

Studien über die mutative Entstehung eines hochmutablen Genes bei einer parthenogenetischen Pflanzenart

VON

S. Ikeno

Mit 7 Textfiguren

(Eingegangen am 27. Juli 1934)

Inhaltsübersicht

	Seite
I. Einleitung	517
II. Ist die <i>apetala</i> -Sippe parthenogenetisch?	520
III. Entstehung der <i>apetala</i> -Sippe durch Mutation	521
IV. Chimären	522
V. Vererbungsversuche	525
1. F ₁ -Generation	525
2. F ₂ -Generation	525
a) <i>Typica</i>	525
b) <i>Apetala</i>	526
3. F ₃ -Generation	528
a) <i>Typica</i>	528
b) Chimären	529
VI. Weiteres über die Chimären.	531
VII. Zur Frage nach der genotypischen Zusammensetzung und dem Wesen der Mutation bei unseren Pflanzen	535
VIII. Chromosomenzahl	538
IX. Zusammenfassung	541

I. Einleitung

Erigeron annuus ist ein von Nordamerika nach Japan eingeführtes, zu den Kompositen gehörendes Unkraut, welches jetzt hier fast überall im wildwachsendem und ungemein üppig gedeihendem Zustande gefunden wird. Es ist 1,70—2,00 Meter hoch, mit einem wiederholt verzweigten monochasialen Blütenstand, wobei man jedes Köpfchen einer einzelnen Blüte der Nichtkompositen vergleicht. Ein Köpfchen besteht dabei aus einer Anzahl von inneren, gelben, hermaphroditen, fertilen Scheibenblüten und aus einer Reihe von zungenförmigen, weißen, weiblichen, sterilen Randblüten (Fig. 1, vgl. auch Fig. 6a). In der beigegebenen Fig. 2 sieht man in a eine normale Zungenblüte, und in e, f, und g

drei Arten Scheibenblüten. In e sind beide, Staubblattrohr und Griffel mit zwei Narben (von dem Staubblattrohr bedeckt und in der Figur nicht sichtbar) hoch über die Blütenkrone emporgehoben, in f sind nur die Narben sichtbar, da das Staubblattrohr innerhalb der Blütenkrone bleibt, und schließlich in g bleiben beide, Staubblattrohr und Narben, innerhalb derselben. Alle diese drei Arten Scheibenblüten sind fruchtbar und in ein und demselben Köpfchen gemischt vorhanden.

Diese Verhältnisse beziehen sich auf den normalen wildwachsenden *Erigeron annuus*, welcher unten als forma *typica* bezeichnet wird. Er ist in der Nähe unsres botanischen Institutes weit verbreitet, und trotzdem seit einigen Jahrzehnten jährlich viele Tausende davon unter unseren Augen gewachsen sind,



Fig. 1. *Typica*-Sippe. Etwas verkleinert

haben wir dabei gar keine abweichende Form auffinden können. Im Juni 1928 aber hat M. Andô, der Hauptgärtner unsres botanischen Gartens, eines Tages unter einer Unzahl von zusammenwachsenden Stöcken dieses Unkrautes, welche eine sehr umfangreiche Grundfläche einnehmen, zufällig ein einziges Individuum aufgefunden, welches dadurch ausgezeichnet ist, daß alle seine Blütenköpfchen der zungenförmigen Randblüten entbehren (Fig. 3, vgl. auch Fig. 6h). Wenn man jedes Köpfchen dieser abweichenden Form näher untersucht, so kann man sich davon überzeugen, daß die Zungenblüten nicht völlig fehlen; wie aus der Fig 2d ersichtlich, ist dabei die Zunge, welche den Hauptteil ihrer Blütenkrone ausmacht, stark verkümmert, so daß jedes solche Köpfchen das Aussehen bietet, als ob die Zungenblüten völlig verschwunden wären. Diese neue Sippe, welche, wie unten ausführlich erörtert, zweifellos dank einer Genmutation entstanden

ist, möchte ich mut. *apetala* nennen¹⁾. Hierbei ist zu bemerken, daß, nachdem im Jahre 1928 dieser einzige Stock entdeckt war, man bis heute trotz eifrigen Suchens während der folgenden Jahre keinen weiteren auffinden konnte. Diese Sippe befindet sich jetzt ausschließlich in dem Teile unseres botanischen Gartens, wo die aus dem soeben besprochenen Stock hervorgegangenen *apetala*-Nachkommen kultiviert werden. Es scheint mir, daß unsere *apetala*-Sippe bisher auch sonst von keinem anderen japanischen Botaniker aufgefunden worden ist.

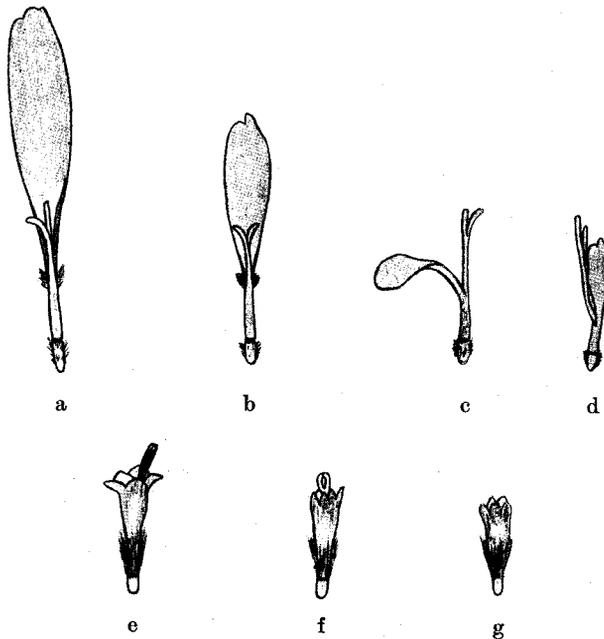


Fig. 2. a) eine gewöhnliche Zungenblüte; b) dieselbe mit kürzerer Zunge; c) dieselbe mit mehr oder minder verkümmerter Zunge; d) verkümmerte Zungenblüte in *apetala*-Köpfchen; e, f, g) Scheibenblüten verschiedener Sorten. Alle 5mal vergrößert

Aus alledem ist es zumindest klar, daß die Entstehung von mut. *apetala* bei *Erigeron annuus* als eine höchst seltene Erscheinung zu betrachten ist²⁾.

Bisweilen findet man bei *apetala*-Köpfchen mit gewöhnlichen *apetala*-Blüten gemischt einige wenige, deren Zungenteil etwas stärker ausgebildet ist

¹⁾ Wie oben gesagt, ist in unserem Falle der Zungenteil der Randblüten bloß verkümmert, aber nicht spurlos verschwunden, und außerdem haben wir es hier eigentlich nicht mit einer Blüte, sondern mit einem Blütenstand zu tun, weshalb das Wort *apetala* in seinem strengen Sinne nicht zutrifft. Es wurde bloß der Einfachheit halber gewählt, besonders als man jedes Köpfchen der Kompositen biologisch wie eine Blüte der anderen Pflanzenfamilien betrachten kann.

²⁾ Es wäre mir eine Mitteilung wertvoll, ob nicht die *apetala*-Sippe bisher einmal durch einen amerikanischen Botaniker in der Heimat (Nordamerika) von *Erigeron annuus* beobachtet oder gar an irgendeinem Orte beschrieben worden ist.

als in Fig. 2d (Fig. 2c). Auch beobachtet man in gewissen *typica*-Köpfchen gemischt mit gewöhnlichen Zungenblüten wenige, deren Zungenteil etwas kürzer ist als normal (Fig. 2b), und in extremen Fällen solche Köpfchen, wo alle Zungenblüten ausnahmslos mit solchem kurzem Zungenteil versehen sind (kurzlippige *typica*-Blüten, vgl. Fig. 6 i). Hinzufügen möchte ich, daß solche abnorme *typica*-Köpfchen niemals in wildwachsenden Pflanzen zu beobachten sind.



Fig. 3. *Apetala*-Sippe. Etwas verkleinert

II. Ist die *apetala*-Sippe parthenogenetisch?

Die Tatsache, daß *Erigeron annuus* forma *typica* sich parthenogenetisch fortpflanzt, wurde zuerst von Tahara nachgewiesen und ausführlich studiert und von McDonald bestätigt¹⁾. Um sicherzustellen, ob mut. *apetala* in dieser Hinsicht sich ebenso verhält, wie die *typica*-Sippe, sind eine Reihe von Untersuchungen ausgeführt, sowohl auf experimentellem als zytologischem Wege, wobei nicht nur die *apetala*-, sondern auch die *typica*-Sippe zwecks Vergleichs verwendet wurde. Die Experimente beschränkten sich auf Kastration, welche

¹⁾ *Erigeron* cfr. *annuus*, welcher von Holmgren als parthenogenetisch erkannt wurde, ist nach Söderberg kein *annuus*.

1931 und 1932 ausgeführt wurde, vor allem nach der bekannten Methode Raunkiaers, durch Abschneiden des oberen Teiles der Blütenköpfchen. Auch nach der Methode der amerikanischen Forscher wurden durch wiederholte Wasserstrahlspülung der Blütenköpfchen am Fröhnmorgen (gewöhnlich von je fünf aufeinander folgenden Tagen für jedes), die nach außen hervortretenden Antheren beseitigt. Diese letztere Methode dürfte aber bei uns von relativ geringem Wert sein, nachdem, wie oben erörtert, die Antheren bei einigen Blüten während ihres ganzen Daseins innerhalb der Blütenkrone verborgen bleiben.

Das Resultat aller dieser Experimente ist, daß sowohl bei der *typica*- als auch *apetala*-Sippe immer viele keimfähige Samen entstehen, trotz der durch obige Methoden durchgeführten Kastration.

Die soeben genannten experimentellen Resultate wurden durch die zytologischen Beobachtungen völlig bestätigt. Nach H. Oka nämlich, welcher die Entwicklung der Pollen- und Embryosackmutterzellen an der *typica*- sowie *apetala*-Sippe studiert hat, sind die Angaben Taharas über die Parthenogenesis von *typica* völlig zu bestätigen. Auch ist bezüglich der Parthenogenesis kein wesentlicher Unterschied zwischen beiden Sippen zu erkennen¹⁾. Beiderlei Sippen sind somit gleicherweise als parthenogenetisch nachgewiesen.

III. Entstehung der *apetala*-Sippe durch Mutation

Die allererste Frage über die *apetala*-Sippe soll sein: Wie ist sie zuerst entstanden? Das eigentümliche Merkmal der *apetala*-Pflanze wird auf die Nachkommen vererbt. Ein Zurückschlagen nach dem ursprünglichen Typ erfolgt ungemein häufig und so ist es kaum zweifelhaft, daß die Entstehung einem Mutationsvorgange zu verdanken ist, trotz der parthenogenetischen Fortpflanzung von *typica*²⁾. Unsere sog. parthenogenetische Mutation steht nicht einzig da, wenn auch diese Erscheinung bisher höchst selten angetroffen worden ist: Wir haben davon einige Beispiele aus dem Pflanzen- sowie Tierreiche vor uns, bei *Hieracium* (Ostenfeld) bzw. Cladoceren (Banta u. Wood). Wichtig erscheint mir, daß die parthenogenetische Entwicklung unserer

¹⁾ Oka wird seine Untersuchungsergebnisse darüber später veröffentlichen, so daß ich hier nicht darauf eingehen will. Nur sei dabei bemerkt, daß er bei der Entwicklung der Embryosackmutterzelle der *apetala*-Sippe den sog. Restitutionskern im Sinne Rosenbergs beobachten konnte, welcher bekanntlich oft eine Parthenogenesis charakterisiert.

²⁾ Oben habe ich „und zwar trotz der parthenogenetischen Fortpflanzung von *typica*“ gesagt, da bisher die Mutation bei parthenogenetischen Organismen höchst selten beobachtet wurde. Früher war auf Grund der Weismannschen Amphimixistheorie die Ansicht verbreitet, daß die Befruchtung die einzige Quelle der Variation darstellt, wenn später eine Veränderung eintritt. Es mußte dann notwendigerweise angenommen werden, daß bei parthenogenetischen Organismen von einer Mutation keine Rede sein kann. Die Entdeckung einer Mutation bei parthenogenetischen Formen sowohl im Tier- wie im Pflanzenreich (vgl. unten) macht diese Annahme unhaltbar, und es ist wohl sehr wahrscheinlich, daß dieser Vorgang in Zukunft auch an anderen parthenogenetischen Organismen entdeckt werden wird.

Pflanzensippen die Möglichkeit der Entstehung von *apetala* aus *typica* durch irgendeinen Bastardierungsvorgang ganz ausschließt. Es fragt sich weiter: Mit welcher einer Mutation haben wir es in diesem Fall zu tun, mit einer Chromosomen- oder einer Genmutation? Wie unten ausführlich erörtert, ist es kaum zweifelhaft, daß die in Rede stehende Mutation in erster Linie zur zweiten Art gehört, d. h. auf eine Genumwandlung zurückzuführen ist, wenn auch die Mitbeteiligung der Chromosomenverhältnisse in gewisser Hinsicht keineswegs ganz ausgeschlossen wäre (vgl. unten). Es fragt sich weiter: Wo diese Genmutation geschehen war? Bei den sich geschlechtlich fortpflanzenden Pflanzen kann die Mutation, abgesehen vom somatischen Gewebe, in der Gametenmutterzelle oder jungen Zygote erfolgen, und in vielen Fällen ist es kaum möglich, sicherzustellen, ob wir die eine oder andere Art von Mutation vor uns haben. Da jedoch in unserem Falle der Parthenogenese überhaupt keine Gametenbildung stattfindet, kann man annehmen, daß die Mutation für die erste Entstehung der *apetala*-Pflanze in einer weiblichen Keimzelle erfolgt war¹⁾, welche von vornherein diploid ist und in diesem Fall der Zygote einer sexuellen Pflanze entspricht.

IV. Chimären

Bevor wir weiter gehen, möchten wir etwas über die Chimären besprechen, welche wir sehr häufig in der Nachkommenschaft von mut. *apetala* angetroffen haben.

Unter Chimäre versteht man hier z. B. ein Individuum, welches zugleich beides, *apetala*- und *typica*-Köpfchen trägt (Fig. 4). Es ist dabei zu bemerken, daß, wie unten eingehend geschildert ist, bei der aus mut. *apetala* hervorgegangenen Nachkommenschaft die Mutationen und besonders die Rückmutationen ungemein häufig und fast überall in ihrem Gewebe, generativem wie somatischem, zu geschehen pflegen, von denen die letztere Art, welche in verschiedenen Entwicklungsstadien des Somas stattfinden kann, die Ursache der Chimärenbildung ist. Unten werde ich davon einige Beispiele angeben.

An Chimärenbildungen gibt es verschiedene Typen, deren Unterschied offenbar von dem Ort und Zeitpunkt des Eintretens des Mutationsvorganges abhängig ist. Im Falle nämlich, wenn ein Individuum aus einer Anzahl von Schossen zusammengesetzt ist, sieht man nicht selten, daß einige davon ausschließlich *apetala*- und die anderen ausschließlich *typica*-Köpfchen tragen. Diese Art Chimäre — Schossenchimäre — wird dadurch entstehen, daß bei einer jungen Pflanze, kurz vor dem Schossen, die Mutation in den Zellen des Stammes, ganz nahe der Wurzel, wo bald der Vorgang des Schossens erfolgen wird, geschieht. Ob diese Mutation entweder von *typica* nach *apetala* oder umgekehrt gerichtet sein mag, auf jeden Fall wird man zu einem aus zwei Arten Schossen, *typica* und *apetala*, zusammengesetzten Chimärenindividuum gelangen.

Wenn aber die Mutationen und Rückmutationen später erfolgen, z. B. in den Anlagen der Seitenzweige, nachdem schon die Hauptachse eines Blüten-

¹⁾ Oder wenigstens in einer Zelle der Schicht, aus der das generative Gewebe sich entwickelt.

standes vollendet ist, tragen einige der letzteren *typica*- und die anderen *apetala*-Köpfchen, woraus die Blütenstandschimäre (oder ein Chimärenblütenstand) entsteht, wie in Fig. 4 und 5 dargestellt ist. Die letztere, welche ein nach der Natur gezeichnetes Schema eines Blütenstandes ist, läßt eine Verteilungsweise von *apetala*- und *typica*-Köpfchen an demselben erkennen; dabei sieht man außer der mit wenigen *apetala*-Köpfchen gekrönten Hauptachse sieben daraus hervortretende Seitenzweige erster Ordnung, in denen die *apetala*- oder *typica*-Köpfchen zu sehen sind. Jeder derselben trägt ausschließlich einerlei Art Köpfchen, ausgenommen zwei (dritter Zweig von unten, rechts und links der Hauptachse), von denen jeder wieder eine kleine Chimäre darstellt. Es ist klar, daß jede derselben dadurch entstanden ist, daß der Mutationsvorgang wieder in der Anlage dieser Zweiglein zweiter Ordnung geschehen war.

Wenn die Mutation oder Rückmutation noch später eintreten wird, z. B. nachdem schon die Blütenköpfchenanlagen vollendet waren, kann es vorkommen, daß einige Blütenanlagen in einem Blütenköpfchen sich zu *typica*- und die anderen zu *apetala*-Blüten entwickeln, woraus die Köpfchenchimären (oder Chimärenköpfchen) entstehen können. Fig. 6 b—g stellen solche dar, wobei einige Randblüten eines Blütenköpfchens teils zungenförmig sind, teils nicht¹⁾.

Ähnliche Chimärentypen wurden bisher von einigen andern Forschern beobachtet, obschon es sich dabei um geschlechtliche, niemals um parthenogenetische Pflanzen handelte. Um einige Beispiele davon zu nennen, gibt es unter anderen die von Terao studierten Rispenchimären der Reispflanze mit großen und kleinen Samenkörnern, die von Baur beobachteten Blütenstandschimären von *Antirrhinum majus* mit mut. *phantastica*- und Rückschlagzweiglein usw.

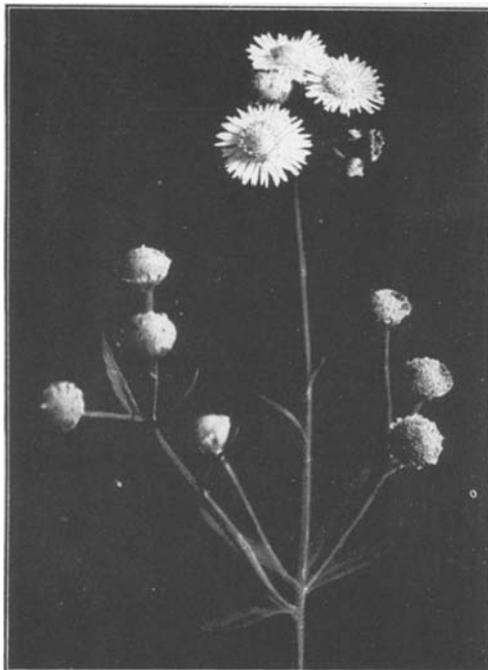


Fig. 4. Zweigchimäre. In der Mitte *typica*-Zweiglein und die übrigen *apetala*-Zweiglein. Etwas verkleinert

¹⁾ Die in Fig. 6 b—g dargestellten Blütenköpfchen könnten, oberflächlich betrachtet, den Anschein erwecken, daß die Zungenblüten teilweise schon alt und abgewelkt sind. Dies ist aber hier keineswegs der Fall: alle diese Köpfchen sind in ihrem jungen frischen Zustande photographiert worden.

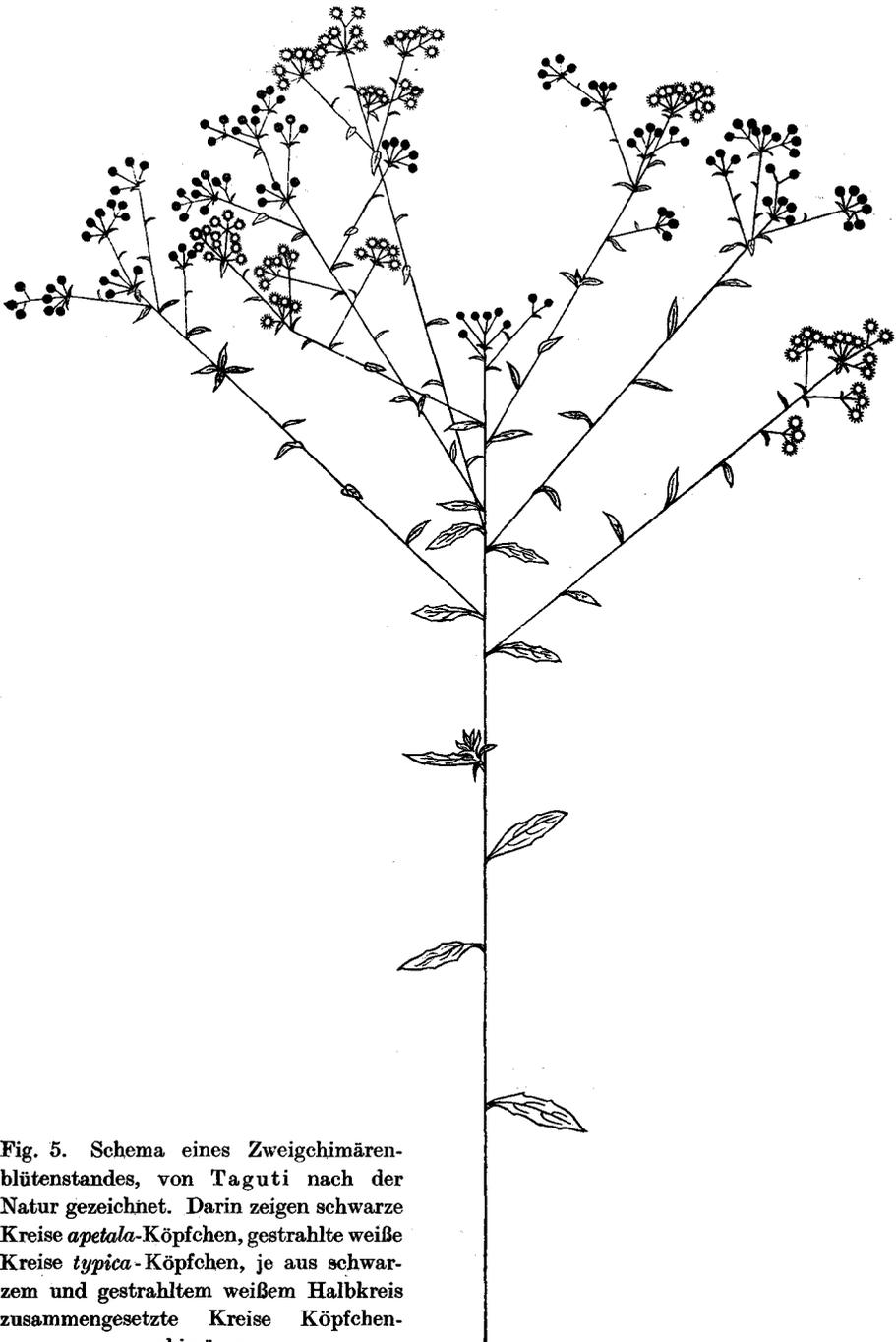


Fig. 5. Schema eines Zweigchimärenblütenstandes, von Taguti nach der Natur gezeichnet. Darin zeigen schwarze Kreise *apetala*-Köpfchen, gestrahlte weiße Kreise *typica*-Köpfchen, je aus schwarzem und gestrahltem weißem Halbkreis zusammengesetzte Kreise Köpfchenchimären

V. Vererbungsversuche

1. F₁-Generation

Die oben besprochene als Mutante entstandene *apetala*-Pflanze war zur Zeit ihrer Entdeckung im Jahre 1928 schon im Besitz einer kleinen Anzahl von Blütenköpfchen. Sie wurde ins Glashaus gebracht, wo sie fruchtete. Aus daran geernteten Samen sind 1929 die folgenden Nachkommen entstanden, welche wir F₁-Generation nennen.

Tabelle I
(F₁-Generation) (1929)

	<i>apetala</i>	<i>typica</i>
Zahl der Individuen	59	74
oder %	44,36	55,64

D. h. die *apetala*-Mutante war nicht konstant und wir sehen hier einen Vorgang, welcher an eine Mendelsche Aufspaltung bei einer sich geschlechtlich fortpflanzenden Pflanze erinnert. Da wir es aber mit einer parthenogenetischen Pflanze zu tun haben, ist die Aufspaltung nur scheinbar. Dieser Vorgang besteht eigentlich darin, daß eine gewisse Anzahl von parthenogenetisch erzeugten Mutant-Nachkommen zum ursprünglichen Typ zurückmutieren (Rückmutation), während die übrigen unverändert bleiben. Die Rate des Zurückschlagens beträgt hier ungefähr 56 %, wie in der obigen Tabelle angezeigt, und ist ziemlich hoch, doch werden wir unten sehen, daß sie bisweilen noch höher sein kann.

2. F₂-Generation

Das Verhalten der *typica* und *apetala* F₁-Pflanzen wurde weiter untersucht. Zunächst werde ich auf ihre F₂-Generation eingehen.

a) *Typica*

Die aus F₁-*typica* entstandenen Nachkommen (= F₂) sind 1930 nur teilweise zum Blühen gekommen, während die übrigen erst 1931 zu blühen begannen. Sie sind in Tabelle II A aus beiden Jahren zusammengezogen. Danach haben sich 10 als konstante *typica* erwiesen (Nr. 3, 4, 5, 10, 11, 12, 15, 20, 22, 27), während von den übrigen 24 die *typica*- und Chimärenpflanzen und 1 ausschließlich die letzteren produziert haben, d. h. kurz

Nachkommen von F_1 -*typica*

Zahl der F_1 -Eltern	Nachkommen
10 (= 28,6 %)	<i>typica</i>
24 } (= 71,4 %) {	<i>typica</i> + Chimären
1 ¹⁾ }	Chimären
<hr/>	
Summe 35	

D. h. unter den F_1 -*typica*-Pflanzen haben nur ungefähr 29 % sich konstant erwiesen, während die übrigen (ungefähr 71 %) sich anders verhielten²⁾.

b) *Apetala*

Die entsprechenden Angaben für *apetala* sind in Tabelle IIB ebenso wie bei *typica* auf die 1930 und 1931 gewonnenen Resultate gegründet. Daraus sieht man, daß unter allen untersuchten F_1 *apetala* Pflanzen gar keine einzige konstante vertreten ist: 17 unter 21 haben jedesmal *typica* + Chimären produziert, während von den übrigen 4 je 2 ausschließlich *typica* bzw. eine aus *typica* + *apetala* + Chimären bestehende Nachkommenschaft geliefert haben, d. h. kurz

Nachkommen von F_1 -*apetala*

Zahl der F_1 -Eltern	Nachkommen
17 } (= 93,6 %) {	<i>typica</i> + Chimären
2 }	<i>typica</i> + Chimären + <i>apetala</i>
2 (= 6,4 %)	<i>typica</i>
<hr/>	
Summe 21	

Diese Tatsache steht im Gegensatz zum oben geschilderten Verhalten von F_1 -*typica*, welche die konstanten Individuen ungefähr zu 29 % geliefert hat (vgl. Tab. IIA). Die ungemein hohe Mutabilität von *apetala* ist sehr auffallend, worüber unten weiter die Rede sein wird³⁾.

¹⁾ Es wäre nicht unwahrscheinlich, daß auch dies Individuum, wie die 24 anderen, eigentlich beide *typica* und Chimären produziert haben müßte und daß die *typica*-Nachkommen dabei deshalb nicht entstanden sind, weil z. B. alle darin enthaltenen Samen dieses letzteren Typs zufällig nicht gekeimt sind. Die kleine Zahl von Chimären-Nachkommen (bloß 5) zeigt die sehr schlechte Keimfähigkeit der Samen dieser Pflanze.

²⁾ Bei dieser Nachkommenschaft bemerkt man den völligen Mangel von *apetala*. Dabei kann es sich vielleicht bloß um eine Zufälligkeit handeln, was für das unten ausführlich zu besprechende relativ seltene Stattfinden der Mutation *typica* → *apetala* bei den sekundären *typica*-Pflanzen sprechen würde. Sekundären nennen wir alle *typica*- und *apetala*-Individuen, welche entweder direkt oder indirekt aus der ursprünglichen mut. *apetala* herrühren.

³⁾ Im vorliegenden Fall sind alle Nachkommen aus *apetala* ausnahmslos mutiert nachgewiesen, doch es wäre nicht ausgeschlossen, daß bisweilen wenige derselben im Gegensatz zu den überwiegenden anderen sich konstant erweisen werden. Jedenfalls aber wird das ganze für die oben erwähnte hohe Mutabilität von *apetala* sprechen.

Tabelle IIA
(1930—31) (Nachkommen aus F_1 -*typica*)

Eltern-Nr. (F_1 - Gene- ration)	Zahl der F_2 -Nachkommen				Eltern-Nr. (F_1 - Gene- ration)	Zahl der F_2 -Nachkommen			
	<i>typica</i>	Chimäre	<i>apetala</i>	Summe		<i>typica</i>	Chimäre	<i>apetala</i>	Summe
1	9	1	—	10	20	40	—	—	40
2	27	4	—	31	21	60	1	—	61
3	9	—	—	9	22	56	—	—	56
4	60	—	—	60	23	53	1	—	54
5	78	—	—	78	24	19	3	—	22
6	39	3	—	42	25	13	1	—	14
7	36	3	—	39	26	8	1	—	9
8	43	6	—	49	27	13	—	—	13
9	6	2	—	8	28	91	6	—	97
10	19	—	—	19	29	34	4	—	38
11	17	—	—	17	30	18	1	—	19
12	12	—	—	12	31	6	1	—	7
13	9	1	—	10	32	22	1	—	23
14	4	3	—	7	33	—	5	—	5
15	1	—	—	1	34	8	10	—	18
16	2	3	—	5	35	6	2	—	9
17	12	4	—	16					
18	9	4	—	13	Summe	866	81	0	947
19	27	10	—	37		(= 91,45%)	(= 8,55%)	(= 0%)	

Tabelle IIB
(1930—31) (Nachkommen aus F_1 -*apetala*)

Eltern-Nr. (F_1 - Gene- ration)	Zahl der F_2 -Nachkommen				Eltern-Nr. (F_1 - Gene- ration)	Zahl der F_2 -Nachkommen			
	<i>typica</i>	Chimäre	<i>apetala</i>	Summe		<i>typica</i>	Chimäre	<i>apetala</i>	Summe
36	34	—	—	34	48	27	22	—	49
37	16	7	—	23	49	18	4	—	22
38	26	1	—	27	50	15	30	—	45
39	45	8	—	53	51	9	3	—	12
40	17	3	—	20	52	62	13	—	75
41	93	5	—	98	53	16	13	3	32
42	23	8	—	31	54	12	2	1	15
43	11	8	—	19	55	5	4	—	9
44	23	5	—	28	56	10	—	—	10
45	4	10	—	14	Summe	489	193	4	686
46	5	13	—	18		(= 71,28%)	(= 28,13%)	(= 0,59%)	
47	18	34	—	52					

3. F₃-Generationa) *Typica*

Ich habe nachgewiesen, daß 10 F₁ *typica*-Pflanzen der F₂-Generation sich konstant erwiesen haben (vgl. Tab. IIA). Unter den 78 aus F₁ Nr. 5 hervorgegangenen F₂-Nachkommen sind von vier Individuen die Samen geerntet worden und daraus sind 1932 55, 33, 13 und 35 (im ganzen 136) Nachkommen entstanden (= F₃), welche ohne Ausnahme vom *typica*-Typ waren. Bezüglich der anderen F₂ *typica*-Nachkommen habe ich bloß von 5 unter 40 *typica*-Pflanzen aus F₁ Nr. 20 (vgl. Tab. IIA) Samen bekommen können. Ihre Keimung war sehr schlecht und ich habe die folgenden Resultate bekommen:

Tabelle III (1932)

Eltern-Nr. (F ₂ -Generation)	Zahl der F ₃ -Nachkommen			
	<i>typica</i>	Chimäre	<i>apetala</i>	Summe
20—1	9	—	—	9
—2	6	1	—	7
—3	6	—	1	7
—4	1	—	—	1
—5	5	2	—	7
Summe	27	3	1	31

Daraus ergibt sich, daß 1. unter 5 untersuchten Individuen 3 außer eigenen Formen die anderen, meistens Chimären, und in einem Falle 1 *apetala* geliefert haben und 2. die Nachkommenschaft am meisten zu *typica* gehört.

Wie man aus Tabelle IIA und aus dem soeben angedeuteten Verhalten von F₂-*typica* in F₃ (leider zu wenige Nachkommen) sehen kann, sind die aus mut. *apetala* direkt oder indirekt herrührenden (sekundären) *typica*-Pflanzen meistens mehr oder minder mutabel. Die große Stabilität der oben erwähnten *typica*-Pflanzen, welche durch zwei Generationen (F₂ und F₃) sich ganz konstant verhielten, ist deshalb sehr auffallend, und obschon die Ursache dieser Eigentümlichkeit noch keineswegs geklärt ist, scheint es mir nicht unwahrscheinlich zu sein, daß auf diese Stabilität die Chromosomenverhältnisse von Einfluß sein können (vgl. später unter Abschnitt VIII. Chromosomenzahl).

Die bisherigen Beobachtungen beziehen sich auf die aus F₁-*typica* herrührenden F₂-*typica* in der F₃-Generation. Der Vollständigkeit halber habe ich auch das Verhalten einiger aus F₁-*apetala* abstammten F₂-*typica* in F₃ untersucht. Unter den aus den F₁-Pflanzen Nr. 46 und 47 herrührenden Nachkommen (vgl. Tab. IIB) habe ich an je 5 Stöcken Samen geerntet. Die Keimung derselben war auch sehr schlecht und wir haben nur wenige Pflanzen bekommen. Tabelle IV zeigt das Resultat davon:

Tabelle IV (1932)

Eltern-Nr. (F ₃ -Generation)	Zahl der F ₃ -Nachkommen			
	<i>typica</i>	Chimäre	<i>apetala</i>	Summe
46--1	3	1	—	4
—2	2	1	—	3
—3	4	1	—	5
47--1	2	—	—	2
—2	3	1	—	4
—3	1	—	—	1
—4	5	2	—	7
—5	6	3	—	9
Summe	26	6	0	35

Wenn auch in beiden Fällen die Nachkommenzahl sehr gering ist, so wird man die Übereinstimmung der in Tab. III und IV angegebenen Resultate doch sehen können. Im ersten Falle (Tab. III) ist unter den Nachkommen 1 *apetala* vorhanden, im zweiten (Tab. IV) fehlen diese ganz, was wohl bloß zufällig ist.

b) Chimären

Von einer Anzahl Blütenstandschimären, welche in F₂ produziert wurden, habe ich die Samen von *apetala*- und *typica*-Köpfchen getrennt geerntet und gesondert gesät. a und b bei jeder Nr. in der Tabelle VA zeigt die Nachkommenschaft aus *typica*- bzw. *apetala*-Köpfchen derselben gesondert (diese Tabelle enthält die Resultate von 1932 und 1933 zusammengefaßt). Die Tabelle zeigt, daß unter den aus *typica*-Köpfchen hervorgekommenen Nachkommen eine Anzahl von *apetala*-Individuen vertreten sind. Tabelle VB ist ein Auszug aus Tabelle VA für die Nachkommen aus 16 der oben behandelten *typica*-Köpfchen. Die Tabelle zeigt uns, daß die in Rede stehenden Nachkommen aus 1214 *typica*, 245 Chimären und 62 *apetala* zusammengesetzt sind, so daß die Zahl von *apetala* ± ungefähr 4 % beträgt¹⁾. Es ist ohne weiteres klar, daß die Entstehung der oben angedeuteten *apetala*-Pflanzen aus *typica*-Köpfchen einer Mutation von den in den betreffenden Chimären enthaltenen Genen zu verdanken ist (vgl. unten, bes. Abschnitt VII). Aus Tabelle VB und dem dort Gesagten kann man klar sehen, daß die Mutationsrate erheblich kleiner ist in der Richtung *typica* → *apetala* als in der umgekehrten, wie es z. B. in Tab. IIB hervorgehoben wurde. Das gleiche kann man auch aus den in Tab. III—IV angegebenen sehen, so z. B. in Tab. III bloß eine einzige *apetala* (= 3 %) und in Tab. IV gar keine.

¹⁾ Wenn man dem Zähler dieses Bruches die Zahl von zugleich produzierten Chimären addiert, so haben wir $\frac{62 + 245}{1521} = \frac{307}{1521}$ ungefähr 20 % = die Zahl von Nachkommen, welche nicht *typica* sind, überhaupt.

Tabelle VA (1932—33)

In vorliegender Tabelle bedeutet T *typica*, T' Chimäre mit vielen *typica*- und nur wenigen *apetala*-Köpfchen, A' dieselbe mit vielen *apetala*- und wenigen *typica*, und T/A dieselbe mit beiden Sorten ungefähr zu gleicher Zahl. In Spalte II der Tabelle wird die Natur jeder Eltern-Nr. (d. h. welche Sorte der Chimäre) durch T', T/A und A' angedeutet. a und b bei jeder Nr. zeigt die Nachkommenzahl aus *typica*- bzw. *apetala*-Köpfchen an ein und derselben Nr. getrennt errechnet. Die III. (T) und VII. (A) Spalte zeigen die Zahl von *typica* bzw. *apetala*-Nachkommen. Die IV., V. und VI. Spalte unter Rubrik „Chimäre“ zeigen die Zahl von Chimären-Nachkommen, welche zu T', T/A- bzw. A'-Unterklasse gehören. Bei der Rubrik „Chimäre“ zeigt die in Parenthese eingeschlossene Ziffer die Zahl von Nachkommen, welche unter anderen eine mehr oder minder große Anzahl von kurzlippigen *typica*-Köpfchen (vgl. Fig. 6i) (hier vorläufig als *typica* eingerechnet) tragen. Die in Parenthese eingeschlossenen Ziffern unter der Rubrik „Schossen“ mit (+) zwischen denselben, von denen die eine in der Spalte T und die andere in der Spalte A dieser Rubrik liegt, zeigt, daß das Individuum aus einer gewissen Anzahl von *typica*- und *apetala*-Schossen zusammengesetzt ist, wie z. B. (10 + 1) = 10 *typica* und 1 *apetala*.

Eltern-Nr. (F ₂ -Gene- ration)	Natur der Eltern- Nr.	F ₃ -Generation							
		T	Chimäre			A	Schossen		Summe
			T'	T/A	A'		T	A	
23—1	a	68	10	—	2	1	—	—	81
	b	33	1	1	—	1	—	—	36
24—1	a	21	—	—	—	1	—	—	22
	b	116	2	—	4	—	—	—	122
28—1	a	85	4	—	4+(1)	—	—	—	94
	b	56	2+(1)	—	2	—	—	—	61
28—2	a	89	2	2	1	4	—	—	98
	b	24	1	—	—	—	—	—	25
29—1	a	47	12	4	—	1	—	—	64
	b	18	8	2	—	—	—	—	28
29—2	a	41	1	—	—	—	—	—	42
	b	26	2	—	—	—	—	—	28
34—1	a	41	1	—	—	1	—	—	43
	b	39	3	1+(1)	—	—	—	—	44
34—2	a	46	9	2	6	—	—	—	63
	b	6	—	—	1	—	—	—	7
34—3	a	12	3	—	—	3	—	—	18
	b	11	7	—	1	4	—	—	23
34—4	a	7	3	—	3+(1)	1	—	—	15
	b	47	4	3	—	2	—	—	56
39—1	a	58	2	2	1	1	—	—	64
	b	7	—	—	—	—	—	—	7
39—2	a	31	7	1	3	1	—	—	43
	b	12	—	—	—	1	—	—	13

Tabelle VA (Fortsetzung)

Eltern-Nr. (F ₂ -Gene- ration)	Natur der Eltern- Nr.	F ₃ -Generation								
		T	Chimäre			A	Schossen		Summe	
			T'	T/A	A'		T	A		
41—1	a	T/A	31	1	—	—	1	—	—	33
	b		55	21	5	(1)	15	—	—	97
42—1	a	T'	56	2	—	—	1	—	—	59
	b		57	2	1	1	—	—	—	61
43—1	a	A'	9	—	1	—	—	—	—	10
	b		13	2	—	—	—	1 (10 + 1)		16
43—2	a	T/A	26	2	—	—	—	—	—	20
	b		18	4 + (2)	—	—	2	—	—	26
43—3	a	T'	67	5	1	—	1	3 $\begin{cases} (4 + 1) \\ (4 + 1) \\ (1 + 1) \end{cases}$		77
	b		46	1	1	—	—			48
44—1	a	T'	25	27	6	2	7	—	—	67
	b		5	7	4	4	6	—	—	26
45—1	a	T/A	24	—	—	—	—	—	—	24
	b		32	1	3	1	—	—	—	37
46—1	a	A'	101	12	2	1	2	—	—	118
	b		10	1	—	—	—	—	—	11
46—3	a	A'	2	2	3	5	5	—	—	17
	b		34	16	2	2	1	—	—	55
Summe			1552	193	48	47	63	4		1907

VI. Weiteres über die Chimären

Die im allgemeinen als Chimären zusammengefaßten Gebilde sind nicht einheitlich, und schon oben habe ich drei Klassen davon unterschieden, nämlich Schossen-, Blütenstands- und Köpfchenchimären. Bei jeder von diesen drei Klassen gibt es eine Unzahl von Abstufungen im Zahlenverhältnis von *typica* und *apetala* an jedem Individuum. Z. B. bei Schossenchimären hat man in einem Falle 2 *apetala*- und 5 *typica*-Schossen, in einem anderen 2 bzw. 4, noch in einem anderen 2 bzw. 7 usw. Bei Köpfchenchimären ist der Randteil jedes Köpfchens, welcher von beiderlei Blütenarten eingenommen wird, nach dem Zahlenverhältnisse derselben verschieden (vgl. Fig. 6). Z. B. bei einem (b) gehört der Köpfchenrandteil größtenteils zu Zungenblüten, während bei derselben in Fig. e, f und g es umgekehrt ist; wieder bei anderen, wie c und d, ist ungefähr die Hälfte des ganzen Randteiles von Zungenblüten eingenommen usw. Bei den Blütenstandschimären ist es ganz ähnlich. Ich habe der leichten Übersicht halber folgende drei Unterklassen unterschieden: 1. *Typica*-Köpfchen sind zahlreicher vertreten als *apetala* (unten als T' bezeichnet), 2. *Typica*- und *apetala*-Köpfchen sind un-

Tabelle VB

Eltern-Nr.	Nachkommen aus <i>typica</i> -Köpfchen			
	T	Chimäre (T' + T/A + A')	A	Summe
23-1	101	14	2	117
24-1	137	6	1	144
28-2	113	6	4	123
29-1	65	26	1	92
34-1	80	6	1	87
34-3	23	11	7	41
34-4	54	14	3	71
39-1	65	5	1	71
39-2	43	11	2	56
41-1	86	28	15	129
42-1	113	6	1	120
43-2	44	8	2	54
43-3	113	8	1	122
44-1	30	50	13	93
46-1	111	16	2	129
46-3	36	30	6	72
Summe	1214	245	62	1521
	1459			

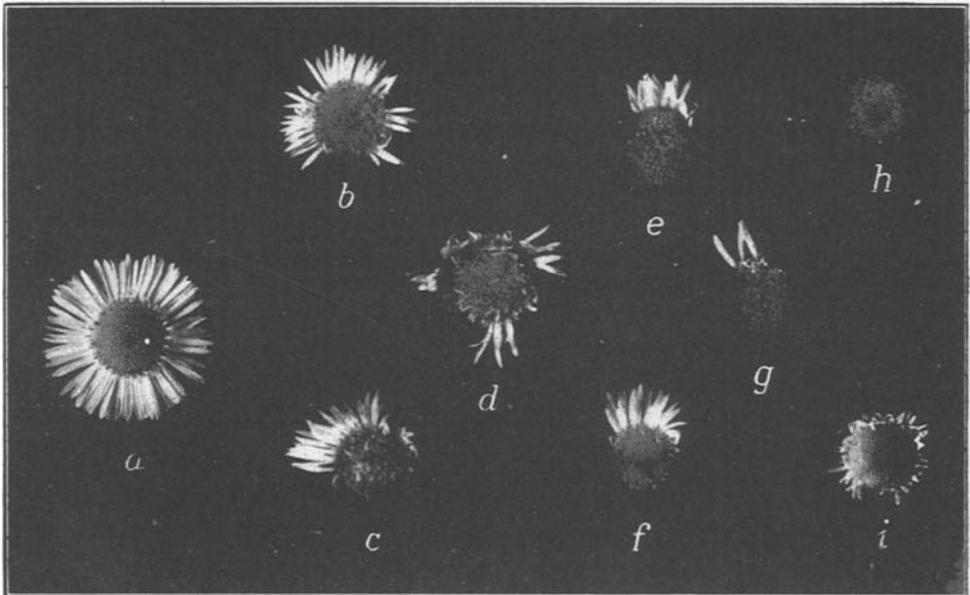


Fig. 6. a) *typica*-Köpfchen; b--g) Köpfchenchimären verschiedenen Grades; h) *apetala*-Köpfchen, i) Köpfchen mit stark verkümmerten Zungenblüten (kurzlippige *typica*-Köpfchen).
Alle ungefähr $1\frac{1}{2}$ mal vergrößert

gefähr gleich in Zahl (unten als T/A bezeichnet) und 3. *Apetala*-Köpfchen sind zahlreicher vertreten als *typica* (unten als A' bezeichnet)¹⁾.

Tabelle VI (1933)

Nr. der Pflanzen	Zahl der <i>apetala</i> -Köpfchen	Zahl der <i>typica</i> -Köpfchen	Summe
I. Unterklasse (A', d. h. <i>apetala</i> > <i>typica</i>)			
1	471 (= 76,7%)	138 + (5) (= 23,3%)	614
2	232 (= 73,0%)	72 + (14) (= 27,0%)	318
3	402 (= 68,4%)	160 + (26) (= 31,6%)	588
4	320 (= 63,6%)	151 + (32) (= 36,4%)	503
5	118 (= 62,8%)	68 + (2) (= 37,2%)	188
II. Unterklasse (T', d. h. <i>typica</i> > <i>apetala</i>)			
1	36 (= 6,8%)	462 + (33) (= 93,2%)	531
2	46 (= 10,0%)	404 + (10) (= 90,0%)	460
3	50 (= 14,6%)	268 + (24) (= 85,4%)	342
4	116 (= 21,6%)	392 + (28) (= 78,4%)	536
5	183 (= 23,1%)	579 + (31) (= 76,9%)	793
III. Unterklasse (T/A, d. h. <i>apetala</i> = <i>typica</i>)			
1	90 (= 51,7%)	79 + (5) (= 48,3%)	174
2	140 (= 47,9%)	122 + (30) (= 52,1%)	292
3	120 (= 47,8%)	109 + (22) (= 52,2%)	251
4	230 (= 45,5%)	237 + (39) (= 54,5%)	506
5	58 (= 40,6%)	72 + (13) (= 59,4%)	143

Anmerkung. Die in Klammern stehende Ziffer in der III. Spalte (*typica*) gibt die Zahl von kurzlippigen Köpfchen und Köpfchenchimären an, welche hier vorläufig unter *typica* eingerechnet sind.

Es fragt sich nun: Besteht zwischen den zu jeder von diesen Unterklassen gehörenden Individuen und der Zahl von daraus hervorgehenden Nachkommenarten eine positive Korrelation? D. h. werden die aus 1., 2. und 3. Unterklasse entstehenden Nachkommen größtenteils zur 1., 2. bzw. 3. gehören? Um diese Frage zu beantworten habe ich an einer Anzahl von Chimären jeder Klasse, welche zur F₂-Generation gehören, die Samen geerntet und die daraus hervorkommenden F₃-Nachkommen auf ihre Zugehörigkeit zu einer Unterklasse bestimmt. In der II. Spalte der Tabelle VA habe ich für jede Eltern-Nr. die Unterklasse, zu welcher sie gehört, angegeben (z. B. 23-1 T/A, 24-1 A' usw. usw.); die Nachkommenzahl davon wird für jede Unterklasse gesondert zusammenaddiert. In Tabelle VII, welche einen kurzen Auszug aus Tabelle VA darstellt,

¹⁾ Um die Meinung der Ausdrücke „zahlreicher“, „ungefähr gleich in Zahl“ usw. etwa zu präzisieren, werde ich unten je fünf Zahlenbeispiele aus jeder Unterklasse angeben.

sind die gesamten Zahlen von Nachkommen, welche aus allen Eltern der drei Unterklassen stammten, gesondert zusammengefaßt, und zwar zu *typica* (T) und nicht-*typica* (NT) (= Chimären + *apetala*) eingeteilt.

Tabelle VII

F ₂ -Eltern	F ₃ -Nachkommen				
	T	NT	Summe	% T	% NT
T'	377	203	580	65,00	35,00
T/A	583	161	744	78,36	21,64
A'	592	102	694	85,30	14,70

Aus der Tabelle kann man klar sehen, daß die angedeutete positive Korrelation nicht besteht, indem bei allen untersuchten Chimären, zu welcher der drei Unterklassen sie auch gehören mögen, deren Nachkommen immer größtenteils *typica* sind. Daß die *apetala*- sowie sekundären *typica*-Pflanzen mit Chimären darin übereinstimmen, daß ihre Nachkommenschaft ebenfalls meistens aus *typica* besteht, haben wir oben gesehen.

Alle soeben erwähnten Tatsachen sind gut verständlich, wenn man den beträchtlichen Mutabilitätsunterschied zwischen den Vorgängen *apetala* → *typica* einerseits und *typica* → *apetala* andererseits in Betracht zieht. Wie wir oben geschildert haben, pflegen die Mutationen (*typica* → *apetala*) sowie die Rückmutationen (*apetala* → *typica*) bei sekundären *typica*- bzw. *apetala*-Nachkommen häufig einzutreten, wobei die Rate der Rückmutationen die der Mutationen weit übertrifft (vgl. S. 529), in anderen Worten sind hier die Mutationsvorgänge hauptsächlich aus *apetala* nach *typica* gerichtet und nicht umgekehrt. Die notwendige Folge davon muß die Entstehung der überwiegend großen Anzahl von *typica*-Nachkommen aus irgendeinem Individuum sein.

Wir haben oben auch gesehen, daß unter der Nachkommenschaft von sekundären *apetala* und *typica* sowie Chimären selbst, die fast stets vorhandenen Chimären weit weniger vertreten sind als die *typica*-Pflanzen (vgl. Tab. II und VA—B). Dies rührt offenbar davon her, daß die Zahl von Pflanzen, welche in ihrem Soma von der Mutation betroffen werden, bedeutend kleiner sind als dieselben, welche in ihrem generativen Gewebe mutieren, denn der erstere Vorgang wird die Chimären und der letztere die normalen Pflanzen liefern.

Einige weitere Experimente mögen auch noch von einigem Interesse sein. Ich habe nämlich an einer Anzahl Blütenstandschimären die Samen aus *typica*- und *apetala*-Köpfchen jedes Individuums gesondert gesät, um kennen zu lernen, ob das Zahlenverhältnis der daraus produzierten beiden Nachkommenarten voneinander in merklichem Grade verschieden sein wird. In Tabelle VA ist jede Nummer in a und b geteilt, wovon a die Nachkommenzahl aus *typica*- und b dieselbe aus *apetala*-Köpfchen an derselben Nummer angibt. Wenn man die Nachkommenzahl aus a und b aller Nummern addiert, so hat man:

Tabelle VIII

	Nachkommen aus <i>typica</i> - Köpfchen (= a)	Nachkommen aus <i>apetala</i> - Köpfchen (= b)
<i>Typica</i>	887 (= 82,13%)	665 (= 80,41%)
Nicht- <i>typica</i>	193 (= 17,87%)	162 (= 19,59%)
Summe	1080	827

D. h., während bei *typica*-Köpfchen die Mutabilität (*typica* → nicht-*typica*, s. II. Spalte der obigen Tab.) bloß ungefähr 18 % beträgt, ist dieselbe bei *apetala*-Köpfchen (nicht-*typica* → *typica*, s. III. Spalte der Tab.) viel höher, nämlich ungefähr 80 %. Wenn man die Standardfehler dieser beiden Prozentzahlen und ihre Differenz errechnet, haben wir

$$\begin{aligned}
 &17,87 \% \pm 3,83 \text{ (aus } \textit{typica}\text{)} \\
 &80,41 \% \pm 3,74 \text{ (aus } \textit{apetala}\text{)} \\
 &\text{Differenz} = 62,54 \pm 5,35
 \end{aligned}$$

So daß $\frac{\alpha}{\sigma} = 11,7$, was für das Vorhandensein eines bedeutenden Unterschiedes zwischen beiden Mutabilitätsgraden spricht. In Worten ausgedrückt, zeigt das ganze, daß die Mutabilität des *typica*-Köpfchens beträchtlich kleiner ist als dieselbe des *apetala*-Köpfchens an ein und demselben Individuum. Die merkwürdige Tatsache, wobei verschiedene Blütenköpfchen an ein und derselben Chimärenpflanze die voneinander beträchtlich verschieden zusammengesetzten Nachkommenschaften ergeben, könnte etwas fremdartig scheinen, doch wird es vielleicht verständlich, wenn man das Wesen der Chimären bedenkt, die als aus genotypisch verschiedenen Pflanzenindividuen zusammengesetzten Gebilde aufzufassen sind.

VII. Zur Frage nach der genotypischen Zusammensetzung und dem Wesen der Mutation bei unseren Pflanzen

Bisher habe ich in diesem Aufsatz bloß die von mir tatsächlich beobachteten Einzelheiten geschildert. Jetzt werde ich dagegen auf Grund derselben die genotypische Zusammensetzung von *typica*, *apetala* und Chimären sowie das Wesen der Genumwandlung bei der Mutation und Rückmutation auseinandersetzen. Indem alle unsere Pflanzen sich immer parthenogenetisch fortpflanzen, gibt es keine Möglichkeit, Bastardierungsexperimente durchzuführen, so daß man die genotypische Natur nicht direkt experimentell nachweisen kann. Man ist also zu einem Beweis auf indirektem Wege gezwungen¹⁾.

¹⁾ Indem bei gewissen Cladoceren, wobei wie oben angedeutet, einige Mutationen von Banta und Wood während der parthenogenetischen Generation beobachtet wurden, außer derletzteren auch die geschlechtliche Generation vorhanden ist, konnten beide Forscher die Dominanz oder Rezessivität solcher Mutantmerkmale feststellen (s. Amer. Nat. 67, 1933, S. 73), was jedoch bei unsren sich immer parthenogenetisch fortpflanzenden Pflanzen un-ausführbar ist.

Es fragt sich vor allem, welches von beiden Merkmalen, *typica* oder *apetala*, dominant bzw. rezessiv ist und dementsprechend ob unsre zum ersten Male aufgefundene Mutation von *typica* nach *apetala* eine dominante oder rezessive war. Wenn nun, wie ich glaube, alle oben geschilderten Einzelheiten auf Grund der einen oder anderen Annahme verständlich gemacht werden könnten, so muß doch in der Natur unter beiden Merkmalen das eine dominant und das andere rezessiv sein. Welches Merkmal dürfen wir hier für dominant und das andere halten? Dabei gehe ich zunächst von der ganz natürlich scheinenden Annahme aus, daß die ursprüngliche wildwachsende *typica*-Pflanze hinsichtlich des in Rede stehenden Blütenköpfchenmerkmals sich im homozygoten Zustande befindet, so daß sie z. B. als AA oder aa zu bezeichnen ist, je nachdem sie gegen *apetala* als dominant oder rezessiv aufgefaßt wird. Im ersten Falle sei *typica* AA, *apetala* aa, und dementsprechend ist die von uns beobachtete Entstehung von *apetala* aus *typica* einer Mutation von AA in aa zu verdanken (rezessive Mutation). Im zweiten Falle dagegen sei *typica* aa, *apetala* AA oder Aa, weshalb die bei der Entstehung von *apetala* erfolgte Mutation als die von aa in AA oder Aa betrachtet werden muß (dominante Mutation), indem in diesem Falle, wenn A über a vollständig dominiert angenommen wird, Aa eine heterozygote, äußerlich ganz AA-ähnliche *apetala*-Pflanze darstellen wird. Unter der letzteren Annahme ist die mit der ersteren verknüpfte Vorstellungsschwierigkeit der gleichzeitigen Umwandlung von zwei Genen AA \rightarrow aa nicht vorhanden. Nichtsdestoweniger möchte ich mich eher für die Ansicht der dominanten Natur von *typica* als die der anderen Alternative entschließen, und zwar auf Grund der aus verschiedenen anderweitigen Untersuchungen gefolgerten Analogien. Erstens dominiert danach in den meisten Fällen das phylogenetisch ältere Merkmal über das jüngere, wenn es auch dabei keineswegs an Ausnahmen fehlt; zweitens, wie man oben gesehen hat, treten bei uns die Rückmutationen sehr häufig auf, und in fast allen bisher studierten Fällen, sowohl im Pflanzen- als Tierreich, ist ihr Gang aus rezessiv nach dominant¹⁾.

Soeben habe ich gesagt, daß die Mutation AA \rightarrow aa stattgefunden haben wird, d. h. die gleichzeitige Umwandlung von zwei Genen. Um die Vorstellungsschwierigkeit dieser Annahme zu vermeiden, könnte man vielleicht an die Ausbildung von aa aus AA durch zwei nachfolgende Genumwandlungen denken, so z. B. AA \rightarrow Aa im ersten Jahre und dann Aa \rightarrow aa im zweiten. Diese letztere Annahme, welche die Vorstellung der in Rede stehenden Mutation etwas leichter machen könnte, ist aus dem folgenden Grunde ausgeschlossen. Wenn nämlich danach angenommen wird, daß eine einzige Aa-Mutante im ersten Jahre entstanden ist, werden daraus im nächsten eine Anzahl von Aa-Nachkommen hervorkommen, welche von Jahr zu Jahr allmählich zunehmen werden (Parthenogenesis!), und deshalb wegen der sogleich zu besprechenden ungemein hohen Mutabilität des a-Gens müßten zahlreiche *apetala*- oder Chimärenpflanzen er-

¹⁾ Ganz neuerdings wurde bei *Cosmos bipinnatus* (eine Komposite) die Dominanz des *typica*-Merkmals über das *apetala* experimentell bewiesen, wobei es übrigens zwischen beiden sich um einen unifaktoriellen Unterschied handelte (Miyake u. a.).

scheinen. Wir haben demgegenüber schon erwähnt, daß weder vor noch nach dem Jahre 1928 (Jahr des ersten Erscheinens von mut. *apetala*) auch nur eine einzige *apetala* oder Chimäre im wilden Zustande von uns beobachtet werden konnte, was zu den Resultaten der obigen Annahme im starken Widerspruch steht. Es sei außerdem hier bemerkt, daß der unmittelbare Übergang eines homozygoten dominanten Zustandes in den ebenfalls homozygoten entsprechenden rezessiven bei Pflanzen anderswo in der genetischen Literatur nicht ganz fehlt, obgleich es sich dabei um normale geschlechtliche Pflanzen handelte¹⁾. Alle geschilderten Diskussionen sind somit auf die Annahme gegründet, welche die Entstehung von *apetala* aus *typica* auf eine rezessive Mutation $AA \rightarrow aa$ zurückführt, wenn ich natürlich auch kein allzu großes Gewicht auf diese bloß auf Analogien gegründete Annahme legen möchte. Übrigens ist hinzuzufügen, daß es für unsere Diskussion fast gleichgültig sein dürfte, ob das Merkmal dominant oder rezessiv ist, da die eine oder andere Annahme alles fast gleicherweise mit kleinen Modifikationen erklären kann.

Oben haben wir gesehen, daß die aus der im Jahre 1928 erschienenen *apetala*-Mutante entstandenen sekundären *apetala*-Nachkommen durch eine sehr hohe Mutabilität ausgezeichnet sind. Indem mut. *apetala* jetzt genotypisch als aa betrachtet wird, stellt ihre Rückmutation nach *typica* die Genumwandlung von a zu A dar, weshalb daraus zuerst die heterozygoten *typica*-Nachkommen Aa entstehen werden. Die in Rede stehende hohe Mutabilität von *apetala* bedeutet somit im Grunde eine ungemein hohe Mutabilität des a -Genes. Die hohen Mutationsraten 56 % und 71 %, im Mittel 63,5 %, welche wir bei der Rückmutation von *apetala* nach *typica* der F_1 bzw. F_2 -Generation nachgewiesen haben (vgl. Tab. I und Tab. IIB), sind nichts anderes als die des a -Genes (d. h. $a \rightarrow A$). Die Mutationsrate von *typica* nach *apetala* dagegen, welche wir bei der Mutation von sekundären *typica* nachgewiesen haben und der des A -Genes entspricht ($A \rightarrow a$), und welche bloß 4 % beträgt (S. 529) ist erheblich niedriger als bei der soeben zitierten umgekehrten Genumwandlung $a \rightarrow A$.

Weiter haben wir oben gesehen, daß die Nachkommen aus irgendeinem Individuum, ob *typica* oder *apetala*, immer größtenteils aus *typica* bestehen, was leicht zu verstehen ist, wenn man bei den ungemein häufig in unsren Pflanzen eintretenden Genumwandlungen die soeben erwähnte große Überlegenheit der Rate der Rückmutation $a \rightarrow A$ über die der Mutation $A \rightarrow a$ in Betracht zieht.

¹⁾ Vgl. Ikeno (1923). Bezüglich der Mutation in den geschlechtlichen Pflanzen wird im allgemeinen angenommen, daß die Genumwandlung in den Gametenzellen geschieht. Danach muß der Verlauf des unmittelbaren Überganges von dem homozygoten dominanten in den ebenfalls homozygoten rezessiven Zustand bei geschlechtlichen Pflanzen so aufgefaßt werden, daß vor allem die Genumwandlung beide an männlicher und weiblicher Seite erfolgt und dann gerade die Vereinigung von mutierten Gameten des anderen Geschlechts stattfindet. Bei der in Rede stehenden Mutation der parthenogenetischen Pflanzen dagegen, wobei keine Gametenbildung zu beobachten ist, braucht man anzunehmen, daß eine gleichzeitige Umwandlung eines in der Keimzelle (oder in der Zelle der Schicht, woraus das generative Gewebe entstehen wird) enthaltenen Genpaares zustande kommt, was viel einfacher und dementsprechend viel leichter vorstellbar sein dürfte, als beim obengenannten Falle der geschlechtlichen Pflanzen.

Da die Chimärenbildungen zugleich die *typica*- und *apetala*-Merkmale äußern, ist es ohne weiteres klar, daß sie beide A und a enthalten. Es fragt sich: Was sie von den heterozygoten *typica*-Pflanzen Aa¹⁾ unterscheiden wird? Warum zeigen die Chimären beiderlei Merkmale, während man bei den letzteren davon bloß einerlei (d. h. *typica*) beobachten kann, trotzdem beide Individuenarten gleicherweise mit A und a ausgestattet sind? Wie oben geschildert, ist die Ausbildung von Chimären dadurch verursacht, daß die Mutationen und Rückmutationen im Soma erfolgen, und deshalb ist es nicht unwahrscheinlich, daß dabei gewisse Gene enthalten sind, welche solche eigentümliche Mutationen ermöglichen²⁾. Wenn diese Annahme wirklich zutreffen würde, mag der Unterschied zwischen den Chimären einerseits und der heterozygoten *typica* andererseits hauptsächlich auf die An- bzw. Abwesenheit solcher Nebengene beruhen. In der F₁-Generation haben wir bei uns gar keine Chimären bekommen (vgl. Tab. I), während wir in den nachfolgenden Generationen fast immer eine mehr oder minder große Anzahl derselben gefunden haben. Woraus man es wahrscheinlich betrachten könnte, daß bei unseren Pflanzen, unter der Voraussetzung der dominanten Natur solcher Nebengene sie erst zum Ende der F₁- oder im Anfang der F₂-Generation an gewissen Individuen neuentstanden und in die Nachkommen übergegangen sind.

Die Experimente über die Blütenstandschimären haben uns gelehrt, daß die Nachkommen aus irgendwelchen Sorten derselben größtenteils zu *typica* gehören. Weiter, bei dem Versuch, wo man die Samen aus *apetala*- und *typica*-Köpfchen an ein und demselben Chimärenindividuum getrennt sät, hat man gesehen, daß die Mutabilität weit größer bei ersteren als bei letzteren ist, so daß in beiden Fällen die Nachkommenschaft auch größtenteils aus *typica*-Pflanzen zusammengesetzt ist. Alle diese Tatsachen deuten wieder unzweideutig auf die hohe Mutabilität des a-Genes hin, insofern als sie einfach darin beruhen, daß die Rückmutation a → A die Mutation A → a an Häufigkeit weit übertrifft.

VIII. Chromosomenzahl

Die Chromosomenzahl unsrer Pflanzensippen wurde von K. Suzuki und I. Taguti in hiesigem Institute an Wurzelspitzen untersucht. Das Material wurde durch starkes Flemming-Gemisch fixiert und die Schnitte nach der bekannten Eisenhämatoxylin-Methode behandelt. Die beiden obengenannten Forscher haben an den Wurzelspitzenkernen der wildwachsenden Mutterart *typica* 26 und an demselben von mut. *apetala* 27 Chromosomen beobachtet (Fig. 7a und b). Der Nachweis von 26 Chromosomen bei *typica* bestätigt die alte Angabe Taharas (a. a. O.). Nebenbei sei hier bemerkt, daß diese Zahlenangabe nicht nur für die somatischen, sondern auch für die generativen Zellen unsrer parthenogenetischen Pflanzen zutrifft, da keine Reduktionsteilung stattfindet.

¹⁾ Da bei unsren Pflanzen keine Bastardierung ausführbar ist, ist es kaum möglich, zwischen AA- und Aa-*typica* sicher zu entscheiden, und wir werden uns dabei immer mit dem Phänotyp befriedigen müssen. Doch gibt es gar keinen Grund am Vorkommen von heterozygoten *typica*-Pflanzen zu zweifeln, so z. B. werden die aus Rückmutation der allerersten mut. *apetala* hervorgegangenen *typica*-Pflanzen (vgl. Tab. I) wahrscheinlich größtenteils heterozygot sein.

²⁾ Demerec, welcher bei *Drosophila virilis* das Verhalten von sich auf die Flügelform beziehenden hochmutablen Gene eingehend studiert hat, hat ein besonderes Gen aufgefunden, welches die somatische Rückmutation von „*a*-miniature“ Flügel nach dem wilden auslöst, um damit die Fliegen mit den mosaikartig aus wildem und „*a*-miniature“ Typ zusammengesetzten Flügel entstehen zu lassen.

Die soeben festgestellte Tatsache, daß die Chromosomenzahl von *typica* und *apetala* um eine Einheit verschieden ist, fällt uns sehr auf, und man möchte fragen: Muß man diese abweichende Chromosomenzahl der *apetala*-Sippe als die unmittelbare Ursache, welche die Produktion ihres charakteristischen Köpfchenmerkmals veranlaßt, auffassen. Dies könnte man vielleicht bejahen, wenn der *typica*-Charakter stets mit dem 26chromosomigen Kerne verknüpft sein würde, was aber hier keineswegs der Fall ist. Suzuki und Taguti haben nämlich ge-

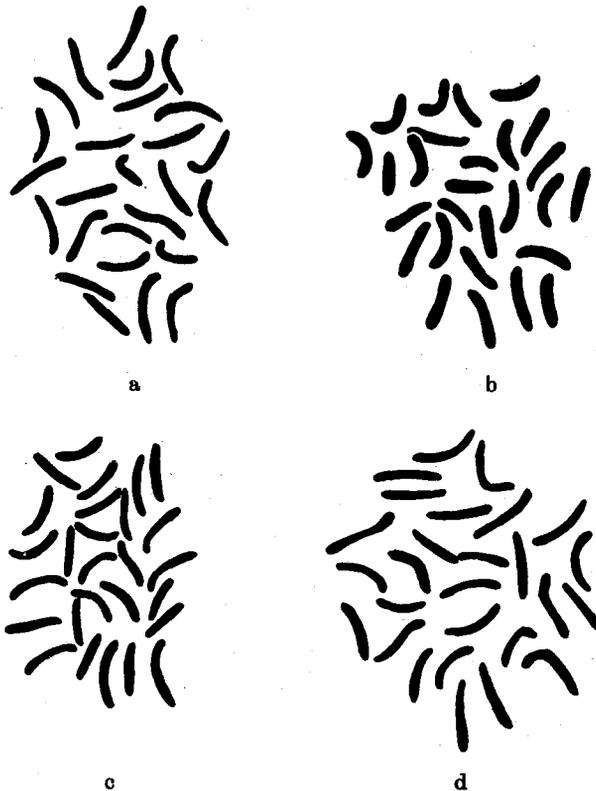


Fig. 7. Chromosomenbild im Wurzelspitzenkerne bei: a) wildwachsender *typica* b) *apetala*; c) einer sekundären *typica*; d) einer Chimäre. Alle ungefähr 1600 mal vergrößert. Von Suzuki gezeichnet

funden, daß auch bei den Chimären- sowie den sekundären *typica*-Individuen die Chromosomenzahl 27 beträgt, ebenso wie bei *apetala* (Fig. 7 d und c). Da sich die sekundären *typica*-Pflanzen äußerlich nicht wesentlich von der Mutterart unterscheiden, ist es erwiesen, daß das *typica*-Merkmal nicht immer mit dem 26chromosomigen Kerne korreliert ist. Der Chromosomenzahlunterschied zwischen beiden Sippen wird deshalb in keiner unmittelbaren Beziehung zum Hervorrufen des *typica*- bzw. *apetala*-Charakters stehen, welches eigentlich der Wirkung des A- und a-Genes zu verdanken ist, wie oben ausführlich erörtert. Meiner Ansicht

nach wäre aber dabei doch die Beteiligung des obengenannten Chromosomenverhältnisses in gewisser Hinsicht nicht völlig ausgeschlossen. Ich erinnere nämlich an die hohe Stabilität der wildwachsenden Mutterart *typica* einerseits und die hohe Mutabilität von mut. *apetala* und ihrer Abkömmlinge andererseits. Die außerordentlich große Mutabilität der letzteren steht im auffallenden Gegensatz zur hohen Stabilität der ersteren, welche sicher lange Zeit ganz konstant geblieben war, und soweit meine Kenntnisse reichen nur einmal im Jahre 1928 mutiert hatte. Indem wir bei der Mutterart 26 Chromosomen beobachten, während bei der *apetala*-Mutante und daraus entstandenen sekundären *typica*- und Chimären-Pflanzen wir deren 27 sehen, liegt die Annahme nahe, daß die Entwicklung dieses „unbalanced“ Chromosomensatzes $2n + 1$ ($2 \times 13 + 1$) zur Störung des Gleichgewichtes des ganzen Genbestandes und infolgedessen zur Erschütterung der Stabilität der ursprünglichen *typica*-Pflanze geführt hat, welche dank dem Vorhandensein des „balanced“ Chromosomensatzes $2n$ seit langem erhalten worden war. Das Resultat dieser Störung war das Eintreten einer Mutation, wodurch eine mit einem hochmutablen a-Gen ausgestattete *apetala*-Pflanze neu entstanden war. Oben haben wir gesehen, daß die Mutabilität der aus dieser *apetala*-Mutante hervorgegangenen Nachkommen, ob *apetala* oder *typica* oder Chimären, eigentlich der Wirkung des darin enthaltenen a-Genes zuzuschreiben ist, und es wäre nicht unwahrscheinlich, daß dies nicht nur der inhärenten Eigenschaft dieses Genes zu verdanken ist, sondern weiter durch diesen „unbalanced“ Chromosomensatz mehr oder weniger unterstützt werden würde. Wie solcher „unbalanced“ Chromosomensatz ursprünglich entstanden ist, ist nicht sicherzustellen. Doch da könnte eine kleine Unregelmäßigkeit bei einer Kernteilung schuldig sein, welche bei parthenogenetischen Pflanzen natürlich immer als Äquationsteilung verläuft. Sie könnte darin bestehen, daß unter den $2n$ ($n = 13$) während der Metaphase in der Äquatorialgegend der Kernspindel liegenden Chromosomenpaare irgend eines zufällig nach einem bestimmten Pol zusammenwandert, statt normalerweise an die beiden entgegengesetzten gleichmäßig verteilt zu werden. Die Folge davon muß die Entstehung eines $(2n + 1)$ -chromosomigen Zellkernes an diesem Pol sein, und die Zygote, welche denselben bekommt, mag wohl der *apetala*-Mutante entsprechen. Was das Schicksal der nach dem anderen Pol zugewanderten $(2n - 1)$ Chromosomen betrifft, ob daraus ein $(2n - 1)$ -Zellkern zur Ausbildung kommen wird, und weiter, ob es irgend eine Zygote gibt, welche ihn bekommt und trotz des Chromosomdefizits dieses Zellkernes zur normalen Entwicklung gelangen kann, wie es tatsächlich bei *Drosophila melanogaster* oder *Datura Stramonium* bekannt ist — alle solche Fragen müssen zurzeit offen bleiben.

Kurz, das Eintreten des charakteristischen *apetala*-Merkmals ist nicht direkt der Wirkung der abweichenden Chromosomenzahl zuzuschreiben, sondern es ist als der indirekte Effekt des dadurch ermöglichten Mutationsvorganges aufzufassen. In anderen Worten, bei der allerersten Entstehung von *apetala* aus wildwachsenden *typica* waren zwei getrennte Vorgänge im Spiele, nämlich 1. die Genmutation $A \rightarrow a$ und 2. die in Rede stehende Produktion eines überzähligen Chromosoms. Es ist ohne weiteres klar, daß unter diesen Vorgängen der

letztere als der primäre aufgefaßt werden muß, indem, wenn unsre oben angedeutete Annahme zutreffen wird, die Genmutation erst ermöglicht werden wird, nachdem die Chromosomenzahlvermehrung erfolgt war.

Oben (S. 528) haben wir gesehen, daß eine gewisse Anzahl von F_2 *typica*-Pflanzen auch in F_3 ausnahmsweise sich ganz konstant verhielten, trotzdem die sekundären *typica*-Pflanzen, soweit untersucht, meistens außer eigenen Formen die anderen produzieren. Wie solche Stabilität hier bedingt wird, haben wir nicht feststellen können. Wenn aber die Chromosomenzahl 26 die Stabilität der Pflanzen veranlassen kann, wie oben erwähnt, wäre es höchst wahrscheinlich, daß wir bei jeder dieser *typica*-Pflanzen diese Zahl beobachten können. Leider sind alle diese Individuen schon entfernt worden, als die in Rede stehende Stabilität der sekundären *typica*-Pflanzen beobachtet worden war, und wir können darüber keine Untersuchungen durchführen.

IX. Zusammenfassung

Fassen wir schließlich das oben über die Mutationen und Rückmutationen Gesagte kurz zusammen. Die wildwachsende *typica*- Sippe von *Erigeron annuus*, welche ursprünglich hier aus Nordamerika eingeführt worden ist, ist hinsichtlich ihres Blütenköpfchenmerkmals genotypisch als AA zu deuten und wird mit dem 26chromosomigen Kerne ausgestattet. Im Laufe ihrer langen Phylogenie trat einmal bei einem Individuum derselben plötzlich die Produktion eines überzähligen Chromosomes in seinem Chromosomensatz ein, wodurch das Mutieren beider im weiblichen Keimzellkerne (oder im Kerne irgend einer Zelle, welche mit anderen die zum generativen Gewebe sich entwickelnde Schicht zusammensetzt) enthaltenen Gene AA zu aa ermöglicht wurde. Das Resultat davon war die Entwicklung eines einzigen Stockes abweichender Form im Jahre 1928 unter vielen Tausenden wildwachsenden *typica*-Pflanzen, nämlich mut. *apetala*, welche durch sehr kurze Ausbildung der zungenförmigen Randblüten charakterisiert ist. Was das neuentstandene a-Gen besonders auszeichnet, ist seine ungemein hohe Mutabilität, wodurch es vorkommt, daß alle mit diesem Gen ausgestatteten Individuen, d. h. die soeben genannte mut. *apetala* sowie alle daraus produzierten *apetala*-Nachkommen sich niemals ganz konstant erweisen (Rückmutation!), wobei die Rate des Mutierens sehr hoch ist. Die Mutationen von sekundären *typica* nach *apetala*, welche durch die Genumwandlung $A \rightarrow a$ bedingt werden, wurden auch wahrgenommen, wobei aber die Mutationsrate beträchtlich niedriger als bei dem Vorgang $a \rightarrow A$ ist. Da die Mutationen und Rückmutationen nicht nur im generativen, sondern auch im somatischen Gewebe erfolgen können, entstehen Chimären verschiedener Sorten in denkbar verschiedenen Abstufungen. Nachdem die Rückmutationen $a \rightarrow A$ weit die Mutationen $A \rightarrow a$ an Häufigkeit übertreffen, sind die im Laufe der Lebensgeschichte unsrer Pflanzen ungemein häufig stattfindenden Genumwandlungen vorwiegend nach der Richtung $a \rightarrow A$ gerichtet und nicht umgekehrt. Die notwendige Folge davon ist die von uns beobachtete merkwürdige Tatsache, daß die Nachkommenschaften aus *apetala*, *typica* und verschiedenen Chimärenarten darin übereinstimmen, daß sie immer vorwiegend aus *typica*-Individuen bestehen.

Kurz, die bei unsren Pflanzen beobachtete Genumwandlung ist eine sogenannte mutable Mutation. Die Nachkommenschaften erwiesen sich fast niemals ganz konstant. Dieses eigentümliche Verhalten kommt eben wegen der Mutabilität des a- und A-Genes, besonders des ersteren, zustande. Dieser hohen Mutabilität liegt höchst wahrscheinlich die Wirkung des „unbalanced“ Chromosomensatzes ($2n + 1$) zugrunde, welche vor allem zur Gleichgewichtsstörung des Genenbestandes beigetragen hat.

Die in der vorliegenden Abhandlung geschilderten Untersuchungen wurden durch die Unterstützung seitens der Teikoku Gakusiin (Kaiserliche Akademie Japans) ermöglicht, wofür ich hier derselben meinen besten Dank abstaten möchte. Ebenso möchte ich meinem Assistenten, Herrn Taguti, bestens danken für seine Mühe bei der Herstellung der Photographien und Zeichnungen. Ebenso danke ich auch bestens den Herren Oka und Suzuki für ihre Mitwirkung bei zytologischen Arbeiten.

Zitierte Literatur

- Banta, A. M. and Wood, R. Thelma, Inheritance in parthenogenesis and in sexual reproduction in *Cladocera*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. Suppl.-Bd. I, 1928, S. 391.
- Baur, E., Untersuchungen über Faktormutationen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl., 41, 1926, S. 47.
- Demerec, M., The behavior of mutable genes. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. Suppl.-Bd. I, 1928, S. 183.
- Holmgren, Ivar, Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. Kungiga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Neue Folge. 59, 1918—1919, Nr. 7.
- Ikeno, Seiitirô, Erblchkeitsversuche an einigen Sippen von *Plantago major*. Japanese Journal of Botany, 1, 1923, S. 193.
- McDonald, Clinton C., A study of seed development in three species of *Erigeron* with special reference to apogamy. Bulletin of the Torrey Botanical Club. 54, 1927—28, S. 479.
- Miyake, Kiichi, etc., Genetic experiments with *Cosmos*. II. Proc. Imp. Acad. 10, 1934, S. 33.
- Ostenfeld, C. H., Some experiments on the origin of new forms in the genus *Hieracium* sub-genus *Archieracium*. Journal of Genetics, 11, 1921, S. 117.
- Söderberg, Erik, Bemerkungen zur Nomenklatur der parthenogenetischen *Erigeron*-Arten. Svensk Botanisk Tidskrift, 23, 1929—1930, S. 261.
- Tahara, Masato, Parthenogenesis in *Erigeron annuus* Pers. Botanical Magazine, Tokyo, 29, 1915, S. 245.
- , Cytologische Studien an einigen Kompositen. Journal of the College of Science. Imperial University of Tokyo, 43, 1921, Art. 7.
- Terao, Hiroshi, On mutation in the "large-grained" rice, especially regarding the frequency of allelomorphic transformation. Autoref. Japanese Journal of Botany, 1, 1923, Abstracts S. 47, Nr. 117 (engl.) Original. Japanese Journal of Genetics, 1, S. 127 (japan.)