

Die beiden Arten *biuncialis* und *cylindrica* besitzen wahrscheinlich ebenfalls ein Paar Genome, die einander semihomolog sind, doch läßt das Fehlen der ringförmigen Bivalenten schließen, daß sie recht geringe Affinitäten zueinander haben. Wir nehmen an, daß es sich auch hier wieder um das C-Genom handelt. Werden zwischen C_{cyl} und C_{biu} 7 Gemini angenommen, so müssen die 3 übrigen Verbindungen solche der zweiten Genome von *biuncialis* und *cylindrica* darstellen. Auch hier sind die Trivalenten sehr wahrscheinlich aus den intergenomatischen Beziehungen beider *cylindrica*-Genome zu erklären.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Es wurde darauf verzichtet, das Verhalten der Bi- und Univalenten im einzelnen zu beschreiben, da wir den im Laufe der letzten Jahre gerade auf dem Gebiet der *Aegilops*- und *Triticum*-Bastarde erschienenen zahlreichen Arbeiten nichts wesentlich Neues hinzufügen könnten.

Genomanalytisch ist von den tetraploiden *Aegilops*-Arten *Aeg. triuncialis* am besten untersucht. Nach Ansicht KIHARA^s ist *Aeg. triuncialis* allotetraploid mit den Genomen CCTT, wobei das Genom C_{viiu} zu den C-Genomen von *Aeg. ventricosa*, *Aeg. ovata* und *Aeg. cylindrica* verwandtschaftliche Beziehungen aufweist. Die von KIHARA und LILIENFELD ausgesprochene Vermutung, daß auch andere tetraploide *Aegilops*-Arten ein C-Genom führen, dürfte durch unsere Ergebnisse bestätigt werden. Die von uns untersuchten tetraploiden Arten: *Aeg. variabilis*, *Aeg. columnaris*, *Aeg. triaristata* und *Aeg. biuncialis* zeigten stets in einem Genom mehr oder weniger starke Affinitäten zu einem Genom von *Aeg. triuncialis* oder *Aeg. cylindrica*. Es ist sehr wohl anzunehmen, daß es sich dabei stets um das C-Genom handelt, das bei den einzelnen Arten verschieden stark verändert ist. Bei

Aeg. variabilis und *Aeg. columnaris* können 1—5 Chromosomen des jeweiligen C-Genoms noch feste, ringförmige Gemini mit den entsprechenden Gliedern des C-Genoms von *Aeg. triuncialis* bilden, während das C-Genom von *Aeg. triaristata* mit dem von *Aeg. triuncialis* nur labile lockere Bindungen eingeht. Dagegen weist das C-Genom von *Aeg. triaristata* dem C-Genom von *Aeg. cylindrica* gegenüber deutlichere verwandtschaftliche Beziehungen auf, ringförmige Gemini sind zwar auch in diesem Fall selten, doch sind in der Mehrzahl der untersuchten PMZ regelmäßig 6—8 Bivalente vorhanden. Über die Genome von *Aeg. biuncialis* läßt sich noch sehr wenig aussagen, da bisher nur die Untersuchung des Bastards mit *Aeg. cylindrica* bekannt ist. Wahrscheinlich hat auch *Aeg. biuncialis* ein C-Genom, das aber wieder stärker modifiziert ist.

Die beiden Arten *Aeg. variabilis* und *Aeg. Kotschyi* haben 2 homologe Genome, von denen eines das C-Genom sein muß.

Über die zweiten Genome der hier untersuchten tetraploiden Arten kann noch nichts Entscheidendes ausgesagt werden, da noch nicht alle erforderlichen Bastardverbindungen vorgelegen haben.

Literatur.

BLEIER, H.: Bastardkaryologie. Bibliogr. Genet. **11**, 394—489 (1934).

KIHARA, H.: Conjugation of homologous chromosomes in the genus hybrids *Triticum* × *Aegilops* and species hybrids of *Aegilops*. Cytologia **1**, 1—15 (1929).

KIHARA, H., u. F. LILIENFELD: Untersuchungen an *Aegilops* × *Triticum* und *Aegilops* × *Aegilops*-Bastarden. Cytologia **3**, 384—456 (1932).

KIHARA, H., u. F. LILIENFELD: Weitere Untersuchungen an *Aegilops* × *Triticum*- und *Aegilops* × *Aegilops*-Bastarden. Cytologia **6**, 195—216 (1935).

(Aus dem Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung der Universität, Berlin.)

Spontane Mutationen bei *Matthiola incana* R. BR.

Von H. Kappert.

Die Formen- und Farbenmannigfaltigkeit, die die kultivierte Levkoje wie viele andere unserer Gartenpflanzen aufweist, deutet auf eine beträchtliche Fähigkeit der Erbanlagen, zu mutieren. Trotzdem ist nur wenig über die Entstehung solcher Mutationen bekannt geworden. Eine eingehende Untersuchung über die Mutationsneigung der Sorte „Schneeflocke“ ver-

danken wir FROST, der 1919 nicht weniger als fünf verschiedene Mutationen aus dieser einen Sorte, der später drei weitere folgten (1924), beschrieb. Alle diese Mutanten verdankten ihren Ursprung nach den späteren Feststellungen FROSTS (2, 3) aber nicht der Änderung eines Genes, sondern einer Unregelmäßigkeit der Chromosomenverteilung bei der Reduktions-

teilung. Durch „Nichttrennen“ einzelner Chromosomenpaare waren zunächst Keimzellen und aus diesen verschiedentlich Individuen mit einem überzähligen Chromosom entstanden. Aus solchen trisomischen Formen konnten bei Selbstung gelegentlich tetrasomische, also In-

„schwefelgelbe, großblumige Sommerlevkoje mit Lackblatt“ aus den Züchtungen der Gebr. Dippe AG. in den letzten Jahren erhalten wurden, sollen im folgenden unter Darlegung ihrer Erbliehkeitsverhältnisse beschrieben werden.



a

b

dividuen mit zwei überzähligen Chromosomen erhalten werden. Neben den Änderungen des Genoms sind aber auch Genänderungen bei der Levkoje keineswegs als außerordentliche Seltenheit zu



c

Von besonderem Interesse sind bei der Levkoje diejenigen Mutationen, die mit den Merkmalen: gefüllte bzw. einfache Blüte eine Kopplung zeigen. Die Folge dieser Kopplung sind nämlich



d

e

Abb. 1. Habitusbilder von 4 verschiedenen Mutationen der Levkojensorte schwefelgelbe, großblumige Sommerlevkoje mit Lackblatt. a normaler Typus, b Mutation deformis, c compressa, d acaulis, e reducta.

bezeichnen. Sie stellen zum Teil vor unseren Augen Wiederholungen von Mutationen dar, die in dem langen Zeitraum der Kultur und der Züchtung dieser Pflanzen bereits aufgetreten und als Sortenmerkmal erhalten sind, zum Teil geben sie aber auch neue (oder früher unbeachtet gebliebene) Typen, die ganz unvermutete Entwicklungsmöglichkeiten der *Matthiola incana* offenbaren. Einige solche neue, aus verschiedenen Gründen besonders interessante Mutationen, die aus der Sorte

auffallende Störungen der Spaltungsverhältnisse, die, wenn man die mutierten Merkmalspaare außer Zusammenhang mit den Eigenschaften einfach-gefüllt betrachten würde, kaum noch auf einen monohybriden Erbgang schließen ließen. Bedenkt man aber, daß die Blütenfüllung selbst keine 3 : 1 sondern in den Kultursorten eine 1 : 1 Spaltung gibt, obwohl es sich um ein einfach recessives Merkmal handelt, so ist je nach dem Festigkeitsgrade, mit dem eine recessive Mutation mit dem Merkmal gefüllt

gekoppelt ist, ein größerer oder kleinerer Recessivenüberschuß zu erwarten. Das recessive Gelb der Blüte ist in der Ausgangssorte z. B. sehr fest gekoppelt mit gefüllt, so daß nur ausnahmsweise weißgefüllte und gelbeinfache Pflanzen entstehen (SAUNDERS [6] u. KAPPERT [4]). Die Folge davon ist, daß entsprechend dem Zuviel an gefüllten (über 50% statt 25%) auch etwa 50% gelbe Pflanzen entstehen. Der Grund für die Abwandlung des normalen 3:1-Verhältnisses in ein 1:1-Verhältnis ist die Anwesenheit eines gametophytischen Letalfaktors. Dieser ist mit dem Einfachfaktor *S* festgekoppelt und wirkt in den Pollenkörnern absolut funktionshemmend. Infolgedessen werden die Eizellen *S + s* auch bei der Selbstbestäubung nur von *s*-führenden Pollen befruchtet und geben dann etwa 50% einfache *Ss*-Pflanzen und etwa 50% gefüllte *ss*-Pflanzen. Diese sind völlig steril, da sowohl die männlichen wie weiblichen Organe in Blütenblätter umgewandelt sind. Die Koppelung des Einfachfaktors *S* mit dem Letalfaktor *L* ist nun eine sehr feste, andererseits ist wieder der Weißfaktor *W* fest mit *S* gekoppelt, so daß auch ein Austausch, der *W* von *L* trennen würde, selten ist. Das Spaltungsverhältnis weiß-gelb weicht daher nur wenig von dem der Blütenfüllung ab. Ein anderes Gen, der Aufhellungsfaktor für Blütenfarbe, ist ebenfalls als mit *S* gekoppelt bekannt (SAUNDERS [6]); bei ihm ist aber ein Austausch wesentlich häufiger zu beobachten. Das bedingt aber eine stärkere Abweichung des Spaltungsverhältnisses intensiv: aufgehellt von dem 1:1-Verhältnis. Auch unter den neu aufgefundenen Formen sind zwei, die Mutation *deformis* und *compressa*, deren charakteristischen Merkmale zu der Koppelungsgruppe des *S*-Faktors gehören. Bei beiden ist der Austausch aber häufiger und daher die Abweichung vom 1:1-Verhältnis auffällig.

Die Mutation *deformis* (Abb. 1 b) ist bereits im Jugendstadium an den wesentlich schmälere, fast linearen Blättern zu erkennen. Noch charakteristischer ist für diese Mutation aber die Habitusveränderung, die bei den blühenden Pflanzen zu konstatieren ist. Der verhältnismäßig gedrungene Wuchs der normalen Pflanzen ist bei den Mutanten gelockert. Die Blüten sind bis etwa zur halben Größe der normalen reduziert und bilden daher keine dicht geschlossene Traube wie die der Normalpflanzen. Wie die Blätter sind auch die Petalen schmal geworden

(Abb. 2). Das Merkwürdige aber ist, daß nicht nur die gefüllten, sondern auch die einfachen Blüten völlig steril sind. Antheren werden zwar ausgebildet, schrumpfen aber, ohne sich zu öffnen. Die Fruchtblätter und die Scheidewand sind nicht verwachsen und haben das Aussehen kleiner, linealer, meist gekrümmter Blätter (Abb. 3), charakteristische Mißbildungen, die zu der Benennung der Mutation „*deformis*“ geführt haben. Die ersten *deformis*-Pflanzen wurden 1933 in der Nachkommenschaft einer Einzel-



Abb. 2. Einzelblüten einer normalen (oben) und einer *deformis*-Pflanze.

pflanze beobachtet. Sie traten in einem Verhältnis von 36 abweichenden : 71 normalen Individuen auf. Die Verteilung der einfach und der gefüllt blühenden Pflanzen auf die Kategorie der normalen und *deformis*-Typen ließ bereits deutlich auf eine Koppelung zwischen dem Merkmal gefüllt und *deformis* schließen. Unter den normalen Pflanzen waren 48 einfache und 23 gefüllte, während umgekehrt unter den *deformis*-Individuen nur 9 einfache und 27 gefüllte festgestellt wurden. Wegen der völligen Sterilität sämtlicher *deformis*-Typen mußten die Versuche mit den normalen Geschwistern fortgeführt werden. Von 20 dazu ohne Auswahl herausgegriffenen Einzelpflanzen waren 6 homozygotisch normal, 13 gaben 1934 eine Spaltung von 535 normalen auf 324 *deformis*-Individuen, wobei wiederum die Mehrzahl der einfachen

dem normalen, die Mehrzahl der gefüllten aber dem deformis-Typus angehörte. Eine Pflanze verhielt sich dagegen umgekehrt, von ihren einfachen Nachkommen waren unter den normalen 35 gefüllte und 21 einfache, während von 7 deformis-Pflanzen 6 einfach und nur 1 gefüllt blühte. Statt der Merkmale einfach und normal waren also in dem zweiten Fall die Merkmale einfach und deformis bzw. gefüllt und normal gekoppelt. Im folgenden Jahre (1935) waren dementsprechend zwei deutlich verschiedene Koppelungsreihen — eine Attraktions- und eine Repulsions-Serie — zu beobachten. Die Nachkommenschaften der Heterozygoten aus den Attraktionskoppelungen brachten wieder mit 580 normalen und 306 deformis-Individuen gegenüber der normalen 3:1-Spaltung den starken Recessivenüberschuß. Dafür zeigten aber umgekehrt die Nachkommen von 4 heterozygoten Geschwisterpflanzen aus der umgekehrten Repulsionskoppelungsreihe ganz ausgesprochen ein Recessivendefizit. Sie brachten 363 normale und nur 40 deformis-Pflanzen. Auch die Verteilung der einfachen und gefüllten Pflanzen auf die beiden Typen zeigte eine entsprechende Umkehrung: mehr gefüllte unter den normalen und mehr einfache unter den deformis! Die zahlenmäßige Verteilung der verschiedenen Phänotypen aus den Versuchen von 1933 bis 1935 ergab folgende Spaltungsverhältnisse:

1933 (1 Nachkommenschaft)	48 norm. einf. : 23 norm. gef. : 9 deform. einf. : 27 deform. gef.
1934 (13 Nachkommenschaften)	360 norm. einf. : 158 norm. gef. : 49 deform. einf. : 271 deform. gef.
1935 (10 Nachkommenschaften)	349 norm. einf. : 231 norm. gef. : 44 deform. einf. : 262 deform. gef.

Sa. 757 norm. einf. : 412 norm. gef. : 102 deform. einf. : 560 deform. gef.

Die Versuchsreihe mit der Koppelung eines recessiven mit einem dominierenden Gen brachte in 4 Einzelpflanzennachkommenschaften:

161 no.einf. : 202 no.gef. : 33 def.einf. : 7 def.gef.
Wie bereits erwähnt, sind solche, auf den ersten Blick merkwürdigen Verhältnisse als Folge der Koppelung des Def.- bzw. def.-Gens¹ mit dem Letalfaktor *L*, der seinerseits wieder sehr fest mit dem Füllungsfaktor verbunden ist, zu erwarten. Nehmen wir die Koppelung zwischen *L* und *S* als absolut an, so ergibt sich für eine Koppelung zwischen *S* und Def. bzw. *s* und def. bei einer Austauschhäufigkeit von 1:*x* folgende Phänotypenverteilung:

¹ In der Bezeichnung der Gene folge ich der von BAUR bei *Antirrhinum* benutzten Symbolisierung, nach der die recessive Mutation mit den kleinen Anfangsbuchstaben ihres Namens und der dominierende normale Typus mit denselben, aber groß geschriebenen Buchstaben bezeichnet wird.

♂	<i>x s</i> Def : 1 <i>s</i> def		
♀ 1 <i>S</i> Def	<i>x</i> norm. (Hom.)	1 norm. (Het.)	} einfach
<i>x S</i> def	<i>x</i> ² norm. (Het.)	<i>x</i> deform.	
<i>x s</i> Def	<i>x</i> ² norm.	<i>x</i> norm.	} gefüllt
1 <i>s</i> def	<i>x</i> norm.	1 deform.	

Da sekundäre Störungen des Spaltungsverhältnisses unter den mit dem Letalfaktor behafteten Zygoten nicht leicht zu eliminieren sind, empfiehlt sich die Berechnung des Austausches aus der Kategorie der gefüllten. Wir erhalten dann aus der Proportion

$$1 : (x^2 + 2x + 1) = 560 \text{ gefüllt deform. :}$$

972 insges. gefüllt den Wert $x = 0,32$, der einem Austausch in den Keimzellen von etwa 24% entspricht. Die heterozygotische Neukombination *S* def. *s* Def. müßte folgende Zygotenverteilung bringen:

♂	1 <i>s</i> Def + <i>x s</i> def		
♀ <i>x S</i> Def	<i>x</i> norm. (Hom.)	<i>x</i> ² norm. (Het.)	} einfach
1 <i>S</i> def	1 norm. (Het.)	<i>x</i> deform.	
1 <i>s</i> Def	1 norm.	<i>x</i> norm.	} gefüllt
<i>x s</i> def	<i>x</i> norm.	<i>x</i> ² deform.	

Bei gleichem Wert von x wären hier unter den gefüllten Phänotypen der Repulsionsphase 12 deformis und 197 normale Pflanzen zu erwarten

gewesen; gefunden wurden 7 deformis und 202 normale¹. Es kann danach keinem Zweifel mehr unterliegen, daß der ganze deformis-Merkmalskomplex: schmale, lineale Blätter, lockerer Wuchs, kleinere Blüten, männliche und weibliche Sterilität auch der einfachen Blüte, auf die Mutation eines einzigen Gens zurückzuführen ist. Von besonderem Interesse erscheint außer der durch die Koppelungsverhältnisse bedingten Spaltungsweise noch die Tatsache, daß auch die Abänderung einer Stelle des Einfachchromosoms, deren Abstand von dem *s*-locus doch ziemlich beträchtlich ist ($p = 24\%$), ebenso zur Sterilität der homozygotisch abgeänderten Zygoten führt, wie die Mutation des Einfachfaktors zu gefüllt.

¹ Hier gibt die direkte Bestimmung des x aus dem Verhältnis gefüllt deformis : Gesamtzahl gefüllt infolge der geringen Anzahl der deformis, die relativ großen Zufallsschwankungen ausgesetzt ist, einen unsicheren Wert!

Die Mutation *compressa* verdankt ihre Entstehung ebenfalls einer 1933 entdeckten Genmutation im *s*-Chromosom. Die Erblichkeitsverhältnisse müssen also im wesentlichen den für die Mutante *deformis* abgeleiteten Verhältnissen entsprechen. Sie verdient aber über das genetische Interesse hinaus auch praktisch züchterische Beachtung. Das Charakteristische der Mutation *compressa* besteht in einer Veränderung des Habitus, die für das Levkojensortiment eine brauchbare Bereicherung darstellt. Der Wuchs der Pflanzen, der normalerweise aufrecht buschig ist, wird eigenartig gestaucht und die Verzweigung gefördert, so daß Formen entstehen, deren etwas polsterartig ausgebreiteter Typus an die sogenannten „Tom-Thumb“-Formen mancher Sommerblumen z. B. der Tom-Thumb *Antirrhinum* erinnern (Abb. 1 c). Da die niedrigen recessiven *compressa*-Typen unter den normalen Geschwistern ganz verschwinden und die ganze Nachkommenschaft durch ihre Unausgeglichenheit störend wirkt, muß jedoch zuerst die recessive Form rein gezüchtet werden. Das ist trotz des allerdings seltenen Austausches zwischen *S-Co* und *s-co* (*co* = *compressa*, *Co* = normal) möglich, da die einfach blühenden *S-co* *s-Co*-Pflanzen im Gegensatz zu den *deformis*-Mutanten fruchtbar sind. Der seltenere Austausch ist aus den bisher vorliegenden Spaltungszahlen deutlich zu erkennen:

1933 (1 Nachkommenschaft)	14 norm. einf. :	0 norm. gef. :	0 compr. einf. :	10 compr. gef.
1934 (8 Nachkommenschaften)	244 norm. einf. :	23 norm. gef. :	6 compr. einf. :	229 compr. gef.
1935 (14 Nachkommenschaften)	559 norm. einf. :	62 norm. gef. :	25 compr. einf. :	490 compr. gef.
Sa.	817 norm. einf. :	85 norm. gef. :	31 compr. einf. :	729 compr. gef.

Aus dem Verhältnis der gefüllten *compressa*-Individuen zur Gesamtzahl aller gefüllten bestimmt sich der Wert von $x = 0,06$. Dem entspricht ein Austauschwert von nur 5,7%.

Das Verhältnis der normalen zu den *compressa*-Individuen berechnet sich auf 1,19 : 1. Der Überschuß von Recessiven ist auf die Wirkung des mit normal gekoppelten Letalfaktors zurückzuführen. Normal-*compressa* Heterozygoten ohne Letalfaktor, die infolge eines Austausches gebildet werden können, zeigen ein durchaus normales, monohybrides Spaltungsverhältnis. Eine solche, ebenfalls 1935 aufgefundene Nachkommenschaft gab 49 norm. einfache : 2 no. gef. : 3 compr. einf. : 17 comp. gefüllte Pflanzen. Der Austausch hat offensichtlich nur den Letalfaktor eliminiert, die Kopplung zwischen dem Einfachfaktor und dem

Normalgen ist bestehen geblieben. Das Verhältnis aller normalen zu den *compressa* ist 51 : 20 statt 53,25 : 17,75, also den Erwartungen völlig entsprechend. Trotz der festen Kopplung zwischen dem *S*- und *Co*-Gen wurden in einer 1 : 1-Familie aber bei den zur Verfügung

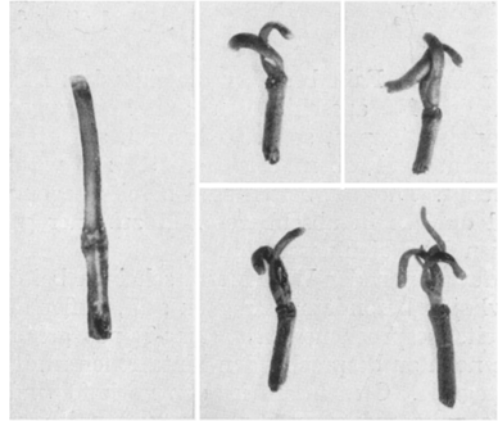


Abb. 3. Fruchtknoten einer einfach blühenden normalen (links) und von verschiedenen *deformis*-Pflanzen. (Vergr. 2 : 1.)

stehenden relativ großen Zahlen bereits 1934/6 durch Austausch entstandene einfach blühende *compressa*-Pflanzen gefunden, so daß 1935 einige gut gefüllte konstante *compressa*-Familien zur Verfügung standen. Der praktische Wert der nun konstanten *compressa*-Sippe wird aber

noch beeinträchtigt durch die sehr matt wirkende gelbliche Färbung der gefüllten Blüten, während der *compressa*-Wuchs klare, entweder weiße oder rote und blaue Farben verlangt. Kreuzt man aber eine einfache *compressa*-Pflanze mit einer normalen roten Sippe, so entstehen in der F_1 - und F_2 -Generation wieder normale Pflanzen, und zwar sowohl einfache wie gefüllte Individuen, entsprechend dem Kreuzungsschema: $S\ co\ s\ co \times s\ Co = S\ co\ s\ Co$ (normal einf.) + $s\ co\ s\ Co$ (normal gef.) usw., bis uns der Austausch wieder einmal $S\ co\ s\ co$ -Typen schafft. Reziprok gibt die Verbindung $S\ Co\ s\ Co$ (= normal einfach) $\times s\ co$ aus konstanter *compressa* eine normale F_1 mit $S\ Co\ s\ co$ + $s\ Co\ s\ co$ -Genotypen und in der F_2 -Generation würden die gefüllten Pflanzen vom *compressa*-Typus, die einfachen aber normal sein. Auch hier müßten wir also auf den gelegentlichen Austausch warten,

um zum Ziele zu kommen. Wesentlich besser erreichen wir unser Zuchtziel, wenn wir die reziprok hergestellten Bastarde in folgender Weise miteinander kreuzen:

$$\begin{array}{r}
 P. \quad 1. \quad \underbrace{\text{♀ } S \text{ co}} \times \underbrace{s \text{ Co}} \quad 2. \quad \underbrace{\text{♀ } S \text{ Co}} \times \underbrace{s \text{ co}} \text{ (aus konst. compressa)} \\
 F_1 \quad \quad \underbrace{\text{♀ } S \text{ co}} \times \underbrace{s \text{ Co}} \quad \quad \quad \times \quad \quad \underbrace{S \text{ Co}} \times \underbrace{s \text{ co}} \\
 F_2 \quad \quad \quad \underbrace{S \text{ co}} \quad \underbrace{s \text{ Co}} + \underbrace{s \text{ Co}} \quad \underbrace{s \text{ co}}
 \end{array}$$

In diesem Falle bestehen die einfachen Pflanzen der F_2 ausschließlich aus homozygoten *compressa*-Typen, so daß nur noch auf die gewünschten Farben selektioniert zu werden braucht. Diese Arbeiten sind bereits begonnen und dürften in absehbarer Zeit zu einer ganz neuen Levkojenklasse führen.

Mutationen der Wuchsform scheinen bei den Levkojen besonders häufig zu sein, außer dem bereits besprochenen *compressa*-Typus gehören alle noch zu besprechenden Mutationen in diese Kategorie. Gemeinsam ist den noch folgenden als *acaulis*, *reducta* und *muscoides* bezeichneten Formen, daß sich die neuen Wuchseigenschaften mit dem Blütencharakter: einfach bzw. gefüllt, frei kombinieren lassen. Die abgeänderten Gene liegen also in anderen Chromosomen als die Gengruppe: letal, gefüllt, weiß, *compressa* und *deformis*. Ihre Spaltungsverhältnisse müssen daher die monohybride Verteilung widerspiegeln und nur, soweit das betreffende Gen selbst eine subletale Wirkung hat, sind Störungen des theoretischen Verhältnisses in Gestalt eines Recessivendefizits zu erwarten.

Die Mutation *acaulis*, die erstmalig 1933 in einer spaltenden Nachkommenschaft durch ihre sehr dunkelgrüne Färbung, kurze Internodien und ein etwas gezähntes Blatt auffiel, hat mit der *compressa* den gestauchten Wuchs gemeinsam. Während aber bei der *compressa* die Internodien zwar verkürzt, aber doch normal ausgebildet erscheinen, folgt bei den *acaulis*-Typen fast ohne Zwischenraum Blatt auf Blatt. Selbst die Blütenstände vermögen sich kaum aus dem eine dichte Rosette bildenden Laub herauszuheben, sondern sitzen direkt der Erde auf (Abb. 1 d). Der Blühbeginn ist gegenüber den normalen Typen außerordentlich verzögert, und die Fertilität der Pflanzen ist stark geschwächt. Man erhält jedoch von den einfach blühenden Individuen einzelne Samen, die aber dann häufig das Produkt einer Fremdbestäubung sind, wenn die Pflanzen nicht ganz isoliert ab-

blühen. Daß eine Koppelung mit dem Füllungsmerkmal nicht in Frage kommen kann, zeigen die gefundenen Spaltungszahlen, die sowohl unter den normalen wie unter den *acaulis*-Typen

etwa gleiche Anteile einfacher und gefüllter Individuen aufweisen. Im Jahre 1933 waren von den ersten *acaulis*-Pflanzen nur wenige bis zur Blüte gebracht worden, so daß ihr Verhalten in bezug auf die Blütenfüllung nicht festgestellt werden konnte. In den beiden nächsten Jahren konnten dagegen die gefüllten und einfachen unter den normalen wie unter den Mutanten bestimmt werden, und es wurden die unten stehenden Spaltungszahlen erhalten:

Unter 5753 Individuen sind also insgesamt 1167 *acaulis*-Typen, das wären statt 25% nur 20,3% Recessive, ein Ausfall, der zweifellos in der verminderten Lebensfähigkeit der *acaulis*-Zygoten ihren Grund hat. Infolge der geschwächten Fortpflanzungsfähigkeit konnten 1935 von 10 einfach blühenden *acaulis*-Pflanzen des Vorjahres nur insgesamt 20 Nachkommen erhalten werden, die meisten Pflanzen hatten überhaupt keinen reifen Samen gebracht. Das Defizit an *acaulis* in den Spaltungen spricht also in keiner Weise gegen das Vorliegen einer monohybriden Spaltung der Mutation *acaulis* (*ac ac*) gegenüber der normalen Ausgangsform (*Ac Ac*), sondern ist die Folge einer stark subletalen Wirkung des abgeänderten Gens.

Noch stärker ist die Letalwirkung einer anderen Mutation „*reducta*“ (*red red*), die durch Zwergwuchs und teilweise reduzierte Blattspalten charakterisiert ist. Diese reduzierten Blätter mit etwas blasigen Blattoberflächen machen bereits die Jungpflanzen kenntlich. Später ist der Zwergwuchs der Mutanten, die nur etwa ein Viertel oder ein Fünftel der Höhe normaler Individuen erreichen, das augenfälligste Merkmal (Abb. 1 d). Die Abänderung trat ebenfalls im Jahre 1933 erstmalig auf, und zwar wurden in einer Einzelpflanzennachkommenschaft 74 normale und 15 *reducta*-Jungpflanzen notiert. Die Versuche des Jahres 1934 brachten 318 normale und 51 *reducta*-Pflanzen = 13,8% recessive Genotypen. Die normalen bestanden

1934 (9 Nachkommenschaften) 106 norm. einf. : 153 norm. gef. : 27 acaul. einf. : 39 acaul. gef.
 1935 (36 Nachkommenschaften) 2037 norm. einf. : 2290 norm. gef. : 445 acaul. einf. : 656 acaul. gef.

Sa. 2143 norm. einf. : 2443 norm. gef. : 472 acaul. einf. : 695 acaul. gef.

dabei zu 52,5% aus gefüllten, während die *reducta*-Individuen nur 41% gefüllte enthielten. Auf eine Koppelung mit dem Einfachfaktor lassen diese Zahlen aber nicht schließen, da die Anzahl der gefüllten normalen Individuen innerhalb der Grenzen des auch sonst beobachteten Gefülltenüberschusses bleibt.

Die letzte, zuerst 1934 beobachtete Mutation „*muscoides*“ ist hinsichtlich ihrer Wuchsform die merkwürdigste, die bei den *Levkojen* je beobachtet wurde. Sie findet eine Parallele in der gleichgenannten Mutation von *Antirrhinum* (vgl. KUCKUCK u. SCHICK [5]) und zeichnet sich dadurch aus, daß der ganze oberirdische Teil der Pflanze auf eine Länge von 3—4 cm reduziert wird. Die dicht gedrängten Blüten haben vollkommen normales Aussehen, sind aber kleiner als die normalen und sitzen in fast kugeligen Blütenständen unmittelbar den völlig abweichend gestalteten, dicht gedrängt stehenden Blättern auf. Die Blätter sind kurz, im Verhältnis zu ihrer Länge außerordentlich breit, sehr dick, lederartig und stark gewellt. Sie drängen sich an dem dicken Stämmchen so dicht an- und übereinander, daß von der Hauptachse kaum etwas zu sehen bleibt (Abb. 4). Besonders merkwürdig ist, daß zu diesen mißbildeten, winzigen Pflänzchen eine Wurzel gehört, die denen normaler Pflanzen, die ein Vielfaches an Höhe und Masse erreichen, kaum nachsteht. Die *muscoides*-Mutation trat in einer in bezug auf die Blütenfüllung 3:1 spaltenden Einzelpflanzen-nachkommenschaft zuerst auf. Sie war bereits in den Keimschalen gleich nach dem Auflauf daran erkennbar, daß das Hypokotyl sich nicht streckte, sondern in der Entwicklung stecken blieb, so daß die etwas dunkler grünen und leicht zurückgerollten Kotyledonen unmittelbar der Erde auflagen. Die Auszählung der Jungpflanzen ergab eine typische 3:1-Spaltung mit 199 normalen auf 58 *muscoides*-Keimlinge. Gefüllte Individuen traten unter den ausgepflanzten normalen wie mutierten Pflanzen ungefähr zu je ein Viertel auf, so daß auch für dieses Merkmal die Abhängigkeit von einem einzigen, aus normal zu *muscoides* (*musc.*) mutierten Gen, das mit dem Füllungsfaktor freie Spaltung zeigt, sicher steht. Samen konnten bisher von dieser, sonst durchaus lebensfähigen Form nicht erhalten werden.

Das häufige Auftreten von Chromosomenaberrationen, das von FROST (3) für Abkömmlinge der ebenfalls lackblättrigen Sorte „Schneeflocke“ mit etwa 5% angegeben wird, und die zum Teil ebenfalls den Eindruck erwecken, als wenn ihre charakteristischen Merkmale mit dem Einfachmerkmal gekoppelt seien, ließ auch unter den im vorhergehenden beschriebenen neuen Formen Typen mit abweichenden Chromosomenbeständen erwarten. Besonders die sterilen Typen, wie die *deformis*-Mutationen und die schlecht ansetzenden, wie die *acaulis*, *reducta* und *muscoides* Mutanten, legten den Gedanken



Abb. 4. Habitusbild der Mutation *muscoides*.

an chromosomale Änderungen nahe. Die cytologische Untersuchung von Wurzelschnitten, die mit Carnoy fixiert und nach Heidenhain gefärbt waren, zeigte aber ganz zweifellos, daß im somatischen Gewebe sämtlicher Mutanten weder überzählige Chromosomen, noch Chromosomenfragmente vorhanden waren. Alle zählbaren Teilungsfiguren ließen eindeutig 14 Chromosomen erkennen, so daß in Verbindung mit dem Ausfall der genetischen Versuche die Entstehung der beschriebenen neuen Typen *deformis*, *compressa*, *acaulis*, *reducta* und *muscoides* auf eine Genänderung zurückgeführt werden muß. Bei der Mutation *deformis* und *compressa* handelt es sich um die Änderung eines im Füllungschromosom liegenden Genes, während die übrigen Mutationen auf Genänderungen in einem der sechs übrigen Chromosomen zurückzuführen sind.

Literatur.

1. FROST, H. B.: Mutation in *Matthiola*. Univ. Calif. Publ. Agr. Sci. 2, 81 (1919).

2. FROST, H. B., u. M. C. MANN: Mutant forms of *Matthiola* resulting from non-disjunction. *Am. Nat.* 58, 569 (1924).
3. FROST, H. B.: Chromosome-mutant types in stocks. *J. Hered.* 18, 475 (1927).
4. KAPPERT, H.: Abweichende Spaltungsergebnisse in der Vererbung der Blütenfüllung zweier

- Levkojensippen. *Z. Pflanzenzüchtg.* 17, 147 (1931).
5. KUCKUCK, H., u. R. SCHICK: Die Erbfaktoren bei *Antirrhinum majus* und ihre Bezeichnung. *Z. Abstammungslehre* 56, 51 (1930).
6. SAUNDERS, E. R.: *Matthiola*. *Bibliographia Genetica* 4, 141 (1928).

(Aus dem Biologischen Institut der Technischen Hochschule, Braunschweig).

Beziehungen zwischen Genetik und Chromosomenstruktur bei *Drosophila*.

(Sammelreferat.)

Von **Curt** und **Leonore Koswig**.

BOVERI bezeichnete 1904 die gesamte Substanz eines Zellkerns, die sich bei der Mitose in Chromosomen umwandelt, als Chromatin. Darüber hinaus hat es sich seitdem gezeigt, daß das Chromatin in 2 verschiedenen Zuständen: dem Eu- und dem Heterochromatin an der Morphogenese der Chromosomen teilnimmt. Chemisch sind beide Formen nicht voneinander zu unterscheiden, nur zeichnet sich das Heterochromatin bei Anwendung bestimmter Farbstoffe durch intensivere Färbbarkeit gegenüber dem Euchromatin aus. Ihre Verschiedenheit liegt außerdem im Verhalten in der Telophase. Während nämlich das Euchromatin in diesem Stadium seine Struktur aufgibt und nicht mehr aufzufinden ist, bleibt das Heterochromatin in Form von stark färbbaren Punkten oder Stäbchen (Heteropyknose) sichtbar im Ruhekern liegen. Es nimmt in ihm eine Lage ein, die für die Kerne der einzelnen Arten typisch ist (Äquilocale Lagerung, Abb. 18). Für *Drosophila melanogaster* stellte HEITZ fest, daß die zweiten und dritten Chromosomen in ihrer Mitte einen heterochromatischen Teil einschließen und daß der proximale — d. h. der in den Äquatorialplatten nach innen gelagerte, den Spindelfaseransatz tragende — Teil des X-Chromosoms völlig heterochromatisch ist. Dieser Teil nimmt $\frac{2}{3}$ der Gesamtlänge des Chromosoms ein. Das Y-Chromosom dieser Art ist völlig heterochromatisch, das 4. Chromosom völlig euchromatisch.

Die Struktur der Chromosomen von gonischen und gewöhnlichen somatischen Zellen.

Über die Struktur der Chromosomen hat GEITLER (3) kürzlich an dieser Stelle ausführlich berichtet. Darum sei hier folgendes nur zusammenfassend erwähnt: Der wesentlichste Bestandteil eines Chromosoms ist das Chromonema, ein einzelner oder paariger spiralig aufgewundener Strang. Über seine Länge sind eine

Menge größerer oder kleinerer kugelig gebaute — die Chromomeren — verteilt. Sie unterscheiden sich von den sie verbindenden Fäden — den Fibrillen — dadurch, daß es möglich ist, sie stärker zu färben. Ihre Reihenfolge sowie die Abstände voneinander sind gesetzmäßig, so daß nach Chromonemaverdoppelung (wie sie in somatischen Kernen die Regel ist) die Chromomeren von gleicher Form an gleicher Stelle zusammentreffen. Zwei gepaarte Chromonemen nennt man eine Chromatide. Diese ist von einer nur wenig färbaren Substanz umhüllt. Sie wird Matrix genannt. Da man nicht viel über ihre Morphologie weiß, schlug HEITZ vor, sie einfach Hülle = Kalymma zu nennen. Chromomeren und ihre Verbindungsstücke, die Fibrillen, bilden zusammen das Chromonema. Zwei Chromonemen paaren sich zu einer Chromatide. Ein Chromosom ist eine von dem Kalymma umgebene Chromatide. Strukturell unterscheidet sich das Heterochromatin nach HEITZ vom Euchromatin wahrscheinlich dadurch, daß die Chromomeren so vergrößert sind, daß man nichts mehr von den Fibrillen sehen kann. Zum Unterschied vom Euchromatin neigt es nach einer neueren Anschauung MULLERS (12) viel stärker dazu, auseinanderzubrechen. In der Prophase gonischer und gewöhnlicher somatischer Zellen ist die Chromonemenspirale so stark entrollt, daß man bei günstigen Objekten die einzelnen gepaarten Chromomeren voneinander unterscheiden kann. In der Meta- und Anaphase ist die Spirale eng angezogen. Die aufeinander folgenden Chromomeren stoßen daher seitlich gegeneinander und es ist nichts als ein dicker, kompakter Strang zu erkennen. Für den linearen Aufbau der Chromosomen sprechen die in der Längsrichtung aneinander gereihten Chromomeren und die gesetzmäßige Anordnung von Eu- und Heterochromatin. Das Heterochromatin bleibt auch in der Telophase an der Stelle liegen, in der es von seinen Chromatiden in der Anaphase fixiert