27. C. Correns: Die Merkmalspaare beim Studium der Bastarde.

Eingegangen am 23. März 1903.

I.

In der zweiten Lieferung des II. Bandes der Mutationstheorie¹⁾ und in zwei vorläufigen Mitteilungen, einer in diesen Berichten²⁾, einer in den Comptes rendus³⁾, hat DE VRIES eine Anwendung der Mutationslehre auf die Bastardierungsgesetze gegeben, die das „Spalten“ mancher Bastardmerkmale, das Konstantbleiben anderer in ebenso einfacher wie ingeniöser Weise zu erklären sucht.

Bekanntlich unterscheidet DE VRIES Mutationen, bei denen eine neue Anlage zur Summe der bereits vorhandenen hinzutritt, progressive Mutationen, und Mutationen, bei denen eine bereits vorhandene Anlage in einen andern Zustand übergeht, und zwar retrogressive Mutationen, wenn eine aktive Anlage latent wird, degressive, wenn eine latente Anlage aktiv wird. Bei der ersten Mutationsweise entstehen nach DE VRIES' Terminologie (Elementar-) Arten, bei der zweiten Varietäten.

DE VRIES findet nun:

1. dass die durch retrogressive und degressive Mutationen entstandenen Merkmale den Merkmalen der „Mendelkrenzungen“ entsprechen, d. h. bei der Keimzellbildung spalten, und zwar die durch retrogressive Mutationen entstandenen in typischer Weise, die durch degressive Mutationen entstandenen in „nicht typischer“ (d. h. der Nachweis ist mehr oder weniger erschwert).
2. dass die durch progressive Mutationen entstandenen Merkmale den konstanten, d. h. nicht spaltenden Bastardmerkmalen entsprechen.

Im ersten Falle bildet nach der Bastardbefruchtung die aktive Anlage der Sippe I mit der latenten der Sippe II ein Anlagenpaar, das bei der Keimzellbildung des Bastardes folglich auch wieder

1) H. DE VRIES, Die Mutationstheorie, Bd. II, Lief. 2 (1903).

2) Id. Anwendung der Mutationslehre auf die Bastardierungsgesetze. Diese Berichte, Bd. XXI, S. 45 u. f. (1903).

3) Id. La loi de MENDEL et les caractères constants des hybrides. Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris, 2. Février 1903.

gespalten werden kann. Im zweiten Fall findet bei der Bastardbefruchtung die neue, von der Sippe I stammende Anlage keine korrespondierende Anlage von der Sippe II vor, sie bleibt also ungepaart, und es kann, da es gar kein Anlagepaar giebt, bei der Keimzellbildung auch keines gespalten werden, es kann höchstens die eine Anlage „vegetativ geteilt“ werden. — Im ersten Fall bezeichnet DE VRIES die Bastardierung („Kreuzung“) als „bisexuell“, im zweiten als „unisexuell“¹⁾.

Anders, d. h. mit Zuhilfenahme der neuen Terminologie für die Ergebnisse der verschiedenen Mutationsweisen, formuliert DE VRIES²⁾ sein Resultat dahin: „Die MENDEL'schen Gesetze gelten für Varietätsmerkmale, während Artmerkmale bei Kreuzungen konstante Bastardeigenschaften liefern“.

Mit diesem Satze könnte ich zufrieden sein, denn ich habe vor $2\frac{1}{2}$ Jahren, als DE VRIES erklärt hatte, seiner Meinung nach sei die Unterscheidung von Varietäten- und Artbastarden aufzugeben und durch das Prinzip der Kreuzung der Artmerkmale zu ersetzen, dies vorausgesagt: „die Aufdeckung der MENDEL'schen Regeln wird also kaum dazu beitragen, dass von jetzt ab Speciesbastarde und Rassenbastarde in einen Topf geworfen werden und man statt dessen nur von Mono-, Di- etc. Polyhybriden sprechen wird; sie wird im Gegenteil wohl der Anfang für eine schärfere Trennung der beiden sein“³⁾. Dabei hatte ich „Rasse“ im Sinne NÄGELI's gebraucht, sie entspricht dem, was DE VRIES nun Varietät nennt, während die Varietät NÄGELI's der Elementarart DE VRIES' entspricht. „Bei der Rassenbildung werden also nicht wirklich neue Anlagen erzeugt, sondern bereits vorhandene in anderer Weise kombiniert, und bisher latent gebliebene wieder lebendig gemacht.“ „Bei der Varietätenbildung dagegen entstehen neue Anlagen“ etc.⁴⁾

Die Verwendung des Wortes Rasse bei NÄGELI für das, was

1) MACFARLANE, von dem diese termini technici herkommen, hat sie in wesentlich anderem Sinne gebraucht. Seine „unisexuality“ kann bisexuell und unisexuell im Sinne DE VRIES' sein. Vgl. A Comparison of the Minute Structure of Plant Hybrids etc. Transact. of the Royal Society of Edinburgh, Vol. XXXVII P. I. S. 273 (1892).

2) H. DE VRIES, Das Spaltungsgesetz der Bastarde. Diese Berichte, Bd. XVIII, S. 84 (1900).

3) Über Levkojenbastarde. Botan. Centralbl., Bd. LXXXIV, S. 113 (1900).

4) C. v. NÄGELI, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, S. 247 (1884). Es wird über kurz oder lang nötig sein, dass jemand eingehend die ausserordentlich engen Beziehungen zwischen den Ansichten DE VRIES' und NÄGELI's, den jener ganz bei Seite lässt, hervorhebt. Man vergleiche inzwischen die Bemerkungen von Graf SOLMS in einem Referat in der Botan. Ztg., Bd. 60, II. Abt. Nr. 1. Sp. 11, und mein Referat über den I. Bd. der Mutationstheorie DE VRIES' in derselben Nummer der Botan. Zeitung.

DE VRIES nun Varietät nennt, entspricht mehr der richtigen, alten Bedeutung. DE VRIES selbst konnte sich dem nicht ganz entziehen; er hat im I. Band der Mutationstheorie das, was er Halbvarietäten und Mittelvarietäten hätte nennen müssen. Halbrassen und Mittelrassen genannt¹⁾.

Ich bin aber bald, nachdem ich den oben zitierten Satz niedergeschrieben hatte, zur Überzeugung gelangt, dass auch die MENDELschen Regeln keine scharfe Trennung von Rasse und Varietät, resp. Varietät und Elementarart, ermöglichen. Ich hatte nämlich beim Mais deutliche Beispiele dafür gefunden, dass Bastarde zwischen Sippen, die Varietätscharakter im Sinne DE VRIES' haben, also spalten sollen, nicht spalten, sondern eine konstante Nachkommenschaft geben. Es gehören hierher die Merkmalskategorien: Grösse der ganzen Pflanze und Grösse und Form der Körner²⁾. Besonders instruktiv ist das Verhalten der ersten der genannten Kategorien, weil die einschlägigen Merkmale in anderen Verwandtschaftskreisen typisch spalten, z. B. bei den Erbsen, wie MENDEL fand, wie aus den Beobachtungen TSCHERMAK's hervorgeht, und ich aus eigenen Versuchen aus der zweiten Hälfte der neunziger Jahre weiss.

Hier bleibt nur die Annahme übrig, es handle sich beim Mais bei diesen Kategorien nicht wie sonst um retrogressiv oder degressiv entstandene Merkmale, „Varietätenmerkmale“, sondern um progressiv entstandene „Artenmerkmale“. Der einzige Grund dafür wäre aber der, dass die Merkmale sich nicht der a priori aufgestellten Regel fügen, nicht spalten wollen.

Umgekehrt tragen Merkmale, wie die Extrazehe oder der „pea“- und „rose“-Kamm gewisser Hühnerrassen, die BATESON untersucht hat³⁾, durchaus den Charakter von Merkmalen, die auf Anlagen beruhen, welche durch eine progressive Mutation entstanden sind, wie auch BATESON hervorhebt. Trotzdem spalten die Bastarde

1) H. DE VRIES, Die Mutationstheorie, Bd. I, S. 424 (1901).

2) Über Bastarde zwischen Rassen von *Zea Mays* etc., diese Berichte, Bd. XIX, S. 212, und: Bastarde zwischen Maisrassen, Biblioth. Botan., Heft 53, S. 148 und an verschiedenen anderen Orten. Zu den relativ spärlichen Daten meiner Mais-Monographie ist in den letzten Jahren ein umfangreiches Material gekommen: ich werde die Messungen und Wägungen aber erst veröffentlichen, wenn ich noch eine Generation gezogen habe.

3) BATESON and SAUNDERS, I. Report to the Evolution Committee of the Royal Society (1902).

Meine Bastarde zwischen *Campanula medium* f. *typica* und *C. medium* f. *calycanthema* bilden wahrscheinlich einen Parallelfall auf botanischem Gebiet, der durch die völlige Sterilität des Gynaeceums, die mit der Ausbildung der „Catacorolla“ verbunden ist, besonders kompliziert ist. Das Androceum ist völlig intakt. Die Versuche werden fortgesetzt, ich komme auf sie über kurz oder lang zurück.

zwischen diesen Sippen und den Sippen mit gewöhnlichem Fuss und gewöhnlichem Kamm ganz normal.

Diese Merkmale, die man als durch progressive Mutationen entstanden auffassen muss, zu retrogressiv oder degressiv entstandenen zu machen, nur weil sie eben „spalten“, geht meines Erachtens ebensowenig an, wie die umgekehrte, oben besprochene Umwertung.

Wir müssen also sagen, dass schon jetzt Varietät-(Merkmal-) Bastarde, nach DE VRIES' Terminologie, bekannt sind, die konstante Bastardmerkmale (retrogressiver Herkunft) bilden, und Art-(Merkmal-) Bastarde, die spaltende Bastardmerkmale (progressiver Herkunft) besitzen. Die Möglichkeit wirklicher Ausnahmen hat DE VRIES übrigens zugegeben.

II.

Ob ein Merkmal des Bastardes spaltet oder in seiner Nachkommenschaft konstant bleibt, soll nach DE VRIES davon abhängen, ob bei der Bastardbefruchtung beide Eltern dieselbe Anlage, aber in verschiedenem Zustande der Aktivität, beigesteuert haben, oder ob nur ein Elter eine Anlage geliefert hat, das andere Elter keine korrespondierende.

Meiner Meinung nach findet für gewöhnlich weder bei den spaltenden Bastarden die Anlage aus der Keimzelle der Stammsippe in der antagonistischen Anlage aus der Keimzelle der retrogressiven Mutante sich selbst wieder, nur in inaktivem Zustand, noch findet bei den konstant bleibenden Bastarden die Anlage aus der Keimzelle der Mutante keine antagonistische Anlage aus der Keimzelle der Stammsippe.

A.

Fassen wir zunächst den zweiten Punkt ins Auge, die unisexuelle Bastardierung.

Meiner Meinung nach kommt dieser letzte Fall, wenn überhaupt, nur selten vor, und es findet für gewöhnlich jede Anlage des einen Elters, auch die Anlagen der durch progressive Mutationen entstandenen Artmerkmale, eine antagonistische Anlage vom anderen Elter vor¹⁾.

Es ist eine Tatsache, die auch DE VRIES ausdrücklich hervorhebt, dass bei der „unisexuellen“ Bastardierung die Merkmale beim Bastard gewöhnlich intermediär, „auf die Hälfte reduziert“, sind. Wenn die Anlage für das durch progressive Mutation entstandene Artmerkmal wirklich im Bastard ungepaart bliebe, warum entfaltet sie es nicht rein? Sie muss also etwas Antagonistisches, von der

1) Wenn die korrespondierende Anlage wirklich fehlt, dann sind wohl immer die zwei Sippen so entfernt verwandt, dass sie gar nicht bastardiert werden können.

anderen, „phylogenetisch älteren“ Sippe Stammendes vorgefunden haben, was sich ihr gegenüber während der vegetativen Entwicklung des Bastardes geltend macht, und dieses Etwas ist die der neuen Anlage antagonistische, alte Anlage.

Nun könnte man ja annehmen, dass zur vollen Hervorbringung des Merkmales die vom einen Elter mit seiner Keimzelle beigesteuerte eine Anlage nicht genügte, sondern dass dazu die vom anderen Elter mit seiner Keimzelle abgegebene Anlage mitwirken müsse. Wir kennen aber genug Fälle, wo nach DE VRIES' Auffassung nur eine Anlage allein sich entfalten kann und doch so vollkommen ihr Merkmal ausbildet, dass der Bastard von jener Elternsippe, von der die Anlage stammt, nicht zu unterscheiden ist. Das gilt für alle jene Fälle, in denen man von einem vollständigen „Dominieren“ des einen Merkmales über das andere spricht. Dass hier die andere Anlage nicht ganz fehlen, sondern nur vollkommen inaktiv sein soll, kann doch nichts ausmachen — wenn sie wirklich inaktiv ist, so muss das für die vegetative Entwicklung des Bastardes so gut sein, wie wenn sie fehlen würde.

Das Auftreten des Bastardmerkmals in reduzierter Form weist also auf das Vorhandensein einer antagonistischen Anlage auch bei Bastardierungen hin, bei denen das eine Elter durch progressive Mutation aus dem anderen Elter hervorgegangen ist. Diesem Argument schliesst sich ein zweites an, das schon hervorgehobene Vorkommen spaltender Merkmale dieser Entstehungsweise (S. 204): Kann man sich auf dem Boden DE VRIES'scher Anschauungen auch vielleicht vorstellen, dass Bastardmerkmale von Varietätcharakter, resp. die ihnen zu Grunde liegenden Anlagenpaare, nicht spalten, so ist doch umgekehrt das Spalten eines gar nicht vorhandenen Paares wohl unmöglich. Ein solcher Fall genügt vollständig, um die ganze Anschauung ins Wanken zu bringen.

Wir können also die unisexuelle Bastardierung mit ihren ungepaarten Anlagen und folglich auch die hübsche Erklärung, die sie für das Nichtspalten bietet, nicht annehmen und brauchen die Frage, wie sie mit den cytologischen Daten vereinigt werden könnte, nicht zu diskutieren.

Die Grunddifferenz zwischen DE VRIES' und meiner Anschauung dürfte darin liegen, wie wir uns das Zustandekommen einer neuen Anlage vorstellen. Ich kann mir die Zahl der Anlagen nicht so wachsend denken, wie der Betrag einer Kindersparkasse wächst, in die von Zeit zu Zeit ein Geldstück geworfen wird¹⁾: jede neue, schliesslich

1) Das tertium comparationis ist nicht sowohl das sprungweise Anwachsen als die Unabhängigkeit jedes neuen Zuwachses von dem vorhergehenden. Meiner Anschauung würde etwa das Anwachsen eines zinstragend angelegten Kapitals entsprechen, bei dem der Zins stets zum Kapital geschlagen wird.

als progressive Mutante zum Vorschein kommende Anlage entsteht meiner Meinung nach durch (teilweise) Umänderung einer schon vorhandenen Anlage. Wenn wir dann die neue Mutante mit der Stammsippe bastardieren, so bildet die neue Anlage und die alte Anlage, aus der jene hervorging, und die in der Stammsippe noch vorhanden ist, ein Anlagenpaar, und dasselbe ist der Fall, wenn aus einer Stammsippe zwei Mutanten entstanden sind, und diese untereinander bastardiert werden. Hier bilden die beiden aus der gemeinsamen alten Anlage entstandenen neuen Anlagen das Anlagenpaar.

B.

Auch die Annahme DE VRIES², dass die retrogressive (und degressive)¹⁾ Mutation, die Varietätenbildung DE VRIES', auf dem Latent- (resp. Aktiv-)werden einer Anlage beruhe, scheint mir, wie schon bemerkt wurde, nicht in vollem Umfange aufrecht erhaltbar zu sein.

Wenn z. B. eine rot- oder blaublühende Sippe eine weissblühende Mutante hervorbringt, so soll das darauf beruhen, dass die Anlage für rot oder blau „latent“, „inaktiv“ wird, d. h. ihr Merkmal nicht mehr zur Entfaltung bringen kann (nicht darauf, dass sie ein **anderes** Merkmal entfalten will!). Bastardieren wir nun die neue Sippe mit ihrer latenten Anlage mit der Stammsippe, bei der die Anlage noch aktiv ist, so kommt dieselbe Anlage zweimal, aber in verschiedenem Zustande zusammen. Im einen ist sie im stande, das Merkmal (Rot oder Blau) zu entfalten, im anderen nicht. Etwas anderes kann sie nicht hervorbringen; wenn sie sich etwas geltend machen kann, kann sie nur gleichsinnig wirken, d. h. sie kann die Wirkung der aktiven Anlage der Stammsippe nur verstärken.

Nun wissen wir aber, dass der Bastard in solchen Fällen sehr oft nicht das Merkmal der Stammsippe, von der die aktive Anlage herrührt, rein zeigt, sondern gegen das Merkmal der retrogressiven Mutante hin abweicht. Das ist ursprünglich von DE VRIES in Abrede gestellt worden²⁾, wird aber jetzt von ihm zugegeben; er spricht nun selbst von einer „Schwächung“ der antagonistischen Anlage durch die latente³⁾. Wie gross die Abweichung des Bastardmerkmals von dem Merkmal der Stammsippe sein kann, dass sie zu genauer Mittelstellung und selbst zu Annäherung an das Merkmal der retrogressiven Mutante

1) Im Folgenden ist der Kürze halber nur von der retrogressiven Mutation die Rede.

2) Diese Berichte, Bd. XIX, S. 84 (1900). „Von den beiden antagonistischen Eigenschaften trägt der Bastard stets nur die eine, und zwar in voller Ausbildung.“

3) H. DE VRIES, Die Mutationstheorie. Bd. II, S. 146 (1902).

führen kann, habe ich vor kurzem nachgewiesen¹⁾. All das beweist einen Antagonismus der „aktiven“ und der „latenten“, „inaktiven Anlage“. d. h. die „latente“, „inaktive“ ist gar nicht „latent“, „inaktiv“, sondern aktiv, unter Umständen aktiver, als die „aktiv“ genannte Anlage. Wenn sie aber aktiv ist und ihre Aktivität als Antagonismus zeigt, so kann sie nicht mehr identisch sein mit der Anlage der Stammsippe, sie ist etwas anderes²⁾.

Meiner Meinung nach kann es also auch gar keinem Zweifel unterliegen, dass bei der retrogressiven Mutation eine Umbildung einer Anlage stattfindet, so gut wie, nach dem oben bemerkten, bei der progressiven Mutation; nicht eine einfache Aktivitätsabnahme. — Daneben gibt es natürlich noch wirkliches Latentwerden von Anlagen, bei der die Anlagen unverändert bleiben, aber wirklich inaktiv werden.

Damit ist freilich ein prinzipieller Unterschied zwischen progressiver und retrogressiver Mutation verwischt. Ein weiteres Eingehen müsste zu einer Diskussion der Grundvorstellungen DE VRIES' führen, auf die ich hier verzichte. Es genügt mir, motiviert zu haben, warum ich in der vorangehenden Mitteilung die Vorstellungen einer „bisexuellen“ und „unisexuellen“ Bastardierung nicht verwertet habe, und warum ich fortfahren werde, von Merkmalspaaren und Anlagenpaaren zu sprechen, auch wenn es sich um die Bastardierung von Arten, resp. Artmerkmalen im Sinne DE VRIES' handelt.

Finde ich mich in diesen Punkten im Gegensatz zu DE VRIES, so kann ich seiner Ansicht, dass die MENDEL'schen Bastardierungen sich sehr eng an die Vorgänge der normalen Befruchtung anschliessen und uns nur besser vor die Augen treten, weil die Unterschiede hier leicht und bequem zu beobachten sind³⁾, nur zustimmen, habe ich dasselbe doch vor zwei Jahren mit aller Bestimmtheit und seitdem wiederholt ausgesprochen. z. B. 1901⁴⁾ „die Spaltung des Idioplasmas bei der Bildung der Keimzellen ist, meiner Meinung nach, ein nor-

1) Über die dominierenden Merkmale der Bastarde. Diese Berichte, Bd. XXI, S. 133 u. f. (1903).

2) Wollte man diese Fälle nach dem oben (S. 206) gegebenen „Halbierungsschema“, nach dem jede Anlage für sich allein nur das Merkmal auf die Hälfte reduziert hervorbringen kann, erklären, so müsste man annehmen, das Merkmal A dominiere über das Merkmal a, wenn die Anlage für a, die sich nur durch ihre Inaktivität unterscheiden soll, gerade so aktiv ist, wie die Anlage für A, und das Merkmal des Bastardes sei intermediär, d. h. A und a seien gleich beteiligt, wenn die Anlage für a völlig inaktiv sei!

3) Diese Berichte, dieser Band, S. 50.

4) Über Bastarde zwischen Rassen von *Zea Mays* etc. Diese Berichte, Bd. XIX, S. 216 (1901).

maler Vorgang, der auch bei den Individuen einer rein gezüchteten Rasse, nicht nur bei Bastarden, eintritt. man sieht hier nur die Folgen nicht“. Und 1902¹⁾: „Je näher sich zwei Sippen stehen, die einen Bastard bilden, je ähnlicher also die Bastardbefruchtung der Kreuz- und Selbstbefruchtung wird, desto wahrscheinlicher ist es, dass der Bastard bei der Keimzellbildung „spaltet“. Daraus schliesse ich, dass die Spaltung der Anlagen kein Charakteristikum der Bastarde ist, sondern auch bei der Keimzellbildung der durch Kreuzung oder Selbstbefruchtung erzeugten Individuen vorkommt, nur dass ihre Folgen nicht kenntlich werden, weil hier das Merkmal A vom Merkmal a nicht unterschieden werden kann“. DE VRIES hat das übersehen, wie BATESON und SAUNDERS²⁾ und CANNON³⁾, die neuerdings dieselbe Ansicht ausgesprochen haben.

Wir glauben in der vorliegenden Mitteilung folgendes festgestellt zu haben:

1. Der Satz DE VRIES': „Die MENDEL'schen Gesetze gelten für Varietätmerkmale, während Artmerkmale bei Kreuzungen konstante Bastardeigenschaften liefern“, kann nicht allgemein gelten; es gibt vielmehr (nach DE VRIES' Terminologie) Varietät-(Merkmal-) Bastarde, die eine konstante Nachkommenschaft liefern (Maisrassen), und Art-(Merkmal-) Bastarde, die „spalten“ (Hühnerassen).

2. Die Vorstellung einer „unisexuellen“, Art-(Merkmal-)Bastarde liefernden Kreuzung, bei der das eine Elter, die progressive Mutante, eine Anlage abgibt, die keinen antagonistischen Paarling im Bastard findet, erscheint wenig annehmbar, weil, abgesehen von der Möglichkeit des Spaltens solcher Bastardmerkmale, bei der vegetativen Entwicklung des Bastardes das Merkmal der progressiven Mutante modifiziert erscheint. Es findet vielmehr auch bei der Bastardierung von Sippen, von denen die eine als progressive Mutante aus der andern entstanden ist, die neue Anlage eine antagonistische Anlage: die. aus der sie durch (teilweise) Umänderung hervorgegangen ist. — Wenn die „Spaltung“ in den meisten Fällen ausbleibt, so muss das auf anderen Gründen beruhen, als dass nichts zu Spaltendes vorhanden ist.

1) Über den Modus und den Zeitpunkt der Spaltung der Anlagen bei den Bastarden vom Erbsen-Typus. Botan. Zeitung, 60. Jahrg. II. Abt., Sp. 67 (1902).

2) BATESON and SAUNDERS, I. Report, S. 156.

3) CANNON, A Cytological Basis for the Mendelian Laws. Bull. Torrey Botan. Club 29. 18. D. 1902.

3. Die Annahme, bei der retrogressiven Mutation werde bloss eine im übrigen unverändert bleibende Anlage inaktiv, latent, entspricht nur zum Teil den Tatsachen, die sich bei der Bastardierung von Sippen mit Merkmalen von derartiger Entstehung feststellen lassen. Auch bei der retrogressiven Mutation muss eine Umänderung einer vorhandenen Anlage, nicht eine bloss Inaktivierung derselben, vor sich gehen können. — Daneben gibt es ein wirkliches Latentwerden einer Anlage.

Leipzig, Botanisches Institut der Universität.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [21](#)

Autor(en)/Author(s): Correns Carl Erich

Artikel/Article: [Die Merkmalspaare beim Studium der Bastarde. 202-210](#)