37. Hugo de Vries: Ueber die Erblichkeit der Zwangsdrehung.

(Mit Tafel XI.)

Fingegangen am 16. Juli 1889.

Seitdem BRAUN seine bekannte Theorie der Zwangsdrehungen aufgestellt hat¹), ist diese merkwürdige Erscheinung von verschiedenen Forschern wiederholt beobachtet und studirt worden. Alle begnügten sich damit als Material für ihre Untersuchungen Exemplare zu benutzen, welche zufällig im Freien oder in Gärten aufgefunden waren. und welche ihnen zumeist im ausgewachsenen oder doch nahezu ausgewachsenen Zustande in die Hände kamen. Zwangsdrehungen nun sind im Ganzen und Grossen sehr seltene Erscheinungen, wenn auch bereits eine lange Liste von Beispielen im Laufe der Zeiten zusammengetragen worden ist. Die Untersucher hatten also fast stets nur vereinzelte Exemplare zu ihrer Verfügung.

Häufig war das Material bereits trocken oder zum Theil verdorben, ehe es aufgefunden wurde, nur ein einzelnes Mal gelang es einen Vegetationspunkt zu präpariren?). Es kann somit nicht Wunder nehmen dass die Anschauungen über die Ursachen der Erscheinung häufig weit auseinander gingen, und das die Theorie BRAUN's auch jetzt noch von Vielen nicht als hinreichend bewiesen betrachtet wird. Zur definitiven Entscheidung wünschte man sich stets "weitere Funde".

Ich habe nun einen ganz anderen Weg eingeschlagen. Ich habe mir die Frage vorgelegt, ob nicht die Zwangsdrehung, wie so viele andere Monstrositäten, eine erbliche Erscheinung sei, und sich somit durch Zuchtwahl allmählich fixiren liesse. Bereits ein geringer Grad von Fixirung würde offenbar reichliches Material zu morphologischen und experimentellen Studien geben.

Ich wählte zu meiner Cultur *Dipsacus silvestris*³), von welcher Art ich im Jahre 1885 unter meiner Aussaat in der physiologischen Abtheilung des Botanischen Gartens in Amsterdam zufällig zwei

¹⁾ Monatsberichte der k. Akad. d. Wiss. Berlin 1854, S. 440.

²⁾ H. Klebahn, zur Entwickelungsgeschichte der Zwangsdrehungen. Ber. d. deutschen Bot. Ges. Bd. VI, S. 346.

³⁾ Also dieselbe Art, an der Magnus bekanntlich seine Untersuchungen über Zwangsdrehung anstellte. Sitzungsb. d. bot. Ver. Bd. XIX.

tordirte Exemplare fand. Bevor diese Exemplare zu blühen anfingen, liess ich sämmtliche übrigen Pflanzen von *D. silvestris* entfernen.

Die von ihnen gewonnenen Samen wurden im nächsten Jahre auf zwei grossen Beeten ausgesäet. Im Juni 1887, als die Pflanzen emporschossen, zeigte sich, dass unter 1643 Exemplaren wiederum zwei tordirte waren. Daneben auch zwei mit dreiblättrigen Wirteln. Die atavistischen Exemplare wurden zur Hälfte ausgerodet, zur anderen Hälfte dicht am Boden abgeschnitten; die dreizähligen von ihren Blüthenknospen beraubt. Nur die beiden tordirten gelangten zur Blüthe.

Sie trugen reichlich Samen. Die Samen des grössten und schönsten Exemplares wurden 1888 auf vier Beeten ausgesäet, und im Sommer 1889 hatte ich 1616 Pflanzen, von denen 1503 zweizählig, 46 dreizählig und 67 im Hauptstamm tordirt waren. Also etwa 4 pCt. Zwangsdrehungen.

Hiermit ist bewiesen, dass die Zwangsdrehung von Dipsacus silvestris eine erbliche Erscheinung ist, welche sich durch Zuchtwahl fixiren lässt.

Zugleich ist damit ein reichliches Material geschaffen, welches ich theils zu morphologischen und physiologischen Studien, theils zur weiteren Ausbildung und Fixirung meiner Rasse bestimmt habe.

Dieses Material zeigte bei genauer Durchmusterung auf dem Felde einen überaus grossen Formenreichthum und eine Reihe von Nebenerscheinungen, welche in zahllosen Stufen der Ausbildung vorhanden, offenbar in irgend welcher Beziehung zum Hauptprocesse, der Zwangsdrehung, standen. Ich hebe hervor kleinere Torsionen an den Zweigen (Taf. XI, Fig. 5), überzählige Blättchen in der Zwangsspirale (Fig. 6 u, Fig. 7 u—u'''), Blattspaltung (Fig. 1), Becherbildung (Fig. 3, 4), dreiblättrige und einblättrige Blattwirtel, Knickungen im Stengel. Doch komme ich auf diese Einzelheiten noch weiter unten zurück.

Offenbar lässt sich eine vollständige Einsicht in das Wesen einer Monstrosität nicht durch das Studium vereinzelter Exemplare gewinnen. Ihre wahre Natur wird uns um so klarer entgegentreten, je grösser die Zahl der untersuchten variirenden Individuen ist. Aus diesem Grunde möchte ich, auch für rein morphologische Studien, die oben angewandte Methode allgemein in Vorschlag bringen. Ich habe bereits eine ziemliche Reihe von Monstrositäten in Cultur; sie zeigen sich alle als erblich, und fast jede entfaltet, sobald nur einige Hunderte von Nachkommen erzogen werden, in einer grösseren oder geringeren Anzahl von "Erben" eine weit grössere Fülle von Formen, als in den Stammeltern. Auch werden neue Abweichungen auf diesem Wege bekanntlich leicht gewonnen.

Eine ausführliche Beschreibung meiner Versuche und Befunde würde den Raum dieser kleinen Mittheilung weit überschreiten; ich muss sie deshalb auf eine spätere Gelegenheit verschieben. Auch harren noch manche Fragen der Lösung, welche erst in der nächsten Generation versucht werden kann.

Die folgenden Ergebnisse möchte ich aber bereits jetzt mittheilen. Die Richtigkeit des BRAUN'schen Grundsatzes war offenbar leicht zu prüfen. Nach diesem Forscher sind der Uebergang der wirteligen Blattstellung in eine spiralige, und eine Verwachsung der Blätter in der Richtung des kurzen Weges die Ursachen der Erscheinung 1). Querschnitte durch den Vegetationspunkt tordirender Individuen liessen nun diese spiralige Blattstellung direct beobachten. In Fig. 9 auf Taf. XI sieht man im Mittelpunkte die Anlage der jungen Inflorescenz; die jüngsten Blätter sind in dieser Ebene noch getrennt; die älteren aber deutlich in der Richtung der Spirale mit einander verwachsen. Auch durchschnitt ich an einigen Exemplaren, in deren unteren Internodien die Torsion eben angefangen hatte, die sämmtlichen Blätter in einer Ebene, welche in der Höhe des Vegetationspunktes senkrecht auf den Stengel geführt wurde. An solchen Präparaten ist die spiralige Stellung, und der Zusammenhang der Blätter in der Richtung der Spirale sehr schön mit unbewaffnetem Auge zu sehen. In den gemessenen Exemplaren war der Blattwinkel etwa 140° ($\frac{2}{5}$ fordert 144°, $\frac{3}{8}$ fordert 135°); doch beabsichtige ich diesen Punkt noch eingehender zu studiren.

"Tritt keine Streckung²) der Internodien ein", so fährt BRAUN fort, "so wird solches Verhalten keinerlei Störung hervorbringen, wenn dagegen die Internodien sich strecken, so kann dies nicht in allen Theilen des Stengelumfanges gleichmässig geschehen, da die Verbindungslinie der Blätter der Streckung Einhalt thut. Die Folge davon ist eine Drehung in der Richtung des kurzen Weges".

Jeden einzelnen Punkt dieses prophetischen Ausspruches habe ich durch directe Beobachtung oder durch das Experiment bestätigt gefunden. Solange die Internodien noch ganz kurz sind, bleibt die ursprüngliche Spirale unverändert. Junge Internodien von einigen Millimetern Länge sind noch grade; ihre Riefen laufen der Stammesachse parallel. Sobald die Streckung rascher wird, werden die Riefen schief; ihr Winkel mit der Stengelachse nimmt fortwährend zu. Auf Internodien von etwa 1 cm Länge, welche Blätter von etwa 8—10 cm tragen, ist die Neigung bereits deutlich zu sehen, und gleichzeitig hat hier die Verschiebung der Blattspirale angefangen.

Die ursprüngliche Blattspirale wird durch die Streckung der Internodien abgerollt, stellenweise sogar in eine grade, der Achse parallele Linie verwandelt. Dieses Abrollen geschieht für jedes Blatt anfangs langsam, dann schneller um schliesslich wieder allmählich zu erlöschen.

¹⁾ Bot. Zeitung 1873, S. 31.

²⁾ Im Referat in d. Bot. Ztg. 1873, S. 31 steht, wohl durch einen Druckfehler, "Drehung".

HUGO DE VRIES:

Das Maximum der Geschwindigkeit fällt wesentlich mit dem Maximum der Streckung der Internodien zusammen; ich beobachtete es bei einer Blattlänge von etwa 15 cm. Ich bestimmte die Geschwindigkeit dieses Abrollens mit der von DARWIN für das Studium der Circumnutation benutzten Methode 1), und beobachtete im Maximum eine Drehung eines Blattes um 180° in vier Tagen.

Die Pfeile in Fig. 2 auf Taf. XI weisen den Weg an, den die einzelnen Blätter eines sich tordirenden Exemplares in zehn Tagen abgelegt haben. Die Länge des Pfeiles ist die Winkeldifferenz zwischen der anfänglichen Lage des Blattnerven und derjenigen nach zehn Tagen. Der äussere Pfeil bezieht sich auf das älteste, der innere auf das jüngste Blatt.

Dass "die Verbindungslinie der Blätter der Streckung Einhalt thut", und dadurch die Zwangsdrehung herbeiführt, lässt sich gleichfalls beweisen. Man braucht dazu nur diese Linie zwischen den einzelnen Blättern zu durchschneiden. Ich opferte diesem Versuche sieben im vollen Wachsthum des Hauptstammes stehende Individuen. Die Erfahrung lehrte, dass die Schnitte nur dann den gewünschten Erfolg haben, wenn sie in ganz jungen Internodien gemacht werden, in denen die Drehung höchstens eben angefangen hat, und sich zwischen den oberen Blättern dieser Internodien hindurch in den noch nicht tordirten Theil des Stengels erstrecken. So gelang es mir (Taf. XI, Fig. 6) die Drehung stellenweise (von α bis b) völlig aufzuheben, während sie oberhalb und unterhalb der Versuchsstelle eine äusserst kräftige blieb. Die beiden, durch die Spalte (ss') getrennten Blätter (b und c) wurden dabei durch das Wachsthum des Stengels in vertikaler Richtung auseinander geschoben; die Verschiebung erreichte in diesem Falle etwa 2 cm. Der betreffende Stengeltheil (a-b) war grade gestreckt, die Insertionen der Blätter standen nahezu quer auf die Stengelachse.

Es würde sich in dieser Weise, wenn man jedes Blatt im geeigneten Momente isolirte, wohl ein längeres gerades Stengelstück mit den Blättern in spiraliger Blattstellung ohne Zwangsdrehung erhalten lassen. Diesen Versuch muss ich aber leider auf die nächste Generation verschieben.

Bisweilen macht die Pflanze dasselbe Experiment, ohne Hülfe des Experimentators. Durch die Streckung der Internodien wird dann die Blattspirale zerrissen. Solches geschieht im Hauptstamm nicht selten in den obersten Internodien; diese strecken sich dann mehr oder weniger; bisweilen zu normaler Länge. Die Risslinie ist später noch auf ihnen als eine feine braune Linie sichtbar, welche die beiden, jetzt weit entfernten Theile der Blattspirale verbindet. An den Zweigen kommen solche Zerreissungen viel häufiger vor, zu häufig wenigstens um sie zu zählen. Ich sah hier auch bisweilen Zerreissungen, welche von der

¹⁾ DARWIN, Movements of plants. pag. 6.

Verbindungslinie der Blattbasis aufwärts in dem Blattflügel eine Strecke weit sich ausdehnten, oder wo dasselbe Blatt, auf gerissener Basis, wie mit zwei weit abstehenden Füssen, dem Stengel angeheftet war.

Jetzt komme ich zu der Beschreibung einiger Nebenerscheinungen, welche in meiner Cultur die Zwangsdrehung begleiteten.

Zuerst sei die Richtung der Spirale erwähnt. Diese ist keineswegs in allen Individuen dieselbe. Sie war bereits in den beiden Stammeltern meiner Rasse verschieden, da das eine nach rechts. das andere nach links gedreht war. Die zwei Exemplare, welche aus ihren Samen entstanden sind und 1887 geblüht haben, waren aber beide nach rechts gedreht. In der diesjährigen Generation untersuchte ich die Richtung an 56 Individuen mit tordirtem Hauptstamm. Von diesen zeigten 29 eine rechts und 27 eine linksläufige Blattspirale. Eine Bevorzugung einer bestimmten Richtung scheint somit nicht vorhanden zu sein.

Zweitens die Ausdehnung der Erscheinung über den Hauptstamm. Diese erreicht in der Regel nicht den höchsten Blattwirtel, sondern es steht oberhalb des tordirten Theiles noch ein gestrecktes Stengelstück (Taf. XI, Fig. 7a) mit meist einem, seltener zwei bis mehreren Blattwirteln. Diese sind, merkwürdigerweise, in den Individuen der diesjährigen Generation stets dreiblättrig. Ich konnte darauf, nachdem bereits etwa die Hälfte meines Materials zu anderen Zwecken verbraucht worden war, noch 35 Exemplare prüfen. Unter diesen zeigten 25 das beschriebene Verhalten; in den zehn anderen waren auch die höchsten Blätter mit der Zwangsspirale lückenlos verbunden. An vier Individuen schritt diese Spirale ungeschwächt bis über das höchste Blatt hinauf; diese wurden als Samenträger für eine weitere Generation auserlesen.

Die spiralige Blattstellung wird bisweilen schon im ersten Lebensjahre erzielt, doch habe ich dieses noch nicht eingehend untersuchen können, hoffe solches aber in der nächsten Generation zu thun.

Die Zwangsdrehung kann sich an den Zweigen wiederholen (Fig. 5). Dieses beobachtete ich an den tordirten Exemplaren von 1885 und 1887 nicht; dagegen so zahlreich an den diesjährigen, dass ich solche ausschliesslich zu Samenträgern ausgewählt habe. Man kann sich das zu erstrebende Ideal dieser Monstrosität denken als eine Pflanze, deren sämmtliche Zweige, ebenso wie der Hauptstamm, auf ihrer ganzen Länge tordirt sind.

Sehr merkwürdig ist, dass die atavistischen Individuen, mit völlig gradem Hauptstamm und decussirten Blättern in ihren Seitenzweigen nicht selten Zwangsdrehung zeigen. Im Jahre 1887 habe ich etwa die Hälfte der Atavisten dicht am Boden weggeschnitten. Aus der Stengelbasis schlugen sie aus. Ich erhielt so fast 2000 Zweige secun-

därer und tertiärer Ordnung. Unter diesen waren 235 Zweige mit geringer aber deutlicher Torsion in einem Knoten (etwa wie Fig. 5), und 26 mit einer kleinen mehrblättrigen Zwangsspirale. In diesem Sommer habe ich denselben Versuch, mit ähnlichem Erfolg wiederholt, und auch an einzelnen bis kurz vor der Blüthe stehengelassenen Atavisten Torsionen in den höheren Zweigen beobachtet.

Die atavistischen Individuen sind reich an Blättern mit gespaltenem Hauptnerven (Fig. 1 auf Taf. XI), und zwar in allen Graden der Spalttiefe, von einfach zweispitzigen Blättern bis völlig gespaltenen. Diese Reihe ist schon von DELPINO aufgestellt worden 1); sie ist mit meinem Material leicht zu demonstriren. Ich liess in diesem Sommer 13 Atavisten bis kurz vor der Blüthe stehen; sie zeigten sämmtlich in der oberen Stengelhälfte einige gespaltene Blätter, und zwar in der Zahl von 4 bis 8 pro Exemplar. An dreizähligen und tordirten Exemplaren sah ich solche gespaltene Blätter am Hauptstamm bis jetzt nicht. Wohl zahlreich an ihren Seitenzweigen, wie sie auch an den Seitenzweigen der Atavisten und namentlich am Ausschlag der am Boden abgeschnittenen Individuen reichlich vertreten sind.

In der Blattachsel gespaltener Blätter sah ich zumeist nur einen normalen Achselzweig; bisweilen aber deren zwei, oder auch einen flachen, breiten, mit zwei Blüthenköpfeben am Gipfel. Auch in dieser Richtung bestätigt meine Cultur also die DELPINO'sche Reihe.

Dreizählige Individuen gehören gleichfalls, wie bereits erwähnt, zum Formenkreis meiner Rasse. Sie tragen von der Blätterrosette aufwärts über den ganzen Stengel nur dreiblättrige Wirtel. Ihre Blätter sind nicht gespalten; die Zweige meist zweizählig, bisweilen sind einzelne dreizählig oder mit gespaltenen Blättern. Ob diese Individuen von Anfang an dreizählig gewesen sind, weiss ich nicht. Dagegen beobachtete ich in diesem Jahre eine Keimpflanze mit drei Cotylen, und dreigliedrigen Blattwirteln.

Nebenzweige mit dreigliedrigen Wirteln sind an tordirten Exemplaren und Atavisten nicht grade selten.

Ueberzählige Blättchen in der Zwangsspirale bilden wohl die am wenigsten erwartete Nebenerscheinung dieser ganzen Gruppe (Taf. XI, Fig. 6 und 7). Sie stehen in vielen tordirten Exemplaren am Hauptstamm zwischen je zwei grossen Blättern. Bisweilen wechseln sie auf längerer Strecke regelmässig mit diesen ab, bisweilen fehlen sie streckenweise gänzlich. Sie sind oft klein, schmal, linienförmig (Fig. 6u), oft grösser; die grösseren mehr oder weniger gedreht (Fig. 7u, u', u'''). Die grössten sind völlig umgedreht, mit ihrem Rücken dem Stengel zugekehrt und an diesen mehr oder weniger weit angewachsen, bis

¹⁾ F. Delpino. Teoria generale della Fillotassi, Atti della R. Universita di Genova IV, Parte II, 1883.

zum nächsthöheren Blatt (Fig. 7u''), oder auch mit diesem selbst, oft bis nahe an seiner Spitze verwachsen.

Zuletzt ist die Becherbildung zu erwähnen. Zweiblättrige Becher sah ich in diesem Sommer sehr zahlreich; zumeist als unterstes Blattpaar der Nebenzweige der Stammesbasis, sowohl an Atavisten als an "Erben". Die Becher in jedem Grade der Ausbildung, bis zu Trichtern mit langem, hohlem Stiel und kleiner trichterförmig erweiterter Mündung (Fig. 3). Aus der Basis (a) des Trichterstieles pflegt die eingeschlossene Endknospe sich gewaltthätig durch einen seitlichen Bruch zu befreien, nur selten wächst sie aus der Trichtermündung senkrecht hervor (Fig. 4 k).

Fassen wir zum Schluss die beobachteten Nebenerscheinungen kurz zusammen, so lassen sie sich leicht auf die beiden, von BRAUN als Factoren der Zwangsdrehung angenommenen Elemente: Vermehrung der Blätter und Verwachsung der Blattbasis, zurückführen. Blattspaltung, dreigliedrige Wirtel, spiralige Blattstellung und überzählige Blättchen sind als Aeusserungen des ersten Factors, die Becherbildung aber als eine Wirkung des zweiten Momentes zu betrachten.

Ich hoffe durch diese Mittheilung den Beweis geliefert zu haben, dass das Fixiren einer Monstrosität bereits in wenigen Generationen sich sowohl in morphologischer als in physiologischer Beziehung im höchsten Grade lohnt, und dem Untersucher ein viel reichhaltigeres Material zur Verfügung stellt, als je im Freien aufgefunden worden ist.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren sind von tordirten Exemplaren von Dipsacus silvestrus, oder von Atavisten derselben Rasse gewonnen.

Figur 1. Unteres Blattpaar eines Seitenzweiges mit gespaltenen Hauptnerven und verwachsener Basis; k die Endknospe.

" 2. Projection der drehenden Bewegung der Blätter eines sich tordirenden Exemplares auf eine horizontale Ebene oberhalb der Pflanze. Die Drehung jedes einzelnen Blattes ist auf einem Kreis, durch einen Pfeil angewiesen, dessen Fahne die Lage des Blattes am Anfang des Versuchs, und dessen Spitze die Lage desselben Blattes nach zehn Tagen angiebt. Die Geschwindigkeit nimmt von den älteren Blättern (äusseren Kreisen) nach den inneren erst zu, später wieder ab. Sie hat ihr Maximum im fünften Blatt der Figur, dessen Länge etwa 20 cm betrug.

- Figur 3. Zweiblättriger Becher, aus dem unteren Blattpaar eines basalen Zweiges eines Atavisten gebildet; a der Knoten auf welchem dieses Blattpaar eingeptlanzt ist.
 - 4. Wie Fig. 3, aber die Endknospe (k) bricht aus der Trichtermündung hervor.
 - 5. Stück eines Zweiges, mit einem schwach tordirten Knoten.
 - 6. Stamm einer stark tordirten Pflanze, in welcher grade beim Anfange des Drehens, Einschnitte zwischen einigen jungen Blättern gemacht worden sind. Diese sind theilweise zu klaffenden Spalten geworden, von dener nur einer in der Fignr sichtbar ist (ss'). Von den beiden durch den Einschnitt getrennten Blättern (b, c) steht jetzt das eine (c) um 2 cm höher als das andere. Der Stengel ist zwischen a und b, in Folge der Operation, grade geblichen.
 - 7. Hauptstamm eines tordirten Individuums mit überzähligen Blättchen in der Zwangsspirale (u. u'. u'") von denen eins, auf der hinteren Seite entspringend, mit seinem Rücken mit dem Stengel verwachsen ist, und parallel mit den Riefen zum nächsthöheren Blatte läuft (u"). Die Stammspitze war grade (a).

8. Querschnitt durch eine Keimpflanze, ein wenig oberhalb des Vegetationspunktes. Die normale decussirte Blattstellung der nicht tordirten Exemplare zeigend: c, c' die Cotylen.

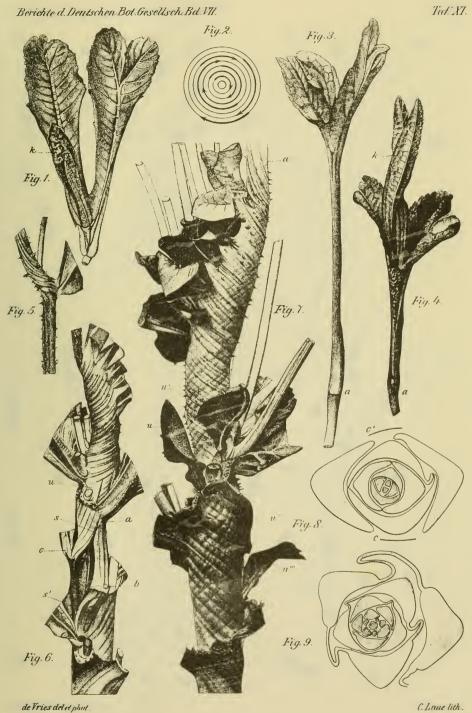
9. Querschnitt durch die noch sehr junge Stammspitze eines tordirenden Exemplares. In der Mitte die junge Inflorescenz. Die äusseren Blätter hängen in der Richtung der Spirale mit ihren Spreiten zusammen: die jüngeren sind vom Schnitt oberhalb dieses zusammenhängenden Theiles getroffen.

38. Hugo de Vries: Eine Methode zur Herstellung farbloser Spirituspräparate.

Eingegangen am 16. Juli 1889.

Viele Pflanzentheile nehmen, wenn man sie im frischen Zustande in Spiritus bringt, bald eine braune Farbe an. Die debei gebildeten Farbstoffe sind theils in Alcohol löslich, theils unlöslich. Die ersteren lassen sich durch wiederholtes Erneuern des Alcohols entfernen, die letzteren aber nicht. Sie machen viele Präparate, welche sonst eine Zierde der Sammlung sein würden, hässlich.

Seit einigen Jahren benutze ich, bei der Herstellung der Sammlung des hiesigen pflanzenphysiologischen Laboratoriums ein Verfahren, welches der Entstehung jener unliebsamen braunen Farbe in fast allen Fällen



C. Laue lith.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1889

Band/Volume: 7

Autor(en)/Author(s): de Vries Hugo

Artikel/Article: <u>Ueber die Erblichkeit der Zwangsdrehung. 291-298</u>