Die Einwände Heribert Nilsson's gegen die Mutationslehre von Hugo de Vries und sein Versuch, die bei der Oenothera Lamarckiana beobachteten Mutations- und Kreuzungserscheinungen auf den Mendelismus zurückzuführen[1]).

Von Hermann Kranichfeld.

Nach Hugo de Vries haben wir in den Mutanten der *Oenothera Lamarckiana* den Fall einer gruppenweisen Artbildung vor uns und zwar den einzigen Fall, den man bisher entdeckt hat. Ähnliche Erscheinungen schienen allerdings auch bei *Rubus* vorzukommen. Lidforss fand bei *Rubus suberectus*, *Rubus plicatus*, *Rubus polyanthemus* und anderen *Rubus*-Arten zahlreiche Neuheiten — bei *Rubus polyanthemus* z. B. 1—15 % —, die durchaus den Eindruck neuentstandener, selbständiger Arten machten. Darunter waren *Gigas*- und *Nanella*-Formen. Die Abänderungen umfaßten alle Organe und gingen nach allen Richtungen. Auch ihre Konstanz konnte festgestellt werden. Es erfolgten jedenfalls keine Rückschläge in die Mutterart. Aber für *Rubus* hat Lidforss selbst seine anfängliche Ansicht, daß die neuen Formen Mutanten im Sinne von Hugo de Vries seien, aufgegeben. Er hielt sie in seiner letzten Veröffentlichung nur noch für Abspaltungen von Hybriden. Was ihn zu dieser Meinungsänderung bestimmte, war vor allem der Umstand, daß die *Rubus*-Arten, welche die Neuheiten hervorbrachten, allem Anschein nach Bastarde sind. So können die *Rubus*-Mutanten bis auf weiteres nicht mehr zur Unterstützung der Auffassung von Hugo de Vries herangezogen werden. Im Gegenteil sieht es so aus, als erhielte durch das Ergebnis der Lidforss'schen Untersuchungen die Annahme mancher Forscher, daß auch die Mutanten der *Oenothera Lamarckiana* auf Kreuzungen zurückzuführen seien, eine Bestätigung.

Sie ist in verschiedener Form gemacht worden. Nach den einen sollte die *O. Lamarckiana* ein Bastard sein und die Mutation in einer Abspaltung von Kreuzungskomponenten bestehen. So urteilen in der Hauptsache Bateson und Saunders, Plate, Leclerc du Sablon, Davis u. a. In seinem Vortrag: Die Mutation und die Erblichkeit (1912) hat Hugo de Vries sich mit dieser Auffassung auseinandergesetzt und die Tatsachen, welche gegen sie sprechen, vorgebracht. Wir brauchen daher hier nicht von neuem auf sie einzugehen[2]). Von einem anderen Gesichtspunkt

1) Heribert Nilsson, Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. Zeitschr. für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. 8. Bd., 1912, S. 87 ff.

2) Einen neuen Gegenbeweis auf experimenteller Grundlage enthält der Aufsatz von de Vries: Oenothera gigas nanella a Mendelion mutant. Bot. Gaz.

aus betrachtet Heribert Nilsson die *Lamarckiana*-Mutanten. Auch er hält sie für Kreuzungsprodukte. Aber er sieht die *O. Lamarckiana* nicht als einen Bastard, sondern als eine Kollektivart an, die zahlreiche Biotypen in sich schließt. Die Mutanten sind nach ihm besondere Formen, die aus den kaleidoskopartig wechselnden Kombinationen der sich kreuzenden Biotypen auftauchen. Es bestehen so nach ihm die Mutationen nicht in Abspaltungen einzelner Kreuzungskomponenten, sondern in Neukombinationen verschiedener Biotypen. Diese Auffassung hat, soviel ich sehen kann, weitgehende Zustimmung erfahren. W. Johannsen bezeichnet in seinen Elementen der exakten Erblichkeitslehre (S. 645 ff.) die Ergebnisse Nilsson's geradezu als grundlegend und entscheidend für die Beurteilung der Mutanten der *O. Lamarckiana*. Eine Gegenkritik von Hugo de Vries ist nicht erfolgt. In dem oben erwähnten Vortrag konnte er die Nilsson'schen Untersuchungen noch nicht berücksichtigen. In seiner gruppenweisen Artbildung (1913) führt er sie nur an, ohne sich über sie zu äußern. Vielleicht geht man mit der Annahme nicht fehl, daß Hugo de Vries glaubte, nachdem er in seinem letzten Werke die besondere Stellung der ganzen Gruppe der *Onagra*-Oenotheren eingehend erörtert und durch Versuche festgestellt hatte, von einer weiteren Rechtfertigung seines Standpunktes gegenüber der Nilsson'schen Auffassung zunächst absehen zu können. Bei der Aufnahme, welche letztere gefunden hat, dürfte es sich jedoch empfehlen, ihre kritische Prüfung nicht zu unterlassen[3]). Sie liefert derselben mancherlei Angriffspunkte. Denn wenn Nilsson auch, wie besonders W. Johannsen hervorhebt, unsere Erfahrungen hinsichtlich der Mutationen der *O. Lamarckiana* nach verschiedenen Richtungen hin erweitert hat, so reichen doch die von ihm gewonnenen Versuchsresultate zu einem zwingenden Beweis für seine Auffassung der *Oenothera*-Mutanten nicht aus. Sie liegt in der Forschungsrichtung des neueren Mendelismus und hat diesem Umstand zum Teil den Beifall, welchen sie gefunden, zu verdanken, aber in dem Bestreben, das isolierte Erscheinungsgebiet der *Lamarckiana*-Mutationen den Gesetzen des Mendelismus unterzuordnen, ist Nilsson offenbar der Gefahr nicht entgangen, die mendelistischen Prinzipien zu überspannen. Gerade

Vol. LX, Nr. 5, 1915. Vgl. auch den in der Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. demnächst erscheinenden Aufsatz desselben Verf. „Gute harte und leere Samen von Oenothera".

3) Wie mir Herr Professor Hugo de Vries mitteilt, wird er in seinem demnächst in der Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. erscheinenden Aufsatz über „Gute harte und leere Samen von Oenothera" auch seine Auffassung der schwedischen Oenothera von Nilsson darlegen. Er hatte gleichzeitig die Güte, mir die Fahne des betreffenden Aufsatzes zu übersenden und mich dadurch in den Stand zu setzen, die Ergebnisse seiner Untersuchung schon in meiner Arbeit zu berücksichtigen bezw. die Leser in Anmerkungen auf sie hinzuweisen.

von seiten der Mendelianer ist davor gewarnt worden, die Theorie mit Hilfe unkontrollierbarer Hypothesen auf immer weitere Gebiete anzuwenden und so jene wunderbar erfolgreiche, exakte Methode zum Werkzeug der Spekulation zu machen. H. Nilsson hat in Widerspruch damit zur Unterstützung seiner Auffassung eine ganze Reihe beweisloser Hypothesen aufgestellt, ohne auch nur seinen Zweck zu erreichen und den besonderen Charakter der *Lamarckiana*-Mutanten eliminieren zu können.

An sich läßt sich bei kollektiven Arten, d. h. Arten, welche zahlreiche Biotypen in sich vereinigen und bei allogamer, d. h. bei auf Fremdbestäubung beruhender Fortpflanzung sehr wohl der Fall konstruieren, daß diskontinuierliche, konstante Neubildungen entstehen, die, wie es bei den Mutanten nach Nilsson der Fall sein soll, nur zufällige Kombinationen von Erbeinheiten der verschiedenen Biotypen sind. Infolge der Vermischung sind bei solchen Kollektivarten die meisten Erbeinheiten heterozygot. Bei der Fortpflanzung müssen daher fortwährend neue Kombinationen entstehen. Wenn nun auch diese in ununterbrochenem Fluß auftauchenden Kombinationen im allgemeinen allmähliche Übergänge zeigen und schnell wieder verschwinden, so können doch auch sprunghafte konstante Abänderungen auftreten, die durch keine Zwischenstufen mit den elterlichen Formen verbunden sind. So haben wir nach den Untersuchungen von Erwin Baur bei der allogamen Kollektivart des Löwenmauls eine große Anzahl von Biotypen, deren Erbeinheiten verschiedene Farbennüancen der Blüte bestimmen. In der Nachkommenschaft gehen diese Nüancen in der Regel ineinander über. Es treten rot und gelb in der verschiedensten Mischung und Verteilung auf. Es können aber auch ohne jeden Übergang einzelne konstante weiße Individuen erscheinen, selbst wenn bei den Eltern und Voreltern von Weiß nichts zu sehen war. Nach E. Baur haben wir nämlich bei dem Löwenmaul eine Erbeinheit anzunehmen, deren Vorhandensein erst die anderen, eine bestimmte Farbe bedingenden Erbeinheiten aktiv werden läßt. E. Baur bezeichnet diese Erbeinheit mit B. Wo sie fehlt (bei bb), entsteht Weiß. Setzen wir nun den Fall, daß in einem Bestand von Löwenmaul die meisten Individuen hinsichtlich des Faktors B homozygot sind, also der Konstitutionsformel BB entsprechen, und nur eine verschwindend kleine Zahl von Individuen den Faktor Bb besitzt, so werden der Wahrscheinlichkeit nach ganz selten sich Individuen, die beide den Faktor Bb haben, miteinander kreuzen. Ist dies aber einmal zufällig geschehen, so müssen in der Nachkommenschaft konstante weiße Individuen mit dem Farbenfaktor bb auftreten.

Ebenso gelingt die Konstruktion diskontinuierlicher, konstanter Kombinationen mit Hilfe der Hypothesen der Faktorenverkoppelung bezw. der Faktorenabstoßung, der Polymerie u. s. w.

Es kann daher keinem Zweifel unterliegen, daß solche in der Population einer kollektiven Art auftreten können. Damit ist aber selbstverständlich noch nicht gesagt, daß auch die Mutanten der *O. Lamarckiana* Kombinationen sind. Wir können dies vielmehr nur dann annehmen, wenn sich die Mutationen der *O. Lamarckiana* tatsächlich wie Spezialfälle der Kombinationen allogamer Kollektivarten verhalten und Mutationen und Neukombinationen von Biotypen in allen wesentlichen Punkten übereinstimmen. Es ist die durchgehende Übereinstimmung beider nachzuweisen.

Das ist Nilsson nicht gelungen.

Nilsson's Auffassung der *Oenothera*-Mutanten.

Fragen wir zunächst, wie nach Nilsson der Vorgang der Mutantenbildung verläuft. Nilsson entwickelt seine Auffassung auf analytischem Wege. Sie tritt uns daher nur stückweise im Verlaufe seiner Untersuchung entgegen. Zur Erleichterung ihres Verständnisses wird es sich empfehlen, hier einen anderen Weg einzuschlagen und sie, kurz zusammengefaßt, unseren Darlegungen vorangehen zu lassen. Wir werden dabei zugleich einige ihrer von Nilsson nicht besonders erwähnten Konsequenzen hervorheben.

Nach der Voraussetzung von Nilsson ist die *O. Lamarckiana*, wie bereits gesagt, eine Kollektivart, die ähnlich wie unser Garten-Löwenmaul aus zahlreichen mendelnden Biotypen zusammengesetzt ist. Ist dies der Fall, dann müssen beständige Kreuzungen zwischen den Biotypen stattfinden, durch welche die mendelnden Erbeinheiten auf die einzelnen Individuen einer Population in verschiedener Weise verteilt werden, so daß sie in ihnen bald in homozygot- oder heterozygot-positivem, bald in homozygot-negativem Zustand vorhanden sind. *Oenothera*-Mutanten entstehen nun nach Nilsson dann, wenn bestimmte Erbeinheiten homozygot-negativ werden. Nehmen wir also für die Individuen der *O. Lamarckiana*-Populationen die Konstitutionsformel A B C D E F . . . U V W an, wobei die Buchstaben A bis W ihre verschiedenen, bald positiven, bald negativen mendelnden Erbeinheiten bezeichnen sollen — nach Nilsson müßte allerdings ihre Anzahl wohl noch größer sein als hier vorausgesetzt wird —, so würde beispielsweise die eine Mutante auf der Bildfläche erscheinen, wenn die ersten vier Erbeinheiten zufällig einmal negativ würden, eine zweite und dritte, wenn dies mit der 8.—10. oder mit der 11.—13. Erbeinheit der Fall wäre. Wenn die erste der so entstandenen Mutanten nun der *O. lata*, die zweite der *O. nanella*, die dritte der *O. rubrinervis* entspräche, so hätten wir für diese die folgenden Konstitutionsformeln:

O. lata = aa bb cc dd $(XX)^{lat.}$
O. nanella = hh ii kk $(XX)^{nan.}$
O. rubrinervis = ll mm nn $(XX)^{rubr.}$,

wobei die kleinen Buchstaben die für die betreffende Mutante spezifischen negativen Erbeinheiten, die in Klammern gesetzten Buchstaben (XX) die Summe aller anderen mendelnden Erbeinheiten oder – nach dem Ausdruck von Johannsen — den „Rest" bedeuten sollen[4]). Während die spezifischen negativen Mutanten-Erbeinheiten bei Reinzüchtung konstant bleiben müssen, wechseln die in dem Rest zusammengesetzten Erbeinheiten — bei dem Rest $(XX)^{lat.}$ beispielsweise die Erbeinheiten E bis W — beständig ihren Charakter und werden bald homozygot- oder heterozygot-positiv, bald homozygot-negativ, doch bleibt der „Rest" jeder Mutante von den „Resten" der anderen wenigstens in einer Erbeinheit unterschieden. Ich habe die verschiedenen „Reste" darum mit einem besonderen Index versehen.

Die Mutanten sind so nach Nilsson „nicht progressive oder regressive Neubildungen, entstanden durch spontanes Hinzukommen oder spontanen Verlust einer einzigen Elementareigenschaft, d. h. durch Mutation im Sinne von de Vries, sondern Minuskombinationen, d. h. entstanden durch Neukombinationen bereits in der Stammart vorhandener und auf verschiedene Individuen verteilter mendelnder Eigenschaften" und zwar sollen diese Neukombinationen, wie gesagt, Minuskombinationen oder „absence-Kombinationen, d. h. absence-Kombinationen in mehreren Eigenschaften" sein (Nilsson l. c., S. 218).

Als Ausnahme wird zunächst die Mutante *O. gigas* genannt. Sie ist nach Nilsson eine Pluskombination. Wir werden die Gründe, die ihn zu dieser Annahme bestimmen, unten (S. 80) näher kennen lernen. Auch die oben für die Mutante *O. rubrinervis* angegebene Konstitutionsformel kann nur für die von Nilsson aufgefundene weißnervige Nebenform der *O. rubrinervis* gelten, da die gewöhnliche Form nach Nilsson den Erbfaktor der Rotnervigkeit besitzt, der in einzelnen Biotypen kumuliert sein soll und darum positiv sein muß. Wir erhalten dann für die rotnervige und weißnervige Form der *O. rubrinervis* die beiden Konstitutionsformeln: ll mm nn *RR* $(XX)^{rubr.}$ und ll mm nn *rr* $(XX)^{rubr.}$, wenn wir den Erbfaktor der Rotnervigkeit durch R bezeichnen.

Die größten Schwierigkeiten macht unter den Nilsson'schen Voraussetzungen die Konstruktion der Konstitutionsformeln für die Mutanten, welche andere Mutanten aus sich hervorgehen lassen. So müßte eine *O. nanella*, die sich unter den Nachkommen der *O. lata* zeigte, wenn die oben (S. 64) aufgestellten Konstitutionsformeln gelten, notwendig eine Doppelmutante *Lata-Nanella* sein. Ihre Konstitutionsformel wäre, da der Faktorenkomplex der *Lata* aa bb cc dd konstant ist: (aa bb cc dd) (hh ii kk) $(XX)^{lata\text{-}nanella}$.

---

4) Nilsson läßt in seinen Konstitutionsformeln den „Rest" (XX) weg.

Wir finden nun aber unter der Nachkommenschaft der Mutanten *Leptocarpa*, *Oblonga*, *Nanella*, *Scintillans* und *Sublinearis* verschiedene einfache Schwestermutanten. Es bringt z. B. *Nanella* die *Oblonga*, ferner *Oblonga* die *Albida*, *Elliptica* und *Rubrinervis*; *Leptocarpa* die *Nanella* hervor. Nilsson sagt darüber: „Dieses scheint zu zeigen, daß die Mutanten nicht in allen „Eigenschaften konstant sind, sondern spalten" (l. c., S. 195). Daß die Nilsson'schen Minuskombinationen nicht in allen Eigenschaften konstant sind und jedenfalls nicht alle mendelnden Erbeinheiten der *O. Lamarckiana* bei ihnen negativ sein können, ist selbstverständlich, da in letzterem Falle nur eine einzige Minusmutante möglich wäre. Doch ist mit einer solchen Annahme für die Lösung der in Frage stehenden Schwierigkeiten nichts gewonnen. Es läßt sich aber auch keine andere Annahme, die denselben wirklich gerecht wird, finden. Wenn *O. nanella* die *O. oblonga* aus sich hervorgehen läßt, so könnte man für die *O. oblonga* vielleicht die Konstitutionsformel (hh ii kk) fg $(XX)^{obl.}$ aufstellen und meinen, daß die *O. oblonga* aus der *O. nanella* entstehe, wenn zufällig auch die Faktoren F und G negativ werden. In analoger Weise müßten dann aber auch die spezifischen Erbeinheiten der *O. oblonga* den Kern der *O. albida*, der *O. elliptica* und der *O. rubrinervis*, die aus ihr hervorgehen, bilden.

Es gäbe das außerordentlich komplizierte Konstitutionsformeln, um so mehr, als man ja auch die inkonstanten Mutanten *Scintillans* und *Sublinearis* mit in Betracht zu ziehen hätte. Vor allem müßte aber bei solcher Konstitution die *O. nanella* häufiger als die *O. oblonga*, die *Oblonga* häufiger als die *Albida*, die *Leptocarpa* häufiger als die *Nanella* sein, was nicht der Fall ist. Nilsson sagt nicht, wie er sich die Lösung dieser Schwierigkeiten denkt. Er begnügt sich bei Darstellung seiner theoretischen Auffassung überhaupt vielfach mit Andeutungen.

Versuche Nilsson's mit der *Oenothera* von Almaröd und seine Deutung ihrer Ergebnisse.

Für seine Auffassung macht Nilsson in erster Linie die Resultate der Versuche geltend, die er mit seiner *Oenothera Lamarckiana* anstellte, die aus einem Garten von Almaröd im südlichen Schonen stammte.

Von ihr erhielt er, als er sie in „reinen" Linien kultivierte, nicht weniger als neun neue Mutanten. Ein Teil derselben gelangte allerdings nicht über das Entwicklungsstadium der Rosette hinaus, doch konnte er ihren Charakter auch in diesen Fällen noch erkennen.

Im allgemeinen waren sie den von H. de Vries beschriebenen Mutanten ähnlich, liefen ihnen aber nur parallel, ohne sich in sie

einordnen zu lassen. In den weißnervigen Linien[5]) traten vor allem *lata*-ähnliche Formen auf. Nur eine von ihnen stimmte jedoch mit der *O. lata* von Hilversum ganz oder fast ganz überein. Stärkere Abweichungen zeigten folgende Mutanten:

Mutante 5[6]). Sie vereinigte neben einigen selbständigen Charakteren die Verästelung von *O. rubrinervis* bei pigmentarmen Knospen, Früchten und Stengeln, gewisse Blattmerkmale von *O. scintillans* und Blütenknospen- und Früchtemerkmale von *O. lata*.

Mutante 6. Sie war *rubrinervis*-ähnlich; doch hatte sie, abweichend von der *O. rubrinervis* von Hilversum, weiße Blattnerven. Im übrigen war sie typisch einjährig und stark pigmentiert. In letzterem Punkte stimmte sie mit der von Gates beobachteten Mutante *O. rubricalyx* überein. Die Blüten waren kleiner als bei *O. rubrinervis* von Hilversum, auch die Verästelung war eine andere. Vor allem fehlte ihr die Brüchigkeit der *O. rubrinervis*.

Mutante 7. Im Gegensatz zu Mutante 6 typisch zweijährig. Nilsson faßt sie als *O. gigas* auf. Sie unterscheidet sich aber von der *O. gigas* von Hilversum durch eine große Anzahl von Einzelcharakteren. Ihre Blattnerven sind rot (statt weiß), die Blätter dunkelgrün (statt blaugrün), abstehend (statt hängend), die Stammglieder kürzer, die Nebenstengel zahlreicher, die Blütenknospen stärker gefärbt und spitzer zulaufend (nicht tonnenförmig, sondern kegelförmig), die Blüten heller und größer, die Griffel und Früchte länger als bei *O. gigas* von Hilversum. Die meisten Unterschiede sind quantitativer Natur und schon an einzelnen Individuen der Stammart zu beobachten, doch treten sie durchweg stärker als in der Stammart auf.

Mutante 8. Auch sie ist nach Nilsson eine *O. gigas*. Sie hat im Unterschied zu Mutante 7 wie die *O. gigas* von Hilversum weiße Blattnerven. Die übrigen *Gigas*-Charaktere sind bei ihr schwach ausgeprägt.

Nilsson schloß aus dem Auftreten dieser von ihm entdeckten neuen Formen, daß man es bei ihnen nicht mit neuentstandenen Arten zu tun haben könne. Dazu sei einerseits ihre Anzahl zu groß, anderseits ihre Abgrenzung von den schon bekannten Mutanten zu unbestimmt. Man könne bei ihnen nicht mehr von diskontinuierlichen Formen sprechen. Dasselbe gelte wenigstens zum Teil auch von den neuen Formen, die von anderer Seite aufgefunden wurden. Man hatte solche schon vor Nilsson — besonders in Amerika — entdeckt.

Mac Dougal fand 9, von denen 4 in Kulturen aus dem Samen von Hilversum, 5 in Kulturen aus dem Samen von Oenotheren des

5) Vgl. unten S. 73.

6) Die beigesetzten Ziffern entsprechen der Zählung von Nilsson. Er bezeichnet übrigens, wie erwähnt, die Mutationen als Kombinationen.

botanischen Gartens in New York entstanden; Schouten erhielt 1, Gates 2 neue Mutanten. Übrigens erwähnt Hugo de Vries selbst außer den 13 von ihm beschriebenen Mutanten noch eine nicht unbedeutende Anzahl von besonderen Formen, „die für den Kampf ums Dasein nicht geeignet waren und darum frühe zugrunde gingen“ [7]). Diese von verschiedenen Forschern erhaltenen Mutanten stehen nach Nilsson ebenso wie die von ihm selbst aufgefundenen den de Vries'schen zum Teil nahe, ohne jedoch mit ihnen identifiziert werden zu können. Man habe es so mit Sammelbegriffen zu tun, die man als *O. rubrinervis*, *O. lata*, *O. gigas* u. s. w. bezeichnen könne. Letztere entsprächen aber nicht einheitlichen Typen, sondern vereinigten verschiedene erbliche Modifikationen in sich. So umfasse der Sammelbegriff *O. rubrinervis* die Formen *O. rubrinervis* von Hilversum, *O. rubricalyx* von Gates, die Mutante 6 von H. Nilsson, die beiden *Rubrinervis* von Mac Dougal und die *O. blanda* von Schouten.

Die Nilsson'sche Theorie soll nun für beide Erscheinungen, sowohl für die große Anzahl der neuen konstanten Formen, wie für ihre wenigstens teilweise Parallelität mit den de Vries'schen Mutanten eine Erklärung geben. Wenn unter den Kombinationen der von ihm vorausgesetzten verschiedenen mendelnden Erbeinheiten nur die als besondere Phänotype in die Erscheinung treten, bei welchen eine größere Anzahl bestimmter Erbeinheiten negativ geworden ist, so werden diese Formen nur selten vorkommen, sie werden ferner konstant sein und können je nach den Gruppen, in welchen die negativen Erbeinheiten auftreten, sehr verschiedene Gestalten zeigen. Damit würden in der Tat die wesentlichen Bestimmungen der Mutanten: ihr seltenes Erscheinen, ihre Konstanz und ihr Formenreichtum gegeben sein.

Auch die eigentümliche Erscheinung der parallelen Mutanten, d. h. der Mutanten, welche wohl dem gleichen Typus angehören, aber eine verschiedene Ausprägung desselben repräsentieren, versucht Nilsson aus seiner Hypothese abzuleiten. Sie soll bei den von ihm aufgefundenen Formen auf seiner Kulturmethode der „reinen Linien“ oder, richtiger ausgedrückt [8]), der isolierten Stammlinien beruhen.

Greift man nämlich aus einer allogamen Kollektivart zwei Individuen heraus, die ja der Wahrscheinlichkeit nach verschiedene Genotypen haben werden, und bildet aus ihnen besondere Stammlinien, indem man die auf dem Wege der Selbstbefruchtung er-

---

7) Die Anzahl der neuen Mutanten ist seit der Veröffentlichung der Nilsson'schen Arbeit noch gewachsen. Hugo de Vries gibt eine Übersicht derselben im Biologischen Centralblatt, 1916, S. 3ff.

8) „Reine Linien“ kann es in einer allogamen Population, wie sie Nilsson bei der *O. Lamarckiana* voraussetzt, nicht geben.

haltene Nachkommenschaft jedes der beiden Individuen gesondert weiter kultiviert, so müssen sich die betreffenden Stammlinien in bestimmten Erbeinheiten dauernd unterscheiden. Denn die in den Ausgangsindividuen zufällig vorhandenen homozygoten positiven und negativen Erbeinheiten bleiben bei Kultivierung in gesonderten Stammlinien unverändert. Tritt daher in den beiden Stammlinien etwa eine *O. nanella* auf, so wird unter den Nilsson'schen Voraussetzungen die eine die Konstitutionsformel hh ii kk $(XX)^{nan.\ I}$, die andere Konstitutionsformel hh ii kk $(XX)^{nan.\ II}$ haben. Es sind verschiedene Biotypen mit verschiedenen Genotypen. Aber sie müssen auch verschiedene Phänotypen zeigen. Denn auch in dem Falle, wo die spezifischen negativen Erbeinheiten hh ii kk unverändert bleiben, ist ihre Erscheinungsweise mit durch die Natur der übrigen Erbeinheiten $(XX)^{nan.\ I}$ und $(XX)^{nan.\ II}$, mit welchen sie in der Zygote kombiniert ist, bestimmt. Da Nilsson annimmt, daß Hugo de Vries nicht mit isolierten Stammlinien gearbeitet hat, glaubt er auf diese Weise die Tatsache erklären zu können, daß in seinen Kulturen Mutanten mit einem von den de Vries'schen Mutanten abweichenden Gepräge erschienen sind.

Gegen diese Nilsson'schen Aufstellungen erheben sich nun, so einleuchtend sie auch zum Teil zu sein scheinen, sehr gewichtige Bedenken, und zwar sowohl gegen die von ihm gemachten Voraussetzungen, wie gegen die Erklärungsversuche selbst.

Nach der Hauptvoraussetzung soll die *O. Lamarckiana* wie manche unserer Kulturrassen (Löwenmaul, Stiefmütterchen, Sommerflor u. s. w.) eine aus zahlreichen Biotypen bestehende Kollektivart sein. Bei den letzteren spiegeln aber auch die Phänotypen die Kombinationen der verschiedenen mendelnden Erbeinheiten wieder. Ein Beet mit Löwenmaul oder mit Stiefmütterchen zeigt, so lange man die verschiedenen Biotypen nicht isoliert, die den betreffenden Erbeinheiten entsprechenden Eigenschaften in buntestem Gemisch. Das ist bei der *O. Lamarckiana* nicht der Fall. Sie ist abgesehen von den selten auftretenden Mutanten monotyp. Die einzelnen Eigenschaften, welche für die Mutanten charakteristisch sind, treten bei ihr in der Regel nicht auf. Nilsson versuchte z. B. die am meisten ausgeprägte Eigenschaft der *O. lata*, das Fehlen des Pollens, bei der *O. Lamarckiana* aufzufinden und durchmusterte deshalb daraufhin alle seine blühenden Pflanzen, konnte aber bei keiner einzigen eine Abnahme des Pollens entdecken. Um diesen Widerspruch seiner Hypothese mit dem tatsächlichen Befunde zu heben, machte er die Annahme, daß die für die Mutanten spezifischen negativen Erbeinheiten, wenn sie vereinzelt vorkommen, bei der *O. Lamarckiana* kryptomer bleiben. Es würde also nach dieser Hilfshypothese nur die Kombination aa bb cc dd $(XX)^{lat.}$ als *O. lata* erscheinen; eine Kombination Aa bb cc dd (XX) dagegen keine

Eigenschaft der *O. lata* zeigen, sondern vollständig mit dem Phänotyp der *O. Lamarckiana* übereinstimmen. Das hat nun nicht nur für eine, sondern im großen und ganzen für alle negativen Mutanten zu gelten. Wird die Mutante *O. nanella* von den negativen Erbeinheiten hh ii kk $(XX)^{nan.}$ gebildet, so werden nach Nilsson auch diese im allgemeinen kryptomer bleiben, wenn nur eine von ihnen positiv ist, wenn also etwa die Kombination hh ii Kk (XX) vorliegt. Das Analoge müßte man für die *O. oblonga*, *O. lata* u. s. w. voraussetzen[9]). Eine solche komplizierte Hilfshypothese kann nur eine geringe Wahrscheinlichkeit für sich in Anspruch nehmen.

Dazu kommt, daß auch die Haupthypothese sehr schwach begründet ist. Man kann wohl annehmen, daß die *O. Lamarckiana* im Laufe der Zeit eine größere Anzahl von Mutanten hervorgebracht hat. Denn die ganze *Oenothera*-Untergattung *Onagra*, zu welcher die *O. Lamarckiana* gehört, befindet sich seit einer Zeit, die noch hinter ihre Einführung nach Europa zurückgeht, in einer Periode der Mutation[10]). Dessenungeachtet sprechen, auch abgesehen von ihrem einförmigen Phänotyp, entscheidende Gründe dagegen, daß die *O. Lamarckiana* eine aus solchen, auf dem Wege der Mutation entstandenen Biotypen zusammengesetzte Kollektivart ist. Denn ein solches Gemisch verschiedener Biotypen mit mendelnden Eigenschaften finden wir nur in dem Bestand von Kulturrassen, nicht bei den wilden Arten, zu denen wir die *O. Lamarckiana* rechnen müssen. Der Grund dieser ganz allgemein beobachteten Erscheinung liegt offenbar darin, daß die gewöhnlichen Mutationen sich im Freien nicht durchsetzen können. Erliegen die meisten schon im Kampf ums Dasein, ehe sie überhaupt zur Fortpflanzung kommen[11]), so müssen die zufällig erhalten gebliebenen durch die Kreuzung mit der Stammart, selbst wenn sie über dieselbe dominieren, in wenig Generationen ausgetilgt werden. Bei Kreuzung der dominierenden Mutante (D) mit der Stammart (R) erhält man bei n-Kindern aus jeder Paarung in den aufeinanderfolgenden Generationen folgende Anzahl an DR- und RR-Kindern:

---

9) Die Auffassung Nilsson's kommt besonders bei seiner Besprechung des verschiedenen Verhaltens der *O. Lamarckiana* und der *O. gigas* während des Kombinationsprozesses zum klaren Ausdruck. Derselbe geht nach Nilsson „innerhalb des *Gigas*-Typus morphologisch sichtbar vor sich, während er innerhalb des *Lamarckiana*-Typus kryptomer mit nur sichtbarem Schlußresultat vor sich geht". Erst wenn alle Eigenschaften „zusammentreffen", erhalten wir innerhalb des *Lamarckiana*-Typus eine Mutante (l. c., S. 219). Einzelne Biotypen sollen allerdings, wie wir gleich sehen werden, auch bei der *O. Lamarckiana* sichtbar sein.

10) Hugo de Vries, Die endemischen Arten von Ceylon. Biolog. Centralblatt, 1916, S. 3ff.

11) H. Kranichfeld, Die Wahrscheinlichkeit der Erhaltung und der Kontinuität günstiger Varianten in der kritischen Periode. Biolog. Centralblatt, 1905, S. 657ff.

$$F_1 = n\,DR,$$
$$F_2 = \tfrac{1}{2}\,n^2\,DR + \tfrac{1}{2}\,n^2\,RR,$$
$$F_3 = \tfrac{1}{4}\,n^3\,DR + \tfrac{3}{4}\,n^3\,RR,$$
$$F_4 = \tfrac{1}{8}\,n^4\,DR + \tfrac{7}{8}\,n^4\,RR,$$
$$F_5 = \tfrac{1}{16}\,n^5\,DR + \tfrac{15}{16}\,n^5\,RR\,^{12)}.$$

Die Anzahl der RR-Kinder nähert sich daher in den aufeinanderfolgenden Generationen immer mehr dem Werte n^m, wenn m die Anzahl der Generationen ist, die Anzahl der Bastarde DR mit dem Habitus der dominierenden Mutante wird dagegen ein immer geringerer Bruchteil $[(\frac{1}{2})^{m-1}]$ von n^m. Nach wenigen Generationen muß die Stammart die Mutante verdrängen. So ist es kein Zufall, wenn wir jenes Gemisch verschiedener allogamer Biotypen nur bei Kulturrassen finden und hier auch nur hinsichtlich der gerade gezüchteten Eigenschaften — bei den Gartenblumen z. B. nur hinsichtlich der Blütenfarben und -formen, während die zu einer Art gehörigen Pflanzen sich außer der Blütezeit gleichen —, da die betreffenden Mutationen nur bei künstlicher Zucht erhalten bleiben können. Sie müssen ebenso wie bei ihrem Entstehen verschwinden, wenn die Kulturrasse verwildert und wieder den Kampf mit der an Zahl überwiegenden Stammart aufzunehmen hat[13]). Es sind das Überlegungen allgemeiner Art, die gegen die Nilsson'sche Haupthypothese geltend gemacht werden müssen, aber freilich nicht ins Gewicht fallen würden, wenn es ihm gelungen wäre, den Charakter der *O. Lamarckiana* als Kollektivart exakt zu erweisen. Einen solchen Beweis finden wir aber bei Nilsson nicht. Sind auch die für die Mutanten spezifischen negativen Erbeinheiten nach der Hilfshypothese Nilsson's bei der *O. Lamarckiana* im allgemeinen kryptomer, so müßte man doch erwarten, daß, im Falle die *O. Lamarckiana* wirklich so zahlreiche Biotypen umfaßte, wie Nilsson annimmt, neben den kryptomeren auch manifest werdende vorkämen. Nilsson hat nach ihnen gesucht und glaubt sie bei seiner *Lamarckiana* von Almaröd entdeckt zu haben. Er will hier Linien mit graugrünen bezw. gelbbunten Blättern, ferner solche mit verschiedener Statur der Pflanzen und mit verschiedener Neigung zur Polymerie der Narben aufgefunden haben.

Diese Annahmen sind jedoch ganz unsicher. Die gelbfleckige Varietät scheidet als Beweis für die Nilsson'sche Auffassung schon darum aus, weil es sich bei ihr auch nach Nilsson nicht um einen

---

12) Nach der allgemeinen Formel:

$$F_m = (\tfrac{1}{2})^{m-1} \cdot n^m DR + [1 - (\tfrac{1}{2})^{m-1}]\,n^m RR.$$

Vgl. H. Kranichfeld, Wie können sich Mutanten bei freier Kreuzung durchsetzen? Biolog. Centralblatt, 1910, S. 593 ff

13) Das ist auch der Fall, wenn die Biotypen der Kollektivart nicht Mutanten, sondern mendelnde Lokalrassen sind, welche von den Gärtnern zusammengebracht und gemeinsam kultiviert werden.

in der *O. Lamarckiana* schon vorhandenen Biotyp, sondern um eine neu auftretende Mutante handelte. Hinsichtlich der anderen Eigenschaften fehlt ein ausreichender Nachweis ihrer Erblichkeit. Nilsson scheint durchweg nur eine zweite Generation gezogen zu haben. In dieser war es nun nach ihm schon „unmöglich", die beiden angeblichen Linien mit graugrünen und dunkelgrünen Blättern bei Selbstbefruchtung „morphologisch nach dem Grün ihrer Blätter zu unterscheiden". Auch der hinsichtlich ihrer Assimilationskraft von Nilsson beobachtete physiologische Unterschied war abgeschwächt. Noch unzulänglicher ist der Nachweis seiner Biotypen mit verschiedener Statur. Nilsson kreuzte Individuen zweier Linien von ungefähr gleicher durchschnittlicher Höhe. Die in 8 bezw. 3 Individuen bestehende Nachkommenschaft der beiden im gleichen Jahre vorgenommenen Kreuzungen war durchschnittlich etwa 10 cm höher als die Eltern. Da Mendel sowie Honing in zwei Fällen beobachten konnten, daß die Bastarde der Kreuzung von zwei genotypisch verschiedenen Linien eine höhere Statur besaßen als die Eltern, schließt Nilsson hier umgekehrt aus der höheren Statur der Nachkommenschaft auf das Vorhandensein von zwei genotypisch verschiedenen Linien. Eine solche Umkehr eines Schlusses ist logisch nicht ohne weiteres zulässig. Die Nilsson'sche Annahme ist jedenfalls nicht „höchst wahrscheinlich", sie müßte, um überhaupt in Betracht gezogen werden zu können, erst durch weitere Versuche sichergestellt sein. Der nächstliegende Schluß ist, daß wir es bei der von Nilsson beobachteten Erscheinung mit einer bloßen, durch die klimatischen Verhältnisse des betreffenden Jahres bedingten Somation zu tun haben. Er selbst erwähnt eine auf Somation beruhende Differenz in der Höhe der *O. Lamarckiana* von mehr als 30 cm.

Ähnlich verhält es sich mit dem Nachweis einer besonderen Linie mit stärkerer erblicher Polymerie der Narben. Die Blüten der *Lamarckiana*-Pflanzen haben nach de Vries im allgemeinen eine Neigung zur Polymerie der Narben, deren Zahl zwischen 4 und 8 schwankt. Sie bilden in betreff dieser Anomalie eine halbe Kurve mit dem Scheitelpunkt über der Vierzahl. Nilsson erhielt nun bei 6 Individuen einer seiner Linien im Jahre 1910 auffällig viele Blüten mit überzähligen Narben. Die Anzahl der Narben ging bei den einzelnen Blüten zwar nicht über 8 hinaus, aber die Anzahl der anormalen Blüten war so groß, daß eine normale Kurve mit dem Scheitelpunkt über der Sechszahl entstand. Nilsson schließt aus dieser einen Beobachtung, daß die betreffende Linie ein besonderer Biotyp sei. Das ist jedoch auch hier ganz unwahrscheinlich. Die Halbrassen, zu denen die *O. Lamarckiana* hinsichtlich der Polymerie der Narben gehört, sind nach de Vries von äußeren Faktoren stark abhängig. Die halben Kurven werden unter

ihrem Einfluß zu normalen Kurven. Daß die äußeren Faktoren auch in dem betreffenden Falle im Spiele waren, geht noch daraus hervor, daß nach Nilsson die normale Kurve im Herbst unter den ungünstigeren klimatischen Verhältnissen in die halbe Kurve zurückging. Ist so die Erblichkeit der besprochenen Varianten durchaus zweifelhaft, so hat Nilsson die Frage, ob es mendelnde Eigenschaften sind, überhaupt nicht untersucht.

Nur in einer Form mit rotnervigen Blättern, die auch bei seiner *O. Lamarckiana* von Almaröd vorkommt, liegt ein besonderer mendelnder Biotyp vor. Sie ist zweifellos erblich und unterscheidet sich bestimmt von der gewöhnlichen weißnervigen *O. Lamarckiana*. Letztere wird bei Selbstbefruchtung abgespalten. Es spalten dabei alle rotnervigen Biotypen. Konstante Rotnerven hat Nilsson nicht auffinden können. Die Weißnerven, welche selbst konstant sind, treten in Verhältniszahlen auf, die zwischen 1 : 3 und 1 : 8 schwanken. Da nun aber weder Hugo de Vries noch Mac Dougal, Gates, Schouten, Davis u. a. eine ähnliche Polymorphie bei der *O. Lamarckiana* beobachtet haben, sind die Verhältnisse wahrscheinlich anders zu deuten, als es von Nilsson geschieht. Die *Oenothera* von Almaröd, die einem Bestand von etwa 50 Pflanzen angehörte, „die alle einen gemeinsamen Typus repräsentierten und aus zwei ursprünglichen im Garten gepflanzten Rosetten abstammten“ (Nilsson l. c., S. 94) unterschied sich nach Nilsson von den *O. Lamarckiana* von Hilversum dadurch, daß sie nicht zwei-, sondern ausgesprochen einjährig ist, einen niedrigeren Wuchs, größere Blüten, stark braun pigmentierte Knospen und Früchte mit vier breiten tiefroten Pigmentlinien hat. Sie dürfte daher gar nicht als *O. Lamarckiana*, sondern als eine Mutante derselben aufzufassen sein, die in dem Garten von Almaröd isoliert wurde. Zu ihren Eigenschaften gehörte dann neben den oben erwähnten auch die Rotnervigkeit der Blätter[14]).

Daß es sich übrigens bei dem Biotyp der *Oenothera* von Almaröd auch nicht um eine einfache mendelnde Varietät, wie sie in den Kollektivarten des Löwenmauls, des Stiefmütterchens u. s. w. vertreten sind, sondern um eine progressive Mutation handelt, beweist der Umstand, daß die Abänderung eine Habitusänderung ist und sich

---

14) Nach dem schon erwähnten, in der Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre erscheinenden Aufsatz von Hugo de Vries handelt es sich bei ihr nicht um eine mendelnde Mutante, sondern um eine dimorphe Rasse, die ähnlich wie die *O. scintillans* bei Selbstbefruchtung zum Teil in die Stammart (die weißnervige Linie) zurückschlägt. Hugo de Vries hat solche dimorphen Rassen oder inkonstanten Mutanten in letzter Zeit mehrfach entdeckt. Er nennt noch die *O. cana*, *O. pallescens* und *O. liquida*. Daß die *O. Lamarckiana* von Almaröd keine wildwachsende Form ist, geht nach Hugo de Vries übrigens schon daraus hervor, daß sie wegen des teilweisen Rückschlages aller rotnervigen Individuen, sich selbst überlassen, in wenigen Generationen verschwinden müßte.

nicht nur auf ein einzelnes, sondern auf mehrere Organe der Pflanze erstreckte (Nilsson l. c., S. 105); daß sie ferner auch einen Hemmungsfaktor in sich schließen muß, da aus ihr keine *O. lata* und *scintillans* hervorging, und es auch bei der von ihr abstammenden rotnervigen *O. gigas* „für all die zahlreichen Varianten, welche uns bei der weißnervigen *Gigas* in *Gigas-lata* und *Gigas-scintillans* begegnen, keine einzige Parallele gab".

Auf die S. 71—73 angeführten Variationen der *Oenothera* von Almaröd bin ich deswegen näher eingegangen, weil sie neben den Mutationen derselben (S. 66—67) mit eine Hauptstütze der Nilsson'schen Auffassung sind.

Sind nämlich die von mir geltend gemachten Bedenken berechtigt, so ist der von Nilsson vorausgesetzte Kombinationsvorgang bei der *O. Lamarckiana*, soweit es sich um die negativen Mutanten handelt — von der *O. gigas* werden wir noch zu sprechen haben — durchaus kryptomer. Die Annahme, daß die *O. Lamarckiana* eine Kollektivart ist, bleibt darum zunächst noch rein hypothetisch.

Was zweitens die Erklärungsfähigkeit derselben betrifft, so sahen wir, daß mit ihr die Seltenheit, die Konstanz und der Formenreichtum der Mutationen in Einklang stehen würde, doch versagt sie anderen Erscheinungen gegenüber. Wir werden auf diesen Punkt unten noch näher eingehen. Hier möge nur darauf hingewiesen werden, daß sich jedenfalls die Tatsachen, welche zu ihrer Aufstellung die nächste Veranlassung gaben, die parallelen Mutantenformen der *Oenothera* von Almaröd, aus ihnen nicht ableiten lassen.

Wenn die Nilsson'sche Hypothese richtig wäre und die besondere Prägung der parallelen Mutanten durch den Komplex von Erbeinheiten bestimmt würde, durch den sich dauernd eine reine Stammlinie von den anderen unterscheiden soll, so müßten alle Mutanten eine fluktuierende Variation in weiten Grenzen zeigen. Es geht das aus einer einfachen Überlegung hervor. Setzen wir in die der Nilsson'schen Theorie entsprechend konstruierte Konstitutionsformel der *O. nanella* (S. 64) statt des XX für die dauernd homozygoten Erbeinheiten der reinen Stammlinien die betreffenden Buchstaben ein, während wir die anderen (heterozygoten) Erbeinheiten nur durch Punkte andeuten, dann erhalten wir für zwei parallele *Nanella*-Mutanten etwa die Konstitutionsformeln:

hh ii kk (AA bb CC . . . . . .)$^{\text{nan. I}}$
und hh ii kk (. . . . . UU VV ww)$^{\text{nan. II}}$.

Bei Selbstbefruchtung bleiben bei *O. nanella* I außer den spezifischen Erbeinheiten der Mutante hh ii kk auch die Erbeinheiten AA bb CC konstant, während die heterozygoten Erbeinheiten D

bis W fortwährend ihren Zustand ändern. Das Analoge gilt von *Nanella* II. Wird nun der Mutantentypus durch die Erbeinheiten AA bb CC bezw. UU VV ww mitbestimmt, so ist kein Grund vorhanden, warum er nicht auch durch die sich fortwährend ändernden Erbeinheiten beständig modifiziert werden soll. Es müßten daher alle Mutanten der fluktuierenden Variation wenigstens in der Schwingungsweite der parallelen Mutanten unterworfen sein. Das ist jedoch nicht der Fall. H. de Vries hat in dieser Hinsicht die sorgfältigsten und ausgedehntesten Versuche angestellt. Er hat ganze Beete in blühendem Zustande mit Abkömmlingen der betreffenden Mutante verglichen und auch mit seinem durch die langjährige Übung geschärften Auge bei genauester Durchsicht keine Unterschiede entdecken können.

Noch eine zweite Tatsache steht mit der Erklärung der parallelen Mutanten durch die Nilsson'sche Hypothese in Widerspruch. Nach ihr müßte auch Hugo de Vries in den von ihm kultivierten einzelnen Familien der *O. Lamarckiana* parallele Mutanten erhalten haben. Man findet jedoch in seinen Schriften keine dahingehende Andeutung. Nilsson geht nun zwar von der Annahme aus, daß Hugo de Vries überhaupt nicht mit reinen Stammlinien gearbeitet habe. Doch ist diese Voraussetzung nach der Beschreibung, die de Vries in der „Gruppenweisen Artbildung" (1913) von seiner Kulturmethode gibt, falsch. Hugo de Vries hat die Methode der „reinen Linien" lange Zeit vor Johannsen in seinen Kulturen eingeführt[15]).

Auf das Vorhandensein paralleler Mutanten hat Stomps zuerst hingewiesen. Sie sind zweifellos vorhanden und auch von anderen vielfach beobachtet worden. Auch in dem Punkt herrscht Übereinstimmung, daß der Phänotyp einer Mutante nicht ausschließlich durch ihre spezifischen Erbeinheiten, sondern auch durch die benachbarten Erbeinheiten, die „alle in einem lockeren oder festeren Verband miteinander stehen und sich gegenseitig mehr oder weniger beeinflussen" (de Vries), mit bestimmt wird. Nur muß dieser mitbestimmende Faktor wegen der Konstanz der parallelen Mutanten selbst konstant sein. Nach de Vries entstehen sie dann, wenn bestimmte Mutanten nicht in der *O. Lamarckiana* selbst, sondern bei anderen Arten der *Onagra*-Oenotheren oder bei Mutanten der *O. Lamarckiana* auftreten. So geben nach de Vries[16]) *O. La-*

15) In betreff der beiden hier berührten Punkte hatte Herr Professor Hugo de Vries die Güte, mir schriftlich mitzuteilen: Nach meiner Erfahrung kommen solche Biotypen bei *O. Lamarckiana* nicht vor. Jedes Exemplar, falls es keine Mutante ist, gibt, wenn man eine reine Stammlinie von ihm ableitet, im wesentlichen dieselben Mutanten. Wenigstens auf dem Stammort unweit Hilversum. — Seit 1895 habe ich nur Reinkulturen benutzt oder „reine Linien", wie sie Johannsen später genannt hat (von mir durch Druck hervorgehoben).

16) H. de Vries, Die endemischen Arten von Ceylon. Biolog. Centralbl., 1916.

marckiana, *O. stenomeres*, *O. pratincola*, *O. Reynoldsii* und *O. biennis* die Mutante *O. gigas*; ferner *O. Lamarckiana*, *O. biennis*. *O. Reynoldsii*, *O. grandiflora*, *O. suaveolens* die Mutante *O. nanella* und *O. Lamarckiana*, *O. biennis* und *O. suaveolens* die Mutante *O. lata*. Schon längst wußte man auch, daß die Mutanten der *O. Lamarckiana* zum Teil wieder ihre Schwestermutanten hervorbringen, wie z. B. die Mutante *O. gigas* die Mutante *O. nanella*.

Die besondere Ausprägung des Mutantentypus in den parallelen Mutanten ist danach nach de Vries auf den Einfluß, welchen der Genotyp der Mutterart auf ihre Bildung ausübt, zurückzuführen. Dieser Einfluß kann sich eventuell nur auf den Phänotyp beziehen. Die parallelen Mutanten unterscheiden sich dann nicht durch Zahl und Art ihrer spezifischen Erbeinheiten, sondern nur durch ihre Erscheinungsweise. Es kann aber auch anders sein. Zunächst können die Mutanten zum Teil unterscheidende Erbeinheiten ihrer Mutterart beibehalten. Das ist z. B. der Fall bei der von der *Oenothera* von Almaröd abstammenden *Gigas*-Mutante. Dann aber beruhen auch die Mutationen nicht immer nur auf einem Mutationsvorgang. Die Mutanten entstehen bisweilen, wie Stomps nachgewiesen hat, durch eine Reihe aufeinanderfolgender Mutationsvorgänge. Von dem Genotyp der Mutterart hängt es dann mit ab, ob diese Reihe vollständiger oder unvollständiger ist. So sind die parallelen Mutanten zum Teil gleiche Biotypen mit verschiedenem Phänotyp, zum Teil verschiedene Biotypen, bei denen auch der Genotyp abweicht. Immer wird man, wenn man nicht willkürliche Gruppen, wie Nilsson, aufstellen will, als solche nur die sich nahestehenden Mutanten bezeichnen, bei welchen ein bestimmter Mutantentypus durch den Genotyp der Mutterart modifiziert ist. Hugo de Vries schlägt daher für sie die doppelte Nomenklatur vor. Für die *Nanella*-Gruppe z. B. die Bezeichnung: *O. biennis* mut: *nanella*, *O. Lamarckiana* mut: *nanella*, *O. gigas* mut: *nanella*, *O. Reynoldsii* mut: *nanella* etc.

Die so gebildeten de Vries'schen Gruppen der parallelen Mutanten erhalten, das möchte ich hier noch kurz erwähnen, eine ganz besondere Bedeutung dadurch, daß sie eine experimentelle Bestätigung der neueren von Koken, Steinmann u. a. Paläontologen vertretenen Auffassung sind, nach welcher die systematischen Gruppen einen polyphyletischen Ursprung haben. Die experimentelle Bestätigung beschränkt sich zwar auf einen engen Kreis von Formen, ihre prinzipielle Bedeutung scheint mir aber weitreichend zu sein.

Der schlagendste Beweis, den Nilsson für die Abhängigkeit der Mutantenform von dem Ausgangsmaterial anführt, steht übrigens noch aus. Wie wir wissen, hat die *Gigas*-Mutante 7 von Nilsson (S. 67), wie die *O.* von Almaröd, rote Blattnerven. Sie spaltet bei

Selbstbefruchtung weißnervige Formen im Verhältnis 1 : 15 bezw. 1 : 3 und 1 : 63 ab. Bei den weißnervigen Abkömmlingen geht nun der Typus der *Gigas*-Mutante 7 in den Hauptcharakteren in den Typus der *Gigas* von Hilversum über. Umgekehrt ist es bei der Kreuzung einer weißnervigen *O. gigas* mit einer rotnervigen *O. Lamarckiana*. Aus der Dominanz der rotnervigen Linie folgt, daß die entstehenden Bastarde rot sein müssen. Dieser Schluß erwies sich als richtig. Der so erzeugte rotnervige *O. gigas*-Bastard glich aber zugleich der *Gigas*-Mutante 7 von Nilsson. Die Form der beiden parallelen *Gigas*-Mutanten ist daher von der Rotnervigkeit und Weißnervigkeit abhängig. Die Abhängigkeit ist gewissermaßen durch das Experimentum crucis erwiesen. Es fragt sich nur, ob wir es bei den bestimmenden Ausgangsformen mit speziellen Charakteren von Einzelarten oder, wie es die Nilsson'sche Theorie voraussetzt, mit Biotypenkomplexen zu tun haben. Die Antwort kann nicht zweifelhaft sein.

So würde die ziemlich weitreichende Zustimmung, welche die Nilsson'sche Theorie gefunden hat, schwer verständlich sein, wenn er nicht noch anderes Tatsachenmaterial zu ihrer Begründung beigebracht hätte. Zum Teil ist die Beweiskraft desselben allerdings auch nur gering.

Es soll zunächst aus dem Zahlenverhältnis, in welchem die Mutanten von Hugo de Vries in den verschiedenen Jahren beobachtet werden konnten, hervorgehen, daß ihr Auftreten von dem für die analytische Variation geltenden Gesetz beherrscht wird.

Johannsen hat zur Unterstützung dieser Nilsson'schen Ansicht in seinen Elementen der exakten Erblichkeitslehre folgende Tabelle zusammengestellt:

Stammbaum einer *O. Lamarckiana*-Familie.
Die Individuen jeder Generation sind Nachkommen von Individuen der vorigen Generation.

Generation und Jahreszahl	Anzahl der *O. Lamarck.*-Individuen	Anzahl der gefundenen *Oenothera*-Mutanten.							
		O. lata	*O. nanella*	*O. rubrinervis*	*O. oblonga*	*O. gigas*	*O. albida*	*O. scintillans*	Mutationsprozent
1. Gen. 1886—87	(9)								
2. Gen. 1888—89	15000	5	5	—	—	—	—	—	0,07
3. Gen. 1890—91	10000	3	3	1	—	—	—	—	0,07
4. Gen. 1895	14000	73	60	8	176	1	15	1	2,39
5. Gen. 1896	8000	143	49	20	135	—	25	6	4,71
6. Gen. 1897	1800	5	9	3	29	—	11	1	3,22
7. Gen. 1898	8000	—	11	—	9	—	—	—	0,67
8. Gen. 1899	1700	1	21	—	1	—	5	—	1,65
Im ganzen:	53500	229	158	32	350	1	56	8	1,56

Nach der Tabelle ändert sich die relative Anzahl der Mutanten von Jahr zu Jahr. Dieser Wechsel kann sehr verschiedene Gründe haben. Nach de Vries sind die äußeren Verhältnisse nicht ohne Einfluß auf das Hervortreten der Mutanten. Es geht dies schon aus den Mac Dougal'schen Experimenten hervor, der durch Behandlung der Fruchtknoten der *O. Lamarckiana* mit chemisch und physikalisch wirkenden Stoffen das Auftreten der gewöhnlichen *Lamarckiana* Mutanten auslöste. Ebenso konnte de Vries aber auch durch einfache Kulturversuche den Prozentsatz der Mutanten verstärken. Dagegen läßt sich in der Johannsen'schen Tabelle von einem Gesetz der analytischen Variation nichts entdecken.

Von einem solchen könnte doch nur dann die Rede sein, wenn die Mutanten in den bestimmten Zahlenverhältnissen, wie sie die Theorie feststellt, auftreten würden. In Widerspruch mit ihm steht die Tatsache einer Beeinflussung der relativen Zahlenverhältnisse der Mutanten durch äußere Bedingungen.

Auch die eigene Beobachtung Nilsson's, daß aus der weißnervigen *O. Lamarckiana* mehr Mutanten hervorgehen als aus der rotnervigen, würde, wenn sie bei einem größeren Beobachtungsmateriale als das war, welches Nilsson zu Gebote stand, Bestätigung fände, nur beweisen, daß das Ausgangsmaterial nicht nur für die Art der Ausbildung, sondern auch für die Häufigkeit des Auftretens der Mutanten mit entscheidend ist. Das ist aber sowohl bei der Mutations- wie bei der Kombinationshypothese von vornherein anzunehmen.

Wenn ferner Nilsson aus den de Vries'schen Ergebnissen schließt, daß der Mutationskoëffizient mit der Annäherung an die Reinkultur sinke, so geht er dabei von der schon oben als irrig erwiesenen Voraussetzung aus, daß de Vries nicht mit gesonderten Stammlinien gearbeitet habe.

Versuche Nilsson's mit der *Oenothera gigas* von Hilversum.

Wichtiger sind die Versuche, die Nilsson mit der Mutante *O. gigas* gemacht hat. Sie haben Tatsachen ans Licht gefördert, die allerdings zu einer erneuten Diskussion der Frage, ob man es bei den Mutanten der *O. Lamarckiana* wirklich mit Mutationserscheinungen zu tun habe, Veranlassung geben müssen.

Die Nachkommenschaft der *O. gigas* zeigte, besonders wenn man die verschiedenen Linien miteinander kreuzte, nicht nur eine große Variabilität, sondern es scheinen bei ihr auch gerade die Abänderungen aufzutreten, welche man erwarten muß, wenn die Mutanten eine Kombination aus verschiedenen bereits vorhandenen Erbeinheiten sind.

Nilsson stellte seine Versuche sowohl mit Samen der *O. gigas* von Hilversum, den er von Hugo de Vries erhalten hatte, wie

mit der von ihm selbst aufgefundenen *Gigas*-Mutante 7 an (vgl. S. 67).

Die letzteren sind von geringerem Interesse, da die betreffende *Gigas*-Mutante nach den Untersuchungen von Fräulein Anna Lutz zweifellos eine *Semi-Gigas* ist und die bei ihr auftretenden Spaltungen darum als Bastardspaltungen aufzufassen sind. Dagegen ergaben die Versuche mit der *O. gigas* aus dem Samen von Hilversum sehr interessante Resultate.

Als Nilsson denselben in reinen Stammlinien kultivierte, erhielt er zwar keine sicheren neuen Mutanten, wohl aber eine größere Anzahl unbeständiger Formen, bei welchen die Merkmale der *O. gigas* mit einzelnen Merkmalen anderer *Lamarckiana*-Mutanten kombiniert waren. Er beschreibt

a) eine *Gigas* kombiniert mit dem Zwergmerkmal der *Nanella* (Zwergwuchs von 55 cm), der Blattform der *O. scintillans*, den kleinen halboffenen Blüten der *O. albida*, der Pollensterilität der *O. lata*, und den verkürzten Griffeln der *O. brevistytis*;

b) eine *Gigas*, schmalblättrig und kombiniert mit dem Zwergmerkmal der *Nanella* (60 cm Höhe), annähernd steril;

c) und d) zwei *Gigas* kombiniert mit einem Merkmal der *Lamarckiana* (blaßgelbe Blüten);

e) und f) zwei *Gigas* kombiniert mit einem Merkmal der *O. Lamarckiana* (horizontal abstehende Blätter);

g) eine *Gigas* mit polymeren, deformierten Narben.

Es waren das wahrscheinlich keine neuen Mutanten; denn die besonderen Merkmale erhielten sich nicht. Bei den am meisten abweichenden Aberranten a) und b) ist H. Nilsson allerdings die Selbstbefruchtung nicht gelungen. Bei ihrer Befruchtung mit der *O. Lamarckiana* und mit der normalen *O. gigas* blieb aber bei den Nachkommen nur eine auch sonst bei der *O. gigas* nicht selten auftretende Schmalblättrigkeit und Pollensterilität erhalten. Wichtig erscheint besonders, daß die Kreuzung der Aberranten a) b) c) e) unter sich und mit der normalen *O. gigas*, ebenso wie die Kreuzung der verschiedenen reinen *O. gigas*-Linien untereinander, wieder zahlreiche neue Aberranten, welche die allerfrappantesten Abänderungen des Habitus zeigten, ergab. Es waren zum Teil morphologisch neue Typen, zum Teil zeigten sie Eigenschaften der *O. gigas* mit einzelnen Eigenschaften der *O. lata* und der *O. scintillans* in verschiedenen Kombinationen und Abstufungen verbunden. Manche näherten sich auch der *O. elliptica* und der *O. nanella*.

Während also bei der *O. Lamarckiana* inkonstante Zwischenstufen zwischen ihr und der *O. lata*, der *O. scintillans* u. s. w. nicht aufgefunden wurden, treten uns hier solche zwischen *O. gigas*

und den betreffenden Mutanten entgegen. Es zeigten sich z. B. bei den *Lata-Gigas*-Zwischenformen die Eigenschaften der *Lata* bei dem einen *Gigas*-Individuum nur in den Blättern oder in gewissen Teilen derselben, bei dem anderen nur in gewissen Teilen der Blüten. Die *Lata*-Eigenschaften treten also nicht korrelativ verbunden auf. Das beweist nach Nilsson, daß der *Lata*-Typus selbst aus mehreren voneinander unabhängigen Erbeinheiten gebildet wird. Dasselbe gilt nach de Vries für seine *O. gigas-nanella* und nach Nilsson für diese und *Gigas elliptica*.

Nilsson glaubt, daß man die Vorgänge, die er bei der *O. Lamarckiana* nur voraussetzt, im Phänotyp der *O. gigas* direkt verfolgen könne. Bald vereinigen sich nach ihm alle Eigenschaften, welche eine negative *Lamarckiana*-Mutante bilden, mit der *O. gigas*, scheinbar eine Doppelmutante darstellend, bald trennen sie sich und treten als Teileigenschaften der negativen Mutante in Kombination mit der *O. gigas* auf. So muß es in der Tat sein, wenn die Voraussetzungen Nilsson's gelten. Wie sich die Teileigenschaften der negativen Mutanten zur *O. gigas* verhalten, verhalten sich nun aber auch nach Nilsson die Teileigenschaften der *O. gigas* zur *O. Lamarckiana*. Oder mit anderen Worten: Wie die Teileigenschaften der Mutanten *O. lata*, *scintillans* u. s. w. vereinzelt in Verbindung mit der *O. gigas* erscheinen, so treten die Teileigenschaften der letzteren bei der *O. Lamarckiana* auf. Wenigstens deutet Nilsson seine *Gigas*-Mutanten so. Bei seiner *Gigas*-Mutante 8 sollen nur einige wenige Teileigenschaften der normalen *Gigas* mit der *O. Lamarckiana* verbunden sein. Mehr nähern sich jener schon die *Gigas*-Mutante 7 (vgl. S. 67). Ihr fast gleich seien deren weißnervige Abspaltungen. Nilsson sieht daher die *O. gigas* ebenso wie die anderen Mutanten als eine Kombination vorhandener Biotypen an. Er verkennt nicht den besonderen Charakter der *Gigas*-Mutation. Man erhalte wohl den Eindruck, als ob man es bei ihr mit einer neuen Grundlage zu tun habe, „auf der sich derselbe Variationsprozeß wie innerhalb der *O. Lamarckiana* wiederhole", nur daß er bei der *O. gigas* sichtbar verlaufe. Doch beruht dieser Unterschied von den anderen Mutanten nach Nilsson nur auf einer etwas anders gearteten Kombination. Sie ist anders sowohl hinsichtlich des Zustandes ihrer spezifischen Erbeinheiten, wie hinsichtlich deren Erscheinungsweise. Während die *O. lata*, *O. rubrinervis*, *O. nanella* u. s. w. Minuskombinationen seien, da sie sich bei Kreuzungen mit der Stammart rezessiv verhielten — sie treten in einem kleineren Prozentsatz als die *O. Lamarckiana* auf und bauen bei Kreuzungen untereinander die Stammart wieder auf —, soll die *O. gigas* entstehen, wenn zufällig in dem kaleidoskopartigen Wechsel der Kreuzungen eine größere Anzahl bestimmter positiver Erbeinheiten zusammentreffe. Es seien etwa die positiven

Erbeinheiten T U V W nötig, um in allen Teilen der Pflanze die *Gigas*-Eigenschaften zu erzeugen. Ein zweiter Unterschied von den anderen Mutanten bestehe darin, daß bei ihr die einzelnen Erbeinheiten der *Gigas* im Phänotyp der *O. Lamarckiana* sichtbar werden, daß also die obengenannten Zwischenformen zwischen *O. Lamarckiana* und *O. gigas* möglich seien.

Die Beobachtungen, welche Nilsson bei der Kultur der *O. gigas* machte, scheinen in der Tat für seine Theorie zu sprechen und in ihr aufzugehen.

Nichtsdestoweniger ist auch bei seinen *Gigas*-Versuchen der Beweis jedenfalls unvollständig geführt. Zunächst könnte es sich bei den Variationen der *O. gigas* und ebenso bei den in der Richtung der *Gigas*-Eigenschaften liegenden Variationen der *O. Lamarckiana*, welche nach Nilsson erbliche Teileigenschaften der negativen Mutanten bezw. der *O. gigas* sein sollen, ja auch um Somationen handeln. Wie solche zu denken wären, werde ich weiter unten darlegen. Nilsson versucht nun wohl nachzuweisen, daß mit der *O. Lamarckiana* und der *O. gigas* verschiedene Biotypen mit erblichen Eigenschaften vereinigt sind. Die Biotypen, die er bei der *O. Lamarckiana* gefunden haben will, haben wir schon oben besprochen (S. 71—73). Bei der *O. gigas* sollen es Biotypen mit verschiedener Knospen-, Griffel- und Früchtelänge sein, die er bei seiner *Gigas*-Mutante 7 (S. 67) beobachtete. Auch hier sind aber seine Schlüsse nicht zwingend. Nilsson berücksichtigt nicht, daß die betreffenden Erscheinungen auch durch die sogen. „scheinbare Vererbung“ der Somationen erklärt werden können. Die Frage, ob auch den anderen in Verbindung mit der *O. gigas* auftretenden Teileigenschaften der negativen Mutanten und den in Verbindung mit der *O. Lamarckiana* auftretenden Teileigenschaften der *O. gigas* Erbeinheiten entsprechen, oder ob sie nur Somationen sind, hat er überhaupt nicht angerührt. Und hier hätte doch vor allem die Untersuchung einsetzen müssen. Er selbst sagt: „Nur Isolierung gewisser Typen und Beobachtung der Nachkommenschaft kann natürlich Klarheit in die Vererbungsverhältnisse bringen“ (l. c., S. 146). Wir müssen noch weiter gehen. Auch wenn Nilsson die Erblichkeit jener Teileigenschaften nachgewiesen hätte, wäre der Hauptpunkt nicht erledigt gewesen. Denn der Streit geht gar nicht, wie Nilsson meint, darum, ob die Mutanten auf einer oder auf mehreren Erbeinheiten beruhen — de Vries und Stomps nehmen ja an, daß sie zum Teil durch verschiedene, aufeinanderfolgende Mutationen zustande kommen —, sondern, ob die Erbeinheiten, welche eine Mutante bilden, beim Auftreten der Mutante erst durch Mutation entstehen, oder ob schon vorhandene Erbeinheiten nur in besonderer Weise kombiniert werden. Es ist klar, daß ein solcher Nachweis in den Fällen, wo feststeht, daß die Mutante aus mehreren erb-

lichen Teileigenschaften besteht, nach beiden Seiten hin schwer zu führen ist. Einige Beobachtungen hat de Vries dafür geltend gemacht, daß es sich bei den Mutanten um neuentstandene Erbeinheiten handelt. Nach der Mutationstheorie muß eine in einer *Nanella* mutierte Geschlechtszelle mit einer nicht mutierten *Gigas*-Geschlechtszelle zusammengebracht, einen Bastardmutant ergeben, der wegen der Dominanz der *Gigas*-Erbeinheit den Phänotyp der *Gigas* hat und von den reinen *Gigas*-Individuen nicht unterschieden werden kann, der aber, da die *Gigas-Nanella* mendelt, bei Selbstbefruchtung 25% *Nanella* hervorbringen muß. Eine Bestätigung der Mutationslehre würde es daher sein, wenn man bei Selbstbefruchtung von *Gigas*-Individuen auch auf solche *Gigas*-Bastarde stoßen würde. De Vries, Schouten und Gates haben nun mehrfach *Gigas*-Individuen gefunden, in deren Nachkommenschaft bei Selbstbefruchtung bis 18% Zwerge auftraten.

Noch eine andere Tatsache weist darauf hin, daß auch *O. gigas* nicht aus einer Kombination schon vorhandener Erbeinheiten entstanden ist, sondern als ein Neues erscheint. Nach den Untersuchungen von Gates, Geertz, Fräulein Anna Lutz u. a. besitzt sie nämlich die doppelte Anzahl von Chromosomen. Allerdings sind die Eigenschaften der *O. gigas* nur zum Teil durch die Verdoppelung der Chromosomen repräsentiert. Nach Stomps und de Vries soll ein anderer Teil derselben auf weitere Mutationen, die gleichzeitig mit der Verdoppelung der Chromosomenzahl eintraten, zurückzuführen sein. Für sie könnte Nilsson daher immer noch seine Theorie geltend machen. So muß man, um zu einer definitiven Entscheidung zu kommen, die Frage noch von einer anderen Seite anfassen.

Der Widerspruch der Nilsson'schen Auffassung mit den Kreuzungserscheinungen der negativen Mutanten und der relativen Konstanz der *O. gigas*.

Der ausschlaggebende Einwand, den man gegen die Kombinationstheorie Nilsson's erheben muß, besteht darin, daß sie in Widerspruch mit den Kreuzungserscheinungen der *Lamarckiana*-Mutanten steht.

Es genügt in dieser Hinsicht, die Punkte hervorzuheben, hinsichtlich deren Nilsson eine Deutung in seinem Sinne versucht hat.

Nilsson mußte vor allem drei Kreuzungserscheinungen erklären:

1. die Dimorphie in der ersten Bastardgeneration (F_1) bei der monohybriden Kreuzung von Mutante und Mutterart;

2. die Trimorphie der ersten Bastardgeneration bei der dihybriden Kreuzung von Mutante und Mutante;

3. die relative Konstanz der *O. gigas* und der aus den Kreuzungen der *O. gigas* hervorgehenden Bastarde.

Bei der monohybriden Kreuzung der meisten Mutanten mit der Mutterart erhält man in der ersten Bastardgeneration als Bastarde die beiden gekreuzten Eltern, also die *O. Lamarckiana* und die betreffende Mutante wieder. Die Verhältniszahlen, in welchen sie auftreten, kommen bei einigen Mutanten im Durchschnitt dem Verhältnis 1 : 3 nahe. Bei der Kreuzung der Mutante *O. lata* mit der *O. Lamarckiana* fand Hugo de Vries in einer Versuchsreihe 4—40 % (im Mittel 21 %) *O. lata* und 96—60 % (im Mittel 29 %) *O. Lamarckiana*[18]). In einer anderen Versuchsreihe, bei welcher die Mutante *O. nanella* mit *O. Lamarckiana* gekreuzt wurde, fand er 1—48 % (im Mittel 17 %) *O. nanella* und 99—52 % (im Mittel 83 %) *O. Lamarckiana*. Doch läßt sich eine feste Regel für die Zahlenverhältnisse nicht aufstellen. Bei anderen Mutanten wich auch der Durchschnitt stark ab.

Um das Auftreten von Mutante und Mutterart in der 1. Bastardgeneration zu erklären, macht Nilsson nun verschiedene Annahmen. Nach ihm sind, wie wir wissen, die Mutanten, außer der *O. gigas*, Minuskombinationen. Bei Selbstbefruchtung bleiben dann die homozygoten negativen Einheiten erhalten. Die Mutante ist also konstant. Für die Selbstbefruchtung der Mutante genügt also die für die Mutanten gemachte Nilsson'sche Annahme. Anders ist es, wenn die Mutante mit einer *Lamarckiana* gekreuzt wird. Soll da die Theorie mit dem Kreuzungsergebnis übereinstimmen, soll also nach ihr neben der *O. Lamarckiana* auch die Mutante erscheinen, so müssen hinsichtlich der Konstitution der *O. Lamarckiana* noch weitere Hypothesen aufgestellt werden. Wäre die *O. Lamarckiana* auch nur in einer der den spezifischen negativen Einheiten der *O. lata* entsprechenden Einheit homozygot positiv, lautete also etwa die Konstitutionsformel der *O. Lamarckiana* AA Bb cc Dd $(XX)^{Lam.}$, so könnte in der 1. Bastardgeneration keine *O. lata* erscheinen; denn alle Nachkommen würden dann die positive Erbeinheit A besitzen. Sie wären also sämtlich *O. Lamarckiana*. Eine Mutante kommt ja nach der Hauptvoraussetzung nur zustande, wenn die betreffenden spezifischen Erbeinheiten ohne Ausnahme homozygot negativ sind.

Für die *O. Lamarckiana*, welche mit der *O. lata* in obiger Konstitution gekreuzt, in der 1. Bastardgeneration neben der *O. Lamarckiana* auch die Mutante *O. lata* ergibt, haben wir daher nach Nilsson eine der folgenden vier Konstitutionsformeln anzunehmen.

---

18) Zu *O. Lamarckiana* sind hier auch die 1—2 % der zufällig auftretenden anderen Mutanten gerechnet.

1. Aa bb cc dd $(XX)^{Lam.}$,
2. Aa Bb cc dd $(XX)^{Lam.}$,
3. Aa Bb Cc dd $(XX)^{Lam.}$,
4. Aa Bb Cc Dd $(XX)^{Lam.}$ [19]).

Je nachdem die Konstitution der *O. Lamarckiana* der einen oder der anderen dieser Formeln entspricht, erhält man die *Lamarckiana* und die Mutante in verschiedenen Zahlenverhältnissen.

Es verhält sich die Individuenzahl der Mutante zu der der *O. Lamarckiana*, wenn eine der diesbezüglichen Erbeinheiten der *O. Lamarckiana* heterozygot ist, wie 1 : 1, bei zwei heterozygoten Einheiten wie 1 : 3, bei drei heterozygoten Einheiten wie 1 : 15. Da bei den Kreuzungsversuchen von Hugo de Vries Mutante und *O. Lamarckiana* meist im durchschnittlichen Verhältnis von 1 : 3 auftreten, so steht, unter der Voraussetzung, daß die Mutante durchschnittlich 2—3 spezifische Mutanten-Erbeinheiten enthält, die Nilsson'sche Theorie bei Annahme der Hilfshypothesen auch in dieser Hinsicht in Einklang mit den Tatsachen [20]).

Soweit hat Nilsson also seine Theorie in Übereinstimmung mit den Ergebnissen der monhybriden Kreuzungen zu bringen gewußt. Dagegen treffen wir bei ihnen auf einen unlöslichen Widerspruch, sobald wir die Konstanz der als Bastard erscheinenden *O. Lamarckiana* in Betracht ziehen. Die Bastard-*Lamarckiana* müßte nämlich nach der Theorie von Nilsson bei Selbstbefruchtung regelmäßig die Mutante abspalten. Sie tut dies aber nicht, sondern ist konstant. Aus der von Nilsson l. c. S. 202 mitgeteilten Tabelle ersieht man ohne weiteres, daß die für die Entscheidung der Frage in Betracht kommenden positiven Erbeinheiten der *O. Lamarckiana* durchweg heterozygot sind. Wir finden dort zunächst *O. Lamarckiana*-Bastarde mit der Konstitutionsformel [21]) Aa bb cc dd . . . . ; aa Bb cc dd . . . . ; aa bb Cc dd . . . ; aa bb cc Dd . . . : also verschiedene *Lamarckiana*-Bastarde, bei welchen nur eine der betreffenden Erbeinheiten heterozygot-positiv ist. Schreiben wir die Formeln, wie in dem Nilsson'schen Schema: Aa[bb cc dd] . . ; Bb[aa cc dd] . . . ; Cc[aa bb dd] . . . ; Dd[aa bb cc] . . . , so springt in die Augen, daß der in Klammer gesetzte Teil der Erbeinheiten bei Selbstbefruchtung unverändert bleibt. Die heterozygote Erbeinheit Aa muß dagegen mendeln und ergibt in der Generation F_1 die Formen AA

---

19) Nilsson läßt bei seinen Konstitutionsformeln den „Rest" $(XX)^{Lam.}$ weg.

20) Darauf, daß nach der Berechnung die Anzahl der Mutanten nie größer werden kann als die der *O. Lamarckiana*, während in Wirklichkeit bisweilen die Mutanten überwiegen und H. de Vries z. B. bei einer Kreuzung *O. lata* × *nanella* 55 % *O. nanella*, 24 % *O. lata* und nur 21 % *O. Lamarckiana* erhielt, kann kein Gewicht gelegt werden, da ausnahmsweise Verschiebungen der Zahlenverhältnisse leicht eintreten können.

21) Der „Rest" (XX) ist bei Nilsson weggelassen.

2 Aa, aa. Wir erhalten daher eine *O. Lamarckiana* mit der Konstitutionsformel AA bb cc dd, zwei *O. Lamarckiana* mit der Konstitutionsformel Aa bb cc dd . . . und eine Mutante mit der Konstitutionsformel aa bb cc dd . . . . Das Analoge gilt von den Individuen mit den heterozygoten Erbeinheiten Bb . . bezw. Cc . . Dc . . . Bei ihnen allen muß in F_1 das Verhältnis der Mutanten zur *O. Lamarckiana* wie 1 : 3 sein.

Andere *Lamarckiana*-Bastarde haben nach dem Nilsson'schen Schema die Konstitutionsformeln: Aa Bb [cc dd] . . . , Bb Cc [aa dd] . . . , Aa Cc [bb dd) u. s. w. Das Verhältnis der Mutanten zur *O. Lamarckiana* muß in diesen Fällen in F_1 1 : 15 sein. Ähnliche Überlegungen zeigen, daß bei den *Lamarckiana*-Bastarden mit drei heterozygot-positiven Erbeinheiten — eine größere Anzahl von spezifischen Mutanteneinheiten ist nach der Bemerkung S. 84 im allgemeinen nicht anzunehmen — in F_1 eine Mutante auf 63 *O. Lamarckiana* kommt[22]).

Eine Abspaltung der Mutanten im Verhältnis von 1 : 3, 1 : 15 und selbst 1 : 63 ist nun aber bei den *Lamarckiana*-Bastarden nicht beobachtet worden. Die als Bastard erscheinende *O. Lamarckiana* gleicht vielmehr vollständig der *O. Lamarckiana* von Hilversum. Sie ist wieder imstande, Mutanten aus sich hervorgehen zu lassen. Es geschieht das aber stets nur in dem gleichen kleinen Prozentsatz wie bei dieser.

Bei den dihybriden Kreuzungen, d. h. bei der Kreuzung von Mutante mit Mutante ist die erste Bastardgeneration in der Regel trimorph. Sie wird gebildet von den beiden elterlichen Mutanten und der Stammart *O. Lamarckiana*. Bei der Kreuzung der Mutante von *O. lata* mit der Mutante *O. nanella* erhielt Hugo de Vries z. B. in einer Versuchsreihe in der 1. Bastardgeneration 9—55 % *O. nanella*, 24—32 % *O. lata* und 21—59 % *O. Lamarckiana*. Direkt geht Nilsson auf diesen Tatbestand nicht ein. Er bespricht nur den Ausnahmefall, in welchem nebenbei als Kreuzungsprodukt die Doppelmutanten *Lata-Nanella*, *Scintillans-Nanella* u. s. w. erscheinen. Doch läßt sich sein Erklärungsprinzip für die monhybriden Kreuzungen auch auf die dihybriden Kreuzungen anwenden. Um das Wiedererscheinen der *O. Lamarckiana* neben den beiden Mutanten verständlich zu machen, muß man für die letzteren Konstitutionsformeln annehmen, in welchen den negativen spezifischen Mutanteneinheiten der einen jedesmal in der anderen heterozygot-positive Einheiten entsprechen. Bezeichnen wir also die spezifischen negativen Einheiten der *O. lata* wieder mit aa bb cc dd . . . . , die spezifischen negativen Einheiten der *O. nanella* mit gg hh ii . . . ,

22) Die Verhältniszahlen sind hier andere als in dem Nilsson'schen Schema, da es sich dort um Kreuzung, hier um Selbstbefruchtung handelt.

so müssen die Konstitutionsformeln der *O. lata* bezw. der *O. nanella* folgende Erbeinheiten enthalten:

O. lata = aa bb cc dd . . . **Gg Hh Ii** . . . .
O. nanella = **Aa Bb Cc Dd** . . . gg hh ii . . . .

Würde in den unterstrichenen Stellen eine einzige Einheit homozygot-positiv sein, so könnte die betreffende andere Mutante nicht auftreten. Dagegen können wie in dem S. 84 gegebenen Schema die Einheiten bis auf eine homozygot-negativ sein.

Die Formel kompliziert sich noch weiter dadurch, daß ja nicht nur die Kreuzung *Lata* × *Nanella*, sondern ebenso die Kreuzung *Lata* × *Rubrinerris* u. s. w. eine trimorphe erste Bastardgeneration geben. Sind die spezifischen negativen Erbeinheiten der *Rubrinerris* . . ll mm nn . . ., so müssen die Konstitutionsformeln lauten:

O. lata = aa bb cc dd . . . Gg Hh Ii . . . Ll Mm Nn . .
O. nanella = Aa Bb Cc Dd . . . gg hh ii . . . Ll Mm Nn . .
O. seintillans = Aa Bb Cc Dd . . . Gg Hh Ii . . . ll mm m . . .

Bei den dihybriden Kreuzungen müßte nun zunächst die in der ersten Bastardgeneration auftretende *O. Lamarckiana* wieder in allen Mutanteneinheiten heterozygot sein; und deswegen beide Mutanten in den oben angegebenen Verhältnissen abspalten, was hier ebensowenig wie bei den monhybriden Kreuzungen der Fall ist. Ferner müßten hierbei häufiger, als es der Fall ist, als Spaltungsprodukte Doppelmutanten auftreten[23]). Endlich tritt uns hier die Willkürlichkeit der Nilsson'schen Voraussetzung, daß bestimmte Erbeinheiten der *O. Lamarckiana* und der Mutanten bei den gekreuzten Individuen jedesmal zufällig heterozygot-positiv gewesen sein sollen, während sie an sich ebensogut homozygot-positiv oder -negativ hätten sein können, noch schärfer als bei den monhybriden Kreuzungen hervor.

Auch das Verhalten der Mutante *O. gigas* bei Selbstbefruchtung und Kreuzung bietet unter den Nilsson'schen Voraussetzungen große Schwierigkeiten und nötigt Nilsson zu einer Reihe von Hilfshypothesen, die er nicht weiter zu begründen vermag.

Nach Nilsson sind, wie oben bereits gesagt wurde, die spezifischen Erbeinheiten der *O. gigas* positiv. Sie sollen außerdem in der Regel heterozygot sein. Bei der Konstitutionsformel . . . Tt Uu Vv Ww . . . könnte nun aber das Auftreten von *O. gigas* in der sich bei Selbstbefruchtung ergebenden Nachkommenschaft nur ein Ausnahmefall sein. Denn jede der spezifischen Erbeinheiten variiert selbständig. Die Erbeinheit Tt gibt unter vier Fällen einmal tt. Das Entsprechende gilt von den Erbeinheiten Uu, Vv und Ww.

23) Nilsson erklärt (l. c., S. 206) das Auftreten der Doppelmutanten. Auf das mit seiner Auffassung offenbar in Widerspruch stehende regelmäßige Erscheinen der beiden einfachen Mutanten geht er nicht ein.

Man müßte daher erwarten, daß bei den meisten Individuen der Generation F_1 wenigstens eine spezifische Erbeinheit homozygot-negativ wäre. Dann repräsentierten sie aber nicht mehr den reinen *Gigas*-Typus. Wenn nun auch Nilsson bei der *O. gigas* zahlreiche Aberranten aufgefunden hat, so geht doch auch nach seinen Beobachtungen ihre Inkonstanz nicht so weit, daß die Konstanz zum Ausnahmefall würde. Um diesem Einwand zu begegnen, hat Nilsson die Hypothese aufgestellt, daß bei den *Gigas*-Erbeinheiten in der Regel eine Kumulation gleicher Faktoren stattfinde. Nach ihm ist wohl bei der Konstitution des Genotyps . . . T U V W schon eine *O. gigas* gegeben, doch nur eine solche mit schwach ausgeprägten *Gigas*-Eigenschaften. Stärker soll der *Gigas*-Charakter erst hervortreten, wenn mehrere gleichsinnige Faktoren zusammenwirken, wenn also die Konstitutionsformel etwa T_1T_2 $U_1U_2U_3U_4$ $V_1V_2V_3$ W_1W_2 . . . lautete. Auch dann variieren die einzelnen Faktoren selbständig, eine homozygotische negative Erbeinheit erscheint aber viel seltener und die intermediären Kombinationen treten im Übergewicht auf. Soll aber diese Hypothese den Tatbestand erklären, so muß man eine Faktorenkumulation für alle *Gigas*-Erbeinheiten annehmen. Würde sie nur bei einigen fehlen, so wäre ein Vorherrschen der Konstanz, wie es z. B. Hugo de Vries gefunden hat, unmöglich. Eine solche Voraussetzung muß jedoch als ganz willkürlich abgelehnt werden. Die ganze Hypothese ist ja überhaupt nur ad hoc gemacht.

Daß für die Rotnervigkeit der *O. gigas* 2 bezw. 3 gleichsinnige Faktoren anzunehmen sind, ergibt sich mit großer Sicherheit aus den Spaltungsverhältnissen. In 4 Linien wurden bei Selbstbefruchtung der rotnervigen Individuen weißnervige Nachkommen im Verhältnis von ungefähr 1 : 15, in je einer Linie im Verhältnis von 1 : 3 bezw. 1 : 63 abgespalten. Für die spezifischen *Gigas*-Erbeinheiten fehlt es aber an jedem derartigen exakten Nachweis. Es wäre unter der Nilsson'schen Voraussetzung, daß seine *Gigas*-Mutanten 7 und 8 weniger Faktoren als die *O. gigas* von Hilversum enthalten, durch Kreuzung zu erbringen gewesen (Johannsen, Elemente der exakten Erblichkeitslehre, 1913, S. 553 ff.), wenn überhaupt eine Kumulation stattfände. Dazu kommt, daß die de Vries'sche Beobachtung, nach welcher die *Nanella* von dem *Gigas-Nanella*-Bastard im Verhältnis von 1 : 3 abgespalten wird, direkt gegen die Nilsson'sche Annahme spricht.

Nilsson's Einwände gegen die de Vries'sche Auffassung der *Oenothera Lamarckiana*.

So kann der Versuch Nilsson's, die Mutations- und Kreuzungserscheinungen der *O. Lamarckiana* auf den Mendelismus zurückzuführen, nicht als eine Lösung des Problems gelten. Die Vor-

gänge müssen, soweit wir sie analysieren können, andere Ursachen haben. Hugo de Vries hat sie in besonderen Gesetzen, welche für die Organismen während einer Mutationsperiode gelten sollen, gefunden. Es fragt sich nun, ob die von Nilsson hervorgehobenen Tatsachen, wenn sie auch nicht ausreichen, seine eigene Theorie zu begründen, doch Instanzen gegen die Mutationslehre von Hugo de Vries bilden.

Die betreffenden angeblich mit der Mutationslehre von de Vries in Widerspruch befindlichen Tatsachen bestehen:

1. in einzelnen Abweichungen von den von Hugo de Vries aufgefundenen Gesetzen oder Regeln. So erhielt Gates bei der Kreuzung von *O. Lamarckiana* und der *O. rubrinervis* in F_1 statt der reinen Mutante und der reinen *Lamarckiana* intermediäre Formen, und bei der Kreuzung *O. lata* × *Lamarckiana* auf 15 Individuen außer *O. lata* und *O. Lamarckiana* eine „Mosaik"-Hybride. Ferner verhielt sich nach Honing bei der Kreuzung von *O. biennis* × *Rubrinervis* der *Laeta*-Typus in den folgenden Generationen nicht konstant; es trat vielmehr der *Rubrinervis*-Charakter von Generation zu Generation schärfer hervor. Nach E. Baur gab ferner *O. biennis* × *muricata* keine einheitlichen Generationen F_2 u. s. w. In diesen Fällen scheinen tatsächlich Abweichungen von den de Vries'schen Regeln vorhanden zu sein.

Bei anderen Einwänden Nilsson's dürfte dagegen nur ein Mißverständnis der de Vries'schen Auffassung vorliegen. So meint er[24]), daß nach Hugo de Vries nie eine reine Mutante *O. gigas*, sondern immer nur der Bastard *Lamarckiana-Gigas* entstehe, dessen Verhalten bei der Kreuzung mit der *O. Lamarckiana* dann nicht den de Vries'schen Voraussetzungen entspreche. Das ist jedoch nicht die Auffassung von de Vries. Nach ihm ist nur die *Semi-Gigas* ein solcher Bastard. Nilsson bestreitet ferner, daß man bei der doppelt reziproken Kreuzung das reine Bild des betreffenden Stammelters wieder erhalten könne, wenn das heterogame Pollen- bezw. Eibild nicht für alle Eigenschaften gelte. Aber auch das behauptet Hugo de Vries nicht. Er hebt vielmehr ausdrücklich hervor, daß die Übereinstimmung der Nachkommen aus den doppelt reziproken Kreuzungen mit den betreffenden Großeltern sich nur auf die vegetativen Merkmale beziehe und zwar nicht einmal notwendigerweise auf alle vegetativen Merkmale, wie namentlich *O. biennis* Chicago und *O. cruciata* lehrten. Bedeutungsvoller als die einzelnen Einwände erscheint

2. die von Nilsson nachgewiesene Variation der *O. gigas*. Sie geht tatsächlich über die Schwingungsweite der gewöhnlichen fluk-

24) Nilsson l. c., S. 180.

tuierenden Variabilität hinaus und bedarf einer besonderen Erklärung, wenn die de Vries'sche Theorie festgehalten werden soll.

Gegenüber den von Nilsson geltend gemachten Einwänden muß nun zunächst hervorgehoben werden, daß sie die Mutationslehre von de Vries selbst nicht tiefer berühren. Denn diese beruht nicht allein auf der bei der *Oenothera* gemachten Beobachtung, sondern ist „ganz unabhängig von ihnen aufgestellt worden" (de Vries). Aber auch die Auffassung, daß es sich bei der *O. Lamarckiana* um Mutationsvorgänge handle, können wenigstens die einzelnen vorgebrachten Einwände nicht erschüttern. Dazu besitzt auch sie eine zu breite Basis. Gerade in der letzten Zeit hat es sich immer mehr herausgestellt, daß in der ganzen Oenotheren-Gruppe, welche die *O. Lamarckiana* mit umfaßt und als *Onagra*-Untergattung bezeichnet wird, Mutationen wie bei der *O. Lamarckiana* auftreten. Von den 50 Arten der betreffenden Untergattung hat man schon jetzt bei nicht weniger als 8, also bei 16 %, mehr oder weniger zahlreiche Mutationen aufgefunden, während für andere Arten Andeutungen eines ähnlichen Verhaltens vorliegen[25]). Indem nun de Vries die Arten der *Onagra*-Untergattung mit in den Kreis der experimentellen Versuche einbezog, konnte er nachweisen, daß tatsächlich die ganze Gruppe eine ähnliche Sonderstellung, wie er sie der *O. Lamarckiana* zuschrieb, einnimmt[25]). Der Grund der verschiedenen Auffassung der *O. Lamarckiana* beruht wohl zum Teil mit darauf, daß die meisten Forscher immer nur einen kleinen Ausschnitt der betreffenden Erscheinungen in Betracht zogen, während de Vries sie in ihrem ganzen Umkreis und bis in die feinsten Verzweigungen verfolgte und in ihrer Gesamtheit allgemeinen Gesetzen oder Regeln unterzuordnen suchte. Einen je größeren Tatbestand aber eine Hypothese umfaßt und erklärt, desto größer wird ihre Wahrscheinlichkeit und desto weniger können sie einzelne Abweichungen gefährden.

Hinsichtlich der Oenotheren der *Onagra*-Gruppe steht im Mittelpunkt der Auffassung von Hugo de Vries die Annahme einer Mutationsperiode, in welcher sich die Erbeinheiten (Pangene, Determinanten, Gene) zum Teil in einem labilen Zustand befinden. Während die Gene einer Art sonst bei Selbstbefruchtung dauernd aktiv oder inaktiv sind und diesen Zustand von Geschlecht zu Geschlecht vererben, kann bei einer labilen Erbeinheit der aktive Zustand durch irgendwelchen Anstoß in den inaktiven, wieder erblichen Zustand übergehen und umgekehrt der inaktive in den aktiven. Von der herrschenden Presence- und Absence-Theorie unterscheidet sich die de Vries'sche Theorie, wie sie in seiner Mutationslehre ausgeführt ist, weiter noch dadurch, daß für sie der inaktive Zu-

---

25) Hugo de Vries, Die Gruppenweise Artbildung. 1913.

stand nicht gleichbedeutend ist mit einem Fehlen der betreffenden Erbeinheit, sondern nur mit einer Wirkungslosigkeit derselben[26]).

Wir haben daher nach de Vries einen vierfachen Zustand der Erbeinheiten anzunehmen:

A. bei äußerlich sichtbarem Vorhandensein der fraglichen Eigenschaften
   a) den inaktiven Zustand;
   b) den labilen Zustand;

B. bei anscheinendem Fehlen der betreffenden Eigenschaften
   c) den inaktiven Zustand;
   d) das Fehlen der betreffenden Erbeinheit.

Das Auftreten der regressiven und degressiven Mutanten erklärt sich ohne weiteres durch die Annahme der labilen Erbeinheiten. Es können aber auch alle in der ganzen *Onagra*-Gruppe beobachteten Kreuzungserscheinungen bei den de Vries'schen Voraussetzungen unter die folgenden empirischen Regeln gebracht werden:

Ist die betreffende Erbeinheit in beiden Eltern entweder im aktiven oder im inaktiven oder im labilen Zustand, so bleibt die Eigenschaft in dem Kreuzungsprodukt unverändert.

Dasselbe ist wenigstens scheinbar der Fall, wenn sie in dem einen Elter aktiv, in dem anderen labil ist.

Sie ändert sich jedoch in folgenden drei Fällen:

1. Ist die Erbeinheit in einem Elter aktiv, in dem anderen inaktiv, dann folgt die Kreuzung den Mendel'schen Gesetzen und wir erhalten in der 2. Bastardgeneration eine Spaltung in Individuen mit homozygoten positiven, heterozygoten und homozygoten negativen Erbeinheiten im Verhältnis von 1 : 2 : 1.

2. Ist die Erbeinheit in dem einen Elter labil, in dem anderen inaktiv, so tritt die eigentümliche Mutationsspaltung in der 1. Bastardgeneration in die beiden Eltern ein.

3. Ist endlich die Erbeinheit in dem einen Elter aktiv, in dem anderen aber überhaupt nicht vorhanden, haben wir also eine „unisexuelle" Kreuzung, so tritt keine Spaltung ein. Wir erhalten einen monotypen, intermediären, konstanten Bastard.

Je nachdem die Mutanten der einen oder der anderen Regel folgen, können wir sie in folgende Gruppen einteilen:

A. die *Brevistylis*-Gruppe. Zu ihr gehört nur die Mutante *O. brevistylis* und die *O. gigas-nanella*. Die Spaltung erfolgt bei ihr stets nach den Mendel'schen Gesetzen. Man hat anzunehmen, daß das *Brevistylis*-Merkmal sich in der *O. brevistylis* im inaktiven,

26) Hugo de Vries: „Die Presence- und Absence-Lehre von Bateson ist aus meiner Ansicht über ‚Aktiv und Inaktiv' entstanden und eigentlich nur eine empirische (oder unrichtige) Fassung dieser. Sie ist durch die neueren Untersuchungen Morgan's endgültig widerlegt, da dieser den Ort in den Chromosomen ebenso genau bestimmen kann für anwesende wie für ‚fehlende' Eigenschaften."

in der *O. Lamarckiana* und ihren Mutanten im aktiven Zustand befindet.

B. Die *Nanella*-Gruppe. Zu ihr gehören die *O. nanella* und die *O. rubrinervis*. Die Spaltung erfolgt hier zum Teil in der 1., zum Teil in der 2. Bastardgeneration. So muß es sich unter der Voraussetzung verhalten, daß die betreffende Erbeinheit in der *O. nanella* und *O. rubrinervis* inaktiv ist, sich dagegen in dem anderen Kreuzungskomponenten entweder im labilen (*O. Lamarckiana* und ihre meisten Mutanten) oder im aktiven Zustand befindet. Durch Kontrollkreuzungen wurden diese Voraussetzungen bestätigt. Es stellte sich heraus, daß die Arten und Varietäten, welche bei einer Kreuzung mit der *Nanella* oder der *Rubrinervis* eine Spaltung in der 1. Bastardgeneration ergeben, die Statur-(*Nanella*)- und Festigkeits(*Rubrinervis*)-Erbeinheit im labilen Zustand enthalten, während sie in den Arten und Varietäten, bei denen der Kreuzung erst in der 2. Bastardgeneration eine Spaltung folgt, im aktiven Zustand vorhanden ist.

C. Die *Lata*-Gruppe. Sie umfaßt die *O. lata*, *O. scintillans* und wahrscheinlich einen großen Teil der noch nicht untersuchten Mutanten. Spaltung findet hier in der 1., niemals erst in der 2. Generation statt. Die verschiedenen Kreuzungen beweisen, daß sich die *Lata*-Erbeinheit in der *Lata* im labilen, in der *Lamarckiana* und den anderen Mutanten im inaktiven Zustand befindet. Das Entsprechende gilt von der *O. scintillans* und der *O. cana*.

D. Die *Gigas*-Gruppe. Ihr einziger Vertreter ist die *O. gigas*. Wir müssen hier noch etwas näher, als es oben geschehen ist, auf sie eingehen, da die von Nilsson bei der *Gigas* beobachteten Erscheinungen das dritte Hauptargument für seine Auffassung bilden. Die Untersuchungen von H. de Vries haben nun mit großer Sicherheit ergeben, daß *O. gigas* eine selbständige Art ist. Bei ihr befindet sich die Erbeinheit der *O. gigas* im aktiven Zustande, während sie in allen anderen Arten, Varietäten und Mutanten fehlt. Wir haben es daher bei der *O gigas* nicht mit einer regressiven oder degressiven, sondern mit einer progressiven Art zu tun. Darauf, daß es so ist, weisen zahlreiche Beobachtungen hin. Zunächst die schon erwähnte zytologische Feststellung, daß *O. gigas* die doppelte Anzahl der Chromosomen besitzt, nämlich 28 statt 14 bei der *O. Lamarckiana*[27]).

27) Die von Geerts auf Grund einer von ihm gemachten Beobachtung, nach welcher die Chromosomenzahl der *Semi-Gigas* auf die normale Zahl der *O. Lamarckiana* reduziert wurde, ohne daß die *Gigas*-Eigenschaften des betreffenden Individuums ganz verloren gingen, ausgesprochene Ansicht, daß die Verdoppelung der Chromosome mit den *Gigas*-Merkmalen nichts zu tun habe, beruht nach Herrn Professor de Vries auf einem Irrtum. Er schreibt mir darüber: „Geerts hat nur die Chromosomenzahl eines Exemplars einer von mir gewonnenen und kultivierten Rasse bestimmt. Diese Bastardrasse entstand aus der Befruchtung eines Individuums

Ferner äußert sich der besondere Artcharakter der *O. gigas* darin, daß die Kreuzungen derselben mit anderen Arten und Varietäten, wie es bei unisexuellen Kreuzungen die Regel ist, meist einförmige, intermediäre Bastarde ergeben. Dazu kommen noch zwei wichtige Punkte. Wir finden bei den *Gigas*-Bastarden durchweg eine herabgesetzte oder ganz fehlende Fertilität, deren hoher Grad aus dem allgemeinen Charakter der Lythraceen nicht zu erklären ist. Die Bastardierungen gelingen in der Regel nur schwierig; die Bastarde selbst aber sind nur in ganz wenigen Fällen fruchtbar. Da die gleichen Arten mit der *O. Lamarckiana* oft ausreichend fruchtbare Bastarde ergeben, muß man annehmen, daß die systematische Distanz zwischen ihnen und der *O. gigas* eine größere ist, als zwischen ihnen und der *O. Lamarckiana*. Hugo de Vries hat die *O. gigas* zunächst mit den älteren Arten der *Onagra*-Gruppe (*O. Hookeri*, *O. Cockerelli*, *O. biennis* u. s. w.) gekreuzt. Die Bastarde waren stets intermediär und monotyp; dabei so unfruchtbar, daß sich von keinem Bastard eine 2. Generation gewinnen ließ. In etwas geringerem Grade trat die Sterilität bei den Bastarden mit der *O. Lamarckiana* und ihren Mutanten auf. Die Kreuzungen gelangen leichter und die Bastarde zeigten bisweilen eine gewisse Fruchtbarkeit. Eine wirklich fertile Bastardrasse gewann H. de Vries jedoch nur aus einem einzigen Bastardindividuum einer Kreuzung von *O. gigas* und *O. Lamarckiana*[28]). Die zahlreichen Versuche, welche Hugo de Vries in 5 Generationen mit dieser fertilen Bastardrasse vornahm — er erzog im ganzen 526 dieser *Gigas-Lamarckiana*-Bastarde —, beweisen, daß auch der zweite für die Auseinandersetzung mit H. Nilsson wichtige Punkt hier zutraf. Die *Gigas-Lamarckiana*-Bastarde waren in hohem Grade konstant. Abgesehen von zwei *Gigas-Nanella*-Mutationen und einigen schmalblättrigen Individuen, die auch in den reichen Kulturen von *O. gigas* nicht selten auftreten, waren sie einförmig. Sie standen der *O. gigas* sehr nahe. Auch bei einer Rückkreuzung der *O. gigas-Lamarckiana* mit der reinen *O.* bezw. der reinen *O. gigas* blieben die Bastarde intermediär, sie näherten sich aber der großmütterlichen Form, mit welcher sie neu gekreuzt wurden, wie es bei den Artbastarden der Fall ist. Die Bastarde können daher mit *O. Lamarckiana* zu $^1/_4$-, $^1/_2$-, $^3/_4$-Bastarden u. s. w. ausgebildet sein.

---

einer *Gigas*-Kultur mit dem Pollen von *O. Lamarckiana*. Die Rasse hat seitdem in allen Generationen 14 Chromosomen gehabt. Ich vermute, daß sie aus einer in dieser Richtung mutierten *Gigas*-Eizelle meiner damaligen Kultur entstanden ist. Sie war von Anfang an einförmig und konstant. Sie führte einige Eigenschaften von *O. semi-gigas*, aber bei weitem nicht alle."

28) Nach einer Mitteilung von Herrn Professor H. de Vries hatte die betreffende fertile Rasse nur 14 Chromosomen und nur einen Teil der Eigenschaften von *O. gigas* (vgl. auch die Anmerkung auf voriger Seite).

Auch das Auftreten der *Gigas*-Mutanten entspricht vollständig der de Vries'schen Auffassung, daß wir es bei der *O. gigas* mit einer Mutation und zwar mit einer Mutation anderer Art wie bei den negativen Mutanten zu tun haben. Nimmt man mit de Vries an, daß die einzelnen Sexualzellen vor der Befruchtung mutieren, so muß in der Regel eine in die *Gigas* mutierte Geschlechtszelle der *Lamarckiana* bei der Befruchtung mit einer *Lamarckiana*-Geschlechtszelle zusammentreffen, sie muß ferner, vorausgesetzt, daß die *O. gigas* eine progressive Art ist, mit ihr einen konstanten intermediären Bastard, eine *Semi-Gigas*, bilden. Nur in seltenen Fällen werden sich zwei mutierte *Gigas*-Geschlechtszellen einmal miteinander verbinden und eine reine *Gigas*-Mutante entstehen lassen. Damit stimmt nun der Befund überein. Fräulein Anna Lutz und Stomps fanden die *Semi-Gigas* mit $14 + 7 = 21$ Chromosomen in 0,6 % der untersuchten *Lamarckiana*-Individuen. Nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung treffen, wenn man diesen Prozentsatz als Durchschnittsverhältnis ansieht, in 0,0009 % der Fälle zwei mutierte *Gigas*-Geschlechtszellen aufeinander. Es ist daher nicht zu verwundern, daß Fräulein Lutz und Stomps unter ihrem beschränkten Material keine normale *Gigas* entdeckt haben. Hugo de Vries hat unter 50000 *Lamarckiana*-Individuen ein einziges Mal eine solche gefunden[29]).

Von Bedeutung ist es auch, daß der Unterschied, der hinsichtlich ihres Auftretens zwischen der *O. gigas* und den anderen Mutanten stattfindet, sich aus den de Vries'schen Vorstellungen ableiten läßt. Auch bei letzteren mutieren der Wahrscheinlichkeit nach die Geschlechtszellen vor der Befruchtung. Da sich aber nach de Vries bei deren Zusammentreffen mit den Geschlechtszellen der *O. Lamarckiana* labile und inaktive Erbeinheiten miteinander verbinden, so tritt hier die sogen. Mutationsspaltung ein. Es erscheinen in der Nachkommenschaft reine *O. Lamarckiana* und reine Mutanten und brauchen sich daher zur Bildung einer reinen *Nanella* nicht zwei mutierte Sexualzellen zu vereinigen. Dem entspricht nun die Tatsache, daß die reinen rezessiven Mutanten außerordentlich viel häufiger als die reine *O. gigas* beobachtet werden. Selten müssen dagegen wieder Doppelmutanten erscheinen, denn sie können nur entstehen, wenn zufällig einmal mutierte Geschlechtszellen, die zwei verschiedene rezessive Mutanten repräsentieren, zusammentreffen. Auch hier wird die theoretische Ableitung durch das Versuchsergebnis bestätigt.

So stehen alle wichtigen Mutations- und Kreuzungserscheinungen der *O. Lamarckiana* und ihrer Mutanten mit der de Vries'schen

---

29) Unter 20000 *Lamarckiana*-Individuen fand er 19 *Semi-gigas* (mit 21 Chromosomen).

Theorie in Einklang. Durch die Heranziehung der anderen Arten der *Onagra*-Gruppe ist nun, wie wir schon oben hervorgehoben haben, die Basis für die Anwendung der Theorie noch verbreitert und die Theorie selbst besonders nach drei Richtungen hin geklärt und erweitert worden.

Es ist zunächst ein Teil der älteren *Onagra*-Arten hinsichtlich der vegetativen Eigenschaften heterogam d. h. die männlichen und weiblichen Geschlechtszellen übertragen bei ihnen ganz verschiedene erbliche Eigenschaften. Es können daher an diesen Arten die Gesetze der Heterogamie aufgesucht werden — es kommen dabei besonders die Arten *O. biennis* und *O. muricata* in Betracht — und, da die Heterogamie auch bei einigen Derivaten der *O. Lamarckiana* eine wichtige Rolle spielt, zur Erklärung der betreffenden Erscheinungen dienen.

Eine weitere große methodologische Bedeutung haben die *Onagra*-Arten ferner bei Hugo de Vries für die Klarstellung der Verhältnisse der *O. Lamarckiana* und ihrer Mutanten dadurch gewonnen, daß sie die meisten Erbeinheiten, welche den Mutanten der *Lamarckiana* eigentümlich sind, auch besitzen, daß sie sich aber bei ihnen in der Regel nicht in labilem Zustande befinden. Da wir in allen Fällen, wo bei einer Kreuzung der *O. Lamarckiana* mit einer Mutante eine Spaltung in der ersten Bastardgeneration eintritt, wohl nach der Theorie annehmen müssen, daß die betreffende Erbeinheit in dem einen Kreuzungskomponenten labil, in dem anderen inaktiv ist, es aber oft zunächst zweifelhaft bleiben kann, in welchem der beiden Komponenten das eine oder das andere der Fall ist, kann die Kreuzung mit der älteren Art Gewißheit bringen. Ist die Erbeinheit in dieser inaktiv, so muß die Kreuzung mit dem labilen Komponenten in der 1. Generation Spaltung ergeben; ist die Erbeinheit in der älteren Art aktiv, so muß bei der Kreuzung mit dem inaktiven Komponenten in der 2. Generation Spaltung eintreten.

Eine Erweiterung der Theorie haben endlich drittens die Versuche mit den älteren *Onagra*-Arten dadurch gebracht, daß wir durch sie erfahren haben, daß es auch labile inaktive Erbeinheiten gibt. Sind diese inaktiven labilen Erbeinheiten in der *Lamarckiana* und allen ihren Mutanten vorhanden, so bleiben sie bei den Kreuzungen dieser unter sich (labil × labil) unverändert. Sie werden aber ans Licht gebracht durch die Kreuzung mit den älteren *Onagra*-Arten, in denen sie inaktiv sind. Es tritt dann eine Spaltung ein, bei der die betreffenden Erbeinheiten in dem einen Spaltungsprodukt aktiv, in dem anderen inaktiv sind. Hugo de Vries hat auf diesem Wege zwei neue Erbeinheiten, die *Lacta* und die *Densa* aufgefunden [30]).

30) Renner will mit Schiemann das Hervortreten der Zwillingsfaktoren so erklären, daß er den *Laeta-Velutina*-Faktor als heterozygot (Ll) und die bei Selbst-

So ist die Theorie von Hugo de Vries zu einem großen, wohlgefügten Gebäude geworden, in dem wohl manches noch unfertig erscheint, das aber im großen und ganzen einen geschlossenen Charakter aufweist. Auf die Einzelheiten der Ausführung kann ich an dieser Stelle nicht eingehen. Es sollte nur die Tatsache hervorgehoben werden, daß H. de Vries im Gegensatz zu seinen Gegnern das ganze Erscheinungsgebiet ins Auge gefaßt und auf gemeinsame Gesetzmäßigkeiten zurückgeführt hat. Einzelne Abweichungen von den von de Vries aufgestellten Regeln können dabei die de Vries'sche Theorie nicht widerlegen. Sie haben hier eine andere Bedeutung als bei der Nilsson'schen Auffassung. Denn beim Mendelismus handelt es sich um Gesetzmäßigkeiten, die auf festen konstanten Beziehungen beruhen und darum wirkliche Ausnahmen nicht zulassen[31]). Bei der de Vries'schen Mutationslehre muß man aus der Theorie selbst auf das Vorhandensein von Abweichungen von den aufgestellten Regeln schließen. Nach ihm befinden sich nicht nur die einzelnen Erbeinheiten in einem Übergangsstadium. Es ist auch ihr gegenseitiger Verband geändert. Infolgedessen müssen vielfach Assoziationen von Erbeinheiten auftreten, welche besonders die Zahlenverhältnisse verdunkeln. Ferner ist die Labilität der Erbeinheiten eine verschiedene. Die Zustände derselben scheinen sich bisweilen schon durch die Kreuzung zu ändern. So kann man gar nicht die wunderbare Konsequenz der Vorgänge, welche die den Mendel'schen Gesetzen folgenden Gruppen zeigen, erwarten. Verfolgt man die Untersuchungen von H. de Vries, so hat man das Gefühl eines, der auf dünner Eisdecke wandelt und fürchten muß, jeden Augenblick einzubrechen. Desto überzeugender wirkt dann die relativ so große Geschlossenheit der Vorgänge. Der Wahrscheinlichkeitsbeweis wird noch verstärkt, wenn in den Abweichungen wieder besondere Gesetzmäßigkeiten hervortreten. Gelingt es, solche nachzuweisen, so wird damit die eigenartige Stellung der *Onagra*-Gruppe noch offensichtlicher. So will mir scheinen, daß die noch in der Mutationsperiode befindlichen Individuen bei Kreuzungen auch hinsichtlich der Erbeinheiten, bei welchen wir die Verbindung aktiv × inaktiv anzunehmen haben, insofern nicht den Mendel'schen Gesetzen folgen, als bei ihnen in der Generation F_2 neben den Zygoten aa nur noch die Hybriden Aa auftreten, die Zygoten AA aber ausfallen. Hugo de Vries führt das Fehlen der

befruchtung entstehenden homozygoten LL und ll als nicht entwicklungsfähig annimmt; mit anderen Oenotheren gekreuzt soll man dann mit den L-Zygoten die *Laeta*, mit den l-Zygoten die *Velutina* erhalten. Dagegen: Hugo de Vries in dem in der Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. erscheinenden Aufsatz Gute, harte und leere Samen von *Oenothera*.

31) Auch bei der Renner'schen Annahme würde es sich nicht um Ausnahmen vom Gesetz handeln. Die LL-Zygoten und ll-Zygoten werden nach ihr gebildet, wenn sie auch nicht lebensfähig sind.

Zygoten AA im einzelnen Fall auf die zu kleine Anzahl der Versuche zurück, doch wiederholt sich die Erscheinung bei den verschiedensten Kreuzungen. Auch Nilsson fand bei seiner rot-weißnervigen Rasse nur homozygote weißnervige Individuen, während die rotnervigen ausnahmslos heterozygot waren.

Eine besondere Gesetzmäßigkeit muß auch hinsichtlich der Konstanz der *O. gigas* vorliegen. Nach Hugo de Vries ist die *O. gigas* konstant. Daß Nilsson bei der *Gigas*-Mutante 7 andere Resultate erhielt, hat geringere Bedeutung, da sie aller Wahrscheinlichkeit nach ein *Gigas*-Bastard ist[32]), immerhin hatte Hugo de Vries auch für die *Gigas*-Bastarde, wie wir sahen, Konstanz gefunden. Noch auffallender ist die Tatsache, daß auch die *O. gigas* von Hilversum in den Nilsson'schen Kulturen eine starke Variabilität zeigte. Und wenn es sich auch bei dieser Variabilität nicht um eine völlige Aufsplitterung der Mutante handelte, wie wir sie erwarten müßten, wenn die *O. gigas* wirklich eine Kombination heterozygoter Erbeinheiten wäre, sondern nur um das Auftreten einer Anzahl von Aberranten, so sind sie doch zu zahlreich, als daß sie als bloße Ausnahmeerscheinungen betrachtet werden könnten. Ebenso kann man sie nicht unter die gewöhnlichen somatischen Variationen subsummieren, dazu ist ihre Schwingungsweite zu groß. Soweit sie nicht erblich sind und als besondere Mutationen in Betracht kommen können, kann man vielleicht zu ihrer Erklärung auf einen früher von Plate ausgesprochenen Gedanken zurückgreifen. Neben der Bastardtheorie stellte dieser auch die Hypothese auf, daß die Mutationen von de Vries als Formen der de Vries'schen Zwischenrassen angesehen werden könnten. So gefaßt ist der Gedanke nicht richtig. Denn damit hätte man zwar das unvermittelte Auftreten der Mutanten, aber keine ihrer anderen Eigenschaften erklärt. Vor allem sind die Mutanten von de Vries wohl imstande, andere Mutanten zu erzeugen, sie schlagen aber nicht wieder[33]), wie es die umschlagenden Zwischenrassen stets tun, in die Mutterform zurück. Doch findet sich der weite Ausschlag der Variabilität der *O. gigas* bei den Zwischenrassen wieder. Und das ist ein Vergleichspunkt, der zur Aufklärung der betreffenden *Gigas*-Eigenschaft dienen kann. Der weite Ausschlag beruht bei den Zwischenrassen nach H. de Vries darauf, daß sich hier zwei antagonistische Eigenschaften in einer pangenetischen Lage befinden, in welcher äußere und innere Umstände das Hervortreten bald der einen, bald der anderen verursachen, ohne daß der pangenetische Zustand selbst dabei geändert wird. In ähnlicher Weise können wir uns vor-

32) Vgl. Fräulein Anna Lutz, Triploid Mutants an *Oenothera*. Biolog. Centralblatt, 1912. Dazu Referat von H. Nilsson in der Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungslehre.

33) Mit Ausnahme der wenigen inkonstanten Mutanten.

stellen, daß bei der *O. gigas* die Erbeinheiten, deren fester Verband gelockert ist, durch äußere und innere Umstände zu weitergehender Aktivierung kommen können, ohne daß dabei eine Mutation, d. h. eine neue Festlegung des pangenetischen Zustandes stattfindet. Voraussetzung ist wohl, daß die Art, bei der es geschieht, sich selbst nicht mehr in mutabelm Zustande befindet, also gewissermaßen eine feste, selbst unveränderliche Basis für diese vorübergehenden Abänderungen bietet — das ist bei der *O. gigas* der Fall — und daß starke äußere Einwirkungen stattfinden. Sie können wir bei den Kulturen Nilsson's in dem ungünstigen nordischen Klima annehmen. Dann wäre es auch erklärlich, wenn die Beobachtungsresultate Nilsson's hinsichtlich der *O. gigas* von denen von Hugo de Vries in der Tat abweichen sollten. was übrigens von letzterem in Abrede gestellt wird[34]).

Zusammenfassung.

1. Die Hauptvoraussetzung Nilsson's, nach welcher die *O. Lamarckiana* eine Kollektivart ist, die sich aus zahlreichen mendelnden Biotypen zusammensetzt, muß als unwahrscheinlich abgelehnt werden, da solche Kollektivarten bisher nur bei Kulturrassen beobachtet wurden und es Nilsson nicht gelungen ist, weder bei der *O. Lamarckiana* noch bei der *O. gigas* das Vorhandensein erblicher mendelnder Biotypen mit Sicherheit festzustellen. Die *Oenothera* von Almaröd ist eine neuentstandene Mutante.

2. Die Ausgangsformen, auf welche Nilsson seine parallelen Mutanten zurückführt, können nicht die von ihm angenommenen besonderen Biotypenkomplexe reiner Stammlinien sein, da dann auch de Vries, der seine *Lamarckiana*-Familien durchweg in reinen Stammlinien kultivierte, parallele Mutanten gefunden haben würde und letztere bei Nilsson inkonstant sein müßten. Parallele Mutanten entstehen unter dem Einfluß des Genotyps der Stammart, aus welcher sie hervorgehen, und ist für sie dementsprechend die doppelte Nomenklatur anzuwenden. Die parallelen Mutanten sind ein experimenteller Beweis für den polyphyletischen Ursprung der Arten.

3. Die Gesetze der analytischen Variation lassen sich in den Zahlenverhältnissen, in welchen die Mutanten auftreten, nicht erkennen.

4. Die *O. gigas* ist nach den von de Vries dafür geltend gemachten Gründen zweifellos eine progressive neue Art. Die große Variabilität derselben, welche Nilsson für seine Auffassung geltend macht, ist einerseits darauf zurückzuführen, daß die *O. gigas* nicht

---

34) Herr Professor de Vries schreibt mir: Ich finde nicht, daß die Beobachtungsresultate Nilsson's von den meinigen wesentlich abweichen. Im Gegenteil scheinen sie mir meine Auffassung in allen Einzelheiten zu bestätigen. Nur die Betrachtungen und Berechnungen Nilsson's weichen von meiner Ansicht ab.

durch eine einzige Mutation zustande kommt und darum partielle Mutanten auftreten können; andererseits, daß bei ihr Somationen wie bei den Zwischenrassen vorkommen.

5. Die Nilsson'sche Auffassung steht nicht in Einklang mit den Kreuzungserscheinungen der Mutanten. Die zahlreichen Hypothesen, welche Nilsson aufstellt, lösen die Widersprüche nur zum Teil.

6. Die von Nilsson gegen die de Vries'sche Auffassung erhobenen einzelnen Einwände können gegenüber der Tatsache, daß es de Vries gelungen ist, das ganze Erscheinungsgebiet der *Onagra*-Gruppe als ein einheitliches nachzuweisen und im großen und ganzen den von ihm aufgestellten Mutationsregeln unterzuordnen, nicht ins Gewicht fallen.

Beiträge zur Kenntnis des Teichnannoplanktons.

II.[1]) Über das Neuston des Süßwassers.

Von Einar Naumann in Lund, Schweden.

(XIX. Mitteilung der süßwasserbiologischen Station Aneboda bei Lamhult in Südschweden[2])).

Im Leben des Süßwassers werden bekanntlich im allgemeinen 3 Regionen unterschieden: das Ufer, der Boden und das Pelagial, in welch letzterem sich das Plankton entfaltet. So lange als es sich nur um die zentrale Fläche größerer Gewässer handelt, ist dies auch im allgemeinen ganz richtig; für kleinere aber oft gar nicht, und zwar hauptsächlich dort, wo das Heloplankton die pelagische Zone beherrscht. Mit abnehmender Größe der Gewässer vollzieht sich nämlich immer mehr der Aufmarsch der Organismen in noch eine Zone: Die Oberfläche selbst wird von einer mehr oder minder reichhaltigen Lebensgemeinschaft aus Tieren und Pflanzen besiedelt. Dieselbe im Bereich des eigentlichen Planktons einzureihen, wäre ganz unrichtig: Sie treibt ja gar nicht im freien Wasser willenlos herum, „schwebt" auch nicht im Wasser, vielmehr darauf; oder, richtiger gesagt, sie hat — jedenfalls zum Teil — eine ganz eigenartige Anpassung durchgemacht, um sich vom Leben im Pelagial loszulösen und die eigentlich viel bequemeren Wohnplätze der Wasseroberfläche selbst einnehmen zu können. Es gibt somit oft in kleineren Gewässern — von den größeren Teichen ab — ebenso wie im Litoral größerer Gewässer nicht nur ein Plankton, sondern auch eine ganz eigenartige Biocönose der Wasseroberfläche, die eben in dem Oberflächenhäutchen selbst ihre eigentlichen Lebensbedingungen findet. Es scheint mir deshalb zweckmäßig,

---

1) Mein erster diesbezüglicher Beitrag erschien im Biol. Centralbl. Bd. XXXIV, Leipzig 1914.

2) Die XVIII. Mitteilung erschien in den Publikationen der Schwedischen Geolog. Landesanstalt, Stockholm 1916.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: 37

Autor(en)/Author(s): Kranichfeld Hermann

Artikel/Article: Die Einwände Heribert Nilsson's gegen die Mutationslehre von Hugo de Vries und sein Versuch, die bei der Oenothera Lamarckiana beobachteten Mutations- und Kreuzungserscheinungen auf den Mendelismus zurulˆckzufulˆhren 61-98