

- WIESNER, I. Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete I. Sitzungsber. der kaiserl. Akad. der Wiss., Math.-naturw. Klasse, Wien 1893. Bd. 102, Abt. I.
- II. Bemerkungen über den faktischen Lichtgenuss der Pflanzen. Ber. der Deutschen Bot. Ges., 1894, Bd. 12.
- III. Untersuchungen über den Lichtgenuss der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Cairo und Buitenzorg (Java). Sitzungsber. der kaiserl. Akad. der Wiss., Math.-naturw. Klasse, Wien 1885. Bd. 104, Abt. I.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind mit dem Zeichenapparat entworfen. Sie stellen Blattquerschnitte dar, die mit Ausnahme von Fig. 5 und 6 von ein und derselben Blutbuche herrühren, Fig. 5 u. 6 stammen von einer Rotbuche, geben aber genau die Verhältnisse der entsprechenden Versuche mit der oben genannten Blutbuche wieder. Die Vergrößerung beträgt überall 350.

- Fig. 1. Blatt eines bei heller Beleuchtung gezogenen „Lichtsprosses“.
- „ 2. Blatt eines bei heller Beleuchtung gezogenen „Schattensprosses“.
- „ 3. Blatt eines im Schatten gezogenen „Lichtsprosses“.
- „ 4. Blatt eines im Schatten gezogenen „Schattensprosses“.
- „ 5. Blatt eines bei Lichtabschluss gezogenen „Lichtsprosses“.
- „ 6. Blatt eines bei Lichtabschluss gezogenen „Schattensprosses“.
- „ 7. Lichtblatt von der im Freien stehenden Originalpflanze. (Blutbuche).
- „ 8. Schattenblatt von der im Freien stehenden Originalpflanze. (Blutbuche).

7. Hugo de Vries: Anwendung der Mutationslehre auf die Bastardierungsgesetze.

(Vorläufige Mitteilung).

Eingegangen am 21. Januar 1903.

Der Satz, dass die sichtbaren Eigenschaften der Organismen aus scharf voneinander unterschiedenen Einheiten aufgebaut sind, führt in der Lehre von der Entstehung der Arten und Varietäten zu einer einfacheren Auffassung der Erscheinungen als die jetzt herrschende Selektionstheorie und zugleich zu einer schärferen Unterscheidung der einzelnen Gruppen von Vorgängen. Dasselbe ist der Fall auf dem Gebiete der Bastardierungen, wo jetzt der MENDEL'schen Entdeckung eine übertriebene Bedeutung zugeschrieben wird, und wo, wie BATESON zusammenfassend betont, eine allgemeine Andeutung über die gemeinschaftlichen Züge der Erscheinungen, welche den MENDEL'schen

Gesetzen folgen, noch völlig fehlt, und es sogar unbekannt ist, ob es solche gemeinschaftliche Züge überhaupt gibt oder nicht¹⁾.

In erster Linie haben wir einen Unterschied zu machen zwischen den Variations- und den Mutationsmerkmalen, oder wie TSCHERMAK es ausdrückt, zwischen den variativen und den mutativen Unterscheidungsmerkmalen²⁾. Die variativen Kennzeichen sind die Abweichungen vom Mittel der einzelnen Eigenschaften und gehorchen den statistischen Gesetzen QUETELET's; sie sind in jeder grösseren Gruppe von Individuen in den verschiedensten Graden ausgebildet. Die mutativen Merkmale unterscheiden die Individuen gruppenweise, ohne Zwischenstufen, oder doch nur mit scheinbaren Übergängen; sie bilden die Differenzen zwischen den einzelnen Arten und Varietäten.

Die mutativen Merkmale entstehen nach meiner Auffassung stossweise. Und zwar nach zwei prinzipiell verschiedenen Modalitäten. Der Fortschritt im Stammbaum beruht auf die Entstehung neuer Eigenschaften, die ganze bereits in einem Organismus vorhandene Anzahl wird dabei um eine neue Einheit vermehrt, und zwar im allgemeinen bei jedem einzelnen Schritt um eine einzelne Anlage.

Solche Mutationen nenne ich progressive. Daneben kommt es aber auch vor, dass eine bereits vorhandene Anlage in Bezug auf ihre Aktivität aus einem Zustande in einen anderen übergeht. Ganz gewöhnlich ist z. B. der Fall, dass sie aus dem aktiven Zustande austritt und latent wird, und in dieser Weise entstehen eine sehr grosse Anzahl von Varietäten, welche sich ihrer Art gegenüber durch den Mangel der Blütenfarbe, der Behaarung, Bewaffnung oder durch die Latenz irgend einer anderen Eigenschaft auszeichnen. Ich nenne diese Fälle retrogressive Mutationen. Andererseits können auch latente Eigenschaften aktiv werden, oder es können die semi-latenten Merkmale der Halbrassen in die semi-aktiven der Mittelrassen übergehen etc. Diese bis jetzt noch wenig studierte Gruppe von Fällen fasse ich einstweilen als degressive Mutationen zusammen. (Vergl. meine Mutationstheorie, Bd. I, S. 424, 455, 460, 463 etc. sowie Bd. II, Abschn. IV).

Durch progressive Mutationen entstehen die elementaren Arten, durch retrogressive und degressive die echten Varietäten (l. c. S. 455 bis 456). Die retrogressiven Varietäten kann man wegen der scharfen Trennung von ihrer Art auch konstante, die degressiven wegen ihrer grossen und oft transgressiven Variabilität auch inkonstante Varietäten nennen.

1) W. BATESON, MENDEL's Principles of heredity 1902, S. 33.

2) ERICH TSCHERMAK, Der gegenwärtige Stand der MENDEL'schen Lehre, Zeitschr. für das landw. Versuchswesen in Österreich 1902.

Auf dem Gebiete der Bastardierungen lassen sich gleichfalls zwei grosse Gruppen von Erscheinungen unterscheiden, wenn wir einstweilen von der Kreuzung variativer Merkmale absehen. Die eine umfasst die sogenannten konstanten Bastardeigenschaften. Kommen diese rein, d. h. nicht mit Merkmalen der zweiten Gruppe zusammen bei einer Kreuzung vor, so entstehen Bastardrassen, welche in ihren Nachkommen sich selber gleichbleiben, und welche, wie bereits KERNER VON MARILAU für eine Reihe wildwachsender Formen nachwies, von echten Arten oft nicht oder kaum zu unterscheiden sind. Die zweite Gruppe umfasst die spaltungsfähigen Eigenschaften; die Nachkommen der Hybriden sind hier unter sich ungleich, die einzelnen Eigenschaften trennen sich und verbinden sich in den am besten untersuchten Fällen nach den von MENDEL für Erbsen aufgestellten Formeln. Es lassen sich in dieser Gruppe wiederum zwei Unterabteilungen unterscheiden, je nachdem die beobachteten Zahlenverhältnisse klar und ohne weiteres auf jene Formeln passen, oder infolge verschiedenen Umstände sich ihnen nur mehr oder weniger deutlich anschliessen.

Meine Untersuchungen lehren nun, dass diese Hauptgruppen der Bastardierungsvorgänge mit den oben unterschiedenen Typen der Mutationen zusammenfallen. Und zwar lassen sich die folgenden Sätze aufstellen:

Satz I. Den retrogressiven Mutationen entsprechen die typischen MENDEL-Kreuzungen. Hierher gehören die Latenz der Farben der Blüten, der Früchte, der Samen und des Laubes, die Latenz der Behaarung und Bewaffnung, die mangelnde oder mangelhafte Ausbildung der Stärke in den Samen, der teilweise Verlust des unterständigen Fruchtknotens etc. (Mutationstheorie II, S. 146).

Satz II. Den degressiven Mutationen entsprechen die übrigen MENDEL-Kreuzungen. Der Nachweis der Gültigkeit der MENDEL'schen Formeln ist hier meist mehr oder weniger erschwert. Namentlich in den Fällen der transgressiven Variabilität, wenn also die mutativen Merkmale der beiden Eltern eines Bastardes zwar scharf getrennt sind, die fluctuierende Variabilität dieser Eigenschaften aber einzelne und oft viele Individuen die Grenzen der beiden Typen überschreiten lässt. Denn man kann es dann dem einzelnen Exemplare nicht ansehen, zu welchem Typus es gehört, und es leuchtet ein, dass die Zählungen dadurch ganz bedeutend an Schärfe verlieren. In meinem Aufsatz über die tricotylen Rassen habe ich dieses Prinzip näher begründet¹⁾. In solchen Fällen ist es sehr schwer, unter den Nachkommen der Hybriden die Individuen mit dem rezessiven Merkmal von den dominantmerkmalgigen zu trennen.

1) Diese Berichte. Jahrg. 1902, Bd. XX, Heft II, S. 45.

Dennoch gelingt es, wenn auch bisweilen auf Umwegen, die Giltigkeit der MENDEL'schen Formeln nachzuweisen. Als Beispiele führe ich zunächst die Tricotylie selbst an. (*Antirrhinum majus*, *Cannabis sativa*, *Papaver Rhoeas*). Ferner die Synkotylie von *Helianthus annuus*, die gestreiften Blüten (*Antirrhinum majus*), die Pleiophyllie (*Trifolium pratense quinquifolium*), die bunten Blätter (*Oenothera Lamarckiana*), die gefüllten Blumen (*Papaver somniferum*), die Polycephalie des Mohlkopfes, etc.¹⁾

Satz III. Den progressiven Mutationen entsprechen die konstanten Bastardeigenschaften. Einen sehr typischen hierher gehörigen Fall bildet der Bastard von *Oenothera muricata* und *O. biennis*, den ich in vier Generationen kultiviert und durchaus konstant gefunden habe²⁾.

Eine Reihe weiterer Beispiele werde ich teils nach eigener Erfahrung, teils nach den Beobachtungen anderer in der nächsten Lieferung meiner Mutationstheorie zusammenstellen. Die Anzahl der bekannten konstanten Bastardrassen ist aber vorläufig noch eine kleine, weil in den meisten bisher ausgeführten Kreuzungen neben den progressiv-mutativen Unterscheidungsmerkmalen der Eltern auch retrogressiv-mutative und oft auch degressive vorhanden sind. Und in solchen Fällen spalten sich die Nachkommen der Hybriden in einigen Kennzeichen, während sie in anderen konstant bleiben.

Fassen wir diese Sätze kurz zusammen, so können wir sagen: Bei Kreuzungen geben einseitig fehlende Anlagen Veranlassung zu konstanten Bastardeigenschaften, während beiderseits, aber in verschiedenen Zuständen der Aktivität vorhandene Anlagen spaltungsfähige Bastardmerkmale geben.

MACFARLANE hat für die Kreuzungen, bei denen eine Anlage in einem der beiden Eltern vorhanden ist, in dem anderen aber fehlt, die Bezeichnung unisexuelle eingeführt³⁾. Dem entsprechend kann man die Anlagen, welche beiderseits vorhanden sind, aber in verschiedenen Zuständen der Aktivität vorkommen, bisexuelle nennen. Unter Anwendung dieser Bezeichnungen können wir also sagen, dass in Bezug auf die einzelnen Eigenschaften unisexuelle Kreuzungen konstante Bastardeigenschaften geben, während bisexuelle den MENDEL'schen Spaltungsgesetzen folgen.

Die einfachste Form erreichen wir aber für unseren Satz, wenn

1) Für die ausführliche Beschreibung dieser Versuche, sowie für die weiteren Beispiele vergleiche man die demnächst erscheinende fünfte Lieferung meiner Mutationstheorie (Leipzig, VEIT & COMP.).

2) Diese Berichte XVIII, S. 437.

3) J. M. MACFARLANE. The minute structure of plant hybrids. Transactions Roy. Soc., Edinburgh 1892.

wir die oben angeführte Unterscheidung von elementaren Arten und Varietäten auf die einzelnen Merkmale anwenden. Wir nennen dann die progressiv entstandenen Eigenschaften Artmerkmale, die retrogressiv bezw. degressiv entstandenen aber Varietätmerkmale. Unser Satz lautet dann:

Die MENDEL'schen Gesetze gelten für Varietätmerkmale, während Artmerkmale bei Kreuzungen konstante Bastardeigenschaften liefern.

Dabei ist aber zu berücksichtigen, dass systematische Arten von ihren Verwandten ganz gewöhnlich teilweise durch Artmerkmale, teilweise aber auch durch Varietätmerkmale unterschieden sind. In sehr vielen systematischen Arten kann ja der ursprüngliche, progressiv entstandene Typus ausgestorben sein, während eine oder mehrere, aus diesem retrogressiv hervorgegangene Formen noch vorhanden sind. So ist z. B. *Lychnis vespertina* meiner Ansicht nach eine weiss blühende Varietät einer ausgestorbenen rotblütigen Art. Kreuzt man nun solche Formen mit verwandten Arten, so können gemischte Bastarde entstehen, welche in Bezug auf die progressiv entstandenen Merkmale der Eltern konstant sind, in Bezug auf die retrogressiv entstandenen Differenzpunkte aber sich den MENDEL'schen Formeln fügen.

Der ausgesprochene Satz ist aus dem Studium der älteren Literatur und aus meinen eigenen Erfahrungen abgeleitet. Die in den beiden letzten Jahren von CORRENS, TSCHERMAK, BATESON, CUÉNOT¹⁾ und anderen veröffentlichten Ergebnisse stimmen, sowohl auf zoologischem als auf botanischem Gebiete in den klaren Fällen mit meiner Ansicht überein²⁾. Doch gibt es noch Ausnahmen, welche aber voraussichtlich bei näherer Prüfung sich wohl als nur scheinbar ergeben werden³⁾. Auch sind manche Erscheinungen, welche bisher als Ausnahmen bezeichnet wurden, eigentlich nur spezielle Fälle des allgemeinen Gesetzes⁴⁾.

Der Gegensatz zwischen den konstanten und den spaltungsfähigen Eigenschaften der Bastarde hat somit seinen Grund in dem gegensätzlichen Verhalten der inneren Eigenschaften in den beiden Eltern. MENDEL hat bereits gezeigt, dass die einfachste Erklärung der von ihm beobachteten Erscheinungen durch die Annahme gegeben ist, dass bei der Entstehung der Sexualzellen der Bastarde die An-

1) L. CUÉNOT, La loi de MENDEL et l'hérédité de la pigmentation chez les souris. Arch. Zool. expériment. et générale No. 2, 1902.

2) Eine sehr ausführliche Liste der Einzelfälle geben W. BATESON und E. R. SAUNDERS, Experimental studies in the physiology of heredity, Journ. Royal Society 1902, S. 139 ff.

3) C. CORRENS, Über scheinbare Ausnahmen von der MENDEL'schen Spaltungsregel für Bastarde. Diese Berichte XX, S. 159.

4) C. CORRENS, Über Levkoyenbastarde. Botan. Centralbl. Bd. 4, 1900.

lagen paarweise gegen einander ausgetauscht werden. Für einen solchen Austausch ist es erforderlich, dass jede im einen Elter des Bastardes vorhandene Anlage in dem andern eine ihr antagonistische findet. Nun ist es klar, dass nicht jede zwei beliebige Anlagen zweier Arten oder Varietäten ein solches Paar von Antagonisten bilden können. Im Gegenteil muss der Antagonismus in der Natur der Anlagen selbst begründet sein. Und da lässt sich zeigen, dass für diesen Antagonismus die Bedingung ist, dass dieselbe Anlage in beiden Eltern, wenn auch in verschiedenen Zuständen der Aktivität vorhanden sei¹⁾. Denn bei der normalen Befruchtung werden ja offenbar nur gleichnamige Anlagen gegen einander ausgetauscht. Und hieraus ergibt sich ferner, weshalb die retrogressiv und die degressiv entstandenen Differenzpunkte den MENDEL'schen Spaltungsgesetzen folgen.

Bei progressiv entstandenen Eigenschaften ist offenbar der erwähnten Bedingung nicht genügt. Im einfachsten Fall unterscheidet sich hier der eine Elter eines Bastardes von dem andern gerade dadurch, dass er eine innere Eigenschaft, eine sogenannte Anlage, mehr besitzt als jener. Diese Eigenschaft findet dann bei der Kreuzung keinen Antagonisten. Sie liegt im Bastard ungepaart. Sie kann nicht ausgetauscht werden und somit keine nach MENDEL's Formeln spaltbaren Bastardmerkmale geben. Wenn die übrigen Anlagen ausgetauscht werden, erfährt sie vermutlich oft eine vegetative Teilung; wenigstens deutet die Konstanz in den auf einander folgenden Generationen solcher Bastarde vorläufig darauf hin. Die damit verbundenen Abweichungen von dem normalen Verhalten werden voraussichtlich später zu einer Erklärung der verminderten und oft fehlenden Fruchtbarkeit so vieler Hybriden führen.

Die MENDEL'schen Kreuzungen schliessen sich meiner Ansicht nach sehr eng an die Vorgänge der normalen Befruchtung und somit auch an die Kreuzungen variativer Merkmale an. Es drängt sich die Vermutung auf, dass die Gesetze für diese grossen Gruppen von Erscheinungen dieselben sind. Nur treten uns die Vorgänge bei der Bastardierung von Varietäten leicht und klar vor die Augen, und sind die Gegensätze der dominierenden und der rezessiven Merkmale vielfach bequem und scharf zu beobachten. Bei der normalen Befruchtung entziehen sich die Vorgänge des Austausches der Anlagen, falls ein solcher stattfindet, offenbar um so mehr der Beobachtung, je geringer die Differenz zwischen den beiden Eltern ist. Und bei grösseren Differenzen, d. h. also bei der Kreuzung variativer Merk-

1) Vergl. die demnächst erscheinende Lieferung meiner Mutationstheorie.

male, sind die Schwierigkeiten der Beobachtung noch immer so grosse, dass es vielleicht noch lange Zeit dauern wird, ehe es möglich sein wird, die Gültigkeit der hier aufgestellten Erklärung experimentell zu beweisen. Doch lassen sich offenbar von einer Anwendung des MENDEL'schen Prinzips auf dem Gebiete der fluktuierenden Variabilität manche wichtige Fingerzeige für weitere Untersuchungen erwarten.

Die im obigen angeführten Sätze gelten nur für den normalen, immutablen Zustand der Eigenschaften. Befinden sich die Pflanzen aber in einer Mutationsperiode, so verhalten sich die betreffenden Eigenschaften bei den Kreuzungen ganz anders. Sie befinden sich dann eben in einer labilen Gewichtslage, und deshalb können leicht Störungen eintreten.

Diese Mutationskreuzungen habe ich in meiner Mutationsgruppe der *Oenothera Lamarckiana* ausführlich studiert und das wichtigste darüber bereits in meinem Aufsätze über die erbungleichen Kreuzungen, von denen sie einen der auffallendsten Typen bilden, mitgeteilt¹⁾. Sie geben konstante Bastardeigenschaften, aber in der Regel ist die erste Generation der Bastarde keine einförmige, sondern wiederholt sie die beiden elterlichen Typen neben einander. Die progressiv entstandenen Formen (*Oenothera gigas*, *Oenothera rubrinervis* u. s. w.) scheinen sich dabei nicht wesentlich anders zu verhalten als die retrogressiv gebildeten (*Oenothera nanella*). Doch sind meine Untersuchungen über diesen Punkt noch nicht abgeschlossen.

Die Eigentümlichkeit dieser Mutationskreuzungen bedingt es, dass man in den Bastardierungen ein Mittel hat, um zu entscheiden, ob bei einer gegebenen Pflanze eine Eigenschaft im mutablen Zustande oder in fester Gleichgewichtslage vorhanden ist. Und vielleicht wird manche angebliche Abweichung einer Bastardgruppe von dem normalen Verhalten in solcher Weise zur Entdeckung von Mutationsvorgängen führen können. Auch lässt sich in dieser Weise, wenigstens mit grosser Wahrscheinlichkeit, das Aufhören einer beobachteten Mutationsperiode nachweisen. So fand ich z. B., dass *Oenothera rubrinervis*, welche in meinen Kulturen nie durch Mutation *Oenothera nanella* hervorgebracht hat, bei Kreuzung mit dieser letzteren auch nicht den Gesetzen der Mutationskreuzungen folgt, sondern sich dem Typus der MENDEL'schen Bastarde anschliesst. Sogar eine und dieselbe Nanella-Pflanze verhält sich gegenüber der *Oenothera rubrinervis* anders als gegenüber der *Oenothera Lamarckiana*; mit jener

1) Diese Berichte. Bd. XVIII, S. 435.

gibt sie spaltungsfähige Bastarde, mit dieser aber eine zweiförmige erste Generation, deren Glieder in ihren Nachkommen konstant sind. Es entscheidet somit über den Erfolg der Kreuzung in diesem Falle nicht die Nanella-Anlage in den Nanella-Pflanzen selbst, sondern die Frage, ob die antagonistische Anlage in dem andern Elter mutabel oder immutabel ist.

8. Friedrich Hildebrand: Über die Stellung der Blattspreiten bei den Arten der Gattung *Haemanthus*.

Eingegangen am 22. Januar 1903.

Auf der Naturforscherversammlung in Karlsbad hat J. WIESNER in sehr erfreulicher Weise die Bemerkung gemacht, dass nach der Behandlung der Blattstellungsfrage als ein rein morphologisches Problem und deren Hinüberleuken ins physiologische Fahrwasser es nun an der Zeit sei, die Frage der Blattstellungen auch vom biologischen Standpunkt aus zu beleuchten, welcher in früherer Zeit (vergl.: HANS WINKLER in PRINGSHEIM's Jahrb. 1901) nur gelegentlich berührt worden sei. Die seinerzeit in dieser Richtung von WIESNER gemachten und in diesen Berichten Jahrgang 1902 (S. 84) mitgeteilten Beobachtungen veranlassen mich, nun auch von den meinigen, welche ich in den letzten Jahren an den Blättern der verschiedensten *Haemanthus*-Arten gemacht habe, eine kurze Zusammenstellung zu geben, um hierdurch ein besonders hervortretendes Beispiel davon anzuführen, dass Blätter, welche in ganz gleicher Weise an dem Stengel eingefügt sind, später die verschiedensten Richtungen und Stellungen ihrer Spreiten annehmen können, je nachdem es für die Belichtung dieser Spreiten von Vorteil ist.

Bei allen von mir untersuchten *Haemanthus*-Arten, deren mir in lebendem Zustande über 30 vorliegen, sind die Blätter nach der $\frac{1}{2}$ -Stellung, dicht aufeinander folgend, der sehr verkürzten Achse eingefügt. An dem unteren Teile jedes Blattes sind dessen Ränder vollständig miteinander zu einer geschlossenen Scheide verwachsen. Diese Scheiden verdieksn sich im Laufe der Zeit auf ihrer Rückseite mehr oder weniger stark und bilden die Dauerzwiebel der *Haemanthus*-Arten. An diesen die Zwiebel bildenden Teil der Blätter schliessen sich dann die Blattspreiten in dreierlei Weise an: entweder direkt, so dass sie unmittelbar auf die Zwiebel folgen,