

Genmutationen positiven Selektionswert erhalten können. BAUR hat schon vor Jahren die Vermutung ausgesprochen, daß auch bei *Antirrhinum* der physiologischen Nebenwirkung einzelner Kleinmutationen und der Genkombination für die Herausbildung von geographischen Rassen und nahe verwandten Spezies größte Bedeutung zukommt. Die Tatsache, daß die ganze Gattung die gleiche Chromosomenzahl hat, daß sich die meisten Arten miteinander kreuzen lassen, und daß sich nach allen bisherigen Untersuchungen nur genisch bedingte

Unterschiede, selbst zwischen den Arten, feststellen ließen, macht *Antirrhinum* als höheres botanisches Objekt für derartige Untersuchungen besonders geeignet. Es gibt wohl keine höhere Pflanzengattung, die als Versuchsobjekt geeignet wäre, bei der diese drei wichtigen Voraussetzungen in ähnlicher Weise verwirklicht wären. Schon aus dem bisher vorliegenden großen Versuchsmaterial bei *Antirrhinum majus* werden sich wichtige Schlüsse ziehen lassen, über die berichtet werden wird.

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung, Müncheberg, Mark.)

## Weitere Untersuchungen über das Problem der Plasmavererbung.

Von P. Michaelis.

Objekt der vorliegenden Untersuchungen ist die Gattung *Epilobium*, das Weidenröschen. In dieser Gattung fällt eine große Zahl von Artkreuzungen reziprok verschieden aus, was auf Plasmaunterschiede der verwendeten Eltern zurückzuführen ist. Zum Nachweis, daß das Plasma selbständig an der Vererbung beteiligt ist, wurde der Kern von *Epilobium hirsutum* (= *H*, *h*) in das Plasma von *Epilobium luteum* (= *L*, *l*) übertragen<sup>1</sup>. Bei einer erneuten Einkreuzung von *Ep. luteum* (*Lh*<sup>n</sup> ♀ × *l* ♂) entstehen nun Bastardpflanzen, die in allen Eigenschaften dem *l* ♀ × *h* ♂-Bastard entsprechen und nicht dem *h* ♀ × *l* ♂-Bastard, obwohl die Mutter von *Ep. hirsutum* kaum zu unterscheiden ist. Umfangreiche Messungen zeigen allerdings, daß die *Lh*<sup>n</sup> × *l*-Pflanzen mit jeder Rückkreuzungsgeneration um ein ganz Geringes dem *Hl*<sup>n</sup>-Bastard ähnlicher werden. Diese Versuche beweisen: erstens, daß das Plasma von *Ep. luteum* seine spezifischen Eigenschaften durch zur Zeit 13 Rückkreuzungsgenerationen behalten hat, obwohl es einen *Ep. hirsutum*-Kern beherbergte und zweitens, daß die erbliche Substanz: Plasma nach Art der Dauermodifikation verändert werden kann. Einzelheiten

müssen in der ausführlichen Abhandlung (1) eingesehen werden.

Nachdem dieses Ergebnis erhalten war, war zu untersuchen, welche Bedeutung der Vererbungsträger Plasma für die Genetik hat, welcher Anteil ihm für die Entwicklungsphysiologie zukommt, und ob ihm eine Rolle bei der Phylogenie zuerkannt werden kann. Über das vorläufige Ergebnis dieser Versuche soll hier kurz berichtet werden.

### I.

Versucht man sich ein Bild zu machen, wie man sich den Vererbungsträger Plasma vorzustellen hat, so sind zwei Möglichkeiten zu erwägen. Es wäre denkbar, daß im Plasma ähnliche Reaktionsträger vorhanden sind, wie wir sie uns unter den Genen im Kern vorstellen. Es wäre aber auch möglich, daß das Plasma ein in chemischer Zusammensetzung und in physikalischer Struktur spezifisches Substrat für die Reaktionen der Kerngene ist. Eine eindeutige Entscheidung ist nicht leicht herbeizuführen. Es sind hierzu mehrere Wege gangbar:

1. Es müssen durch Einlagerung einer bestimmten Kernkombination in verschiedene Plasmen die vorhandenen Plasmaunterschiede erkennbar werden. Im Vergleich dazu werden sich

2. durch Einlagerung verschieden abgestufter Genquantitäten und

3. durch Einlagerung qualitativ verschiedener Gene in ein und dasselbe Plasma Rückschlüsse über die Bedeutung von Kern und Plasma ziehen lassen.

1. Nachdem *Ep. hirsutum*-Pflanzen entstanden waren, die in ihrem Genbestand dem echten

<sup>1</sup> Die Übertragung erfolgte durch Rückkreuzung nach folgendem Schema: [(*L* ♀ × *h* ♂) ♀ × *h* ♂] ♀ × *h* ♂ usw. Die so entstandenen Pflanzen werden als *Lh*<sup>n</sup> bezeichnet. Der erste groß geschriebene Buchstabe (*L*) der Abkürzung gibt die ehemalige Mutter und damit das Plasma an; der Index sagt, wie oft mit dem Vater (*h*) rückgekreuzt wurde. Für obiges Beispiel wäre zu schreiben *Lh*<sup>3</sup>. Die *Lh*<sup>5</sup>-Pflanzen glichen schon stark dem echten *Ep. hirsutum*, bei den *Lh*<sup>8</sup> — *Lh*<sup>12</sup>-Pflanzen dürfte ein weitgehend homozygoter *Ep. hirsutum*-Kern in das *Ep. luteum* Plasma eingelagert sein.

*Ep. hirsutum* glichen, aber durch den Besitz des artfremden *luteum*-Plasmas unterschieden waren, mußte sich durch Kreuzung mit einer dritten Art (es wurden verschiedene Herkünfte von *Ep. montanum*, *Ep. parviflorum* und *Ep. roseum* verwendet) ein und dasselbe Bastardgenom in drei verschiedene Plasmen einlagern lassen. Auf folgende Weise kann durch individuenreziproke Kreuzung z. B. das *hirsutum*-*montanum*-Bastardgenom in das *hirsutum* (a)-, in das *montanum* (b, c)- und in das *luteum* (d)-Plasma übertragen werden:

		n	Kronblatt- Länge mm	Breite mm	Kelch- länge mm	Staubblätter lang mm	kurz mm
a)	$h \text{ ♀} \times m_B \text{ ♂}$	50	$1,78 \pm 0,12$	1,53	4,70	1,57	1,01
b)	$m_B \text{ ♀} \times h \text{ ♂}$	200	$7,30 \pm 0,06$	5,35	6,25	5,21	3,46
c)	$m_B \text{ ♀} \times Lh^{11} \text{ ♂}$	100	$7,42 \pm 0,06$	5,38	6,29	5,03	3,30
d)	$Lh^{11} \text{ ♀} \times m_B \text{ ♂}$	150	$6,85 \pm 0,10$	5,39	6,42	5,05	3,44

Diese und zahlreiche andere Messungen zeigen, daß die Pflanzen mit *montanum*- und *luteum*-Plasma einander in allen Einzelheiten gleichen, sehr deutlich aber von denen mit *hirsutum*-Plasma abweichen. Das *hirsutum*-Plasma ist also in diesen Versuchen deutlich von dem der anderen Arten zu unterscheiden, nicht aber das *montanum*-Plasma vom *luteum*-Plasma und ebensowenig dieses vom *roseum*-Plasma. Diese drei Plasmen sind in den gegebenen Konstellationen einander gleich. Das *hirsutum*-Plasma scheint ihnen gegenüber eine Sonderstellung einzunehmen. Aber auch diese verschwindet, wenn man das echte *Ep. hirsutum* mit den *Lh<sup>n</sup>*-Pflanzen vergleicht. Sie unterscheiden sich in keiner Weise, abgesehen von entwicklungsphysiologischen Störungen, die später noch zu besprechen sein werden. Unter diesen Bedingungen scheint es mir ein gewagtes Unterfangen, genähnliche Reaktionsträger im Plasma anzunehmen.

2. Sehr auffallend und für die Deutung der Plasmavererbung wichtig ist die Tatsache, daß bei Artbastarden das *hirsutum*-Plasma von allen anderen zu unterscheiden ist, daß aber andererseits *hirsutum*-Pflanzen, denen das arteigene Plasma fehlt, keine wesentlichen Abweichungen aufweisen. Dieses wechselvolle Verhalten dürfte durch die verschiedene Quantität des plasmaverwandten Kernanteils bedingt sein. Ein weiteres Beispiel hierfür gibt eine triploide Pflanze, die 1926 experimentell durch doppelte Befruchtung erzeugt wurde (2). Die Pflanze muß, nach Aussehen, Entstehung und Nachkommenschaft zu urteilen, im *hirsutum*-Plasma zwei *hirsutum*-Genome und ein *luteum*-Genom

enthalten. Es ist eine typische Bastardpflanze, allerdings mit einem stärkeren Hervortreten der *hirsutum*-Merkmale. Da sie sicher *hirsutum*-Plasma besitzt, müßte sie mehr dem  $h \text{ ♀} \times l \text{ ♂}$  als dem  $l \text{ ♀} \times h \text{ ♂}$ -Bastard gleichen, d. h. sie müßte, um einige Merkmale zu nennen, kleinblütig und steril sein. Sie zeigt aber fast bis zur Identität die Fertilitätsverhältnisse und die Blütengröße des  $l \text{ ♀} \times h \text{ ♂}$ -Bastardes. Die Vergrößerung der Blüte und die bessere Fertilität haben mit der Triploidie nichts zu tun, denn die triploiden *Hirsuta* haben kleinere und schlechter fertile Blüten als die  $l \text{ ♀} \times h \text{ ♂}$ -Pflanzen. Man wird den Tatsachen wohl am besten gerecht, wenn man annimmt, daß mit der Verdoppelung des *hirsutum*-Genoms die entwicklungsphysiologischen Störungen beseitigt werden, die auftreten, weil das *hirsutum*-Plasma für den *hirsutum*-*luteum*-Bastardkern ein ungeeignetes Substrat darstellt.

3. Noch schärfer läßt sich vielleicht das Verhältnis zwischen Kern und Plasma formulieren, wenn man das Ergebnis einiger Kreuzungen in Betracht zieht, in denen verschiedene Gene in dasselbe Plasma übertragen werden. Wie schon SCHWEMMLE (3), LEHMANN (4) und SCHNITZLER (5) feststellten, unterscheiden sich verschiedene Herkünfte von *Ep. roseum*, *hirsutum* usw. durch, wie sie es nannten, verschieden starke Hemmungsgene. Die Kreuzung verschiedener Herkünfte von *Ep. hirsutum* mit *Ep. luteum* ergab eine fast lückenlose Reihe von extrem reziprok verschiedenen bis zu reziprok gleichen Bastarden. Aus der Kreuzung eines z. B. aus Jena stammenden *Ep. hirsutum* entstanden Bastarde, die im *luteum*-Plasma fertile Blüten mit  $20,2 \times 15,6$  mm großen Kronblättern, im *hirsutum*-Plasma sterile Blüten mit nur  $3,5 \times 2$  mm großen Blütenblättern hatten. Im Gegensatz hierzu steht eine andere *hirsutum*-Sippe aus München, die in beiden Plasmen fertile Bastarde mit gleich großen Blüten gibt (*l*-Plasma  $15,2 \times 12,5$ , *h*-Plasma  $15,8 \times 12,3$  mm). Die verschiedenen Herkünfte unterscheiden sich durch einfach spaltende Gene, die aber nur in den *luteum*-Bastarden phänotypisch sichtbar werden.

Diese verschiedenen Versuche beweisen zwar noch keineswegs eindeutig, daß im Plasma genähnliche Reaktionsträger fehlen, sie sprechen aber doch mehr für die Ansicht, daß das Plasma ein genetisch selbständiges, spezifisches Substrat für die Gene darstellt. In den zur Untersuchung gelangten Fällen ist es aber nicht der gesamte Kern, sondern nur einzelne Gene bzw. Gengruppen, deren Reaktionsabläufe in dem

ungeeigneten plasmatischen Substrat abgeändert werden.

## II.

Eine Anzahl von Versuchen gruppieren sich um die Frage, welche Bedeutung dem Vererbungsträger Plasma für die Entwicklungsphysiologie zukommt, Untersuchungen, die letzten Endes dem fernen Ziel zusteuern, die kausalen Ursachen der Plasmavererbung erkennen zu können. Von den Versuchen seien nur vier kurz erwähnt, die zwar einstweilen ohne Zusammenhang stehen, die aber doch Hinweise geben können, in welcher Weise dem Problem näherzukommen ist. Erste Aufgabe war es, sich von der Betrachtung morphologischer Merkmale freizumachen, um den Weg in die Zellphysiologie zu finden. Es war dies um so leichter, als sich die *Ep. hirsutum*-Pflanzen im arteigenen und artfremden (*Lh<sup>n</sup>*) Plasma weniger in der Art der morphologischen Merkmale unterscheiden, wohl aber in der Art der Reaktionsabläufe, die zur Ausprägung des Phänotypus führen.

1. Auffallenderweise traten in den Aussaaten der *Lh<sup>n</sup>*-Pflanzen sehr häufig gestörte Keimlinge auf. Es fehlte ihnen die Sproßknospe. Sie vergilbten nach 2—3 Monaten, und nur selten war ihnen durch Adventivsproßbildung die Möglichkeit gegeben, zu normalen Pflanzen heranzuwachsen. Unter den echten *Ep. hirsutum*-Keimpflanzen wurden bis vor kurzem keine derartigen Abnormitäten beobachtet, während bis zu 100% der *Lh<sup>n</sup>*-Aussaaten abnorm sein konnten. Diese Störungen konnten im Gegensatz zu ähnlichen Fällen bei anderen Pflanzen nicht mit bestimmten Genen in Zusammenhang gebracht werden. Sie sind vorwiegend entwicklungsphysiologisch bedingt und lassen sich auch experimentell durch Unterbrechung der Fruchtreife beim typischen *Ep. hirsutum* hervorrufen, wie folgende Versuchsreihe zeigt: Wurden nach gleichzeitiger Bestäubung die Fruchtknoten in bestimmten Zeitabständen eingesammelt, so traten die gestörten Keimpflanzen in folgenden Prozentverhältnissen auf:

	10—22	23—26	27—30	31—34	35—38	38—42
	Tage nach Bestäubung					
	%	%	%	%	%	%
<i>l</i> -Plasma	keine	72	29	21	5	0
<i>h</i> -Plasma	Keimung	10	0	0	0	0

Die Zahlen zeigen deutlich, daß das Auftreten der gestörten Keimpflanzen die Folge einer entwicklungsphysiologischen Störung während der

Ausbildung des Embryos und während der Ablagerung der Reservestoffe (bei den abnormen Embryonen sind die Zellen in der Nähe der Sproßknospe anstatt mit Stärke mit gelben Öltröpfchen gefüllt) ist. Man könnte annehmen, daß die Reaktionsabläufe bestimmter Gene im *luteum*-Plasma infolge einer Disharmonie von Plasma und Kern labil sind und besonders leicht gestört werden können. In anderen Fällen mag die Disharmonie zwischen den beiden Zellpartnern durch eine Genmutation entstehen.

2. Ähnlich liegen die Dinge bei der Lebensfähigkeit der männlichen Gonen. Bestimmte, wohl genotypisch definierbare männliche Gonen sterben im *luteum*-Plasma ab, während sie im arteigenen Plasma lebensfähig sind (vgl. MICHAELIS 1933). Trotzdem sind diese Gonen auch im *luteum*-Plasma potentiell lebensfähig. Unter gewissen ernährungsphysiologischen Bedingungen können einzelne Teile von sonst sterilen Pflanzen völlig fertil werden. Experimentell läßt sich dies unterstützen durch Zugabe geringer Gifkonzentrationen, wie z. B. von Sublimat, Kupfersulfat usw. Während einer kurzen Zeit werden an völlig sterilen Pflanzen eine wechselnde Zahl normal aussehender Gonen ausgebildet. Durch die stimulierende Wirkung der Gifte werden die im artfremden Plasma gestörten oder gehemmten Entwicklungsabläufe so weit angeregt, daß die Gonen ähnlich wie im arteigenen Plasma ausgebildet werden können.

3. Eine andere Beobachtung betrifft die Ausbildung des Verzweigungssystems und der Blätter. Bei den unter normalen Bedingungen aufgezogenen Pflanzen gelingt es kaum, statistisch gesicherte Unterschiede in der Ausbildung der vegetativen Teile zwischen den *Hirsuta* und den *Lh<sup>n</sup>*-Pflanzen zu finden. Kultiviert man aber die Pflanzen unter ungünstigen Ernährungsbedingungen, wie z. B. in ganz kleinen Töpfen, so können ungewöhnlich große Unterschiede auftreten:

	Höhe d. Pflanze in cm	Zahl der Seitentriebe	Gesamtlänge d. Zweigsystems in cm	Blattgröße in cm
<i>h</i> -Plasma	20,2	5,3 ± 0,23	32,12 ± 2,31	5,72 ± 1,33
<i>l</i> -Plasma	23,4	9,1 ± 0,20	54,15 ± 3,06	6,13 ± 1,63

Dieser Versuch ist insofern von Interesse, als er zeigt, daß eine Disharmonie zwischen Plasma und Genen keineswegs immer zu Störungen der Entwicklungsabläufe im teleologischen Sinne führen muß. Die *Lh<sup>n</sup>*-Pflanzen sind wesentlich besser entwickelt und auch gegen Befall von Erysiphe unter den gegebenen Bedingungen

widerstandsfähiger. Die Genreaktion wird nur durch das artfremde Substrat verändert. Erst die Umwelt entscheidet, ob der so entstandene Phänotypus für die Erhaltung der Pflanze vorteilhaft oder nachteilig ist.

4. Bei den bisher besprochenen Versuchen handelt es sich um physiologische Reaktionen, die zwar manchen Hinweis über den Einfluß des Erbträgers Plasma für die Entwicklungsphysiologie geben, die aber weit davon entfernt sind, zu seinem kausalen Verständnis zu führen. Wichtiger ist, daß sich durch Untersuchungen von v. DELLINGSHAUSEN auch Unterschiede der protoplasmatischen Substanz fassen lassen. Die Untersuchung erfolgte in Anlehnung an die Methode von HÖFLER (6) und ergab statistisch gesicherte Unterschiede in der Deplasmolysezeit bei den *Hirsuta* und den *Lh<sup>n</sup>*-Pflanzen. Es erscheint mir verfrüht, auf diesen vorläufigen Ergebnissen irgendwelche Schlüsse aufzubauen, es sei nur auf die Möglichkeit hingewiesen, Verschiedenheiten der morphologischen Charaktere auf ein unterschiedliches Verhalten des Protoplasmas zurückzuführen.

Die hier besprochenen Versuchsergebnisse stehen in keinem Widerspruch zu der Annahme, daß das Plasma ein in chemischer Zusammensetzung und physikalischer Struktur spezifisches Substrat ist, in dem die Reaktionsabläufe der Gene in ganz bestimmter Richtung erfolgen. Die Versuche geben bis jetzt keinerlei Anhalt, daß im Plasma genähnliche Reaktionsträger vorhanden sind.

### III.

Für die Phylogenie könnte die Erbsubstanz Plasma in zweierlei Weise eine Bedeutung er-

langen. Durch eine Änderung des Plasmas selbst, die auf dem Wege einer Dauermodifikation erfolgen dürfte, könnten die Reaktionsabläufe der Gene modifiziert und damit der Phänotypus abgeändert werden. Weiterhin besteht die Möglichkeit, daß in einem verschiedenen Plasma die Mutationsrate verschieden hoch ist, oder daß bestimmte Mutationen bevorzugt auftreten. Zur Klärung dieser Fragen sind Modifikations- und Mutationsversuche an den *Hirsuta* im arteigenen und artfremden Plasma im Gange. Ergebnisse sind erst nach Aufzucht der  $F_2$  zu erwarten.

### Literatur.

1. MICHAELIS, P.: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium* II. Die Bedeutung des Plasmas für die Pollenfertilität des *Epilobium luteum-hirsutum*-Bastardes. Z. Abstammungslehre **56**, 1 u. 353 (1933).
2. MICHAELIS, P.: Über die experimentelle Erzeugung heteroploider Pflanzen bei *Epilobium* und *Oenothera*. Biol. Zbl. **48**, 370 (1928).
3. SCHWEMMLE, J.: Erklärung der reziproken Verschiedenheit der Bastarde zwischen *Epilobium parviflorum* und *E. roseum* auf Grund hybridologischer Untersuchungen ihrer Sterilitätserscheinungen. Bibl. Bot. **95** (1927).
4. LEHMANN, E.: Der Anteil von Kern und Plasma an den reziproken Verschiedenheiten von *Epilobium*-Bastarden. Z. Züchtung A **17**, 157 (1931).
5. SCHNITZLER, O.: Untersuchungen über reziprok verschiedene Bastarde in der Gattung *Epilobium*. Z. Abstammungslehre **58**, 305 (1933).
6. HÖFLER, K.: Permeabilitätsbestimmungen nach der plasmometrischen Methode. Ber. dtsch. bot. Ges. **36**, 414 (1918).

(Aus dem Zoologisch-Biologischen Institut der Technischen Hochschule Braunschweig und dem Kaiser Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung, Müncheberg, Mark.)

## Weitere Ergebnisse über die Vererbung der Haarfarben beim Schwein.

Von **Curt Kosswig** und **Hans Peter Ossent**.

Vor nunmehr 15 Jahren begann ERWIN BAUR mit planmäßigen Kreuzungsversuchen verschiedener Schweinerassen, und bald wurden in diese Experimente auch Bastardierungen mit Wildschweinen einbezogen. BAURs hauptsächlichstes Ziel auf diesem Gebiete war, durch Kreuzung und nachfolgende Selektion eine neue Rasse erstehen zu lassen, die in sich die wertvollen Eigenschaften unserer hochstehenden Kulturassen mit denen des Wildschweins vereinigen sollte.

Über diese nunmehr weitgehend abgeschlossene

Arbeit hat der eine von uns (OSSENT) in den letzten Jahren mehrfach berichtet. Da an den Kreuzungen die verschiedenartigsten Farbrassen beteiligt waren, ergab sich für uns in gemeinsamer Arbeit außerdem die Möglichkeit einer Analyse derjenigen Erbfaktoren, die für die verschiedenen Farbtypen verantwortlich zu machen sind. Unserer ersten hierauf bezüglichen Arbeit aus dem Jahre 1931 folgte bereits 1932 eine Ergänzung. Zu dieser ist die vorliegende Mitteilung wiederum als Erweiterung gedacht. Seit unserer Veröffentlichung im Jahre 1931 haben