

# DER ZÜCHTE

3. JAHRGANG

MAI 1931

HEFT 5

(Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung und Samenkunde, Maslowka, Post Kosin, USSR.)

## Resultate eines dreijährigen Röntgenversuchs mit Weizen.

Von L. N. Delaunay.

Der Versuch wurde im Frühling 1928 angestellt. Es wurden 149 junge Ähren von zwei Weizenlinien röntgenisiert: einer unbegrannten weißährigen weißkörnigen mit unbehaarten Ähren und behaarten Blättern — *Triticum vulgare albidum* 0604 der Versuchsstation Saratow (50 Ähren) und einer begrannten weißährigen weißkörnigen mit behaarten Ähren und unbehaarten Blättern — *Triticum durum melanopus* 069 der Versuchsstation Krassnokutsk (99 Ähren); beide sind Sommerformen. In den Jahren 1929 und 1930 wurden neue Ähren der Röntgenbestrahlung unterworfen. Hier wird nur über die Ergebnisse des ersten Versuchs berichtet werden, und zwar nur über die Nachkommenschaft von *Trit. vulg. albidum*, die ich selbst studiert habe; die Untersuchung der Nachkommenschaft von *Trit. dur. melanopus* übergab ich im März 1930 meinen Schülern.

Ich bezeichne durch P die Generation, die dem experimentellen Einwirken unterworfen wurde, durch  $F_1$ ,  $F_2$  usw. die nachfolgenden Generationen. Folglich hatte ich in meinem Versuche P im Jahre 1928,  $F_1$  im Jahre 1929 und  $F_2$  im Jahre 1930. In  $F_2$  können wir den Versuch im gewissen Grade schon als vollendet betrachten, da sich in dieser Generation bereits alle Mutationen äußern, darunter auch die recessiven Transgenationen (Faktormutationen), während in  $F_1$  die neuen recessiven Gene noch mit ihren dominanten „Partnern“ bedeckt sind. Außerdem lassen sich in  $F_2$  die zweifelhaften Formen prüfen, die in  $F_1$  vorkamen.

Im Jahre 1928 wandte ich eine Dosierung der X-Strahlen an, ungefähr die gleiche, welche MÜLLER (1928) angegeben hatte, und zwar: 50 kV, 5 mA, Abstand der Objekte von der Antikathode 25 cm, Aluminiumfilter 1 mm dick, Expositionsdauer von 1—3 Stunden, das große Rohr von COOLIDGE mit Wolframantikathode. Aller Wahrscheinlichkeit nach müssen diese Dosen für Weizen als zu stark anerkannt werden, denn in meinem Versuch war die Mehrzahl der Ähren vollkommen sterilisiert; von 99 bestrahlten Ähren von *Trit. durum melanopus* gaben einige Körner nur 25, d. h. nur 27% von der Gesamtzahl; von 50 bestrahlten Ähren von

*Trit. vulgare albidum* gaben Körner nur 17, d. h. 34%; in den übrigen Ähren verwelkten die Fruchtknoten, manchmal erst nach einem kurzen Auswachsen. Infolge eines solchen Ergebnisses wurde die Dosierung im Jahre 1929 verringert, und zwar wurde die minimale Exposition bis auf eine  $\frac{1}{2}$  Stunde (statt einer Stunde im Jahre 1928) gebracht; im Jahre 1930 wurde die minimale Exposition noch mehr reduziert (bis zu  $7\frac{1}{2}$  Minuten)<sup>1</sup>.

Es stellte sich heraus, daß der Sterilisierungsgrad der Ähren um so höher ist, je später sie bestrahlt werden. Ich führe hier einige Angaben aus meinem Versuch vom Jahre 1929 an:

### *Triticum durum melanopus.*

Die Kontrollähren gaben im Durchschnitt zu je 34,7 Körner pro Ähre.

Ähren, die bestrahlt wurden

am 8. VI.	gaben 30,6 Körner pro Ähre
„ 11. VI.	„ 26,3 „ „ „
„ 14.—15. VI.	„ 17,2 „ „ „
„ 20. VI.	„ 2,0 „ „ „
„ 4. VII. <sup>2</sup>	„ 0,0 „ „ „

im Durchschnitt.

### *Triticum vulgare albidum.*

Die Kontrollähren gaben im Durchschnitt zu je 26,4 Körner pro Ähre.

Ähren, die bestrahlt wurden

am 8. VI.	gaben 16,7 Körner pro Ähre
„ 13. VI.	„ 21,0 „ „ „
„ 19. VI.	„ 11,0 „ „ „
„ 22. VI.	„ 7,0 „ „ „
„ 23. VI.	„ 5,3 „ „ „
„ 30. VI. <sup>2</sup>	„ 0,0 „ „ „

im Durchschnitt.

<sup>1</sup> Alle Röntgenséance wurden im Röntgeninstitut zu Kiew durchgeführt; dem ganzen Personal des Instituts und vor allem dem Direktor des Instituts, Herrn Prof. J. P. TESLENKO, dem Vorsteher des Biologischen Laboratoriums des Instituts, Herrn Prof. N. M. WOSKRESSENSKY, und der Laborantin des Instituts, Fräulein N. E. KIRITSCHINSKA, spreche ich hiermit meinen herzlichsten Dank aus.

<sup>2</sup> Stadium der vollen Ährenblüte (einige Fruchtknoten sind schon bestäubt). 1929 und 1930 erhielt ich bei Anwendung reduzierter Dosen von den in diesem Stadium bestrahlten Ähren doch einige Körner.

Immerhin sind von den bestrahlten Ähren 770 Körner erhalten worden: 548 vom harten Weizen und 222 Körner vom weichen. Diese Körner dienten als Ausgangsmaterial für die Arbeit im Jahre 1929. Von 548 Körnern des harten Weizens keimten 3 nicht und 49 Pflanzen gingen zu verschiedenen Zeiten von verschiedenen Ursachen zugrunde; von 222 Körnern des weichen Weizens keimten 2 nicht und 18 Pflanzen kamen um; 496 Pflanzen vom harten Weizen und 202 vom weichen, also im ganzen

Weizenpflänzchen von dieser Operation keinen Schaden erleiden, wenn nur die ganze Prozedur mit genügender Sorgfalt ausgeführt wird. Bei Anfertigung der Präparate wurde folgende Methodik angewandt: 1. es wurden besonders dicke (20—30  $\mu$ ) Mikrotomschnitte angefertigt, um auf den Präparaten eine möglichst große Anzahl von nicht zerschnittenen Zellen zu haben, und folglich Teilungsfiguren, die gut von oben und unten mit Plasma bedeckt sind; 2. wurde ein Färbungsverfahren angewandt, das eine be-



Abb. 1. Ährentypen in der Enkelgeneration von röntgenbestrahlten Pflanzen von *Triticum vulgare albidum* 0604 der Saratower Versuchstation: a) Normaltypus (Nr. 766: 23), b) Speltoïdheterozygote (Nr. 766: 17), c) Speltoïdhomozygote (Nr. 766: 89), d) Zwergähre einer Speltoïdhomozygote (Nr. 722: 49), e) Squarehead (Nr. 767: 36), f) eng (Nr. 714: 11), g) Monosomic mit b-Fragment (Nr. 732: 67), h) verzweigt (Nr. 670: 72), i) begrannt (Nr. 761: 159), j) normal (Nr. 761: 117).

698  $F_1$ -Pflanzen, erreichten glücklich ihre Reife. Von diesen Pflanzen wurden etliche zehntausend Körner geerntet<sup>1</sup>; alle diese Körner wurden ausgesät und gaben die  $F_2$ -Generation (im Jahre 1930).

Alle  $F_1$ -Pflanzen wurden cytologisch analysiert. Dazu wurden von den jungen Keimlingen die ersten 2—3 Würzelchen abgeschnitten und fixiert; nachdem wurden die Pflänzchen zwei Wochen lang in mit Erde gefüllten Papierpaketen kultiviert und nachher im Boden ausgesetzt. Ich muß hier bemerken, daß die jungen

<sup>1</sup> 202 Pflanzen vom weichen Weizen gaben 15 820 Körner.

besondere Durchsichtigkeit verleiht (Gentiana nach NEWTON); 3. wurden die Würzelchen unter den günstigsten Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen auferzogen und im passendsten Alter fixiert, um Präparate mit einer möglichst großen Anzahl von Teilungsfiguren zu erhalten. Nochmals wurden die Chromosomen der Normalform von *Trit. vulg. albidum* 0604 sorgfältig studiert, wobei für einen Teil des Materials die „Verkürzungsmethode“<sup>1</sup> angewandt wurde. Die Reduktionsteilung habe ich bis jetzt nicht studiert, da einige interessante Aberranten nur zu je einer Ähre gaben — zum Studium der Reduktionsteilung

jedoch muß die Ähre vernichtet werden.

In  $F_2$  wurden die Nachkommen der in  $F_1$  aufgedeckten Aberranten cytologisch analysiert (wiederum waren nur die Würzelchen fixiert worden), die übrigen Pflanzen wurden nur morphologisch untersucht.

In  $F_2$  führte ich bereits eine große Ausbrackierung durch und ließ zur weiteren Ver-

<sup>1</sup> D. h. Verkürzung der Chromosomen durch Abkühlen (DELAUNAY 1930). Bei Objekten mit langen Chromosomen in somatischen Zellen, wie beim Weizen, ist die Länge der Chromosomen ein besonders starkes Hindernis bei deren Erforschung.

mehrung nur einige wenige Nummern, die sich als besonders interessant zeigten.

Im Laufe der ganzen Arbeit wurde immer die Möglichkeit einer Herbeiführung von Beimischungen, fremder Pollen usw. in Betracht genommen, und alle diese Möglichkeiten wurden stets sorgfältig entfernt. Das Ausgangsmaterial war reinlinearisch, und außerdem war es sorgfältig geprüft (es wurde eine große Anzahl von Pflanzen derselben Sippe durchgesehen). Die P-Pflanzen wurden im Jahre 1928 in Kiew kultiviert, im Innern der Stadt im Gärtchen des Röntgen-Instituts, in dem es keine anderen Weizensorten gab außer den zum Versuch genommenen; die nächsten Weizenaussaaten (auch sehr geringen) befanden sich in einer Entfernung von nicht weniger als 4 km von meinen Pflanzen, hinter mehreren Reihen von Straßen und Häusern. Die  $F_1$ -Pflanzen wurden als Keimlinge in den Boden ausgesetzt, wobei sie zuvor in mit gut durchsiebter Erde gefüllte Papierpakete und nachher in den Boden der Versuchspartellen ausgesetzt wurden. Die interessantesten  $F_1$ -Ähren wurden unter Pergamentisolatoren gesetzt. Aus den P- und  $F_1$ -Ähren wurden die Körner mittels einer Pinzette zu je einem Korn herausgenommen. Alle diese Maßnahmen waren natürlich unbedingt notwendig, da sonst grobe Fehler vorkommen konnten — für eine Mutation konnte ein Spaltungsprodukt oder sogar eine zufällige Beimischung angenommen werden.

Ausführlicher werden hier nur vier Mutationen beschrieben; von den übrigen wird nur ganz kurz berichtet werden.

**Nr. 766.** — *Speltoïdmutation*. Diese Mutation äußerte sich in  $F_1$  in heterozygotem Zustande als eine einzige starke Pflanze, die vier starke und zwei schwach entwickelte Ähren gab. Die Mutation berührt einen ganzen Komplex von Ährenmerkmalen (Abb. 1 b, c und 2 b, c, d, f), und zwar:

1. Die Ähre ist bei der Mutante lockerer als bei der Ausgangsform, deshalb sind — bei der gleichen Zahl der Ährchen — bei den Speltoïden die Ähren länger als bei den Normalformen.

2. Die Ähre der Speltoïdmutante ist schmaler als bei der Normalform, was besonders klar in die Augen fällt, wenn wir sie von der Ährenfläche anschauen (siehe die letzte Ähre Abb. 2); diese Eigenschaft steht augenscheinlich in Verbindung mit der unten in Punkt 4 beschriebenen.

3. Die Hüllspelzen haben bei der Mutante eine sehr eigenartige Form: die Spelze ist am breitesten in der Mitte und wird zur Basis all-



Abb. 2. Ähren in der Nachkommenschaft der Speltoïdmutation (Nr. 766): a) normal, b) speltoïd-heterozygot, c) (?), d) speltoïdhomozygot, e) normal, f) speltoïdheterozygot.

mählich schmaler, während bei der Normalform die breiteste Stelle der Hüllspelze im untern Teil liegt und sich stark zur Basis verschmälert, als ob der Bildhauer beim Kneten dieser Form einen starken Druck hier ausübte. Im ganzen ist die Hüllspelze bei der Normalform charakteristisch birnenförmig, während sie bei der Speltoïde mehr flach ist.

4. Im Zusammenhang mit der eigenartigen Form der Spelzen ist der Spelzenschluß bei den Speltoïden fester als bei den Ausgangsformen, und die Ähren dreschen sich bei den Mutanten schwieriger aus.

5. Sehr charakteristisch ist bei der Speltoïdpflanze die Färbung der Hüllspelzen, was ganz

besonders scharf in die Augen fällt, wenn die Ähre noch grün ist. Bei der Speltoidpflanze sind nämlich die dunkelgrünen Nerven der Spelzen einander näher gerückt und ziehen sich durch die ganze Länge der Spelze, von ihrer Spitze bis zur Basis, daher sind die Hülsspelzen gleichmäßig dunkelgrün, während bei der Normalform die Nerven eine dunkelgrüne Färbung nur der Spelzenspitze verleihen, etwas tiefer gehen sie paarweise auseinander, und im unteren Drittel der Spelze verlieren sie ihre dunkelgrüne Färbung, so daß hier ein hellgrüner Fleck hervortritt.

6. Die Speltoidpflanzen sind in ihrer Entwicklung im Vergleich zu normalen später; besonders stark ist diese Verspätung für die Speltoidhomozygoten.

All die beschriebenen Eigentümlichkeiten unterscheiden die Speltoidähren von den normalen so scharf, daß, als ich in diesem Jahre über 100 Pflanzen hatte, in denen sich eine Spaltung in Speltoidtypen und Normaltypen äußerte, ich nicht mehr als 20 Minuten benötigte, um die vom Felde genommenen Pflanzen in zwei Gruppen zu verteilen, wobei mir bei Feststellung der Speltoiden gar keine Zweifel aufkamen.

Von der  $F_1$ -Speltoidpflanze wurden im Jahre 1929 144 Körner geerntet. Im April 1930 wurden alle diese Körner ausgesät, und aus ihnen wuchs die  $F_2$ -Generation heran. Ein Teil der Pflanzen ging durch verschiedene Ursachen zugrunde, so daß die Reife im ganzen nur 106 Pflanzen erreichten. Von ihnen waren 51 Normaltypus, 52 speltoidheterozygot und 3 speltoidhomozygot. Wir haben hier ein anormales Verhältnis 25:25,5:1,5 (anstatt 25:50:25), das uns zeigt, daß die Lebensfähigkeit der Speltoidpflanzen bedeutend geschwächt ist, besonders scharf die der Speltoidhomozygoten. — Wenn wir die Lebensfähigkeit der Normalform für eine hundertprozentige annehmen, so wird sie sich für die Speltoidheterozygoten in 51% (= 25,5 × 2) ausdrücken und für die Speltoidhomozygoten nur in 6% (= 1,5 × 4).

Die Speltoidheterozygoten  $F_2$ -Pflanzen wiederholten genau den mütterlichen Typus, der sich in  $F_1$  zeigte.

Von drei Speltoidhomozygotenpflanzen gaben zwei je eine mehr oder weniger gut entwickelte Ähre plus einige schwach entwickelte, und eine Zwergpflanze gab zwei ganz schwache Ähren. Wie aus Abb. 1 c und 2 d zu ersehen ist, ist die Speltoidhomozygote begrannt; ihre Grannen

sind sehr eigenartig: fein, doch ziemlich lang<sup>1</sup>. Wir haben hier ein Beispiel vom Mutieren eines unbegrannnten Weizens in einen begrannnten. Weiterhin werden wir sehen, daß der unbegrannnte Weizen (jedenfalls die Rasse *Tr. vulgare albid.*, mit welcher ich es zu tun hatte) überhaupt eine große Neigung zeigt Mutationen mit verlängerten grannenartigen Auswüchsen bei den Blütenspelzen oder sogar mit ganz gut entwickelten Grannen zu geben.

Wir wissen aus der Literatur (NILSSON EHLE 1917, 1920, 1921, 1927 und andere Autoren, siehe bei OEHLER 1930), daß Speltoidmutationen manchmal spontan bei verschiedensten weichen Weizen vorkommen. Die einen Linien geben Speltoidmutanten öfter, die anderen seltener. Unter einigen tausend Kontrollpflanzen von *Tr. vulg. alb.* 0604, die ich durchgesehen habe, fand ich keine einzige Speltoidform, während die  $F_1$ -Speltoidpflanze in meinem Versuche sich unter 202 Pflanzen zeigte<sup>2</sup>.

Cytologisch sind die Speltoiden genauer von HUSKINS (1928) und WASSILJEW (1929) erforscht worden. Diese Seite der Frage wird von mir in einer anderen Mitteilung berührt werden. Hier ist es für uns wichtig zu vermerken, daß die Angaben von HUSKINS und WASILJEW zwingen, die Speltoidmutationen zur Kategorie der *Chromosomalaberrationen* und nicht *Transgenationen* zuzurechnen. Hiermit ist offenbar der komplizierte Charakter dieser Mutationsveränderungen verbunden.

Nr. 761. — *Begrannnte Mutation*. Diese Mutation hat sich ebenfalls in  $F_1$  im heterozygoten Zustande in Form einer einzigen starken Pflanze gezeigt, die 8 Ähren entwickelte, von denen 330 Körner geerntet wurden.

Hier ist es vor allem notwendig zu bemerken, daß die Normalform von *Trit. vulg. albidum* 0604 zu jenem Typus der „unbegrannnten“ Weizen gehört, bei denen die Zacken der Blütenspelzen oft — wenigstens in den oberen Teilen der Ähren — grannenartig verlängert sind<sup>3</sup>. Bei der  $F_1$ -761-Pflanze zeigten sich diese grannenartigen Auswüchse noch stärker entwickelt,

<sup>1</sup> Das Vorhandensein von Grannen bei Speltoidhomozygoten, die in der Nachkommenschaft von unbegrannntem Weizen entstanden sind, ist bereits von verschiedenen Forschern beschrieben worden.

<sup>2</sup> Besser gesagt unter 69, da alle in meinem Versuche gezeigten Mutanten zu den 69 letzten Nummern gehören, während unter den ersten 133 Nummern überhaupt kein einziger Mutant vorkam.

<sup>3</sup> Über die Frage der Grannenlosigkeit, der Halb- begrannung und Begrannung bei Weizen siehe PHILIPTSCHENKO 1927, 165—168.

doch konnte ich mich aber nicht sogleich entschließen in dieser Pflanze eine unzweifelhafte Mutation anzuerkennen, sondern merkte sie bloß im Feldbuch mittels einer „NB“ und der Aufschrift „Grannen?“ an. Die Grannenlosigkeit (Gen N) dominiert, wie auch bei meiner Form, in der Mehrzahl der bisher für Weizen beschriebenen Fälle über die Begrannung

ausgezogen sind, die manchmal im mittleren Teil der Ähren eine Länge von 1,5 cm und sogar mehr erreichen. Eine sorgfältige Durchsicht des Materials zeigte, daß diese grannenartigen Auswüchse bei allen begrannnten Spaltungsformen vorhanden sind, hingegen bei allen unbegrannnten wie auch heterozygoten fehlen. So muß anerkannt werden, daß (in meinem Falle) die Ent-



Abb. 3. Ähren in der Nachkommenschaft der begrannnten Mutation (Nr. 761): a) unbegrannnte Homozygote (NN), b) und c) Heterozygoten (Nn), d) begrannnte Homozygote (nn).

(Gen n), doch ist dieses Dominieren, wie es ebenso für den Weizen bekannt ist, kein absolutes, so daß die Heterozygote (Nn) sich doch etwas von der Homozygote (NN) unterscheidet.

In  $F_2$  hat sich die Mutationsnatur der Nr. 761 ganz deutlich gezeigt (Abb. 3). Von 224  $F_2$ -Pflanzen waren 56 unbegrannnt (NN), 110 heterozygot (Nn), 58 begrannnt (nn), d. h. das monohybride Verhältnis 1:2:1 zeigte sich hier mit voller Klarheit.

In homozygotem Zustande hat die begrannnte Form lange kräftige gut entwickelte Grannen auf den Blütenspelzen (Abb. 3 d). Interessant ist, daß die Zacken der *Hüllspelzen* bei dieser Form in sehr feine grannenartige Auswüchse

wicklung der Grannen bei den Blütenspelzen und der feinen grannenartigen Auswüchse bei den Hüllspelzen durch die Wirkung ein und desselben Gen n bedingt wird, während das dominante Gen N die Entwicklung sowohl der Grannen bei den Blütenspelzen wie auch der grannenartigen Auswüchse bei den Hüllspelzen hemmt.

Das Studium der Heterozygoten (Nn) zeigte, daß unter ihnen die äußeren Modifikanten zur Seite der „Begrannung“ sich von den begrannnten Homozygoten (nn) doch sehr stark unterscheiden (siehe Abb. 3); die Modifikanten aber, die zu dem entgegengesetzten Ende der Reihe gehören (d. h. zu dem „unbegrannnten“), können

von den unbegrenzten Homozygoten (NN) nur mit großer Mühe unterschieden werden.

Der ganze beschriebene Fall muß meiner Meinung als *eine gewöhnliche recessive Faktormutation anerkannt werden, welche sich in einer Verwandlung der grannenlosen Varietät in eine begrannnte ausdrückte und auf experimentellem Wege — durch Einwirken von X-Strahlen — zum Leben gerufen ist*. Dies ist auch augenscheinlich der einzige Fall einer unzweifelhaften Faktormutation (Transgenation) in meinem Material<sup>1</sup>, einer großen und klaren Faktor-

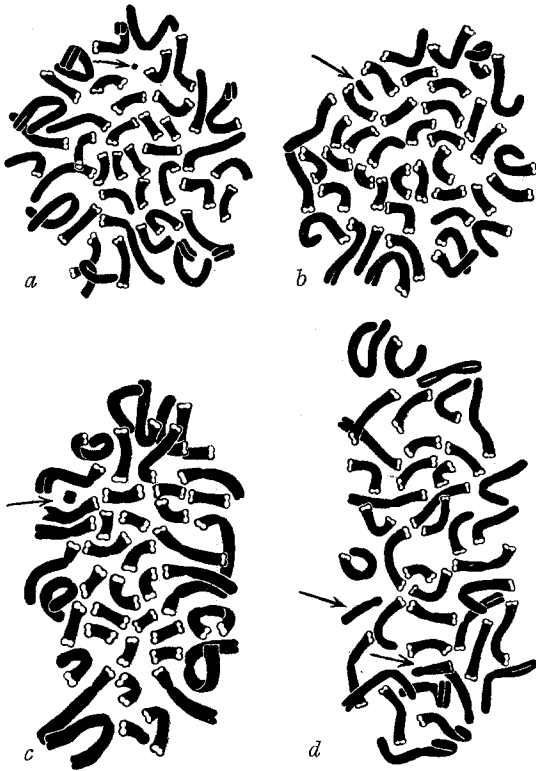


Abb. 4. Kernplatten aus den Wurzelspitzen der Chromosomalaberranten: a)  $F_1$ : 732 (41 Chromosomen +  $\beta$ -Fragment), b)  $F_2$ : 732: 67 (41 Chromosomen +  $\beta$ -Fragment), c)  $F_1$ : 739 (45 Elemente, darunter das  $\alpha$ -Fragment), d)  $F_1$ : 722 (42 Chromosomen, 2 davon viel kürzer als in der Norm). In allen Kernplatten sind die Fragmente durch Striche angedeutet. Die aus der Äquatorialebene scharf hervortretenden Chromosomenenden sind als weiße Kreise dargestellt.

mutation, muß hier hinzugefügt werden, da ich kleine Faktormutationen gewiß leicht durchgelassen haben könnte. Übrigens konnte *varietas albidum* von der Art *Triticum vulgare* irgendwelche andere große und klare Faktormutationen in bezug auf Ährenmerkmale auch nicht geben, da alle anderen Ährenmerkmale dieser Varietät auch ohne dem einen recessiven Charakter haben (Weißährigkeit, Weißkörnigkeit,

unbehaarte Ähren). Um die Erscheinung „normaler“ Faktormutationen unter dem Einfluß von X-Strahlen beim Weizen zu studieren, müßte eine „primitivere“ Varietät gewählt werden, die eine große Anzahl dominanter Gene besäße — eine dunkelährige, rotkörnige, mit einer dicht behaarten Ähre. Die Varietät *albidum* besitzt nur ein klares Ährenmerkmal in dominantem Zustande — die Grannenlosigkeit — und eben dieses Merkmal mutierte in meinem Versuche in recessiver Richtung.

Nr. 732. — *Mutation*  $2N - 1 + \beta$ . Diese Mutation zeigte sich in  $F_1$  in Form einer einzigen schwachen Pflanze, welche nur eine Ähre entwickelte. Die cytologische Analyse zeigte, daß diese Pflanze in ihren Zellen nur 41 Chromosomen enthält, d. h.  $2N - 1$ . An Stelle des fehlenden 42. Chromosoms fand ich in den Teilungsfiguren dieser Pflanze ein außerordentlich kleines Fragment  $\beta$  (Abb. 4 a). Dieses Fragment ist so klein, daß ich es erst nur mit großer Mühe bemerkte, nachher aber fand ich es in allen Kernplatten, in denen die Chromosomen einigermaßen bequem zum Beobachten angeordnet waren. Wahrscheinlich ist dieses kleine Fragment ein Splitter des im Satze fehlenden 42. Chromosoms. Es spaltet sich equationell und verliert sich nicht im Prozesse der Karyokinese. Vielleicht ist das  $\beta$ -Fragment bloß ein *kinetisches Körperchen* (DELAUNAY 1930) des Chromosoms (*Leitkörperchen* von METZNER 1894 und TRANKOWSKY 1930).

Die einzige Ähre der  $F_1$ -Pflanze war schwach, schmalspelzig und trug grannenartige Auswüchse im oberen Teil. Diese Ähre gab dennoch vier ziemlich große und gut entwickelte Körner. Aus ihnen wuchsen 4  $F_2$ -Pflanzen auf, die alle, sowohl von der normalen P-Pflanze als auch von der mutanten  $F_1$ -Pflanze abwichen. Von besonderem Interesse ist die folgende  $F_2$ -Pflanze.

Nr. 732: 67. — *Scharfspelzige Form* (Abb. 1g). Alle Spelzen, sowohl die Hüll- als auch die Blütenspelzen, sind nach oben stark verschmälert; der Kiel ist bei den Hüllspelzen fast verschwindend (bei vielen Spelzen fehlt er ganz); bei den Blütenspelzen sind die Zacken etwas grannenartig verlängert.

Die cytologische Analyse zeigte, daß bei dieser Pflanze das  $\beta$ -Fragment, das die  $F_1$ -Pflanze besaß, nicht verschwunden ist — *es ging auf die  $F_2$ -Pflanze über, hat sich aber stark vergrößert*. Die Chromosomenzahl ist ebenfalls 41, wie bei der  $F_1$ -Pflanze (Abb. 4 b). Das vergrößerte Fragment, das ich  $\beta$ -Fragment nenne, ist ungefähr fünfmal kürzer als ein normal mittelgroßes Chromosom von *Trit. vulg. albidum*,

<sup>1</sup> Siehe jedoch weiter über die Squareheadmutation (Nr. 767).

und — was besondere Beachtung verdient — es ist etwas schmaler als ein normales Chromosom desselben Satzes.

Auf welche Weise konnte das Chromosomenfragment sich in der neuen Generation vergrößern? Am natürlichsten wäre es, meiner Meinung nach, sich die ganze Sache folgenderweise vorzustellen: bei der  $F_1$ -Pflanze müßten sich in der heterotypischen Teilung 20 normale Bivalenten + 1 sehr asymmetrisches Bivalent, das aus einem normalen Chromosom und dem kleinen  $\beta$ -Fragment zusammengesetzt ist, bilden: beim Auseinandergehen der Partnern zu den Polen müßten die Spindelfasern von der einen Seite den normalen Partner, von der anderen das Fragment auffangen. Die Voraussetzung, die mir am wahrscheinlichsten scheint, ist die, daß das  $\beta$ -Fragment aus dem Körper seines Partners ein Stück herausgegriffen hat, das an Größe ihn selbst mehrere Male übertraf und dieses sich selbst zufügte, d. h. es ging hier eine Erscheinung vor, die von BRIDGES für *Drosophila melanogaster* entdeckt wurde und gegenwärtig mit großer Energie sowohl bei dieser Fliege (PAINTER und MULLER 1929, DOBSHANSKY 1929), wie auch bei *Crepis capillaris* (M. NAWASCHIN, noch nicht veröffentlicht) studiert wird. Diese Erscheinung trägt, wie bekannt, den Namen von *Translokation*.

Wie dem auch sei, in der beschriebenen Erscheinung des Herauswachsendes des Fragments von einer Generation zur anderen haben wir es mit einer Tatsache zu tun, die uns mit voller Klarheit zeigt, daß in der Nachkommenschaft von röntgenisierten Pflanzen das „Mutieren“ in jener Generation fortgesetzt werden kann, welche selbst einer neuen Einwirkung der X-Strahlen schon nicht mehr unterliegt: bei einem unbalancierten Chromosomensatz geht die Reduktionsteilung gestört vor sich, demzufolge zeigen sich in der neuen Generation nicht nur Mendelsche Spaltungsprodukte, sondern auch ganz neue, unerwartete, Formen, die sich sowohl von den großmütterlichen Normalformen, wie auch von den mütterlichen Mutantenformen unterscheiden. Die Möglichkeit einer solchen Art von dauerndem Mutieren muß man bei experimentellem Erhalten von chromosomalen Aberranten immer im Auge behalten; das Nichtbeachten dieser Möglichkeit kann zu großen Fehlern führen.

**Nr. 722.** — *Komplizierte Speltoid-Agropiroid-Mutation*. Die  $F_1$ -Pflanze war ziemlich stark, gab drei lange und sehr enge zylindrische Ähren mit sehr engen, doch langen Spelzen. Die Form ist der S. 131 beschriebenen typischen Speltoidpflanze Nr. 766 ähnlich, doch eines anderen

Typus, nämlich: bei Nr. 722 sind die Ähren und Spelzen bedeutend enger, und die Fertilität der  $F_1$ -Ähren ist stark geschwächt (alle drei langen  $F_1$ -Ähren gaben im ganzen nur 30 Körner, der größte Teil der Fruchtknoten verwelkte, ohne sich entwickelt zu haben).

Die cytologische Analyse der  $F_1$ -Pflanze zeigte, daß bei ihr zwei Chromosomen kürzer als in der Norm sind (Abb. 4 d), d. h. beim Entstehen dieser Pflanze hat wohl eine Fragmentierung von zwei Chromosomen stattgefunden und die Entfernung aus dem Chromosomensatz der abgetrennten Teile. Dieses Ergebnis der cytologischen Untersuchung ließ bereits im voraus annehmen, daß sich in  $F_2$  nicht 3 Formen ausspalten würden (wenn alle drei lebensfähig sein werden) — die normale, der heterozygote Mutant, der homozygote Mutant —, sondern eine größere Zahl verschiedenartiger Formen. Diese Voraussetzung hat sich vollends bestätigt.

Von den 30 von der  $F_1$ -Pflanze erhaltenen Körnern keimte ein Korn nicht, und eine Pflanze ging noch vor dem Ährentragen zugrunde. So erreichten die Reife 28 Pflanzen. Diese Pflanzen muß man nicht weniger als zu fünf verschiedenen Typen zählen:

1. *Normaltypus*. 12 Pflanzen: Nr. 722: 37, 42, 45, 48, 51, 52, 57, 58, 61, 62, 63, 64. Ähren der Nr. 722: 52, 58 und 63 mit ergänzenden Ährchen.

2. *Heterozygot-Speltoid-Typus*. 10 Pflanzen, von denen 6 (Nr. 722: 40, 50, 53, 54, 55, 65) klar ausgesprochene Speltoide sind und 4 (Nr. 722: 38, 39, 41, 46) nicht volle Speltoide, mit Spelzen einer etwas anderen Form und ohne die charakteristische dunkelgrüne Färbung.

3. *Schwaches Zwerg-Pflänzchen* (Nr. 722: 49), dessen einzige Ähre feine Grannen hat; scheinbar ist dies eine schwach entwickelte Speltoid-homozygote.

4. Sehr sonderbarer Typus, den ich *Zylindroid-Typus* nenne. 2 Pflanzen (Nr. 722: 56, 59). Diese Zylindroiden nähern sich am meisten dem Typus, der sich in  $F_1$  geäußert hat.

5. Besonderer Typus, den ich *Agropiroid-Typus* nenne. Charakteristische Merkmale: die Ähren äußerst locker im unteren Teil, die Ährenspelzen zugespitzt, ohne Schulter, der Kiel verliert sich ganz zur Mitte der Spelze. Diese Merkmale sind besonders stark bei einer Pflanze (Nr. 722: 44) ausgedrückt, bei einer anderen (Nr. 722: 47) äußern sich einige der angegebenen Merkmale schwächer.

6. Pflanze eines ganz unbestimmten Typus (Nr. 722: 60), sehr engährig, mit ergänzenden und gemischten Ährchen; diese Nummer kann

scheinbar zu keinem der hier gleich angeführten Typen zugezählt werden.

In dem beschriebenen Falle bleibt noch vieles unaufgeklärt, und deshalb ist die Erforschung der weiteren Generation notwendig.

Wir sehen, daß bei experimentellem Erhalten von Mutationen wir manchmal auf sehr komplizierte Fälle stoßen werden, zu deren Lösung eine sorgfältigste cytologische Analyse notwendig sein wird.

Hinsichtlich der folgenden sich in meinem Versuche erwiesenen Mutationen wird hier nur kurz mitgeteilt werden.

**Nr. 767.** — *Squarehead-Mutation.* Die  $F_1$ -Pflanze hatte squareheadähnliche Ähren. Sie gab 118 Körner. In ihrer Nachkommenschaft zeigten sich nur zwei Squareheadpflanzen, bei denen aber die charakteristischen Merkmale sehr scharf ausgedrückt waren (Abb. 1 e); noch eine Pflanze gab zwei scharfspelzige Ähren; 74 erwiesen sich als ganz normal; 41 Pflanzen gingen zugrunde, und wir wissen nicht, was für Ähren bei ihnen sich entwickelt haben würden. — Möglicherweise ist die Squareheadmutation ebenfalls eine Faktormutation (wie auch die S. 132—134 beschriebene begrannete Mutation Nr. 761), nicht aber eine chromosomale Aberration, doch ist diese Frage für mich gegenwärtig noch nicht ganz klar; nach den letzten Angaben von PHILIPTSCHENKO (1930) wird der Squareheadcharakter der Ähren bei weichem Weizen durch die Wirkung des recessiven Gen *k* hervorgerufen, während das dominante Gen *K* die Entwicklung der Normalähren bedingt. Die Äußerung des Squareheadcharakters der Ähren variiert sehr stark; unter einigen Bedingungen kann der Squareheadcharakter fast ungeäußert bleiben.

**Nr. 739.** — *Komplizierter Polysomik.* Die  $F_1$ -Pflanze gab zwei Ähren, beide vollauf steril und unvollständig entwickelt. Über die Form der Ähren ist hier schwer etwas Bestimmtes zu sagen, da sie vor allem das Aussehen kranker, beschädigter Ähren hatten. Die Untersuchung dieses Falles zeigte jedoch, daß die tatsächlichen „Schädlinge“ in diesem Falle nicht irgendwelche Insekten, Pilze oder Bakterien waren, sondern außerordentlich anormale Zellkerne der Nr. 739: der „Schädling“ saß hier in jeder Zelle des Organismus, eine Störung des ganzen Entwicklungsganges hervorrufend. Und zwar, Nr. 739 hatte in seinem Chromosomensatz 45 Elemente, d. h. um ganze 3 Elemente mehr als in der Norm: 43 lange Chromosomen, 1 kürzeres und 1 rundes Fragment, welches ich

mit dem Buchstaben  $\alpha$  bezeichne (Abb. 4 c). Die karyotypische Formel der Pflanze konnte also folgenderweise geschrieben werden:  $2N + 1 + \frac{1}{2} + \alpha$ . Wir haben hier folglich einen komplizierten Fall von Polysomie und Chromosomenfragmentation. Nach dem Grade der Störung seiner Entwicklung ist die  $F_1$ -739-Pflanze den Tetrasomiken von *Datura stramonium* sehr ähnlich (BLAKESLEE und BELLING 1924 und andere Artikel derselben Autoren).

**Nr. 733.** — Die  $F_1$ -Pflanze gab zwei schwache Ähren, ähnlich den S. 134—135 beschriebenen der Nr. 732, blieb aber ganz steril. Die cytologische Untersuchung ergab keine klaren Resultate.

**Nr. 714.** — Die  $F_1$ -Pflanze gab zwei schwache spätreifende Ähren, welche 26 Körner brachten. In  $F_2$  erreichten den Reifezustand bloß 14 Pflanzen, die übrigen 12 kamen um. Die eine der Pflanzen entwickelte drei sehr enge, schmalspelzige und lockere Ähren, beide erwiesen sich ganz steril (Abb. 1 f). Noch 3  $F_1$ -Pflanzen gaben Ähren, ähnlich den vorhergehenden, jedoch nicht so stark abgewichene von der Norm. Die übrigen 10 Pflanzen entwickelten vollständig normale Ähren.

**Nr. 710.** — *Ein einfacher Monosomik.* Die  $F_1$ -Pflanze gab zwei schwachentwickelte Ähren mit engen Spelzen. Die Chromosomenzahl in den somatischen Zellen = 41, folglich ist die karyotypische Formel  $2N - 1$ . Beide Ähren gaben im ganzen 23 Körner, in  $F_2$  gingen 4 Pflanzen zugrunde. In  $F_2$  wiederholten einige Pflanzen den Muttertypus, andere waren normal. Der ganze Fall ist mir noch in vielem unklar; hier möchte ich nur folgendes bemerken: die bisher beschriebenen 41 chromosomigen Aberranten der weichen Weizen gehören zu den Speltoiden (HUSKINS 1928, WASSILJEW 1929), während Nr. 710 nicht zu diesem Typus zugezählt werden kann; es muß folglich angenommen werden, daß bei Nr. 710 irgendein anderes Chromosom als bei den 41-chromosomigen Speltoiden eliminiert sein muß.

**Nr. 706 und 671.** — *Zwergpflanzen.*

**Nr. 705 und 670.** — *Pflanzen mit verzweigten Ähren.* Die einen wie die anderen sind scheinbar Varianten eines ganz besonderen Typus, d. h. nicht Faktormutanten und nicht Chromosomenaberranten. Die  $F_1$ -Pflanzen aller vier Nummern waren phänotypisch ganz normal. In  $F_2$  zeigten sich Abänderungen, aber in einer sehr unbedeutenden Anzahl von Exemplaren, und zudem äußerten sich die neuen Merkmale bei einigen  $F_2$ -Pflanzen stark, bei anderen aber nur ganz schwach. So gab Nr. 670 in  $F_2$  89 Pflanzen (es waren 131 Körner ausgesät): 3 mit stark



verzweigten Ähren (Abb. 1 h), 9 mit schwach verzweigten, oder bloß mit ergänzenden Ährchen und 77 phänotypisch normalen. Nr. 705 gab auf 24 Pflanzen (es waren 37 Körner ausgesät) nur eine Pflanze mit stark verzweigten Ähren und eine mit schwach verzweigten.

So sind die 13 Nummern — aus der Gesamtzahl von 202 —, in denen sich verschiedenartige wesentliche Abweichungen von dem Ausgangstypus *Tr. vulgare albidum* 0604 der Saratower Versuchsstation äußerten. Von ihnen müssen 6 Nummern, und zwar 766, 739, 733, 732, 722, 710 bestimmt zur Kategorie der *chromosomalen Aberranten* zugeteilt werden; es sind verschiedene Polysomiken, Eliminanten, Fragmentanten und wahrscheinlich auch Translokanten — einfache und komplizierte. Zu derselben Kategorie muß wohl auch Nr. 714 zugerechnet werden. Nr. 761 stellt ein gutes Beispiel einer *Faktormutation* dar, und zu dieser Kategorie muß wohl auch Nr. 767 zugezählt werden. Endlich müssen die Nummern 706, 705, 671 und 670 scheinbar zu irgendeiner besonderen Kategorie angerechnet werden; wir haben es hier vielleicht mit Fällen irgendwelcher Störungen im Plasma zu tun.

Wenn man in Betracht zieht, daß unter den ersten 133  $F_1$ -Pflanzen sich in meinem Versuche nicht eine einzige Mutation gezeigt hat, und wenn man andererseits vier Nummern, die zu einer unbestimmten Kategorie gehören, nicht berücksichtigt, so erhalten wir folgendes Resultat: 8 Mutationen zeigten sich unter 69  $F_1$ -Pflanzen, d. h. *der Mutationsprozent* = 11,6. Hierzu muß hinzugefügt werden, daß geringe Mutationen von mir nicht bemerkt worden sind (und auch größtenteils nicht bemerkt werden konnten), und ebenfalls waren und konnten beim Weizen solche Mutationen wie die, die der Grad der Crossing-Over verändern, oder Inversionen usw. nicht bemerkt werden.

Wir sehen, daß die X-Strahlen beim vielchromosomigen (weichen) Weizen die Erscheinung sehr verschiedenartiger und manchmal sehr komplizierter Mutationen hervorrufen, wobei neben Chromosomalaberrationen auch Faktormutationen entstehen. Der weiche Weizen steht folglich in bezug auf das Mutieren unter dem Einfluß von X-Strahlen anderen Organismen, die vermittels der neuen Methode geprüft worden sind, gar nicht nach. Ungeachtet eines solchen Resultats scheint es mir doch gegenwärtig notwendig, von einer zu optimistischen Bewertung der „X-Methode“ zu enthalten: wenn es in der Natur keine andere

erbliche Variabilität gibt außer der mutationalen, so muß die Röntgenmethode bei der experimentellen Erzeugung neuer Formen wirklich als allvermögend anerkannt werden, wenn aber neben der *mutationellen* Variabilität, d. h. neben Fällen von einseitigen Störungen in einzelnen Teilen des Systems (der Zelle), es noch eine andere Art von erblicher Variabilität gibt, z. B. diejenige, für die ich die Benennung von *historiationelle* (DELAUNAY 1926) vorgeschlagen habe, und welche sich, meiner Meinung nach, in einem dauernden und harmonischen Umbau des ganzen Systems ausdrückt, so wird die Röntgenmethode in unserer weiteren Arbeit bloß eine beschränkte Bedeutung haben — wie theoretische so auch praktische. Die Lösung des vorgelegten Dilemmas muß schon in den nächsten Jahren erhalten werden.

#### Literatur.

DELAUNAY, L.: Phylogenetische Chromosomenverkürzung. *Z. Zellforschg* 4 (1926).

DELAUNAY, L.: Röntgenexperimente mit Weizen. *Z. d. Selektions-Instituts in Kiew* 6 (1930). (Russisch mit deutscher Zusammenfassung.)

DELAUNAY, L.: Die Chromosomenaberranten in der Nachkommenschaft von röntgenisierten Ähren einer reinen Linie von *Triticum vulgare albidum* All. (Vorl. Mitt.) *Z. Abstammungslehre* 55 (1930).

DOBSHANSKY, TH.: Genetical and cytological proof of translocations involving the third and the fourth chromosomes of *Drosophila melanogaster*. *Biol. Zbl.* 49 (1929).

HUSKINS, C. L.: On the Cytology of Speltoid Wheats in relation to their origin and genetic behaviour. *J. Genet.* 20 (1928).

METZNER, R.: Beiträge zur Granulalehre. I. Kern und Kernteilung. *Arch. f. Anat.* 1894.

MULLER, H. J.: The Problem of genetic Modification. *Verh. d. V. Intern. Kongr. f. Vererbungswissensch.* Berlin 1927. 1 (1928).

NILSSON-EHLE, H.: Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen. I. *Botaniska Notiser* (1917), II, III u. IV; *Hereditas* 1, 2 u. 9 (1920, 1921, 1927).

OEHLER, E.: Speltoid- und Fatuoidmutationen. *Der Züchter* 4 (1930).

PAINTER, J., u. MULLER, H.: Parallel Cytology and Genetics of induced Translocations and Deletions on *Drosophila*. *Amer. Naturalist* 63 (1929).

PHILIPTSCHENKO, J. A.: Spezielle Genetik. I. Teil. Pflanzen. Leningrad 1927. (Russisch.)

PHILIPTSCHENKO, J. A.: Ein neuer Fall von Speltoidmutationen beim Weizen. *Z. Abstammungslehre* 52 (1929).

PHILIPTSCHENKO, J. A.: Again on the Question of Genes and the Development of the Form of Ear in Wheat. *Bull. of the Bureau of Genetics.* Leningrad 8 (1930). (Russisch m. engl. Zusammenfassung.)

TRANKOWSKY, D. A.: „Leitkörperchen“ der Chromosomen bei einigen Angiospermen. *Z. Zellforschg* 10 (1930).

WASSILJEW, B. J.: On the Cytology of Speltoids. *Bull. of the Bureau of Genetics.* Leningrad 7 (1929). (Russisch mit engl. Zusammenfassung.)