

33. J. Reinke: Eine bemerkenswerte Knospvariation der Feuerbohne nebst allgemeinen Bemerkungen über Allogonie.

(Eingegangen am 7. Juli 1915.)

I. Beobachtungen.

Im Sommer 1913 zeigte sich zu Kiel in einer Kultur der gewöhnlichen feuerrot blühenden Rasse von *Phaseolus multiflorus* ein abweichendes Exemplar. Alle Samen der ausgesäten Bohnen waren auf einem Felde des Botanischen Gartens geerntet und hatten keinerlei Abweichung an Größe und Struktur der Samenschale (schwärzliche Marmorierung auf hellvioletterm Grunde) von der typischen Form gezeigt. Die Kultur befand sich in Holzkästen auf einer im ersten Stock des Institutsgebäudes liegenden Terrasse, die nach zwei Seiten durch Wände geschützt war.

Das abweichende Exemplar unterschied sich im Aufbau des Stengels und in den Blättern nicht von der typischen Form; es zeichnete sich vor den übrigen, ausschließlich rot blühenden Pflanzen der Aussaat dadurch aus, daß ein Teil seiner Blütenstände nur Blüten mit weißen Blumenkronen hervorbrachte. Diese weißen Blütenstände, in deren Hauptachsen wie Blütenstielen kein Anthocyan zu bemerken war, befanden sich im oberen Teil der Pflanze, das unterste Stück des Stengels trug ausschließlich rotblühende Inflorescenzen; in diesen wie in sonstigen rotblühenden Ständen der Feuerbohne sind die Kelchblätter und die Achsen anthocyanhaltig. Auch nahmen die weißen Blütenstände nicht den ganzen oberen Teil der Pflanze ein, sondern sie wechselten ab mit ausschließlich rotblühenden Trauben. Aus diesen Tatsachen geht deutlich hervor, daß in den Achseln mehrerer Blätter Vegetationspunkte entstanden waren, von denen nur anthocyanfreies Zellgewebe gebildet wurde, wobei ich den feuerroten Farbstoff der Blumenkrone von *Ph. multiflorus* den Anthocyanen zurechne; allerdings ist mir dabei erneut zum Bewußtsein gelangt, wie sehr der Begriff des Anthocyans einer eingehenden Kritik bedarf. Die Stellung der Tragblätter der weißen Inflorescenzen war dadurch bestimmt, daß sie ungefähr einer Längshälfte des Stengels angehörten, die andere Hälfte brachte rote Blütenstände hervor. Der unterste Teil des Stengels, der nur rot

blühte, war durchweg anthocyanhaltig; der die weißen Blütentrauben tragende Sektor des Stengels war anthocyanfrei, während der die roten Trauben hervorbringende Sektor anthocyanhaltig war. Das Anthocyan der Achsen ist weinrot, unterscheidet sich also merklich vom Feuerrot (Gelbrot) der Blumenblätter bei *Ph. multiflorus*.

Die weißen Blütenstände des *Ph. multiflorus* unterschieden sich in der Länge der Achsen wie in der Größe, Gestalt und Zahl der Blumen nicht von den roten; es fehlt ihnen nur die gelbrote Farbe der Blumenkrone bzw. der weinrote Anflug der Achsen und der Kelchblätter. In Ausnahmefällen fand ich auch bei der rotblühenden Feuerbohne anthocyanfreie Achsen im Blütenstande; die Kelchblätter waren stets rötlich angelaufen.

Die weißblühenden Inflorescenzen meiner Feuerbohne wichen dagegen wesentlich ab von denen des gleichfalls weiß blühenden *Phaseolus vulgaris*. Die Blütenstände der ersteren sind viel reichblumiger, als die der letzteren; ihr Stiel, d. h. das unterste, nackte Internodium ist bei *Ph. multiflorus* 8 bis 18 cm lang und übertrifft an Länge den Stil des Tragblatts; der Stiel der wenigblumigen Inflorescenzen von *Ph. vulgaris* ist nur 1 bis 4 cm lang an den im Botanischen Garten gezogenen Exemplaren und kürzer als der Stiel des Tragblatts. Die Größe der Blume ist bei *Ph. multiflorus* beträchtlicher als bei *vulgaris*, ihre Form bei beiden Arten verschieden. Das alles gilt für die weißblühende Variante der Feuerbohne so gut wie für die rotblühende. Es waren also in der beschriebenen Knospenvariation wirklich weiße Blumen von *Ph. multiflorus* und nicht etwa solche von *Ph. vulgaris* entstanden. Hinzugefügt sei, daß sämtliche Achsen von *Ph. vulgaris* anthocyanfrei sind.

Die weißen Blütenstände des bemerkenswerten Exemplars von *Ph. multiflorus* wurden bis zur Ernte von 1913 durch umgelegte weiße Fäden markiert, ebenso markierte ich einige ihrer roten Blütenstände durch schwarze Fäden. Ein Teil der bezeichneten Inflorescenzen wurde mit Tüll umhüllt, doch setzten diese sämtlich nicht an. Auch soweit die Blütenstände unverhüllt blieben, hat die Pflanze schlecht angesetzt, die Fruchtknoten der meisten Blumen waren unentwickelt geblieben. Ich erntete von den weißen Blumen vier Hülsen mit reifen Samen, von den roten Blumen derselben Pflanze zwei Hülsen. Die Hülsen der weißen Blumen ergaben zusammen nur neun wohlausgebildete Samen, die der roten fünf Samen. Die Samen aus den roten Blumen waren nach Größe und Färbung ganz normal, d. h. die Samenschale zeigte schwärzliche Marmorierung auf hellvioletterm Grunde; die Samen der weißen Blumen waren von gleicher Größe wie die der roten, die Samen-

schale indes vollkommen weiß, ohne jede Spur von Farbstoff.

Im Frühling 1914 wurden die Samen von mir persönlich ausgesät, jeder Same in einen einzelnen Topf gesteckt, der Topf beziffert und darüber Protokoll geführt; die daraus hervorgehenden Pflanzen der F^1 Generation wurden später ausgetopft und auf Beete im Botanischen Garten gepflanzt, die von den Kulturbeeten anderer Bohnen entfernt lagen. Weil ich aus den früheren Erfahrungen schloß, daß *Ph. multiflorus* das Einbinden seiner jungen Blütenstände in Gazehüllen schlecht vertrage, habe ich bei den Pflanzen des Jahres 1914 ganz darauf verzichtet.

Die fünf bunten Samen der Ernte von 1913 ergaben Sprosse mit rötlich angelaufenen Internodien und Blattstielen, auch sind bei solchen Pflanzen die Rippen der Unterseite der Erstlingsblätter stets rötlich gefärbt; sie trugen später ausschließlich Inflorescenzen mit feuerroten Blumen der typischen Beschaffenheit. Unter den neun weißen Samen ergaben zwei gleichfalls Pflanzen mit anthocyanhaltigen Achsen und Blattstielen, die später rot blühten; aus den sieben anderen weißen Samen dagegen entwickelten sich Pflanzen mit rein grünen, also anthocyanfreien Stengeln und Blattstielen sowie ausschließlich weißblühenden Inflorescenzen, die bei der Ernte von 1914 lediglich weiße Samen lieferten. Die Samen aller rotblühenden Pflanzen waren typisch dunkelmarmoriert.

Zur Erzielung einer F^2 -Generation wurden im Herbst 1914 nur die Samen der Pflanzen geerntet, die von den weißen Samen der *P*-Pflanze des Jahres 1913 abstammten; zwei dieser Samen hatten 1914, wie schon bemerkt, rotblühende Pflanzen mit bunten Samen geliefert, die übrigen anthocyanfreie weißblühende Exemplare mit weißen Samen hervorgebracht. Die rotblühenden Pflanzen waren etwas üppiger als die anthocyanfreien, ihre sämtlichen Samen gut und normal entwickelt; die weißblühenden F^1 -Pflanzen trugen dagegen Samen von ziemlich ungleicher Größe, wenn auch die Mehrzahl als normal gelten konnte. In der Samenschale war keine Spur von Farbstoff zu bemerken; allein bei 6 dieser Samen war die Testa nur unvollkommen ausgebildet, sie bedeckte die Kotyledonen nicht vollständig, mehrfach nur etwa bis zur Hälfte.

Was die F^2 -Generation des Jahres 1915 anlangt, so gingen aus den bunten Samen ganz normale, anthocyanhaltige und rotblühende Feuerbohnen hervor.

Von den weißen Samen wurden 200 Stück in Töpfen angesetzt und in der zweiten Hälfte des Mai ausgepflanzt. Ein Topf nahm die sechs Bohnen mit unvollständiger Testa auf, davon keimte

nur eine einzige, die ein anthocyanfreies, später weißblühendes Exemplar lieferte. Im ganzen waren von den 200 Samen nur 155 gekeimt; ich hatte bei der Aussaat keineswegs die größten Samen ausgesucht, sondern auch kleinere und unvollkommnere mitausgesät.

Von diesen 155 gekeimten und ausgetopften Pflanzen zeigten sich 113 in den vegetativen Teilen anthocyanfrei und blühten später weiß; 42 dagegen ließen an den Rippen der Unterseite der ungeteilten Erstlingsblätter bereits roten Farbstoff erkennen, später trat auch in den Internodien Anthocyan auf, und die Pflanzen blühten rot, ganz wie die normale, allbekannte Feuerbohne¹⁾.

Auf die weißen Blumen der F²-Generation muß allerdings noch etwas näher eingegangen werden. Nur bei einem Teil dieser Blüten war die gesamte Blumenkrone rein weiß; bei einem andern Teil waren die Flügel rein weiß, dagegen fanden sich elfenbeinfarbige Stellen auf dem Rücken der Fahne; bei einer dritten Gruppe waren die Flügel weiß, der ganze Rücken der Fahne elfenbeinfarbig; bei einer vierten Gruppe war die Fahne beiderseits elfenbeinfarbig, die Flügel waren teilweise oder ganz ebenso gefärbt und daneben noch mehr weniger verkümmert. Bei einigen dieser Blumen fand ich auch die Fahne verkürzt (verkrüppelt) mit ein paar hellgrünen Flecken an der Spitze. Ich meine zu erinnern, daß eine elfenbeinartige Verfärbung der Blumenkrone bei den Pflanzen von 1914 erst mit Beginn des Verblühens eintrat. Die vegetativen Teile und die Kelchblätter dieser Pflanzen von 1915 waren rein grün gefärbt.

Damit gelangten meine Versuche zu vorläufigem Abschluß, ich beabsichtige, die Samen der F²-Generation im Herbst zu sammeln. Einen Abschluß der Blumen durch Gazegehüllen sowie den Versuch einer Selbstbestäubung habe ich auch diesmal unterlassen.

Es handelt sich im vorliegenden Falle bei der P-Generation um eine Knospenvariation, die ganze Achselsprosse bzw. Blütenstände umfaßt und somit bis auf das früheste Stadium von deren Vegetationspunkten zurückgreift. Ja noch mehr! Bei der Pflanze von 1913 lieferte der Vegetationspunkt der Primäraxe anfangs nur anthocyanhaltiges Gewebe; später spaltete er einen Sektor mit anthocyanfreiem Gewebe ab, und aus diesem gingen die weißblühenden Inflorescenzen hervor. Die Knospenvariation muß daher ihren

1) Baur führt an (Einführung etc., II. Aufl., S. 304), daß man auch beim Löwenmaul am Anthocyangehalt ganz junger Keimpflanzen schon erkennen könne, ob sie rot oder gestreift blühen werden.

ersten Grund bereits im Vegetationspunkte der Primärachse gehabt haben; hier verlor ein Teil der Zellen des Teilungsgewebes nach Bildung einer Anzahl von Laubblättern mit den zugehörigen Internodien die Fähigkeit, Anthocyan zu erzeugen.

Von *Phaseolus multiflorus* sind meines Wissens Knospenvariationen bisher nicht bekannt geworden. P. J. S. CRAMER erwähnt in seiner gründlichen „Kritische Übersicht der bekannten Fälle von Knospenvariation“ (Haarlem 1907) die Pflanze nicht. Dagegen hat JOHANNSEN Knospenvariationen von *Phaseolus vulgaris* in seinem Aufsätze „Über Knospenmutation bei *Phaseolus*“ (Zeitschr. f. exakte Abstammungslehre I. S. 1 ff.) beschrieben. JOHANNSEN meint, Knospenvariation sei eine verbreitete Erscheinung bei Pflanzen heterozygotischer Natur; auch die mosaikartigen Spaltungsercheinungen verschiedener Bastarde gehörten wohl hierher. Er berichtet dann über Knospenvariation in einer reinen Linie von Bohnen, „die eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Verhalten von Mosaikbastarden haben“. So fand er 1904 in einer reinen Linie von *Phaseolus vulgaris* ein abweichend geformtes Erstlingsblatt, das andere war normal. Das erste Laubblatt war rechts normal, links abweichend, nämlich ganz schmal; in seiner Achsel entstand ein schmalblättriger Sproß. Dieser „*angustifolia*“-Sproß fruchtete nicht; die Samen anderer Hülsen gaben normale Pflanzen. Schon 1903 hatte JOHANNSEN an einem andern Individuum einer reinen Linie dieser Art einen chlorophylllosen Achselsproß beobachtet, der blühte und eine weiße Hülse gab, in der vier normale, braune Bohnen saßen, die bei der Keimung völlig chlorophylllose Pflanzen hervorbrachten, welche bald abstarben. Von irgendwelcher Kreuzung konnte hierbei nicht die Rede sein, wie diese Abspaltungen nach JOHANNSENS Ansicht (S. 7) auch nicht Ausdruck einer heterozygotischen Natur der betreffenden Pflanzen gewesen sein können; er meint, daß in den Anlagen der Gewebezellen der Sproßvarianten eine Veränderung erfolgt sei, welche die Knospenabweichung zur Folge hatte, die dann in der Tat einen genotypischen Unterschied darstellte. (S. 10.)

Ich erwähnte hier gleich anfangs diese Beobachtungen JOHANNSENS an *Ph. vulgaris*, weil die Pflanze in den Verwandtschaftskreis von *Ph. multiflorus* gehört; indessen gilt *Ph. vulgaris* für einen Selbstbestäuber, während bei *Ph. multiflorus* gewöhnlich Fremdbestäubung vorkommen soll, so daß die Individuen der letzteren Art wohl als mehr oder weniger heterozygotisch zu gelten haben.

In bezug auf *Ph. multiflorus* entnehme ich noch VILMORINS „Blumengärtnerei“, deutsche Ausgabe (I. S. 210, 1896), daß von

dieser Pflanze eine Abart mit weißen Blumenkronen bekannt ist; in einem anderen Gartenbuche fand ich die Notiz, daß diese Abart unter dem Namen „weiße russische Bohne“ öfters als Gemüsepflanze angebaut wird. Eine solche Abart war also in meinen Versuchen aus sieben Blumen der weißblühenden Knospenvariation entstanden. Das beschriebene Exemplar der Feuerbohne von 1913 hatte durch Knospenvariation eine weißblühende, in gewissem Umfange erbliche Rasse abgespalten. Daß die Samenschalen der weißen Blumen, die ja, weil aus den Integumenten der Samenknospen hervorgegangen, zur elterlichen Generation gehören, sämtlich farblos ausfielen, ist bei dem völligen Anthocyanmangel der weißblühenden Sprosse nicht auffallend. Wichtig dagegen bleibt, daß die große Mehrzahl der geernteten weißen Bohnen zu anthocyanfreien, ausschließlich weißblühenden Pflanzen heranwuchs, während es nicht weniger beachtenswert ist, daß zwei der geernteten weißen Bohnen, die sicher aus Blumen mit weißer Corolle hervorgegangen waren, wieder typische rotblühende Feuerbohnen lieferten. Wenn man bedenkt, daß auch die unbefruchtete Eizelle noch zur P-Generation gehört, so wird diese Rückschlagsbildung in einem Teil der Samen um so auffallender. Das Wort „Rückschlag“ ist in der Vererbungslehre etwas unmodern geworden; für die Beschreibung mancher Erscheinungen scheint es mir indes keineswegs unpraktisch zu sein. Ganz entsprechend verhielt sich die Bohnenernte von 1914, indem die Pflanzen in eine Mehrheit von weißblumigen und eine Minderheit von rotblumigen Exemplaren aufspalteten.

* * *

Eine Tatsache ist zweifellos mehr wert als hundert der schönsten Spekulationen. Doch jede Tatsache der Biologie bildet stets eine Quelle von Problemen; diese Probleme werden immer wieder zu Spekulationen anregen und dadurch die Entdeckung neuer Tatsachen herbeiführen. Mag der Naturforscher sich noch so „exakt“ gebärden, er spekuliert doch, und exakt heißt nichts weiter als genau. Genau sollen wir aber nicht bloß im Beobachten, sondern auch im Nachdenken über das Beobachtete sein, und darum scheint mir das Wort „exakt“ ziemlich überflüssig zu sein. Im nachstehenden werde ich versuchen, die Tatsachen meiner vegetativ in rot und weiß blühende Inflorescenzen aufspaltenden Feuerbohne von 1913 zu deuten nach den in der Wissenschaft zurzeit geltenden Gesichtspunkten.

II. Erste Deutung.

Die Individuen des gewöhnlichen, scharlachrot blühenden *Phaseolus multiflorus* stimmen phaenotypisch weitgehend überein.

Dieser Phaenotypus umfaßt zahlreiche reine Linien von genotypischer Einheitlichkeit, die sich indes durch Merkmale nicht unterscheiden lassen. Sind diese Linien ihrerseits auch genotypisch verschieden, so entziehen sich doch innerhalb der Population ihre Unterschiede unserer Kenntnis, und es scheint mir kein Anlaß vorhanden zu sein, sie nicht nach älterem Herkommen in ihrer Gesamtheit als einheitliche „reine Rasse“ ansprechen zu dürfen. Ob auch der von den Gärtnern gezogene weißblühende *Phas. mult.* als reine Rasse zu betrachten ist, bleibt näher zu prüfen. Auch für MENDEL waren die von ihm gekreuzten Ackererbsen mit roter und die mit weißer Blumenkrone zwei reine Rassen. In diesem Sinne würde die Kreuzung zweier rotblühender Individuen von *Phas. mult.* eine (relative) Homozygote ergeben; die Kreuzung der rotblühenden mit der weißen Abart eine Heterozygote. In diesem nicht ganz strengen Sinne sollen die erwähnten Begriffe im folgenden gehandhabt sein.

Unter solcher Voraussetzung bzw. Einschränkung möge im ersten Deutungsversuche meine zugleich rot- und weißblühende Feuerbohne von 1913 als Abkömmling der gewöhnlichen, rotblühenden reinen Rasse mit homozygotischem Ursprung gelten; experimentell läßt sich nachträglich ja nichts über ihre Entstehung ausmachen.

Wir werden aber auch die rotblühenden Teile der Pflanze von 1913 als die primären Bestandteile ansehen, ganz abgesehen davon, daß die roten Blütenstände zahlreicher waren, als die weißen, und im unteren Teil der Pflanze ausschließlich vorkamen. Wir betrachten dann die weißblühende Achselsprosse als eine Neubildung an der rotblühenden Pflanze. Bemerkenswert ist die diskontinuierliche oder sprungweise Abänderung des rotblühenden Typs in den weißblühenden, weil nirgends Blumen etwa von hellerem Rot auftreten. Man wird an die gleichfalls stets diskontinuierlichen Konfigurationsänderungen im Kaleidoskop erinnert. Das Auftreten der weißen Blütenstände an meiner Bohnenpflanze war daher eine Knospenheterogonie (oder Heterogenesis), wie im Anschluß an KÖLLIKER und KORSCHINSKY gesagt werden kann, weil das Wort „Mutation“ vor seiner bekannten Anwendung durch DE VRIES im paläontologischen Sprachschatz bereits anderweitig vergeben ist¹⁾. Da

1) In seinem Buche „Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre“ (Leipzig, 1908) sagt GUSTAV STEINMANN auf S. 18: „Nichts bezeugt besser die Nichtachtung, der sich die historische Forschung von seiten der Biologen zu erfreuen gehabt hat, als die betrübliche Tatsache, daß der Begriff der Mutation, den WAAGEN im Jahre 1867 für die kleinsten, noch wahrnehm-

indes die Zoologen mit dem Worte „Heterogonie“ auch einen anderen Sinn verbinden, scheint es mir zweckmäßig zu sein, in der Vererbungslehre das Wort „Mutation“ durch **Allogonie** zu ersetzen.

Die Pflanze von 1913 entstammt mutmaßlich typischen Stammeltern von *Phas. mult.*, da die weißblühende Abart bis dahin im Botanischen Garten zu Kiel nicht kultiviert oder beobachtet wurde, auch nach Versicherung des Gärtners, der die Samen gepflanzt hatte, sämtliche Bohnen die dunkelmarmorierte Farbe der typischen Samen von *Phas. mult.* zeigten. Die Pflanze von 1913 hatte somit die Eigenschaften bzw. Merkmale des typischen *Phas. mult.* ererbt, nur in bezug auf die weißblühenden Knospen bzw. Blütenstände zeigte sie eine abweichende „Reaktionsweise“, die diskontinuierlich nach Art der Bildverschiebung im Kaleidoskop von der rotblühenden abwich und sich durch jeglichen Mangel an Anthocyan in den Sproßachsen, in den Blumenblättern und in der Samenschale zu erkennen gab. Das Gen bzw. die Gene oder, wie ich am liebsten sage, die Erbfaktoren für Anthocyanbildung¹⁾ fehlten also in den weißblühenden Sprossen von der ersten Bildung der Vegetationspunkte in den Achseln der Tragblätter an, wahrscheinlich schon in einem Teil des Vegetationspunktes der Primärachse der Pflanze. Die genotypische Konstitution bzw. Reaktionsnorm war somit in den weißen Knospen anscheinend eine ärmere geworden; es handelt sich also mutmaßlich um eine Verlust-Allogonie, den Ausfall eines Gens oder Erbfaktors²⁾ in den weißen Knospen. Auch JOHANNSEN (Erblichkeitslehre, II. Aufl., S. 654) hält für wahrscheinlich, daß bei solchen Knospen-Allogonien „eine ganz direkte Änderung der genotypischen Konstitution in vegetativen Zellen“ anzunehmen sei.

Einige Analogie zu unserer Knospen-Allogonie der Feuerbohne zeigt vielleicht das von CORRENS beobachtete Verhalten einer buntblättrigen Sippe von *Mirabilis Jalapa* (vgl. CORRENS „Die neuen Vererbungsgesetze“, S. 70, 1912. Auch Ber. d. D. Bot. Ges.

baren Änderungen, gewissermaßen für das Differential der organischen Umbildung im Laufe der Zeit, aufgestellt hatte, und der in jedem Lehrbuch der Paläontologie erläutert ist, jüngst von einem Botaniker für eine wesentlich verschiedene Erscheinung verwendet werden konnte!“

1) Will man auf die Verschiedenheit des weinroten Anthocyan in den Achsen- bzw. Kelchblättern und des feuerroten in der Blumenkrone Gewicht legen, so sind schon deswegen mehrere Erbfaktoren anzunehmen, die in den weißen Blütenständen nicht zur Reaktion gelangen.

2) In Abhandlungen über Vererbung wird meistens nur „Faktor“ gesagt; da aber Licht, Wärme usw. „Außenfaktoren“ sind, ist es wohl besser, das Wort Erbfaktor zu benutzen.

1910, S. 418 ff.). An der buntblättrigen Pflanze entspringen einzelne Äste mit rein grüner Laubfarbe. Bei Selbstbestäubung der an den grünen Zweigen entstandenen Blumen besteht deren Nachkommenschaft aus $\frac{1}{4}$ buntblättrigen und $\frac{3}{4}$ grünen Pflanzen, von den Nachkommen letzterer ist $\frac{1}{4}$ grün, $\frac{2}{4}$ spalten in gleicher Weise auf; die buntblättrigen Äste derselben Pflanze ergaben dagegen nur buntblättrige Nachkommen. Ich werde darauf zurückkommen. Wir können in bezug auf die Bohnenpflanze von 1913 auch von einer sektorialen Allogonie sprechen, in der die im übrigen typische Pflanze keine chlorophyllose, sondern nur anthocyanfreie Sektoren abspaltete. Die weißen Blumen bezeichneten überwiegend den dauernden, in zwei Exemplaren aber auch nur den vorübergehenden Verlust bzw. das Zurücktreten des das Anthocyan bildenden Erbfaktors, wobei das Auftreten eines Hemmungsfaktors nicht ausgeschlossen ist. Im Zusammenhang damit ist von Interesse, wenn CRAMER (l. c. S. 20) hervorhebt, daß alle bis jetzt bekannten Knospenvariationen „degressiv und retrogressiv, nicht progressiv“ sind, also Verlust-Allogonien darstellen.

Bei allen Studien über die Mannigfaltigkeit der Pflanzen schiebt sich immer wieder die Frage ein: Woher stammen die reinen Rassen und die reinen Linien, die sich doch erblich konstant erhalten? Wenn wir von den zwei sich abweichend verhaltenden weißen Samenkörnern der weißen Blumen der Bohnenpflanze von 1913 absehen, so ergaben die übrigen 7 weißen Bohnen bei ihrer Aussaat 1914 Pflanzen, die ohne jede sektorale Variation der schon längst bekannten weißblühenden Rasse von *Phas. mult.* glichen. Ich kann also sagen, daß ich die Geburt der weißen Rasse von *Phas. mult.* auf dem Wege der Knospenallogonie beobachtete. Ob die seit langen Jahren bekannte weiße Rasse der Feuerbohne einer Allogonie durch Zeugung entstammt, ist unbekannt; es wäre indes möglich, ja, es dünkt wahrscheinlich, daß auch diese einer Knospen-Allogonie den Ursprung verdankt. Warum sollte eine derartige Knospen-Variation sich nicht dann und wann wiederholt haben? Schon CRAMER sagt ganz allgemein (l. c. S. 41): „Wenn Knospen-Variationen Samen tragen, entstehen aus den Zweigen mit verschiedenen Merkmalen auch Kinder mit entsprechenden Unterschieden.“ Allerdings weiß CRAMER (S. 64) kein Beispiel dafür anzuführen, daß durch Knospen-Variation aus der typischen Art eine vollkommen erbliche Varietät entstand. Wie sich die Erblichkeit der von mir gewonnenen weißblühenden Feuerbohne dauernd verhält, werden erst fortgesetzte Kulturen ergeben können.

Jedenfalls bleibt uns nichts anderes übrig, als die vegetative Spaltung der generativen analog zu denken; der in der Form eines Vegetationspunktes neugebildete Embryo eines Achselsprosses kann so gut eine Allogonie darstellen und damit eine neue erbliche Unterart einleiten, wie ein durch Zeugung entstandener Embryo im Samenkorn.

Die erste Deutung der Bohnenpflanze von 1913 ergibt also, daß an ihr durch Knospen-Allogonie eine weißblühende, erbliche Rasse der Feuerbohne entstand. Eine schwache Seite dieser Deutung besteht darin, daß nicht alle Individuen der F^1 - und der F^2 -Generation berücksichtigt wurden, sondern nur die weißblühende und weiße Samen tragende Mehrheit der Nachkommen.

III. Zweite Deutung.

Die Zweite Deutung ergibt sich aus der Annahme, daß die besprochene Bohnenpflanze von 1913 (P -Generation) einen Bastard darstellte, entstanden aus der Kreuzung einer weißblühenden Bohnensippe mit der gewöhnlichen rotblühenden Feuerbohne; die aus den Samen dieses Bastards entstandenen Pflanzen von 1914 waren dann die erste Nepotengeneration im Sinne WINKLERS (Untersuchungen über Pfropfbastarde, S. 9; 1912). War der eine Elter eine weißblühende Bohne, so käme wohl nur VILMORINS weißblühende Rasse von *Phas. mult.* in Betracht; in zweiter Linie könnte man auch an *Phas. vulgaris* denken. Für die Wahrscheinlichkeit der ersten Möglichkeit ist die Tatsache geltend zu machen, daß meine weißblühenden Feuerbohnen von 1913 und von 1914 durchaus in bezug auf Blütenstand und Blumenform dem *Phas. mult.*, nicht aber dem *Phas. vulgaris* gleichen; dagegen spricht, daß bislang weißblühende Feuerbohnen im Kieler botanischen Garten nicht kultiviert wurden, ich sie auch nirgends in Kiel gesehen habe. Nichtsdestoweniger können sie in anderen Kieler Gärten gezogen worden sein, zumal sie als Gemüse Verwendung finden. Es waren die Feuerbohnen von 1912, d. h. die Eltern der Pflanze von 1913, in der Nähe einer Kultur von *Phas. vulgaris* aufgewachsen; immerhin halte ich es für höchst unwahrscheinlich, schon wegen der normalen Selbstbestäubung von *Phas. vulgaris*, daß die Pflanze von 1913 durch Pollen von *Phas. vulgaris* gezeugt wurde. Mit Bezug darauf wird es dennoch vielleicht von Interesse sein, Umschau zu halten in der Literatur über die bisher vorgenommenen Kreuzungsversuche von *Phas. mult.* mit *Phas. vulgaris*.

Kein Geringerer als GREGOR MENDEL hat bereits solche Versuche angestellt. Er berichtet darüber in seiner Schrift „Versuche

über Pflanzenhybriden“ (Ausgabe von TSCHERMAK) auf S. 32. Es wurde Pollen von *Phas. mult.* benutzt, um *Phas. vulgaris nanus* damit zu befruchten. „Die Hybride hatte mit der Pollenpflanze die größte Ähnlichkeit, nur die Blüten erschienen weniger gefärbt“; ihre Fruchtbarkeit war eine beschränkte, von 17 Pflanzen, die zusammen viele hundert Blüten entwickelten, wurden nur 49 Samen geerntet. Diese waren von mittlerer Größe und besaßen eine ähnliche Zeichnung wie *Phas. mult.* Von der ersten Nepotengeneration (F^2) gelangten 44 Pflanzen zur Blüte, wobei Merkmale von *Phas. vulgaris* in verschiedenen Kombinationen, doch meist ohne Konstanz in der Zahl, wieder zum Vorschein kamen. Die Blumenkrone war in verschiedenen Abstufungen von purpurrot bis blaßviolett gefärbt, einmal weiß. Auch die Färbung der Samenschale war sehr verschieden, es gab marmorierte, dunkelbraune und ganz schwarze Samen. Diese Samen waren wenig fruchtbar. F^3 und F^4 ergaben ähnliche Resultate bei zunehmender Unfruchtbarkeit; doch sprangen zuletzt Nachkommen heraus mit weißen Blumen und weißen Samenschalen. Auch meint MENDEL, die Blumen- und Samenfarbe von *Phas. mult.* sei aus zwei oder mehr selbständigen Farben zusammengesetzt.

Eine Reihe von Kreuzungen beider Bohnenarten wird erwähnt in FRUWIRTH, Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen III; 1906. FRUWIRTH macht zunächst Angaben über *Phas. vulgaris*, der nach ihm bei Selbstbestäubung vollkommen fruchtbar ist, doch kann Fremdbestäubung durch verschiedene Insekten verursacht werden. (S. 46.) Nebeneinander gebaute Formen geben nur selten Kreuzungsprodukte. Künstliche Fremdbestäubung ist schwierig; gelang Kreuzung von Rassen, so wurde Einheitlichkeit in der ersten, Vielförmigkeit in den folgenden Generationen beobachtet. (S. 149, 150.) EMERSON habe (S. 151) in der F^1 -Generation gekreuzter Rassen von *Phas. vulgaris* neben mancherlei sonstigen Verschiedenheiten auch einzelne Fälle von Mosaikbildung beobachtet.

Über *Phas. mult.* bemerkt FRUWIRTH (S. 154): „Außer weißen Blüten finden sich auch lebhaft rot gefärbte oder solche mit weißen Flügeln und roter Fahne.“ Die Fremdbestäubung überwiege, sie werde hauptsächlich durch Hummeln herbeigeführt. (S. 55.) Erfolgreiche Selbstbestäubung hält FRUWIRTH bei eingeschlossenen Pflanzen für möglich, doch nicht für allgemein; „unbeeinflusste“ Pflanzen bildeten nur wenige Hülsen aus, nebeneinander stehende Pflanzen können Kreuzungen eingehen.

Nach FRUWIRTH (S. 157, 158; die Originalarbeit war mir unzugänglich), hat TSCHERMAK *Phas. mult.* mit *Phas. vulgaris* ge-

kreuzt. Nach den daselbst referierten Versuchen TSCHERMAKS findet in der F^2 -Generation meist ein unreines, undeutliches Aufspalten statt. Spontan scheint ein Bastard zwischen den beiden Arten jedenfalls sehr selten vorzukommen.

Endlich berichtet FRUWIRTH ebenda über Kreuzungsversuche zwischen der weißblühenden und der rotblühenden Rasse von *Phas. mult.* mit folgenden Worten: „FERMOND bastardierte durch Nebeneinanderpflanzen die scharlachrotblühende, buntsamige Form mit der weißblütigen, weißsamigen. Es ergab sich keine Mittelform und in folgenden Generationen Spaltung in weißsamige und buntsamige. — KÖRNICKE erhielt, bei Bastardierung von weißsamiger mit dunkelsamiger, Dominanz von weißer Samenfarbe, dann Spaltung in die beiden Farben.“ Leider gibt FRUWIRTH für FERMOND gar kein Zitat an, für KÖRNICKE den Jahrgang 1890 der Sitzungsberichte der niederrheinischen Gesellschaft. Ich habe den Jahrgang 1890 der Verhandlungen, des Korrespondenzblattes und der Sitzungsberichte jener Gesellschaft bzw. des Naturhistorischen Vereins für Rheinland und Westfalen durchgesehen. Nur im Korrespondenzblatt findet sich S. 84 eine Arbeit von KÖRNICKE, betitelt: „Über autogenetische und heterogenetische Befruchtung bei den Pflanzen.“ In dieser Abhandlung steht kein Wort über *Phaseolus*; es muß also ein Irrtum im Zitat bei FRUWIRTH vorliegen.

In einer neueren Arbeit hat V. TSCHERMAK über Kreuzung von *Phas. mult.* und *vulg.* weitere Mitteilungen gemacht („Bastardierungsversuche an Levkoien, Erbsen und Bohnen mit Rücksicht auf die Faktorenlehre“; Zeitschr. f. exakte Vererbungslehre, VII., S. 81 ff.). Danach (S. 175) wurden bis zur achten Generation in den Samen reine Vertreter des *Multiflorus*-Typus völlig vermißt, während schon in F^2 Vertreter des *Vulgaris*-Typus abgespalten wurden. Was die Blütenfarbe anlangt, so ergab eine Kreuzung des typischen *Phas. mult.* mit einem blaßlilablühenden *Phas. vulg.* in F^1 lachsfarbene Blumen; F^2 spaltete in weißlichlila, reinrot und typisch gelbrot gefärbte Blumen (S. 222). Hinsichtlich der Samenschale wird bemerkt; *Phas. mult.* mit *Phas. vulg.* weißsamig ergab in F^1 schwarz-marmorierte Samen, F^2 ergab marmorierte, gleichmäßig dunkelpigmentierte und weiße Samen. Fortsetzung der Versuche wird in Aussicht gestellt.

Aus diesen in der Literatur vorhandenen Angaben über Kreuzung verschiedener Bohnensippen lassen sich kaum Schlüsse ziehen auf das Verhalten meines Exemplars der Feuerbohne von 1913. —

Für eine zweite Deutung der beobachteten Erscheinung mache

ich die Hypothese, daß die Pflanze von 1913 von Eltern abstammte, die in der Weise genotypisch verschieden waren, daß der eine rot, der andere weiß blühte, ohne daß diese Eltern sich mit Sicherheit feststellen lassen; alle Wahrscheinlichkeit scheint dafür zu sprechen, daß es sich neben der typisch scharlachrotblühenden um die weißblühende Rasse von *Phas. mult.* handelt, wobei letztere den Pollen lieferte. War die Pflanze von 1913 ein Bastard, dann spaltete dieser schon innerhalb der ersten Generation in Anthocyan-produzierendes und Anthocyan-freies Vegetationspunkts-Gewebe.

Die Pflanze von 1913 mußte danach heterozygotisch sein; ihr vegetatives Spalten wäre so zu erklären, daß die beiden von der Zygote aufgenommenen Erbfaktoren, von denen die rote und die weiße Blumenfarbe abhängt, schon in den Gewebszellen des Vegetationspunktes sich frühzeitig voneinander trennten bzw. daß die farblosen Vegetationspunkte den farbenbildenden Erbfaktor nicht erhielten. Diese Sonderung könnte schon im Embryo vor der Samenreife eingetreten sein; ich lasse hierbei dahingestellt, wieviele Gene an der Bildung des weinroten Farbstoffs in den Achsen und des gelbroten in den Blumenblättern sowie des ganz dunklen in den Samenschalen bei *Phas. mult.* beteiligt sein mögen. Jedenfalls mußten gewisse Gene oder Erbfaktoren bei Bildung der weißblühenden Zweige zurücktreten oder sie neutralisierenden Hemmungen begegnen.

Bei gewöhnlichen Kreuzungen spalten die in F^1 geeinten Gene erst in den verschiedenen Embryonen der Nepoten-Generationen auseinander; bei meiner Pflanze von 1913 fand die Aufspaltung aber schon in den Vegetationspunkten (Embryonalgewebe!) der F^1 -Generation statt, und einen solchen Bastard müßte man den Mosaikbastarden zurechnen.

Dieser Deutung steht allerdings folgende beachtenswerte Äußerung BAURs entgegen (Einführung usw., 1. Aufl., S. 218, Anm.): „In der Literatur findet sich häufig die Angabe, daß mendelnde Bastarde auch ab und zu vegetativ aufmenden sollten. Ich kenne keinen einzigen sicheren Fall. Das öfters nach DE VRIES zitierte Beispiel, daß ein blaublühender Bastard zwischen einer blauen und einer weißen *Veronica* einen rein weißen Ast gebildet hat, ist viel wahrscheinlicher als eine Verlustmutation zu deuten, die eben zufällig in einem Bastard vor sich ging. Ich selbst habe in meinen sehr umfangreichen Kulturen mit verschiedenen Pflanzen nie einen Fall von vegetativem Mendeln eines Bastards gesehen!“

Es wird zweckmäßig sein, zunächst einen Blick auf die Mosaikbastarde im allgemeinen zu werfen.

JOHANNSEN (Elemente der Erblchkeitslehre, 2. Aufl., S. 619) definiert: „Unter Mosaikbastard versteht man einen heterozygoten Organismus, dessen Teile bzw. Gewebesysteme mosaikartig ein Gepräge der fraglichen verschiedenen Biotypen zeigen.“ Er weist dann darauf hin, daß „die Mosaikbastarde in gewissen Fällen auf frühzeitige Spaltungen hindeuten“. Er rechnet hierher den soeben erwähnten, von DE VRIES beobachteten Bastard einer weißblühenden und einer blaublühenden *Veronica* Rasse, bei der blau dominierend war; dieser Bastard spaltete vegetativ, indem ganze Triebe weiß blühen konnten, oder aber die eine Seite einer Traube blühte weiß, die andere blau. Doch hören wir nunmehr DE VRIES selbst (vgl. „Die Mutationstheorie“ II., S. 155, 161, 172; 1903). DE VRIES erhielt 1889 eine blaublühende *Veronica longifolia*, die „sich später als Bastard ergab“. 1892 wurde von ihr Samen geerntet, aus dem 214 Pflanzen blühten; davon 166 blau, 48 weiß, also 22 pCt. Die Nachkommen der weißblühenden Rasse erwiesen sich „in mehreren Versuchen als konstant“. Der Bastard blau \times weiß bildete bisweilen Trauben, die auf der einen Seite weiße, auf der anderen blaue Blüten trugen. Die Bezeichnung Mosaikbastard findet sich hierfür bei DE VRIES nicht.

Die Untersuchung der Mosaikbastarde wird ein wichtiges Problem der Zukunft sein, weil hier in vegetativen Zellen, und zwar gleichzeitig in zahlreichen Nachbarzellen, Spaltungen eintreten; die Anfänge solcher Spaltung dürften wohl in die Vegetationspunkte hinaufreichen. Die gewöhnlichen Bastarde dagegen spalten erst in ihren geschlechtlich erzeugten Nachkommen. Wir würden daher folgende zwei Klassen von Bastarden unterscheiden können: 1. die eigentlichen Bastarde, deren F^1 -Generation eine Mischung elterlicher Merkmale, eventuell unter Dominanz und Rezessivität des einen oder anderen zeigt, und deren Merkmalspaltung erst in der F^2 -Generation erfolgt; 2. die Mosaikbastarde, bei denen die Aufspaltung der elterlichen Merkmale schon somatisch in der F^1 -Generation hervortritt. Rechnet man zu den letzteren meine Bohnenpflanze von 1913, so würde diese schon in der F^1 -Generation in verschiedenen Vegetationspunkten genotypisch aufgespalten sein. Eine solche vegetative Aufspaltung ist aber auch vorstellbar ohne daß eine Kreuzbefruchtung vorangegangen wäre, und dann hätten wir wiederum einen Fall „einfacher Knospenvariation“ vor Augen.

Ich gehe hier noch einmal ein auf die hochinteressanten Beobachtungen von CORRENS über die durch Knospenvariation an einer buntblättrigen Rasse von *Mirabilis* entstandenen grünen Äste, wobei

ich mich besonders auf seine Veröffentlichung in den Berichten der D. B. G. von 1910 (S. 418 ff.) beziehe. CORRENS vertritt schon in der Überschrift dieser Abhandlung die Auffassung, daß in den grünen Ästen sich ein Übergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum vollziehe. Jedenfalls verhalten sich in ihrer geschlechtlichen Fortpflanzung, die von CORRENS in strenger Selbstbefruchtung erzielt wurde, jene grünen Äste so, als ob sie Heterozygoten wären. Wie in sie und ihre Nachkommen die Spaltungstendenz hineingekommen ist, weiß man natürlich nicht; allein der grüne Ast verhält sich so, „als ob er gar nicht zur *Variegata* gehörte, sondern zu dem Bastard *variegata* × *typica*.“ Eine Ähnlichkeit im Verhalten der Knospenvariation bei *Mirabilis* und bei meiner Feuerbohne scheint unverkennbar zu sein.

Die seit lange bekannte weißblühende Rasse von *Phas. mult.*, welche erblich konstant ist, muß irgend einmal durch Allogonie unter Verlust der Gene für Anthocyanbildung entstanden sein, also durch „Verlustmutation“. Es wäre kaum auffallend, wenn solche Allogonie sich öfters wiederholt haben sollte, und wenn sie neben der Zygotenallogonie auch einmal als Knospenallogonie auftritt; letztere könnte sogar in allen Fällen den Anfang gebildet haben. Die typischen Stammeltern müssen zweifellos in irgendeiner nicht näher bekannten Weise für die Hervorbringung solcher Allogonien disponiert gewesen sein. Wollte man hier von Zufall sprechen, so fordert eben jeder Zufall die Analyse heraus, auch wenn sie sich nicht sogleich durchführen läßt. Mir scheint der Gedanke nahezuliegen, daß, wenn verschiedene reine Linien des Phänotypus *Phas. mult.* sich miteinander kreuzen, hierbei gewisse innere Verschiedenheiten jener Linien dafür maßgebend sein könnten, daß die Erbfaktoren für ein bestimmtes Merkmal oder eine Merkmalgruppe, z. B. die Anthocyanbildung, gehemmt würden, bzw. sich gegenseitig hemmten, so daß dadurch in den Nachkommen oder auch nur in einzelnen Vegetationspunkten (also unter sektorialer oder mosaikartiger Spaltung) eine „Verlustmutation“ platzgreift. Bei Innehaltung dieses Gedankenganges würden meine beiden Deutungsversuche einander weniger schroff gegenüberstehen, als es zunächst den Anschein hat. Irgendein Anstoß, irgendeine **Erschütterung des inneren morphologischen Gleichgewichts**¹⁾ wird jeder Allogonie einer Pflanze, jeder „stoßweisen“ und zugleich

1) Über den Begriff des morphologischen Gleichgewichts vgl. J. REINKE, Einleitung in die theoretische Biologie, 2. Aufl. (1911) S. 524.

erblichen Variation zugrunde liegen müssen, mag sie Samenvariation oder Knospenvariation sein. In ähnlichem Sinne äußert sich auch V. TSCHERMAK (Zeitschr. f. ex. Abstammungslehre, VII. S. 229), indem er ausführt, daß plötzliches Auftreten von eigenartig gefärbten Samenschalen in Deszendenten verschiedener Bohnenrassen den Eindruck von „Mutation“ mache. Solche „Mutation“ bestehe im plötzlichen Hervortreten eines dominierenden Merkmals in einer Reinzucht rezessivmerkmaliger Rasseindividuen, oder im plötzlichen Abspalten rezessivmerkmaliger Abkömmlinge aus bisher konstanten dominantmerkmaligen Stämmen; das Vorkommen solcher auf Faktorendissoziation oder Faktorenassoziation oder Faktorenwechselbeziehung beruhender „Mutationen“ könne nicht bezweifelt werden.

Rein homozygotisch ist nur die Fortpflanzung innerhalb reiner Linien; schon die Kreuzung zweier verschiedener reiner Linien ergibt im allerstrengsten Sinne heterozygotische Individuen. Daraus mag der Anstoß zu Heterogonien sich ergeben; sagt doch auch JOHANNSEN (Elemente 2. Aufl. S. 627): „Die genotypische Konstanz bleibt bestehen, bis die bisherige homozygotische Natur gestört wird. Dies mag durch Kreuzung geschehen oder durch andere stoßweise Änderungen der genotypischen Grundlage, durch Mutation.“ Ich meine dazu nur, daß Kreuzung bzw. heterozygotische Natur der Pflanze die Allogonie wahrscheinlich begünstigt, vielleicht auslöst.

Nach all diesen Erwägungen erscheint es mir am wahrscheinlichsten, daß meine Bohnenpflanze von 1913 auf dem Wege der Knospenvariation zu einer Allogonie geführt hat, die sich in den Nachkommen in einer noch zu erörternden Weise weiter vererbt, daß aber der Anstoß oder wenigstens die Vorbedingung zu dieser Allogonie vielleicht in einer Kreuzung zu suchen ist, die sich nicht näher feststellen läßt.

Es ließen sich zahlreiche Erfahrungen anführen¹⁾, die zugunsten dieser Auffassung gedeutet werden können, doch sei nur eine Beobachtung mitgeteilt, die ich in diesem Frühling (1915) machte. Die vielen im Handel vorkommenden, so verschiedenfarbig blühenden Rassen von *Azalea indica* sind alle mehr oder weniger heterozygotisch, weil durch Kreuzung hervorgerufen. Meine Beobachtung bezieht sich auf einen 50 cm hohen, reichverzweigten Stock mit etwas „gefüllten“ Blumen, die in großer Zahl vorhanden waren. Die ganz überwiegende Mehrzahl der Blumen zeigte übereinstimmend gefärbte Kronen: auf weißem Untergrund fand sich

1) Vgl. z. B. BAUR, Einführung in die Vererbungslehre, 2. Aufl. S. 289 ff.

ein hellroter Anflug und viele tiefer rotgefärbte Tupfen; die Blumenstiele waren rötlich. Ein mindestens dreijähriger Ast trug vier Blumen mit ganz gleichförmig rot gefärbten Kronen, das Rot von der Tiefe der Tupfen auf den Kronen der gewöhnlichen Blumen; der Blumenstiel war gleichfalls rötlich. Endlich saß auf einem kleinen, einjährigen Zweige eine einzelne, fast weiße Blume, nur auf einem Teil der Kronzipfel fanden sich einige hellrote Tupfen; der Blumenstiel war hellgrün gefärbt. Dieser Strauch von *Azalea indica* zeigte somit zweierlei Knospenvariationen, die in bezug auf den Anthocyangehalt der Blumen von der Grundform abwichen. Ich habe den rot- und den weißblühenden Zweig markiert und werde das Verhalten der Pflanze im nächsten Jahre abwarten. —

Mit Recht hebt BAUR hervor (Einführung, 2. Aufl., S. 292), daß die Unterscheidung von Knospen-„Mutationen“ und Sämlings-„Mutationen“ keinen prinzipiellen Gegensatz bedeute; eine erst als Sämlings-Allogonie gefundene Allogonie könne auf einer Knospen-Allogonie der Mutterpflanzen beruhen.

Ich möchte folgendes hinzufügen. Die ursprüngliche Rasse der Feuerbohne ist zweifellos die mit gelbroten Blumen; später ist in den europäischen Gärten eine weißblühende, erbliche Rasse aufgetreten, die mutmaßlich durch Heterogonie entstanden ist. Ob sie ihren Ursprung aus Sämlings-Heterogonie genommen hat, wissen wir nicht; wir wissen jetzt aber ganz sicher, daß solche weißblühende, auf Heterogonie beruhende Rasse durch Knospenvariation entstehen und sich dann durch Samen erblich fortpflanzen kann. Die Hypothese liegt daher nahe, daß auch die schon früher beobachtete weißblühende Rasse der Feuerbohne einmal durch Knospenvariation entstanden ist, daß dies ein Prozeß ist, der sich hier und da an einzelnen Individuen der Feuerbohne wiederholt, ohne daß wir die auslösenden Ursachen mit Sicherheit kennen. Liegt diese Annahme nicht fern, so könnte man weiter vermuten, daß vielleicht alle Allogonien, die zu neuen erblichen Rassen führen, ursprünglich Knospenvariationen waren. Vermutungen aus Analogie sind statthaft, denn sie führen zu neuen Arbeitshypothesen, während Analogieschlüsse in der Biologie mit größter Vorsicht gehandhabt werden sollten; denn der Schluß hat die Tendenz, in der Wissenschaft ein Definitivum, wenn nicht gar ein Dogma aufzurichten.

Damit steht nicht in Widerspruch, wenn man in vielen Fällen das erste Auftreten einer Allogonie in einem Sämling beobachtete. Man braucht nur die meines Dafürhaltens naheliegende Annahme

zu machen, daß der Grund der Rassenänderung nicht in den bei der Befruchtung kopulierenden Zellkernen zu suchen ist, sondern lediglich im Körper der Eizelle. Die Eizelle ist, wie ich schon hervorhob, als vegetativ abgegliederter Teil der *P*-Generation anzusehen, d. h. eines der beiden Eltern dieser Generation. Ich glaube nicht, daß es in der Vererbungslehre nötig ist, auf jene morphologische Feinheit einzugehen, die auch in der Fortpflanzung der Angiospermen einen Generationswechsel mit Unterscheidung eines Gamophyten und eines Sporophyten nachzuweisen sucht; auch würde damit an meiner Auffassung, daß die Eizelle vegetativ abgegliedert wird, nichts geändert werden. Daß in der Eizelle aber die Vererbung nur durch den Kern geschieht, ist eine willkürliche, mich sogar unwahrscheinlich dünkende Hypothese.

Ist in der Beschaffenheit des Protoplasmas einer Eizelle eine solche Veränderung eingetreten gegenüber dem Verhalten der typischen Eizellen der gleichen Art, daß bei der Befruchtung eine neue erbliche Rasse entstand, so würde jene Abänderung der Eizelle mit unter den Begriff der Knospenvariation in einem weitesten Sinne fallen; die unbefruchtete Eizelle ist eben als einzellige „Knospe“ aufzufassen. Bei dieser Deutung würden schließlich alle Allogonien („Mutationen“), die man kennt, auf Knospenvariation zurückgeführt sein. Das würde auch für solche Organismen gelten, die sich, wie z. B. die Characeen, die Fucaceen, die Wirbeltiere usw. ausschließlich auf geschlechtlichem Wege fortpflanzen. Die abgeänderte Eizelle ist für sich allein nicht vermehrungsfähig; sie bedarf, um es zu werden, der Befruchtung; allein der Anlaß zu einer Allogonie kann von ihr allein geliefert werden.

Da wir trotz aller neuen Beobachtungen die Abstammungslehre axiomatisch aufrecht erhalten, können wir den Grund der Vielgestaltigkeit einer Klasse von Organismen im Zusammenhang mit unsern Erfahrungen nur auf Allogonie zurückführen, wie das schon KÖLLIKER getan hat, der in neuerer Zeit allzusehr in Vergessenheit geriet¹⁾. Nach dem soeben Ausgeführten wird auch die

1) KÖLLIKER, der allen Abstammungslehren und damit auch seiner eigenen nur Wahrscheinlichkeitswert zuschreibt, nannte seine Theorie die Entstehung der Organismen durch heterogene Zeugung oder sprungweise Entwicklung, auch die Theorie der Entwicklung aus inneren Ursachen. Eine Darstellung seiner Ansichten lieferte er hauptsächlich in den Arbeiten: „Über die DARWINsche Schöpfungstheorie“ (Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 14, 1864) und „Allgemeine Betrachtungen zur Descendenzlehre“ (Abh. d. Senckenb. Ges., Bd. 8, 1872). Ein sehr gründliches Referat über sämtliche mit den Fragen der Ab-

Vielgestaltigkeit einer sich nur ungeschlechtlich fortpflanzenden Gruppe von Organismen verständlich, wie z. B. die Laminariaceen es sind. Ich habe mir selbst die größte Mühe gegeben, irgendwelche Spuren von Sexualität bei den Laminariaceen aufzufinden, doch vergebens; sie pflanzen sich nur fort durch ungeschlechtliche Schwärmsporen¹). Anstatt nun die Hypothese aus der Luft zu greifen oder wenigstens aus der Analogie herzuleiten, daß die Geschlechtsorgane der Laminariaceen dem suchenden Auge entgangen wären, scheint es mir näher zu liegen, anzunehmen, daß die Mannigfaltigkeit ihrer Gattungen und Arten auf Abänderungen der Konstitution ihrer Schwärmsporen zurückzuführen ist, die mit unter die Knospenvariationen im weitesten Sinne zu begreifen sein würden.

Um auf ein anderes, vielen Biologen näher liegendes Beispiel hinzuweisen, sei noch der Bakterien gedacht, die sicher geschlechtslos sind, und von denen nichtsdestoweniger zahlreiche „Mutationen“ bekannt geworden sind, die den Knospenvariationen nahestehen würden; nur sind für die Allogonien der Bakterien meistens auch auslösende Agentien ermittelt worden, so daß also ein bekannter Außenfaktor mit den Erbfaktoren zusammenwirkt, während wir bei den Knospenvariationen der höheren Pflanzen, wie z. B. bei der in diesem Aufsätze beschriebenen Knospenvariation der Feuerbohne, die auslösenden Ursachen nicht kennen. Daß Auslösungen auch hierbei im Spiele sind, wird einem Zweifel kaum unterliegen.

Die durch Teilung einer Mutterzelle entstandenen Kolonien von Bakterien kann man dem neuerdings von JOHANNSEN (Elemente S. 200) aufgestellten Begriffe der Klone einreihen. Also auch bei der Vermehrung in Klonen kann Allogonie eintreten. Meinem Geschmack ginge es allerdings zu weit, wenn man alle aus ungeschlechtlicher Fortpflanzung entstehenden Scharen von Einzelwesen den Klonen zurechnen wollte. Für mich bildet z. B. jedes Exemplar von *Laminaria saccharina* ein Individuum, obgleich alle existierenden Exemplare dieser Art aus ungeschlechtlicher Fortpflanzung entstanden sind; denn meines Dafürhaltens besteht

stammungslehre sich befassende Arbeiten K.s gab R. STÖLZLE in seiner Schrift: A. VON KÖLLIKERS Stellung zur Descendenzlehre (Münster 1901), die ich beim Niederschreiben dieses Aufsatzes ausschließlich zurate zog. K. faßt seine Ansicht z. B. dahin zusammen: „daß die Eier oder, wo keine solchen da sind, die Keimzellen einer bestimmten Form infolge eines aus inneren Ursachen geänderten Entwicklungsmodus in neue Formen übergehen konnten“. (Vgl. STÖLZLE, S. 65.)

1) Vgl. J. REINKE, Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Laminariaceen (Kiel, LIPSIUS u. TISCHER, 1903).

eine weite Kluft zwischen der Vermehrung von *Laminaria* durch Schwärmsporen und der Vermehrung einer Pappel durch Stecklinge.

Sind die Bakterien die einfachsten Lebewesen, die wir kennen, so rechne ich die Siphoneen, speziell die Gattung *Caulerpa*, schon zu den recht komplizierten Organismen. Ich bin an das Studium der *Caulerpen* einst aus demselben Grunde herangetreten, wie an das der *Laminariaceen*, d. h. ich hoffte bei Durchmusterung von Tausenden von Exemplaren der verschiedenen Arten irgend einmal Fortpflanzungsorgane zu finden, zumal sie in anderen Siphoneengattungen, wie *Bryopsis*, sowohl als ungeschlechtliche wie als geschlechtlich differenzierte Schwärmsporen vorkommen. Doch alles Suchen war vergeblich; und so blieb mir nichts übrig, als meine *Caulerpa*-Studien zu einer vergleichenden Morphologie dieser Algengattung zu verwerten¹⁾. Für *Caulerpa* ist keine andere Fortpflanzung bekannt, als durch Stockteilung, indem sich an irgendeinem alten Stück einer Pflanze ein adventiver Vegetationspunkt bildet. Die gesamte *Caulerpa prolifera* des mittelländischen Meeres läßt sich danach als ein einziger Klon auffassen. Es gibt etwa 60 Arten von *Caulerpa*, die streng erblich sind, und die in morphologischer Hinsicht eine solche Mannigfaltigkeit bilden, daß der Laie schwerlich daran denken würde, alle diese reizenden Gewächse seien Arten einer Gattung. Über die Entstehung dieser Arten wissen wir so wenig, wie über die Entstehung der Arten innerhalb einer angiospermen Gattung. Wir nehmen aber an, daß auch bei *Caulerpa* die Artbildung durch Allogonie erfolgt ist. Haben sich die *Caulerpa*-Arten nie anders fortgepflanzt wie in der Gegenwart — worüber wir nichts wissen — so kann jene Allogonie nur in einer Knospenvariation bestanden haben. Da ist es von Interesse, daß Knospen-Variation wirklich bei einer *Caulerpa* beobachtet worden ist. Die in tropischen Meeren wachsende *Caulerpa plumaris* entwickelt aus den kriechenden Rhizomen typisch zweizeilig gefiederte, aufrechte Assimilatoren. Nun fand Frau WEBER VAN BOSSE ein Exemplar der *Caulerpa plumaris*, dessen Rhizom ein dreizeiliger Assimilator entsproß (vgl. REINKE, l. c. S. 86). Das war eine Knospen-Variation am einzelligen Organismus einer *Caulerpa*; ob sie eine erbliche Allogonie war, steht dahin. Bei dem Vorkommen der *Caulerpen* kann solche Stock-Variation wohl nur auf „inneren Ursachen“ beruhen. Bei der Entstehung des Vegetationspunktes, der den dreizeiligen Assimilator von *Caulerpa plumaris*

1) J. REINKE, Über *Caulerpa*. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. Kiel, LIPSIIUS & TISCHER, 1900.

aufbaute, muß doch wohl schon eine Genen-Veränderung stattgefunden haben, und danach wäre wahrscheinlich, daß der dreizeilige Assimilator wenigstens potentiell befähigt war, eine neue, dreizeilige Rasse der *Caulerpa plumaris* ins Leben zu rufen. Unser schematisierender Verstand würde in diesem Falle von einer Gewinn-Allogonie sprechen, während die weißblühende Feuerbohne als Verlust-Allogonie aufgefaßt wird.

Man kann durchweg hören, daß im allgemeinen die bis jetzt genauer festgestellten Allogonien Verlust - Allogonien sind. Träfe dies durchweg zu, so würde die Fortentwicklung des Pflanzenreiches sich in der Gegenwart auf absteigender Linie bewegen. Zu solchem descendenztheoretischen Pessimismus liegt wohl noch keine Veranlassung vor, selbst wenn bei den Angiospermen das Auftreten von Gewinn-Allogonien noch nicht mit aller wünschenswerten Genauigkeit („Exaktheit“) festgestellt sein sollte. Gewiß ist es eine gute wissenschaftliche Regel, möglichst alles durch unmittelbare Beobachtung aufzuklären; ganz werden wir um das „Erschließen“ doch nicht herumkommen, so gern wir es als Naturforscher vermeiden möchten. In diesem Zusammenhange denke ich an die sogenannten Blutrassen unserer Holzgewächse, wie Blutbuche, Bluthasel, Blutbirke, Blutberberitze usw. Sie alle sind Rassen, die sich durch Reichtum eines mehr oder weniger dunkelroten Anthocyans in den Laubblättern von der typischen Rasse der Art unterscheiden. (Aus historischem Sinn und aus Pietät gebrauche ich den Artumfang durchweg im Sinne von LINNÉ.) Es dürfte schwerlich jemand auf den Gedanken kommen, die Blutrassen für primär, die grünblättrigen für abgeleitet zu halten. Wir werden z. B. die grünblättrige, waldbildende Buche für die Urform ansehen; daraus folgt der Schluß, daß die Blutbuche einst durch Gewinn-Allogonie aus ihr entsprang. Ob diese Allogonie zuerst als Sämling auftrat oder als Knospen-Variation, indem die von solcher Knospen-Variation hervorgebrachten Samen wenigstens zum großen Teil den Anthocyanreichtum auf die aus ihnen entstehenden Keimpflanzen erblich übertrugen, läßt sich nicht entscheiden. Dennoch glaube ich daran nicht zweifeln zu sollen, daß die Blutbuche eine Gewinn-Allogonie in dem gleichen Sinne darstellt, wie die weißblühende Feuerbohne eine Verlust-Allogonie ist.

Die Allogonie schafft endgültige, in der Fortpflanzung nicht wieder rückgängig zu machende, also erbliche Abänderungen; sie beruht auf unbekanntem, im Innern der Pflanze gelegenen Ursachen, die eine Störung des morphologischen Gleichgewichts der Art herbeiführen, aus der ein neuer stabiler Gleichgewichtszustand ent-

springt. Ob die Allogonie sich in größeren oder in unmerklich kleinen Sprüngen vollzieht, ist grundsätzlich ohne Belang; zur Wahrnehmung gelangen indes nur erhebliche Discontinuitäten der Abänderung.

Ich glaube, daß man den alten Begriff der Abänderung oder Variation nicht fallen zu lassen braucht. Es gibt zwei Arten von Variation: eine erbliche und eine nichterbliche; die erstere ist gleichbedeutend mit Allogonie. Der nichterblichen Variationen gibt es wiederum zweierlei: erstens die Modifikationen, bei denen die Abänderung nachweislich auf äußere Ursachen zurückführbar ist; und zweitens die oszillierende Variation, wie ich sie an verschiedenen Stellen meiner Schriften nannte¹⁾, bei der nichtvererbte Abweichungen der einzelnen Individuen einer Art vorkommen, ohne daß wir imstande wären, äußere Ursachen dafür verantwortlich zu machen. Sie zeigt sich z. B. sehr deutlich in der Nichtkongruenz aller Individuen einer Art bei Wasserpflanzen, die unter ganz gleichen Lebensbedingungen wachsen, einer Schar von *Hippuris*, von *Elodea*, von *Potamogeton crispus* usw. Ich nannte diese Abänderung oszillierend, weil sie sich nach Art der Pendelschwingungen ausgleicht; die dafür häufig gebrauchte Bezeichnung „fluktuierend“ ist darum irreführend, weil dies Bild vom progressiv fortschreitenden Fließen hergenommen wurde, wodurch leicht der auch von DARWIN begangene Irrtum geweckt wird, daß bei hinreichendem Vorwärtsfließen schließlich eine Art in eine andre sich umwandelt. Die oszillierende Variation bleibt innerhalb der morphologischen Amplitude des erblichen Typus; die Allogonie durchbricht diese Amplitude, geht über sie hinaus. Dies kann nur geschehen, um bei dem Gleichnisse zu bleiben, indem der Aufhängepunkt des Pendels sich verschiebt.

* * *

Doch es wird Zeit, nach diesen Abschweifungen zur zweiten Deutung meiner Feuerbohne von 1913, der Deutung als eines Mosaikbastards, zurückzukehren. Es ist dann wohl anzunehmen, daß in einem der vielen, Kiel umgebenden Gärten die weißblühende Rasse von *Phas. mult.* kultiviert wurde, und daß von dort her eine Hummel Pollen auf eine rotblühende Pflanze des Botanischen Gartens übertrug. Obgleich sich nach FRUWIRTH *Phas. mult.* auch durch Selbstbestäubung befruchten kann, wird doch diese Art ge-

1) Vgl. J. Reinke, Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin, Paetel, 2. Auflage. 1811 S. 528. — Ich bitte, von diesem Buche nur die zweite Auflage zu berücksichtigen.

wöhnlich zu den Fremdbestäubern gerechnet. Hier muß ich hervorheben, daß meine Versuche mit der Nachkommenschaft jener Pflanze an einer großen Unvollkommenheit leiden. Ich habe nur Samen von solchen Blumen geerntet, die nicht durch Gازهüllen isoliert waren, so daß Fremdbestäubung in keinem Falle ausgeschlossen ist. Die Fälle, in denen ich die Isolierung versuchte, schlugen fehl, weil ich mit den für die Selbstbestäubung dieser Bohnenart anzuwendenden Kunstgriffen nicht vertraut war. So schwebt ein Moment der Unsicherheit über den Kulturen von 1914 und 1915, denn ich kann gewiß nicht behaupten, daß mein weißblühender *Phas. mult.* immer nur durch Pollen anderer weißblühender Exemplare befruchtet ist; wenn auch das ziemlich einheitliche Verhalten der Nachkommenschaften dafür sprechen möchte.

Zunächst ergab sich als ganz sicher, daß die aus weißen Samen sowohl der P^1 -Generation wie der P^2 -Generation hervorgegangenen Pflanzen spalteten, und zwar einigermaßen nach MENDELS Regel. Wenn 1915 unter den aufgegangenen Pflanzen relativ zuviel rotblühende erschienen, so sind eben nicht alle Samen gekeimt, und es scheint wegen ihrer Neigung zum Verkümmern wahrscheinlich, daß die nicht gekeimten Samen überwiegend weiß geblüht haben würden.

Sodann steht fest, daß die weiße Testa dominantes, die bunte Testa recessives Merkmal ist, also genau umgekehrt wie bei MENDELS Ackererbse. Wenn bei der Bohne der Albino-Charakter dominiert, das Anthocyan recessiv wird, um später wieder zum Vorschein zu kommen, so wird man darin wohl die Wirksamkeit eines Hemmungsfaktors zu erblicken haben. Man kann die Erscheinung auch als Kryptomerie im Sinne TSCHERMAKS¹⁾ auffassen. Wie dem auch sein mag, die Aufspaltung der von mir erzielten weißen Bohnen in rotblühende und weißblühende erinnert unter allen Umständen an die oben erwähnten, von CORRENS als Amphoterogonie bezeichneten Spaltungen der Nachkommenschaft gewisser Äste einer buntblättrigen Sippe von *Mirabilis*, die durch Knospenvariation entstanden waren, während die übrigen Äste konstante Nachkommenschaft ergaben. Für die letzteren nimmt CORRENS einen Hemmungsfaktor an, der das Spalten hindert.

Die aus den weißen Samen der weißblühenden Bohnenpflanzen abgespaltenen rotblühenden Pflanzen erwiesen sich in meinen Versuchen als konstant, während die weißsamigen Bohnen weiter spal-

1) Vgl. v. TSCHERMAK, Die Theorie der Kryptomerie und des Kryptohybridismus. Beihefte zum Botanischen Zentralblatt 1903, Heft 1.

teten, Ein Teil dieser letzteren (theoretisch $\frac{1}{4}$) würde dann als konstante weiße Rasse, ein anderer Teil ($\frac{2}{4}$) als weiße Mischrasse anzusehen sein. Immerhin wäre damit die Entstehung der weißen Rasse durch Knospenvariation beobachtet worden. Beachtenswert ist, daß auch die aus weißschaligen Samen hervorgegangenen rotblühenden Feuerbohnen stets in allen Teilen robuste und normale Pflanzen waren, gleich den aus marmorierten Samen aufgekeimten, während alle weißblühenden Exemplare weniger kräftig erschienen und in der Blumenkrone wie in der Ausbildung der Samen mehrfach Spuren von Verkümmerng zeigten; in der Sprache der älteren Botanik würde man dies wohl Degeneration genannt haben.

Wo rotblühende Feuerbohne sich zeigt, scheint sie reinrassig zu sein, während die von mir geernteten weißen Bohnen überwiegend mit den Eigenschaften der Heterozygoten behaftet waren.

Es dürfte somit in der Feuerbohne von 1913 im Kieler Botanischen Garten durch Knospenvariation ein neuer, erblicher Genotypus entstanden sein, der sich durch das Fehlen des Anthocyans von dem gewöhnlichen, rotblühenden Typus des *Phas. mult.* unterscheidet, in seinen weißen Blumenkronen und Samen aber mit einer längst bekannten Kulturrasse dieser Art übereinstimmt.

Nachtrag.

Die von mir 1914 aufgenommene Ernte bestand in weißen Bohnen, die ausschließlich in vorstehender Abhandlung berücksichtigt und in Töpfen ausgesät wurden. Außerdem sammelte ich auch eine Anzahl bunter Samen von den zwei Pflanzen, die, aus zwei der weißen durch Knospen-Allogonie 1913 entstandenen Bohnen emporgewachsen waren und rot geblüht hatten. Diese buntschaligen Feuerbohnen ließ ich Ende Mai auf dem *Papilionaceen*-Felde des Botanischen Gartens ins freie Land säen; ich überzeugte mich, daß die Keimpflanzen anthocyanhaltig waren, und als ich vorstehende Abhandlung der Botanischen Gesellschaft einsandte, blühte der größere Teil der um Stangen gewundenen Pflanzen bereits rot. Ich habe dieser Pflanzen nur beiläufig gedacht, weil ich die Meinung gefaßt hatte, alle buntschaligen Bohnen seien reine rotblühende Rasse. Zu meiner großen Überraschung fand ich in den letzten Tagen zwischen diesen rotblühenden auch einige etwas jüngere, weißblühende *Phaseolus multiflorus*. Der Gartengehilfe versichert, nur die von mir erhaltenen Samen an Ort und Stelle aus-

gesät zu haben. Somit hat ein kleiner Teil der von rotblühenden Pflanzen geernteten buntschaligen Bohnen weißblühende Pflanzen geliefert, war also heterozygotisch mit Dominanz von rot. Dadurch wird die von mir beschriebene Erscheinungsreihe noch verwickelter. Ich werde in diesem Herbst alle Samenmaterial sorgfältig gesichtet sammeln und gebe mich der Hoffnung hin, daß einer derjenigen Botaniker, die auf dem Gebiete der Pflanzenzüchtung besser bewandert sind als ich, Klarheit in das zurzeit noch bestehende Wirrnis bringen wird.

34. Hermann Dingler: „Die Flugfähigkeit schwerster geflügelter Dipterocarpus-Früchte“.

(Mit 4 Tabellen und Tafel VIII.)

(Eingegangen am 10. Juli 1915).

Im vergangenen Jahre¹⁾ berichtete ich über Versuche, welche die Fähigkeit der Flügel einiger Dipterocarpeen-Früchte dartaten, die Fallgeschwindigkeit der betreffenden Früchte so weit zu verlangsamen, daß mittelstarke, horizontale Luftströmungen sie eine gewisse Strecke weit vertragen können. Mit diesem Nachweis war der ökologische Nutzen der Flügelausrüstung für die Samenverbreitung erbracht.

Unter den geprüften Früchten schien nur der Nutzen der 5 Flügel von *Shorea stipularis*, als Flugapparat zu dienen, zweifelhaft. Bei allen anderen funktionierten die Flügel in genügendem Maße.

Vielleicht konnten aber auch für die zweiflügeligen schweren Früchte von *Dipterocarpus zeylanicus* noch gewisse Bedenken bestehen bleiben, nachdem die zur Verfügung stehenden Früchte nicht völlig ausgereift, d. h. noch nicht ganz so vollgewichtig waren, wie sie in ihrer tropischen Heimat von den Mutterbäumen fallen. Auch ein Punkt in der Ausrüstung gewisser schwerer zweiflügeliger Dipterocarpaceen-Früchte Malesiens schien mir ökologischer Aufklärung zu bedürfen, nämlich das Vorkommen auffallender flügelartiger Verbreiterungen, an deren fünfkantigem Fruchtkörper, der „Nuß“.

1) In dem Aufsatz „Zur ökologischen Bedeutung der Flügel der Dipterocarpaceen-Früchte“. S. ENGLER'S Bot. Jahrb. Bd. 50. 1914, Supplem.-Bd. S. 1—14.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [33](#)

Autor(en)/Author(s): Reinke (Reincke) Johannes

Artikel/Article: [Eine bemerkenswerte Knospenvariation der Feuerbohne nebst allgemeinen Bemerkungen über Allogonie. 324-348](#)