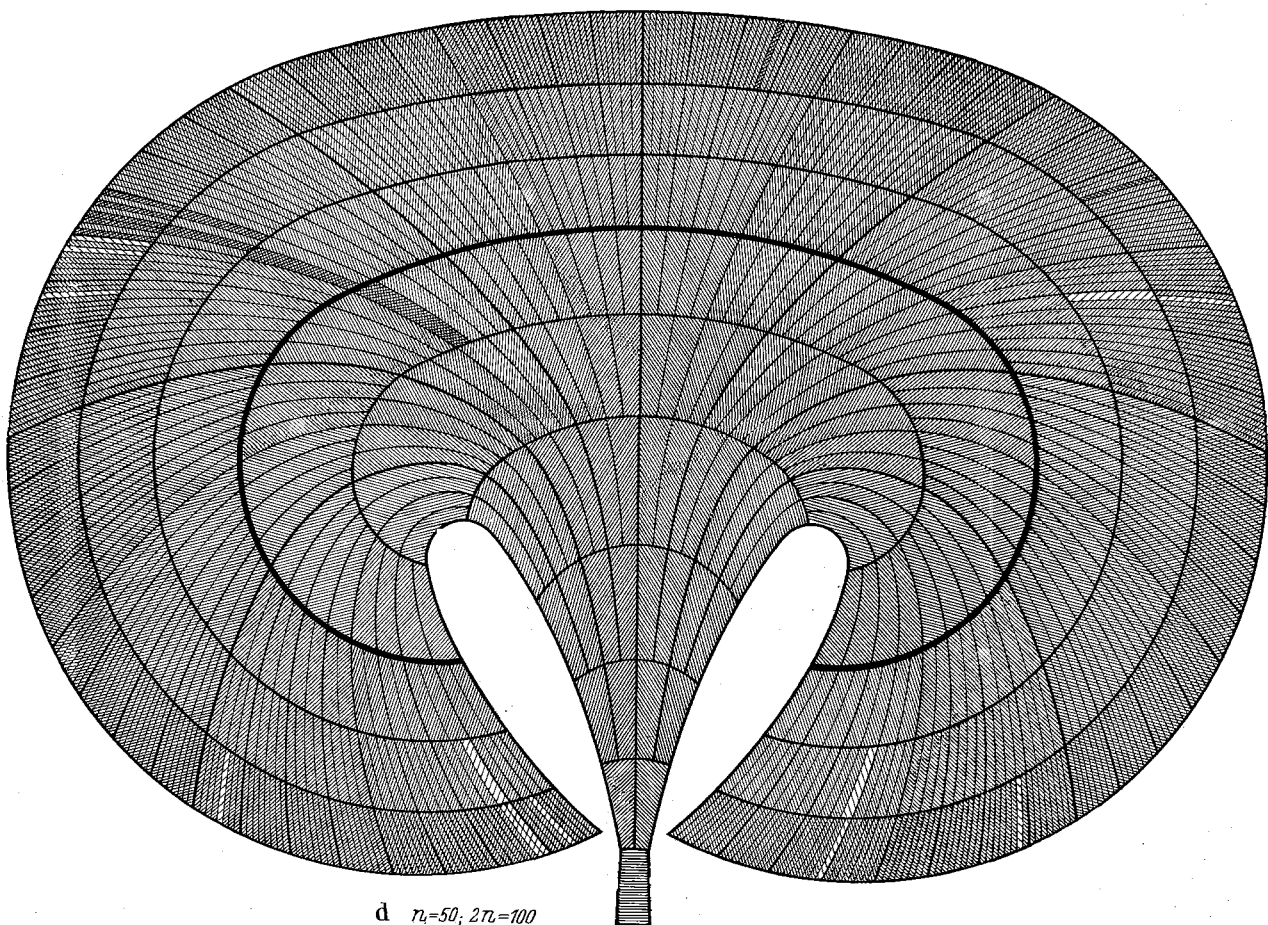


Abb. 1. Zufallsgemäße Umkombination zweier Plasmonkonstituenten im Verlaufe von 9 Teilungsfolgen, wenn in der Ausgangszelle diese Konstituenten im in keinem Falle in den Zellen der 1. bis 9. Teilungsfolge das Mischungsverhältnis 75% zu 25% erreicht oder



c $n=25; 2n=50$



d $n=50; 2n=100$

Verhältnis 1:1 gemischt waren. a) $n = 5, 2n = 10$, b) $n = 10, 2n = 20$, c) $n = 25, 2n = 50$, d) $n = 50, 2n = 100$. In den Versuchen mit $n = 150, 2n = 300$ wurde überschritten, so daß das gezeichnete Schema gänzlich die gleiche Signatur tragen würde und die Darstellung sich erübrigt.

Tabelle 5. Entmischungswahrscheinlichkeiten in Abhängigkeit von Konstituentenzahl und Teilungsfolge beim Ausgangsmischungsverhältnis 1:1

Die Werte für $2n = 10, 20$ und 50 wurden errechnet und sind theoretisch richtige Mittelwerte. Eine Berechnung der Werte für $2n = 100$ und 300 ist ohne eine Elektronenrechenmaschine nicht mehr zu bewältigen. Diese Werte der Tabelle sind durch Auslosung erhalten worden und enthalten daher noch eine Zufallskomponente, die allerdings bei der großen Zahl der Auslosungen nicht sehr groß sein dürfte

Teilungsfolge	$2n$	$i_a = 0\%$	1—10%	11—25%	26—39%	40—60%	61—74%	75—89%	90—99%	100%	Zahl der Auslosungen	
1.	10	1,19		13,10		71,42		13,10		1,19	theoret.	Mittelwerte aus $s_2 + s_3$
2.		4,95		16,63		56,84		16,63		4,95	„	
4.		13,60		15,55		41,70		15,55		13,60	„	
8.		27,16		10,04		25,60		10,04		27,16	„	
12.		35,75		6,27		15,96		6,27		35,75	„	
16.		41,10		3,92		9,96		3,92		41,10	„	
32.		48,65		0,60		1,50		0,60		48,65	„	
64.		49,97		0,01		0,04		0,01		49,97	„	
1.	20	0	0,05	1,10	7,79	82,12	7,79	1,10	0,05	0	theoret.	Mittelwerte aus $s_2 + s_3$
2.		0,11	1,05	4,55	11,80	64,98	11,80	4,55	1,05	0,11	„	
4.		1,63	4,08	8,06	12,25	47,96	12,25	8,06	4,08	1,63	„	
8.		8,37	6,22	8,78	10,05	33,16	10,05	8,78	6,22	8,37	„	
12.		15,84	5,74	7,58	8,09	25,50	8,09	7,58	5,74	15,84	„	
16.		22,33	4,79	6,22	6,52	20,28	6,52	6,22	4,79	22,33	„	
32.		38,33	2,04	2,64	2,74	8,50	2,74	2,64	2,04	38,33	„	
64.		47,93	0,36	0,47	0,49	1,50	0,49	0,47	0,36	47,93	„	
128.	49,94	0,01	0,01	0,01	0,05	0,01	0,01	0,01	49,94	„		
1.	50	0	0	0,04	5,03	89,86	5,03	0,04	0	0	theoret.	Mittelwerte aus $s_{12} + s_{13}$
2.		0	0	0,86	11,20	75,88	11,20	0,86	0	0	„	
4.		0	0,13	4,39	15,84	59,28	15,84	4,39	0,13	0	„	
8.		0,27	1,39	10,19	16,35	43,60	16,35	10,19	1,39	0,27	„	
12.		1,39	3,01	12,79	15,03	35,56	15,03	12,79	3,01	1,39	„	
16.		3,37	4,13	13,65	13,05	30,40	13,65	13,65	4,13	3,37	„	
1.	100	0	0	0	1,36	97,28	1,36	0	0	0	theoret.	Mittelwerte aus $s_{12} + s_{13}$
2.		0	0	0	3,98	90,85	5,17	0	0	0	512	
4.		0	0	0,15	10,06	78,17	11,57	0,05	0	0	2048	
8.		0	0	1,17	17,19	66,02	14,84	0,78	0	0	256	
12.		0	0,34	5,03	18,80	54,74	17,38	3,61	0,10	0	2048	
16.		0,02	0,88	6,18	18,93	47,78	19,01	6,47	0,71	0,02	4096	
1.	300	0	0	0	0,01	99,98	0,01	0	0	0	theoret.	Mittelwerte aus $s_{12} + s_{13}$
2.		0	0	0	0,20	99,41	0,39	0	0	0	512	
4.		0	0	0	2,30	95,79	1,91	0	0	0	2048	
8.		0	0	0	8,98	80,47	10,55	0	0	0	256	
12.		0	0	0	15,49	69,20	15,31	0	0	0	4096	
16.		0	0	0,27	19,36	61,09	18,97	0,31	0	0	8192	

keit der Plastiden direkt durch das in den Plastiden lokalisierte Erbgut bestimmt, so müssen z. B. nach Mutation über längere Zeit Zellen aufzufinden sein, die verschiedene Plastidentypen gemischt enthalten. Das Vorkommen solcher Mischzellen ist ein sehr wesentliches Kennzeichen einer Plastidenvererbung. Schon CORRENS (1937) hat diese Schlußfolgerung gezogen, und er hat gleichzeitig darauf hingewiesen, daß in vielen Fällen einer mütterlichen Vererbung von Plastidenmerkmalen diese theoretisch zu fordernden Mischzellen nicht aufzufinden sind. Fehlen bei Plastidenschecken trotz zufallsgemäßer Verteilung der Scheckungsflecken Mischzellen prinzipiell, so ist das ein Beweis, daß keine direkte Plastidenvererbung vorliegen kann. Bei einer Scheckung der Blätter infolge labiler Kerngene fehlen naturgemäß Mischzellen mit verschiedenen Plastidentypen, da die von diesen Kerngenen in das Plasma ausgeschütteten Wirkstoffe bei der steten Durchmischung des Plasmas durch die Plasmaströmung auf alle Plastiden einer Zelle in ähnlicher Weise einwirken. In analoger Weise muß bei einer nichtmendelnden, mütterlichen Vererbung einer Scheckung die Ergrünungsfähigkeit der Plastiden exogen durch Erbträger bestimmt sein, die in anderen Plasmabestandteilen lokalisiert sind, wenn Misch-

zellen fehlen. Es ist dann zu prüfen, ob diese Erbträger in Chondriosomen, Mikrosomen usw. oder im Grundzytoplasma liegen, wenn nicht eine infektiöse Chlorose durch Viren vorliegt. Bei einer solchen Untersuchung kann die Geschwindigkeit des Entmischungsvorganges wichtige Hinweise über die Art der maßgeblichen Erbträger liefern.

V. Übertragung der Entmischungsversuche auf die Embryoentwicklung von *Epilobium*

Da die Entmischungsgeschwindigkeit zweier plasmatischer Erbträger von der Zahl dieser beiden Erbträger je Zelle abhängig ist, so muß sich diese Zahl größenordnungsmäßig aus den jeweiligen Entmischungsmustern abschätzen lassen. Da die einzelnen Plasmakonstituenten in sehr verschiedenen Zahlen je Zelle vorkommen, so ist damit die Möglichkeit gegeben, zu einer Einengung der Lokalisationsmöglichkeiten der das Muster bedingenden Plasmagene zu kommen.

Ist bei einem Objekt der Ablauf der einzelnen Zellteilungsfolgen genau bekannt, so lassen sich die Auslosungen der Modellversuche direkt auf dieses Objekt übertragen. Leider sind die in der Literatur niedergelegten entwicklungsgeschichtlichen Angaben in den

Tabelle 6. Entmischung nach Mutation, resp. nach Plasmamischung im Verhältnis 6:4 im Verlaufe mehrerer Zellteilungsfolgen bei $2n = 10$ und $2n = 20$ Konstituenten je Zelle

Ausgangsmischungsverhältnis $2s_+/2s_m$	Teilungsfolge	$2n = 10$						$2n = 20$															
		$i_m = 0$	1	2	3	4	5	$i_m = 0$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10					
8:2 (Mutation)	1.	22,22	55,56	22,22	0	0	0																
	2.	35,10	36,16	22,92	5,29	0,53	0																
	4.	49,86	19,27	17,26	9,13	3,58	0,90																
	8.	63,68	8,26	9,32	7,71	5,17	5,86																
	16.	74,03	2,67	3,35	3,29	2,55	14,11																
	32.	79,10	0,40	0,51	0,51	0,39	19,09																
64.	79,98	0,009	0,012	0,012	0,009	19,98																	
6:4	1.	2,38	23,81	47,62	23,81	2,38	0																
	2.	8,80	25,13	33,63	23,21	8,13	1,10																
	4.	20,84	19,47	22,89	18,80	11,64	6,36																
	8.	36,62	10,81	13,20	12,40	9,26	17,71																
	16.	51,08	3,94	5,00	4,97	3,89	31,12																
	32.	58,65	0,59	0,76	0,76	0,59	38,65																
64.	59,97	0,014	0,018	0,018	0,014	39,97																	
18:2 (Mutation)	1.	23,68	52,64	23,68	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	2.	37,18	33,57	22,36	5,87	1,02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	4.	52,58	17,62	15,60	8,33	3,88	1,42	0,44	0,11	0,02	0,002	0,0001											
	8.	67,05	7,58	8,11	6,20	4,47	2,94	1,80	1,02	0,52	0,22	0,09											
	16.	78,33	2,71	3,26	3,02	2,74	2,38	2,03	1,67	1,35	0,91	1,60											
	32.	85,69	0,79	1,01	1,03	1,04	1,02	1,00	0,95	0,89	0,68	5,90											
	64.	89,25	0,13	0,17	0,18	0,18	0,18	0,18	0,18	0,18	0,17	9,25											
	128.	89,98	0,004	0,005	0,005	0,005	0,005	0,005	0,005	0,005	0,005	9,98											
12:8 (= 6:4)	1.	0,04	0,95	7,50	24,01	35,00	24,01	7,50	0,95	0,04	0	0											
	2.	0,73	4,27	12,10	21,12	24,73	20,08	11,35	4,37	1,09	0,15	0,009											
	4.	4,70	8,31	13,38	16,41	17,11	15,18	11,53	7,41	3,93	1,59	0,45											
	8.	15,54	8,51	11,12	11,50	11,39	10,60	9,38	7,80	6,13	3,98	4,05											
	16.	32,34	5,21	6,62	6,71	6,71	6,51	6,23	5,80	5,35	4,01	14,51											
	32.	48,73	2,00	2,57	2,66	2,73	2,72	2,70	2,61	2,50	1,92	28,86											
	64.	58,01	0,35	0,45	0,47	0,48	0,48	0,48	0,48	0,47	0,45	38,01											
	128.	59,93	0,01	0,01	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02	0,01	39,93											

meisten Fällen zu ungenau, um ohne weiteres verwendet werden zu können. Da sich zudem die einzelnen Objekte recht verschieden verhalten, so sind in der Regel zeitraubende Untersuchungen notwendig, um auf Grund der Modellversuche Untersuchungen über die Lokalisation der plasmatischen Erbträger durchführen zu können. Im folgenden sei das Prinzip einer solchen Untersuchung an einem relativ leicht übersehbaren Ausschnitt, der Embryoentwicklung geschildert. Auf Grund der embryologischen Untersuchungen von BARTELS (1955) an *Epilobium* sei geprüft, in welcher Weise die einzelnen Zellteilungsfolgen am Aufbau des Keimlings beteiligt sind und welche Muster an der Keimpflanze entstehen, wenn in einer dieser Teilungsfolgen durch Plasmaentmischung nicht ergrünungsfähige Zellen entstehen. Wir können uns bei der Schilderung der Embryoentwicklung auf die Zellen beschränken, die an der Ausbildung der chlorophyllführenden Parenchyme, besonders der Keimblatt-Oberseiten, teilhaben, und wir wollen uns auf die Annahme beschränken, daß nur homoplasmonisch entmischte Zellen des einen Genotyps weiße Gewebemuster bilden.

Die 1. Teilung der Eizelle teilt diese in eine untere Suspensor- und Wurzelzelle und in eine obere Zelle, aus der sich der größte Teil des Embryos entwickelt. Finden schon in dieser 1. Teilung Entmischungen statt, so wird die Hälfte der theoretisch möglichen Entmischungen in die Suspensorzelle fallen und sich dort der Beobachtung entziehen. Die andere Hälfte führt zu rein weißen Keim-

pflanzen, die nicht von Keimpflanzen zu unterscheiden sind, die aus „rein weißen“ Eizellen hervorgehen. Bei einer quantitativen Auswertung der Entmischungen würde schon bei dieser 1. Teilung die Hälfte aller homoplasmonisch abgeänderten Zellen bei den Zählungen der Flecken an den Keimpflanzen nicht erfaßt werden können.

Die 2. Teilung teilt den Embryokopf längs, wobei die Längswand in die Ebene fällt, die später beide Keimblätter trennt. Eine Entmischung in dieser Teilungsfolge würde bedingen, daß eines der beiden Keimblätter mit der über ihm liegenden Hälfte des Vegetationspunktes weiß würde. Die 3. Teilungsfolge ist ebenfalls eine Längsteilung und steht senkrecht zur Wand der 2. Teilung. Sie fällt in die spätere Mediane der Keimblätter, deren Hälften auf getrennte Initialen zurückgehen. Es entstehen vier Zellen, die später je einen Sproßquadranten bilden.

Die 4. Teilungsfolge liegt horizontal und gliedert die Hypokotyl- und Wurzelkalotte von der eigentlichen Sproßkalotte ab. Die 5. Teilungsfolge trennt schalenförmig die Epidermis ab. Da weder in den Zelldeszendenden der unteren Kalotte, noch in der Epidermis Entmischungen von Erbträgern zu erkennen sind, die das Plastidom beeinflussen, so entzieht sich in jeder dieser zwei Teilungen wieder die Hälfte der gebildeten Entmischungszellen der späteren Analyse. Von den insgesamt bisher gebildeten (theoretisch 32) Zellen beteiligen sich nur 4 an den Scheckungsmustern der Keimpflanzen, und die Muster der Teilungsfolgen 3—5 unterscheiden sich nicht prinzipiell. Auch das Muster der 6. Teilungsfolge ist diesem ähnlich. Diese Teilung gliedert in jedem der 4 oberen Quadranten die Initialen (4) für den Vegetationspunkt vom übrigen Gewebe ab. Das Muster der 6. Teilungsfolge unterscheidet sich von den vorhergehenden nur dadurch, daß eventuell im Vegetationspunkt entstehende Scheckungsquadranten nicht mehr über den abnorm gefärbten Keimblatthälften zu liegen brauchen,

Die 7. Teilung ist eine radiale Längsteilung, die in jedem Quadranten die eigentliche Keimblatthälfte vom Rindengewebe des Hypokotyls abtrennt. Mit dieser Teilung ist die eigentliche Keimblattanlage abgeschlossen. Entmischungen in der 2. bis 7. Zellteilungsfolge führen entweder zu einheitlich weiß gefärbten Keimblättern oder zu weißen Keimblatthälften. Theoretisch entstehen durch diese 7 Teilungsfolgen $2^7 = 128$ Zellen, doch sind bei der Untersuchung der Keimpflanzen nur die Muster zu erkennen, die auf 12 von diesen 128 Zellen zurückgehen: $4/128$ bilden die Keimblatthälften, $4/64$, später $8/128$ der Zellen sind am Aufbau des Vegetations-

punktes beteiligt. Entmischungen in den restlichen $116/128$ der Zellen könnten höchstens zytologisch erfaßt werden. Solche Überlegungen sind für quantitative Auswertungen von Mutationsversuchen bedeutungsvoll.

Von der 8. Zellteilungsfolge an fallen die einzelnen Teilungen in die Keimblatthälften hinein und können daher nur Muster bedingen, die Teile dieser Keimblatthälften umfassen. Zwei relativ frühe Teilungen führen zur Vierschichtigkeit der Keimblätter. Dabei werden nochmals $3/4$ aller Zellen von der Beobachtung ausgeschlossen, wenn nur die Muster der Keimblattoberseite berücksichtigt werden. Mit jeder der weiterhin folgenden Teilungen vermehrt sich die Zahl der an der Musterbildung beteiligten Zellen um das Doppelte, während die Fläche der entsprechenden Fleckenmuster auf die Hälfte reduziert wird.

In Abb. 2 sind nun der Entwicklungsgeschichte folgend die Entmischungsmuster auf die subepidermale Schicht eines kugelförmigen Embryos übertragen, in dem mindestens 7 Zellteilungsfolgen abgelaufen sind.

In Abb. 3 sind die Entmischungsmuster direkt auf die Keimpflanzen übertragen, wobei außer Versuchen mit dem Ausgangsmischungsverhältnis 1:1 noch einige weitere Versuche mit anderen Mischungsverhältnissen zur Darstellung kommen. Diese Darstellung läßt sich nun direkt mit dem Versuchsmaterial vergleichen und die für die einzelnen Konstituentenzahlen zu erwartenden Entmischungsmuster abschätzen.

VI. Beruhen alle mütterlich vererbten Plastidscheckungen auf einer Plastidenvererbung?

Um die Modellversuche zu erproben, wurden einige weißgrüne Schecken von *Epilobium* genauer untersucht, die 1953 in Mutationsversuchen entstanden waren. Reziproke Kreuzung von grünen Ästen mit weißen oder gescheckten ergab eine mütterliche Vererbung der Chlorophyllarmut. Nach dem bisherigen Vorgehen hätte man die untersuchten Fälle als „status albomaculatus“ einer Plastidenvererbung zugeordnet.

Eine anatomische Untersuchung von reich und kleingefleckten Blättern ergab aber, daß die bei einer Plastidenvererbung unbedingt zu erwartenden Zellen mit verschiedenen Plastidentypen fehlten. Daraufhin wurden

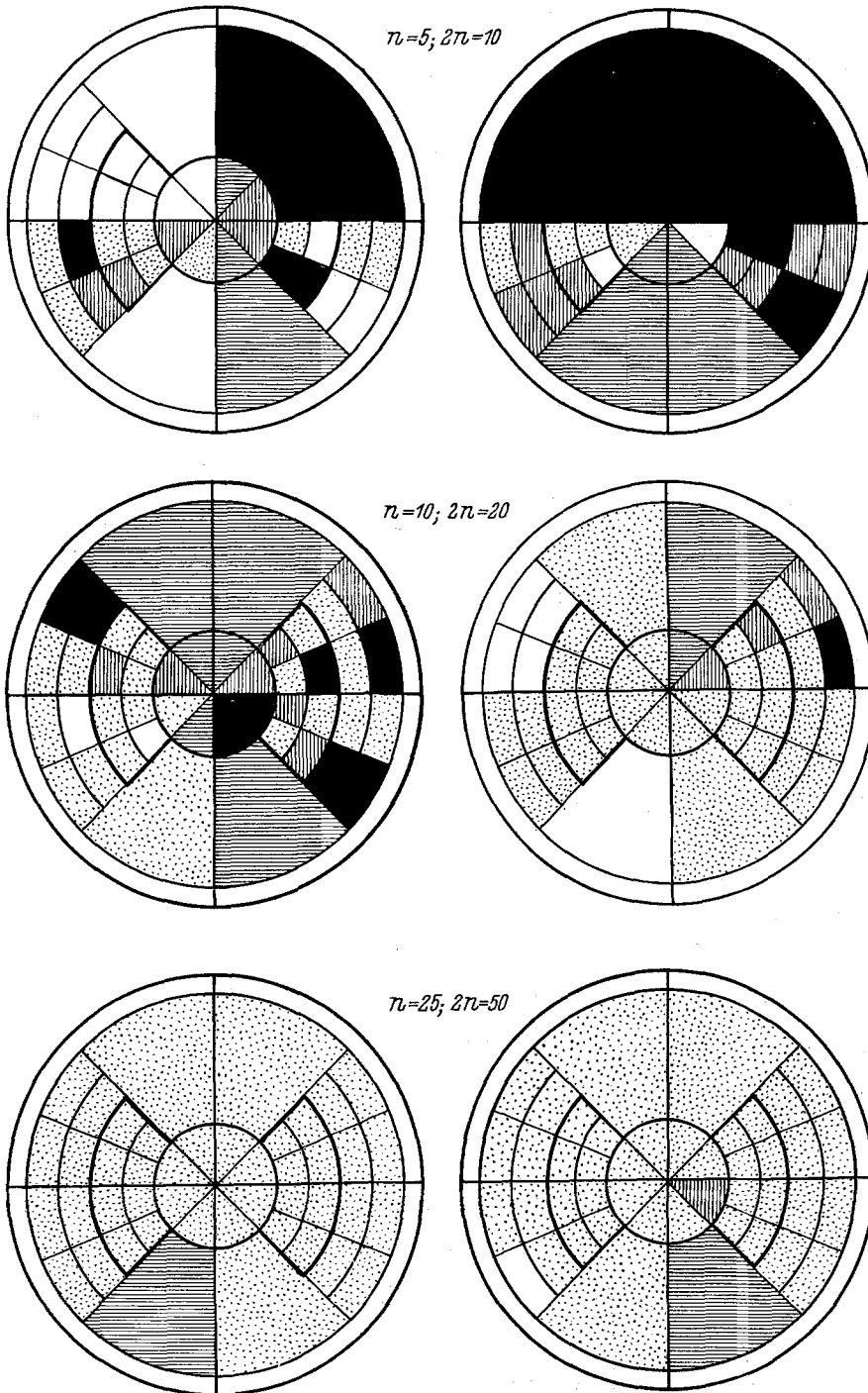


Abb. 2. Übertragung der im Modell durchgeführten Entmischungsversuche auf den kugelförmigen Embryo von *Epilobium*. Dargestellt sind je zwei kennzeichnende Entmischungsmuster für $2n = 10, 20$ und 50 Konstituenten je Zelle und bei einem Ausgangsmischungsverhältnis 1:1. Gezeichnet ist in Aufsicht das Schema der subepidermalen Schicht des Embryos nach Ablauf von 7 Zellteilungsfolgen: in der Mitte die 4, späterhin 8 Initialen des Sproßvegetationspunktes. Um die Keimblattanlagen deutlicher hervortreten zu lassen, sind hier weitere Teilungsfolgen eingetragen. Die Zellen der Keimblattoberseite sind stärker umrahmt. — Die schwarz gezeichneten Areale enthalten „homoplasmatisch weiße“ Zellen, die Areale ohne Signatur sind „homoplasmatisch grün“. Die punktierten und schraffierten Areale enthalten heteroplasmatisches Erbgut. In den schraffierten Arealen hatte sich das ursprüngliche Mischungsverhältnis 1:1 so weit verschoben, daß bis zur 12. Zellteilungsfolge weitere Entmischungen zu „homoplasmatisch weiß“ vorkamen, die zu kleineren Entmischungsflecken führen müßten. Eine Darstellung der Versuche für $2n = 100$ erübrigt sich mangels eindeutiger Entmischungen.

nun an allen gescheckten Nachkommen dieser albomaculaten Pflanzen alle Keimblätter genau untersucht und photographiert, um die Fleckungsmuster der Keimpflanzen mit den Entmischungsmustern der Modellversuche zu vergleichen. Die Zahl der Plastiden je Zelle ist in den einzelnen Geweben von *Epilobium*

verschieden. Es wurden teils Werte um 24, teils Werte um 53 gezählt, so daß die Keimpflanzen mit den Modellversuchen zu vergleichen waren, die mit $n=25$, $2n=50$ durchgeführt wurden.

Das Ergebnis der Versuche ist sehr eindeutig. Unter 1027 Nachkommen der Kreuzung *albomacu-*

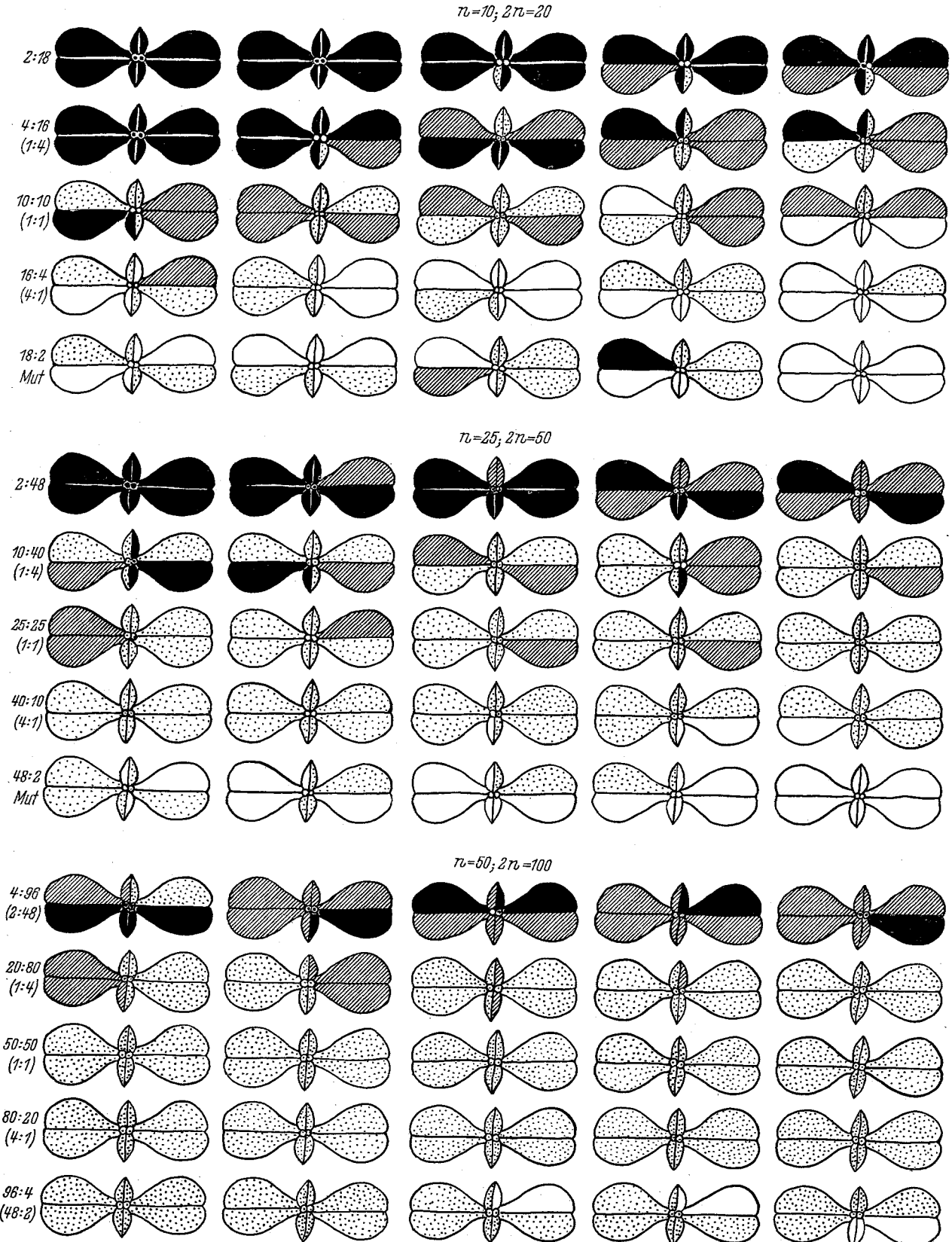


Abb. 3. Übertragung der in den Modellversuchen erhaltenen Entmischungsmuster auf die Keimpflanzen von *Epilobium*. Schwarz: homoplasmatisch „weiße“ Keimblätter und Keimblatthälften. Gestrichelt: einzelne Entmischungen bis zur 12. Teilungsfolge. Diese Keimblätter müßten einzelne weiße Flecken besitzen. Punktiert: heteroplasmatisch grün (bei Plastidenvererbung Mischzellen!). Ohne Signatur: homoplasmatisch grün.

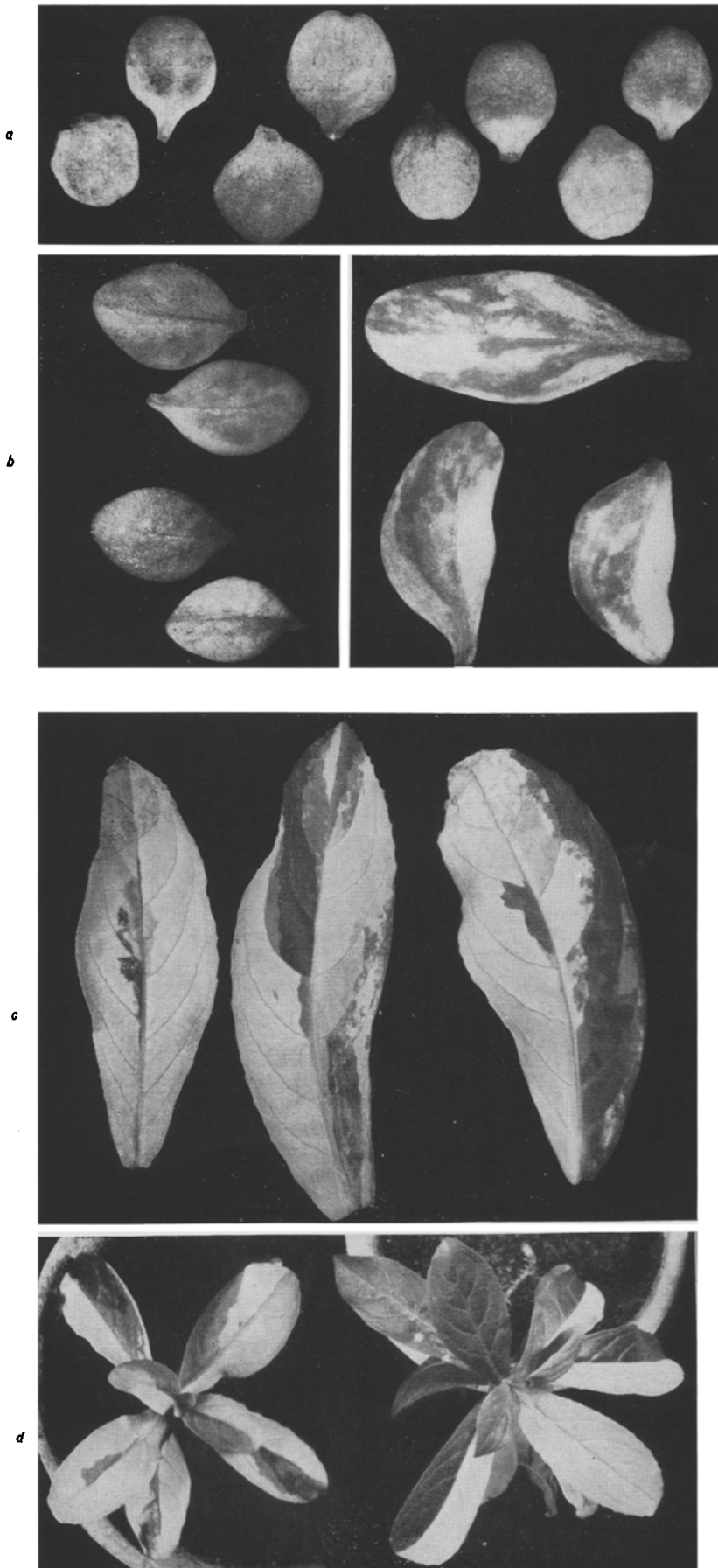


Abb. 4. Blätter von gescheckten Nachkommen albomaculater Pflanzen, die zum Vergleich mit den Modellversuchen aufgezogen waren. a) Keimblätter von 4 typischen, später gescheckten Pflanzen, links Keimblätter einer Pflanze, die in diesem Stadium am stärksten gefleckt war. b) Typische Blätter des 1. (links) und 2. (rechts) Blattwirtels. c) Blätter des 8. bis 10. Blattwirtels. d) Zwei Pflanzen mit 10, resp. 11 Blattwirteln. Rechts ist die Entmischung weitgehend vollzogen.

latum ♀ × grün ♂ und *albomaculatum* selbstbestäubt wurden außer rein grünen und rein weißen Pflanzen 32 Pflanzen gefunden, an denen erneut Scheckungen auftraten. Von den 64 Keimblättern dieser Pflanzen war aber keines rein weiß oder zur Hälfte weiß. Die meisten Keimblätter waren rein grün, und nur einige wenige hatten einige seltene undeutliche Flecken (vgl. Abb. 4a). Die Scheckungen waren auf dem 1. Laubblattpaar noch sehr schwach und wurden erst auf dem 2. Laubblattpaar etwas häufiger (Abb. 4b). Das Maximum der Scheckung lag auf den Blättern des 4. bis 10. Wirtels (Abb. 4c), dann nahm die Fleckung unter Ausbildung einzelner rein weißer Sektoren bis in die Blütenregion wieder ab (Abb. 4d).

Diesen Befunden sei nun ein Auszug aus den theoretisch errechneten Werten in Tabelle 7 gegenübergestellt. In der Tabelle ist angegeben, wie häufig unter den gescheckten Pflanzen des eben geschilderten Versuches rein weiße Keimblätter, resp. rein weiße Keimblatthälften bei den einzelnen Konstituentenzahlen je Zelle zu erwarten sind. Im Hinblick auf die Art der Berechnung muß auf die vorläufige Mitteilung (MICHAELIS 1955) und auf die späteren, ausführlichen Veröffentlichungen verwiesen werden.

Der Vergleich der Entmischungsmuster der Keimpflanzen mit den durch Auslösung gewonnenen Mustern der Modellversuche wird durch diese theoretischen Berechnungen bestätigt und ergänzt. Es zeigt sich, daß die untersuchte Scheckung auf keinen Fall durch eine Entmischung von Erbträgern zustande kommen kann, die in den Plastiden selbst lokalisiert sind. Es wären bei einer Plastidenvererbung an den untersuchten Pflanzen 5—10mal ganz oder zur Hälfte weiße Keimblätter zu erwarten gewesen. Auch das Fehlen von Mischzellen zeigte ebenfalls, daß keine Unterschiede im Erbgut der Plastiden selbst vorliegen können. Aus den Berechnungen läßt sich darüber hinaus entnehmen, daß die für die Entmischung maßgeblichen Erbträger in Plasmabestandteilen lokalisiert sind, die in wesentlich größeren Zahlen je Zelle vorkommen als die Plastiden. In Frage kommen vielleicht die Chondriosomen, viel wahrscheinlicher aber die Sphaerosomen (Mikrosomen). Eine Chondriosomen- und Mikrosomenvererbung ist schon oft diskutiert worden, wenn es auch bisher nicht möglich war, exakte Beweise zu führen. Da sowohl Chondriosomen wie Mikrosomen Träger komplizierter Fermentsysteme sind,

Tabelle 7. Häufigkeit der zu erwartenden Fälle rein weißer Keimblätter und Keimblatthälften in Abhängigkeit von der Zahl der Erbräger je Zelle

$n/2n =$	5/10	10/20	25/50	50/100	75/150	100/200	150/300	250/500	500/1000
a)	22,44	13,64	6,25	3,52	2,33	1,74	1,16	0,69	0,35
b)	24,75	15,24	7,04	3,99	2,64	1,97	1,31	0,79	0,39

a) Prozentwerte, die ganz allgemein bei *Epilobium* auf die Zahl der Initialzellen zu beziehen sind

b) absolute Werte, bezogen auf die 1953/54 aufgezogene Zahl gescheckter Pflanzen

so stehen der Ansicht keine größeren Hindernisse im Wege, daß die Ergrünungsfähigkeit der Plastiden durch das Zusammenwirken der in den Plastiden selbst, der in den übrigen Plasmabestandteilen und der im Zellkern lokalisierten Erbräger zustande kommt. In den untersuchten Fällen liegen die Erbunterschiede in Zellkonstituenten, die selbst kein Chlorophyll bilden können. Eine endgültige Lokalisierung möchte der Verfasser erst vornehmen, wenn die Entwicklungsgeschichte des Sprosses und der Laubblätter soweit geklärt ist, daß die Berechnungen auf diese Organe ausgedehnt werden und mit den dort stattfindenden, auffälligeren Entmischungen verglichen werden können. Auch sollen vorher noch die Zahlen genau bestimmt werden, in denen Proplastiden, Chondriosomen und Sphaerosomen in den verschiedenen Geweben, vor allen Dingen in den Meristemen vorkommen. In den ausführlicheren Veröffentlichungen sollen dann auch die Fehlermöglichkeiten näher diskutiert werden. Der Zweck der vorliegenden, vorläufigen Mitteilung ist, darauf hinzuweisen, daß eine mütterliche Vererbung

von Plastidenmerkmalen keineswegs einer Plastidenvererbung gleichgesetzt werden kann und daß für eine weitere Lokalisation der Erbunterschiede neue Methoden einzusetzen sind. Die beschriebenen, relativ leicht durchzuführenden Modellversuche erlauben, verhältnismäßig rasch zu einer Unterscheidung einer Plastiden-, Chondriosomen-, Mikrosomen- und Zytoplasmavererbung zu kommen, wenn die zytologischen und entwicklungsgeschichtlichen Vorarbeiten bewältigt sind.

Zusammenfassung

Es werden Modellversuche beschrieben, die, auf der Grundlage der Zahl der Plasmabestandteile je Zelle aufbauend, eine Unterscheidung zwischen einer Plastiden-, Chondriosomen-, Sphaerosomen (Mikrosomen)- und Zytoplasmavererbung erlauben. Es wird gezeigt, daß bei Chlorophyllschecken, bei denen Mischzellen mit verschiedenen Plastidentypen prinzipiell fehlen, keine Plastidenvererbung vorliegen kann, auch wenn eine mütterliche, nichtmendelnde Vererbung erfolgt. In einigen solchen Fällen konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß die Erbunterschiede in den Chondriosomen oder noch wahrscheinlicher in den Sphaerosomen lokalisiert sind.

Literatur

1. BARTELS, F.: Publikation in Vorbereitung (1955). —
2. CORRENS, C. u. F. V. WETTSTEIN: Nicht mendelnde Vererbung. Handb. Vererbungswiss. 2. H., 1—159 (1937). —
3. MICHAELIS, P.: Wege und Möglichkeiten zur Analyse des plasmatischen Erbgutes. Biol. Zbl. 73, 353—399 (1954.) —
4. MICHAELIS, P.: Über Gesetzmäßigkeiten der Plasmon-Umkombination und über eine Methode zur Trennung einer Plastiden-, Chondriosomen-, resp. Sphaerosomen (Mikrosomen)- und einer Zytoplasmavererbung. Cytologia i. Druck (1955).

Aus dem MAX-PLANCK-Institut für Züchtungsforschung (ERWIN-BAUR-Institut), Institut für Bastfaserforschung, Niedermarsberg/Westf.)

Chromosomengröße, Zellgröße und Zellenzahl bei einigen diploiden Gigaspflanzen*

Von F. SCHWANITZ und H. PIRSON¹

Mit 15 Textabbildungen

In verschiedenen früheren Arbeiten des einen von uns hatte festgestellt werden können, daß eine ganze Reihe von Kulturpflanzen im Vergleich zu den Wildformen gleicher Valenzstufe, von denen sie vermutlich abstammen, Gigascharakter hat (SCHWANITZ 1950, 1951a b, 1952, 1953). Dieser Gigaswuchs erstreckt sich, wie weitere Untersuchungen ergaben, nicht nur auf den Bau der Pflanze sondern, ähnlich wie wir dies von den polyploiden Gigasformen her kennen, auch auf das physiologische Verhalten (SCHWANITZ 1954, 1955a; SCHWANITZ und SCHENK 1954). Hinsichtlich der Atmung, der Geschwindigkeit der Wasseraufnahme bei der Keimung, der Stärke der vegetativen Vermehrung und vor allem hinsichtlich der Sexualität verhielten sich die diploiden Gigaspflanzen im Vergleich zu nahe ver-

wandten Formen gleicher Valenzstufe, die diesen Gigaswuchs nicht besaßen, genau so wie wir dies von Polyploiden im Vergleich zu ihren diploiden Ausgangsformen her kennen.

Ähnlich wie bei polyploiden Pflanzen im Vergleich zu den diploiden Ursprungsformen das Zellvolumen in der Regel erheblich vergrößert ist, zeigten auch eine Reihe diploider Gigaspflanzen eine deutliche Zunahme der Zellgröße gegenüber verwandten Formen ohne Gigaswuchs. Ferner ergab die vergleichende Untersuchung der Größe der Zellkerne bei Gigasformen und nahe verwandten Pflanzen der gleichen Valenzstufe ohne diesen Gigascharakter wiederholt, daß die Gigaspflanzen in einer Reihe von Fällen nicht nur durch größere Zellen sondern auch durch größere Zellkerne charakterisiert waren (SCHWANITZ 1953). Vor allem war hier das gehäufte Auftreten einer Mutation, die die Zellgröße betraf, in der Nachkommenschaft der Kreuzung verschiedener Grünkohlorten

* Die Arbeit wurde mit Hilfe von ERP-Mitteln durchgeführt.

¹ Herrn Prof. H. KAPPERT zum 65. Geburtstag gewidmet