

aber würdiges Denkmal¹⁾ in Form einer Büste gesetzt, welche dann auch in den neuen Botanischen Garten übergeführt wurde. Möge dasselbe dazu beitragen, dem unermüdlichen Forscher ein dauerndes Andenken zu sichern, dem die in Brasilien gewonnenen Eindrücke seiner Jugend als Grundlage und Richtschnur dienten für sein arbeitsreiches Leben. Bis zuletzt hat er die Kenntnis des ihm lieb gewordenen Landes gefördert und demselben zu nützen gesucht, zwar nicht durch Kolonisation und materielle Verbesserungen, sondern durch die Mehrung ideeller Güter, die schönste Art deutscher Kulturarbeit.

M ü n c h e n , Kgl. Botanisches Museum (Herbarium),
den 6. Februar 1917.

13. Hugo de Vries: Halbmutanten und Zwillingsbastarde.

(Eingegangen am 17. Februar 1917.)

Seitdem man weiß, daß Mutationen vor der Befruchtung stattfinden, liegt es auf der Hand, daß mutierte Sexualzellen bisweilen mit nicht mutierten kopulieren müssen, ja daß sie mit solchen häufiger zusammentreffen müssen als mit gleichsinnig mutierten. Daraus folgt aber, daß es zu jeder vollen Mutation auch eine halbe Mutation geben muß. Die ersteren sind in ihrer Nachkommenschaft erblich und konstant, das braucht aber offenbar von den Halbmutanten nicht zu gelten. In diesen können Spaltungen auftreten, welche ähnlichen Gesetzen folgen wie die Bastarde. Umgekehrt können Spaltungen, welche diesen Gesetzen genügen und bei mutierenden Arten beobachtet werden, Folgen von solchen halben, d. h. einseitigen Mutationen sein. Dadurch entsteht die Frage, ob die Zwillingsbastarde vielleicht einen solchen Fall von Spaltung von Halbmutanten darstellen.

Halbmutanten können in ihren Spaltungen genau den Mendelschen Gesetzen folgen. Sie sind aber dennoch keine Bastarde im eigentlichen Sinne. Denn Bastarde entstehen durch die geschlechtliche Verbindung von verschiedenen Rassen, sei es nun daß diese Arten oder

1) Vgl. K. GOEBEL, Zur Erinnerung an C. F. PH. VON MARTIUS, Gedächtnisrede bei Enthüllung seiner Büste im K. Botanischen Garten am 9. Juni 1905. München 1905.

Varietäten oder einfach Zuchtfamilien sind. Halbe Mutanten entstehen aber in unseren Versuchen durch Selbstbefruchtung innerhalb reiner Linien; ihnen fehlt somit der hybride Ursprung. Sie gehen aus mutierten Sexualzellen hervor und bilden dadurch wichtige Argumente für die Mutationstheorie. Sind nun die Zwillingsbastarde auf solche halbe Mutationen zurückzuführen, so können sie offenbar nicht, wie es einige Verfasser versucht haben, als Argumente gegen die Theorie benutzt werden.

Das klarste Beispiel für die Existenz von Halbmutanten bildet wohl die *Oenothera Lamarckiana mut. semigigas*, welche 21 Chromosomen in ihren Kernen führt und mit dem eigenen Pollen nahezu steril ist. Sie rührt offenbar von der Kopulation von in *Gigas* mutierten Gameten mit normalen her und hat denn auch die Eigenschaften der künstlichen Bastarde zwischen *O. mut. gigas* und ihrer Mutterart. Ein anderes Beispiel bildet *Oenothera Lamarckiana gigas mut. nanella*. Diese Zwerg entstehen alljährlich in etwa 1 % der Nachkommenschaft von *Gigas*, aber außerdem entstehen halbe Mutanten, welche äußerlich den normalen Individuen von *Gigas* gleich sind, aber nach Selbstbefruchtung sich nach dem Mendel'schen Gesetze für Monohybriden in drei Typen spalten: konstante Zwerg, konstante hohe Exemplare und Halbmutanten, welche in ihrer Nachkommenschaft die Spaltung wiederholen können.

Aus diesen Überlegungen entsteht die Aufgabe, für jede Mutation zu entscheiden, ob sie eine halbe oder eine volle ist, und zweitens die zugehörige andere Mutationsform aufzusuchen. Volle Mutationen müssen offenbar etwa im Quadrate seltener sein als halbe oder mit anderen Worten, es müssen die halben Mutationen zu bekannten vollen leicht, aber die vollen Mutationen zu bekannten halben sehr schwer zu begegnen sein. Die letzteren kann man aber auf einem Umwege erhalten, falls sie nach Selbstbefruchtung der halben in ähnlicher Weise wie bei den Mendel'schen Bastarden abgespalten werden.

Findet diese Abspaltung nach der Formel für die Monohybriden statt, so müssen die Halbmutanten zweierlei Art von Gameten hervorbringen und zwar normale und solche, welche das Merkmal der betreffenden Mutation tragen. Diese letzteren sind somit nicht primär mutiert, sondern bedingen nur Wiederholungen der primären Mutation. Diese kann man sekundäre Mutationen nennen. Nach der Selbstbefruchtung treten sie in etwa einem Viertel der Nachkommen auf und rufen dadurch die Erscheinung ins Leben, welche zuerst von BARTLETT beschrieben und als Massenmutation bezeichnet wurde.

Kreuzt man nun solche Halbmutanten mit zweierlei Art von Gameten, mit anderen Arten, so werden offenbar Bastardzwillinge

entstehen können. Der eine Zwilling rührt dann von der Befruchtung der normalen und der andere von jener der sekundär mutierten Sexualzellen her. Wendet man dieses auf die Zwillingbastarde von Arten an, z. B. von *Oenothera Lamarckiana* oder *O. grandiflora*, so entsteht die Frage, ob auch hier eine sekundäre Mutation vorliegt, welche diese Spaltung bedingt. Wie wir unten sehen werden, ist die Massenmutation im letzteren Falle wirklich vorhanden, im ersteren aber wenigstens nicht sichtbar. Man kann dann die Mitwirkung von letalen Faktoren annehmen, welche die sekundär mutierten Keime innerhalb der Samen töten. Die Existenz solcher letalen Faktoren wurde zuerst von MORGAN und seinen Mitarbeitern bei der Fliege *Drosophila* nachgewiesen; sie können offenbar nur sprungweise entstehen wie andere Mutationen, und nicht in Folge ihres Nutzens durch allmähliche Steigerung geringer Variationen sich ausbilden. Die Notwendigkeit der Annahme letaler Erbschaftseinheiten bildet also an sich eine Stütze der Theorie. Wo man bei den *Oenotheren* solche Faktoren anzunehmen hat, findet man in den Kapseln eine entsprechende Anzahl leerer Samen, und diese enthalten nach RENNER's Untersuchungen frühzeitig abgestorbene Keime.

Die Zwillingbastarde von *Oenothera Lamarckiana* können also als die Folge einer unsichtbaren sekundären Mutation betrachtet werden. Ist diese letztere ebenso alt wie die Art selbst oder vielleicht älter, oder ist sie später entstanden als die übrigen Artmerkmale? Im letzteren Falle wäre unsere jetzige *Lamarckiana* als eine abgeleitete Form der ursprünglichen Art zu betrachten. Da aber *O. grandiflora*, welche sehr nahe mit der *Lamarckiana* verwandt ist, bei Kreuzungen ganz ähnliche Zwillinge hervorbringt, ist es auch sehr wohl möglich, daß beide Arten diese Eigentümlichkeit einem gemeinschaftlichen Vorfahren verdanken, und daß die Eigenschaft somit älter wäre als die übrigen Merkmale beider Arten. Solche Fragen entziehen sich aber augenblicklich der Beantwortung und haben nur Nutzen, insoweit sie imstande sind unsere Einsicht in die tatsächlich beobachteten Vorgänge zu klären.

Die beschriebene Unsichtbarkeit fällt aber weg, wenn man nicht mit einer von außen eingeführten Art oder Varietät sondern mit einer im eigenen Garten entstandenen Mutation arbeitet. Aus diesem Grunde will ich das Verhalten von *Oenothera rubrinervis* in den Vordergrund stellen. Diese durch schmale, rinnige Blätter, graue Behaarung, schüsselförmige Blumen und andere Merkmale, besonders aber durch die auffallende Sprödigkeit aller ihrer Organe ausgezeichnete Form, entsteht in meinen Kulturen seit etwa zwanzig Jahren nahezu alljährlich aus den reinen künstlich selbstbefruchteten Linien von *O. La-*

marckiana. Dieses regelmäßige Vorkommen könnte bereits darauf hinweisen, daß sie vielleicht eine Halbmutante ist, denn das zufällige Zusammentreffen zweier gleichsinnig mutierten Sexualzellen dürfte viel seltener sein. Früher hielt ich *O. mut. rubrinervis* für durchaus einförmig und konstant, weil in allen Rassen dieses Namens alle Individuen im gleichen Grade spröde sind. Im Frühling 1913 beobachtete ich dann zuerst einen Unterschied unter den Keimpflanzen, von denen einige etwas breitere Blätter von reinerer grüner Farbe hatten. Diese Pflanzen hatten im Hochsommer gleichfalls breitere und mehr grüne Brakteen als die übrigen und stellten auch durch ihre Tracht einen eigenen Typus dar. Ich nenne ihn *O. mut. deserens*, es waren nahezu ein Viertel aller Individuen und die Erscheinung war somit ein deutlicher Fall von Massenmutation. Seitdem habe ich gefunden, daß *O. rubrinervis* stets diese neue Form und in entsprechend hohen Verhältnissen abspaltet.

Um dieses zu erklären, nehme ich an, daß *O. rubrinervis* die Halbmutante von *O. deserens* ist. Mit anderen Worten, daß in *O. Lamarckiana* von Zeit zu Zeit Gameten in *O. deserens* mutieren und dann mit normalen kopulieren. Ferner nehme ich an, daß die so entstandenen Halbmutanten sich nach Selbstbefruchtung entsprechend dem MENDEL'schen Gesetze für Monohybriden spalten. Daraus folgt dann, daß *O. rubrinervis* in jeder Generation zweierlei Art von Gameten haben muß, deren eine ohne Veränderung von *O. Lamarckiana* geerbt wurde, während die andere die Mutation in *deserens* enthält. Diese beiden Arten von Gameten müssen in annähernd gleicher Anzahl hervorgebracht werden. Bei der Selbstbefruchtung geben sie zu etwa einem Viertel *O. deserens*, zu zwei Viertel *O. rubrinervis* und zu einem Viertel Keime, welche beiderseits den letalen Faktor von *O. Lamarckiana* erhalten und somit im Samen zu Grunde gehen müssen. Diesen Folgerungen entspricht die Erfahrung, denn *O. rubrinervis* enthält zu etwa einem Viertel leere Samen, und aus den keimenden Samen kommen alljährlich etwa ein Drittel *O. deserens* hervor.

Bei der Kreuzung von *O. rubrinervis* mit anderen Arten entstehen bekanntlich zumeist die Zwillinge *Laeta* und *Velutina*. Daß von diesen der eine aus den mutierten, der andere aber aus den nicht mutierten Sexualzellen hervorgeht, läßt sich unmittelbar beweisen. Man braucht dazu nur die betreffenden Kreuzungen einerseits mit *O. deserens* und andererseits mit *O. Lam. mut. velutina* zu wiederholen. Die ersteren Verbindungen geben die *Laeta*, die letzteren die *Velutina*, und diese stimmen in allen bis jetzt untersuchten Fällen genau mit den beiden Zwillingen aus *O. rubrinervis* überein. Damit ist aber der volle Beweis geliefert, daß die Zwillinge, wenigstens in diesem Falle, eine Folge der sekundären oder Massen-Mutation sind.

Genau so wie *O. rubrinervis* verhält sich eine viel jüngere Mutante *O. erythrina*, welche eine Halbmutante von *O. decipiens* ist, und in ihren Zwillingen die einförmigen Bastarde dieser Form und diejenigen von *O. Lam. mut. velutina* verbindet.

Wie diese beiden Halbmutanten verhält sich auch die von mir bei Castleberry in Alabama gesammelte Art *O. grandiflora* Ait. Als sekundäre Mutation bringt sie alljährlich eine schwache Form hervor, welche sich durch breite flache Blätter, weit abstehende Verzweigung, niedrige Tracht und gelblich grüne Farbe des Laubes unterscheidet. Ich nenne diese *O. grandiflora mut. ochracea*, sie umfaßt nahezu ein Drittel der Individuen und ist somit eine typische Massenmutation. Außerdem sind die Samen von *O. grandiflora* zu etwa einem Viertel leer. Die Verhältnisse sind somit in der Hauptsache genau dieselben wie bei *O. rubrinervis*, und dieselbe Erklärung muß für sie gültig sein. Wir stellen uns somit vor, daß ursprünglich eine Sexualzelle von *O. grandiflora* in *O. ochracea* mutierte, daß diese mit einem normalen Gameten kopulierte und daß ferner in den nicht mutierten Gameten ein letaler Faktor entstand. Die Selbstbefruchtung muß dann zu einem Viertel *Ochracea*, zu einem anderen Viertel leere Samen und zur Hälfte Halbmutanten vom elterlichen Typus geben, und dieses stimmt mit der Erfahrung überein. Bei der Kreuzung mit anderen Arten entstehen zu gleichen Teilen Zwillinge und dieses muß auf dieselbe Ursache zurückgeführt werden. Die Richtigkeit dieser Folgerung kann nun teilweise experimentell geprüft werden, und zwar durch Kreuzungen von *O. ochracea*. Diese ergaben, so weit untersucht, den Bastard *Laeta* und nur diesen. Die andere Komponente von *O. grandiflora* ist bis jetzt noch nicht in den Kulturen aufgetreten, und die Behauptung, daß sie den Zwilling *Velutina* gibt, kann somit noch nicht unmittelbar bewiesen werden.

Die an *O. rubrinervis* und *O. grandiflora* gemachten Erfahrungen wollen wir nun anwenden zur Erklärung der Zwillingbastarde von *O. Lamarckiana*. Diese Art hat keine sichtbare Massenmutation, dafür enthalten ihre Samen aber doppelt so viele leere Körner als diejenigen der beiden genannten Typen. Wir nehmen deshalb eine latente Massenmutation an, sowie zwei letale Faktoren, deren einer die nicht mutierten Keime tötet, während der andere die Weiterentwicklung der mutierten Keime im Samen verhindert. Bei der Selbstbefruchtung bleiben dann nur die Keime am Leben, welche durch die Verbindung der mutierten mit den nicht mutierten Gameten entstehen, und aus diesen wiederholt sich die Art als eine scheinbar konstante Form.

Offenbar können die letalen Faktoren durch weitere Mutation wieder vital werden, und in diesem Falle kann der Typus der latenten Massenmutation ans Licht treten. So erkläre ich mir das Auftreten der bereits erwähnten Form *O. Lam. mut. velutina*, welche bei Kreuzungen

mit anderen Arten keine Zwillinge, sondern nur die dem Typus *Velutina* entsprechenden Bastarde gibt. Diese Mutante ist in meinem Garten im Jahre 1907 zuerst aufgetreten, sie stellt eine konstante Rasse dar, welche alle Eigenschaften einer reinen *Velutina* besitzt, sowohl in ihren sichtbaren Merkmalen, wie in ihrem erblichen Verhalten.

Ich stelle mir somit vor, daß in *O. Lamarckiana* ursprünglich eine Mutation einer Sexualzelle in *Velutina* stattgefunden hat, und daß diese mit einem normalen Gameten kopulierte. Dadurch muß dann eine Halbmutante entstanden sein, welche in ihrer Nachkommenschaft sich in drei Typen spalten mußte. Zwei von diesen wurden aber am Leben verhindert durch letale Faktoren und nur der gemischte Typus konnte am Leben bleiben, da in ihm die beiden fraglichen Faktoren ihre Wirkung nicht häufen konnten. Diese lebensfähigen Keime wachsen dann zu normalen *Lamarckiana*-Pflanzen aus, welche in ihrer Nachkommenschaft die unsichtbare Massenmutation alljährlich wiederholen. Auf der letzteren beruht die Entstehung der Zwillinge bei Kreuzungen, und zwar müssen die mutierten Gameten die *Velutina*, aber die normalen die *Laeta* erzeugen. Die *Velutina*-Zwillinge sind aber erfahrungsgemäß den einförmigen Bastarden der *O. Lam. mut. velutina* in allen Fällen und in allen Punkten gleich, und somit ist der experimentelle Beweis für die Auffassung so vollständig, wie er augenblicklich nur sein kann. Dazu kommt, daß *O. Lam. mut. velutina* die Art selbst in Zwillinge spalten muß, deren einer der Mutter und deren anderer dem Vater äußerlich gleich sein muß. Auch diese Folgerung wurde durch die Erfahrung bestätigt.

Aus diesen Auseinandersetzungen sehen wir, daß wildwachsende Arten bisweilen sichtbare oder unsichtbare Massenmutationen hervorbringen können, und solche sind bekanntlich auch für andere Fälle, z. B. *O. pratincola* und *O. Reynoldsii*, von BARTLETT nachgewiesen worden. Im Freien ist die stetige Wiederholung offenbar an die Bedingung gebunden, daß die fragliche Mutante nicht kräftiger ist als die Art selbst, und diese somit nicht zu verdrängen und auszumerzen vermag.

Eine merkwürdige Folgerung aus unserer Auffassung soll schließlich noch besprochen werden. Falls Arten mit alljährlicher Massenmutation weiter zu mutieren fortfahren, so entsteht die Frage ob die neuen Typen in den normalen Gameten oder in den mutierten oder vielleicht gar in beiden auftreten. Das letztere dürfte selten sein, ist aber a priori keineswegs ausgeschlossen. Die oben erwähnten Mutationen in *deserens*, *decipiens* und *ochracea* fanden in den *Laeta* bildenden Gameten statt, andere Umbildungen dürfen aber in den *Velutina* erzeugenden Geschlechtszellen erwartet werden. Es gibt ein empiri-

risches Mittel auch diese Frage zu entscheiden, indem man von den fraglichen Mutanten Zwillinge erzeugt, und von diesen die folgenden Generationen kultiviert. Wird dann die fragliche Eigenschaft von nur einem der Zwillinge abgespalten, so darf dieses wohl als ein Beweis dafür gelten, daß die ursprüngliche Mutation nur in dem entsprechenden Typus der Gameten auftrat. Kreuzt man z. B. *O. Lam. mut. nanella* mit anderen Arten, so entstehen dieselben Zwillinge, wie aus *O. Lamarckiana* selbst. Von diesen spalten aber die *Velutina* stets, die *Laeta* niemals Zwerge ab, und dieses weist, nach der hier vertretenen Auffassung, darauf hin, daß die Zwergmutationen in den *Velutina*-Gameten von *O. Lamarckiana* stattzufinden pflegen. Eine ähnliche Betrachtung läßt sich auf *O. Lam. mut. lata* anwenden. Diese wird durch Kreuzungen mit anderen Arten gleichfalls in *Laeta* und *Velutina* gespalten, daneben treten aber bereits in der ersten Generation Pflanzen mit den Merkmalen der *lata* selbst auf. Diese ergeben sich nun nahezu stets gleichzeitig als *Velutina*. Die Verbindung *Lata-laeta* fehlt durchaus oder ist doch so selten, daß sie als Ausnahme zu betrachten ist. Somit muß man annehmen, daß die ursprünglichen Mutationen von *O. Lamarckiana* in *Lata* gleichfalls in den *Velutina*-Gameten stattfinden. In ähnlicher Weise lassen sich andere Mutationen untersuchen.

Oenothera Lamarckiana mut. gigas ist offenbar durch die Kopulation von zwei in *Gigas* mutierten aber sonst normalen Gameten entstanden. Dabei können die *Velutina*-Hälften von *O. Lamarckiana* nicht mitgewirkt haben und aus diesem Grunde fehlt der *O. gigas* die Eigenschaft, bei Kreuzungen mit anderen Arten Zwillinge zu erzeugen. Sie besitzt die betreffende latente Massenmutation nicht.

Manche andere Fälle lassen sich aus dem Prinzip der Massenmutation und der letalen Faktoren erklären, doch muß ich dieses für die Spezial-Untersuchungen vorbehalten.

Schließlich tritt an uns die Frage heran, ob die sichtbaren bzw. unsichtbaren Massenmutationen vielleicht die Ursache oder doch wenigstens ein fördernder Umstand für weitere Mutationen sind. Ich kann darauf bis jetzt nur antworten, daß *O. mut. rubrinevis*, welche Massenmutation in *O. deserens* aufweist und zu etwa einem Viertel leere Samen hat, dennoch fast gar nicht mutiert, und daß ihr jedenfalls die sonst häufigen Mutationen, wie z. B. in *Nanella*, abgehen. Eine Erklärung der sonstigen Mutabilität darf man somit von den Massenmutationen nicht erwarten.

Das wichtigste Ergebnis aus diesen kurzen und nur vorläufigen Mitteilungen scheint mir aber zu sein, daß *O. grandiflora* Ait. aus Alabama, sowie *O. Lamarckiana mut. rubrinevis* Massenmutationen aufweisen, welche die Ursache der Entstehung von Zwillingen aus

ihren Artkreuzungen sind. In *O. Lamarckiana* selbst ist dann eine durch letale Faktoren unsichtbar gemachte Massenmutation in *Velutina* anzunehmen, welche denselben Erfolg hat. Für jede Mutation ist nun die Frage zu entscheiden, ob sie eine halbe oder eine volle ist und die andere zu ihr aufzufinden, sowie die weitere Aufgabe zu ermitteln, ob sie in den normalen Gameten der Art auftritt oder in denjenigen, welche die Massenmutation bedingen. Manches läßt sich aus dem vorhandenen Tatsachenmaterial bereits mit einiger Wahrscheinlichkeit ableiten, doch scheint mir eine weitere experimentelle Prüfung in den meisten Fällen unabweislich.

Nachschrift. Im Momente der Absendung der obigen vorläufigen Mitteilung erhielt ich das zehnte Heft des vorigen Bandes dieser Berichte, mit dem Aufsätze RENNER's über „Die tauben Samen der Oenotheren“. Seine umfangreichen Berechnungen sind mit der oben vorgetragenen Ansicht im wesentlichen in Übereinstimmung und bilden eine sehr willkommene Stütze für meine Behauptung, daß die Spaltbarkeit, welche die Erscheinung der Bastardzwillinge bedingt, eine Folge, und nicht die Ursache, des mutablen Zustandes der Oenotheren ist.

14. C. Wehmer: Leuchtgaswirkung auf Pflanzen.

1. Die Wirkung des Gases auf Sporen- und Samenkeimung.

(Mit 8 Textabbildungen.)

(Eingegangen am 17. Februar 1917.)

Leuchtgas gilt bekanntlich als giftig für Pflanzen, experimentell nachgewiesen ist zwar Schädigung und Absterben insbesondere von Bäumen unter Wirkung eines wochen- oder monatelang dem Wurzelsystem zugeleiteten Gasstromes, welcher besonderen Art aber diese direkte oder indirekte Schädigung ist, wurde bislang nicht näher untersucht; unentschieden ist auch, welche von den zahlreichen Gasbestandteilen dabei in erster Linie in Frage kommen, so daß neuerdings¹⁾ selbst wieder die Ansicht vertreten wurde, das Gas wirke dabei lediglich erstickend auf die Wurzeln (Sauerstoff-

1) SORAUER, P., Landwirtschaftl. Jahrb. 1915, 48, 279, insbesondere 306—307. Gleicher Meinung war früher schon BRIZI, Staz. Sperim. Agrar. Ital. 36, 1903.