

wachsen.) Es spricht sich darin einerseits die schädliche Wirkung der Verwundung aus, welche später überwunden wird, andererseits waren die hier liegenden Teile bei der Verwundung auch älter als die weiter nach der Spitze zu liegenden, und deshalb weniger regenerationsfähig. Bei dem zweiten operierten Blatte waren die beiden Teilhälften ungleich ausgebildet: die eine hatte auf der Verletzungsseite außer einer verkrüppelten zwei normale neue Fiedern gebildet; die andere mehr seitlich stehende hier nur (nach einiger Zeit) eine Spreite entwickelt, aber keine Fiedern hervorgebracht. Vielleicht hat man es durch die Richtung, in welcher die Längsspaltung erfolgt, in der Hand, gleiche oder ungleich starke Teilhälften zu erzielen, sie werden gleich stark sein, wenn sie vom embryonalen Gewebe der Blattspitze gleich große Teile mitbekommen und beide die Verwundung gleich gut überstehen, bei ungleicher Teilung wird die kleinere Hälfte weniger ausgiebige Regeneration zeigen als die größere. Offenbar schließt sich das Verhalten dieser Blätter bei der Regeneration ganz dem für längsgeteilte Farnprothallien oben erwähnten an, ihr Verhalten ist aber ein besonders lehrreiches, weshalb hier noch kurz darauf eingegangen wurde, auch wird es für spätere Untersuchungen nicht unerwünscht sein, dass in *Pol. Heracleum* ein besonders günstiges Objekt nachgewiesen ist. Gabelung von Blättern tritt bei Farnen übrigens als „Mutation“ der gewöhnlichen Blattform sehr häufig ein, es handelt sich dabei aber nicht um traumatische Beeinflussung.

Die Mutationstheorie.

II. Teil.

Von Dr. J. W. Moll.

In einem früheren Aufsatz¹⁾ habe ich die Grundlagen der Mutationstheorie behandelt. Ich versuchte zu zeigen, dass die erblichen Abweichungen, welche zur Entstehung neuer Arten führen können, diejenigen sind, welche de Vries unter dem Namen von Mutationen zusammengefasst hat. Er rechnet dazu die sogenannten stoßweisen Abweichungen oder Sprungvariationen, welchen die meisten teratologischen Abweichungen sich anreihen, und ferner zumal die von ihm bei *Oenothera Lamarckiana* beobachteten Abweichungen, welche zu der Bildung einer Reihe neuer Formen führten. Ein Hauptergebnis dieser Betrachtungen war ferner, dass die sogenannte kontinuierliche oder fluktuierende Variabilität nicht zur Bildung neuer Artmerkmale führt. Bei statistischer Untersuchung zeigt sich diese Variabilität, welche allen Individuen gemeinsam ist, nur als Schwankung um einen Mittelwert, und zwar nach dem Gesetze der Wahrscheinlichkeitsrechnung.

1) diese Zeitschr., Bd. XXI, 1901, S. 257.

Seitdem hat de Vries wieder zwei Lieferungen seines Buches publiziert¹⁾, deren Inhalt ich jetzt besprechen will. Es werden darin die Mutationen sowohl nach ihrem Charakter als zumal auch nach dem Grade ihrer Erbllichkeit ausführlich untersucht.

Der Charakter der meisten aus *Oenothera Lamarckiana* entstandenen Mutanten ist, ebenso wie derjenige, der aus *Chelidonium majus* entstandenen *Chelidonium laciniatum* durchaus derjenige der in der Natur vorkommenden elementaren Arten; die Mutation hat das ganze Wesen der Pflanzen geändert, es ist etwas ohne Vorbild entstanden. Doch war das nicht bei allen *Oenothera*-Mutanten der Fall, denn die *O. nanella* war eine Zwergform, wie solche bei einer großen Menge anderer Pflanzenarten bekannt sind. Es bildet diese Pflanze eine Uebergangsform zu den eigentlichen Sprungvariationen, welche im Gartenbau eine so hervorragende Rolle spielen, denn auch diese wiederholen sich meistens bei sehr verschiedenen Arten. Und so wie die *Oenothera nanella* sich der Hauptsache nach nur durch ein einziges Merkmal, die Größe, von der Stammform unterscheidet, so bezieht sich auch bei den meisten gewöhnlichen Sprungvariationen die Abänderung nur auf ein einziges Merkmal, oft auf das Verschwinden desselben, zum Beispiel Farbe oder Behaarung, oft auch auf das regelmäßige Hervortreten eines sonst ganz oder teilweise latenten Merkmales, selten aber auf die Verstärkung eines schon vorhandenen. Es sind somit die durch Sprungvariation entstandenen Formen auch oft atavistischer Natur. Ueber diese Verhältnisse werde ich jetzt mehr eingehend zu berichten haben, und zumal werde ich ihre Bedeutung für die Artbildung untersuchen.

Aber, wie gesagt, wird in diesen Lieferungen des Buches in erster Linie der Grad der Erbllichkeit verschiedener Mutationen untersucht. Bei der allgemeinen Auseinandersetzung der Mutationstheorie wurden die vollkommen konstant erblichen Mutationen stark in den Vordergrund gestellt, und das war gewiss erlaubt, da solche sowohl bei *Oenothera Lamarckiana* wie bei den Sprungvariationen sehr viel vorkommen. So entstand die Vorstellung eines gewissen Gegensatzes zwischen Landwirtschaft und Gartenbau. Die erstere beschäftigt sich in erster Linie mit der Bildung veredelter Rassen durch Selektion kontinuierlicher Variationen; der Gartenbau aber mit Mutationen, die nur isoliert zu werden brauchen, ohne dass dabei Selektion eine große Bedeutung hat. Wenn diese Vorstellung auch ohne Zweifel im allgemeinen richtig ist, so werden wir jetzt sehen, dass die Ausnahmen von dieser Regel auch sehr zahlreich sind.

Schon in dem vorigen Aufsätze habe ich darauf hingewiesen, dass die Mutante, welche de Vries *Oenothera scintillans* genannt hat, keines-

1) Hugo de Vries. Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung von Arten im Pflanzenreich, I. Bd., zweite und dritte Lieferung. Leipzig, Veit & Komp., 1901.

wegs konstant erblich war, einmal nur 15% und höchstens 84%. Ich kann jetzt hinzufügen, dass es außerdem noch zwei andere, früher nicht von mir besprochene Mutanten der *Oenothera Lamarckiana* giebt, welche dieselbe Erscheinung zeigen. Es sind dies die *Oenothera elliptica*, welche bei Selbstbefruchtung nur 0.5—15% *elliptica*-Pflanzen liefert, sonst reine *Lamarckiana*, und die *Oenothera sublinearis*, deren Erblichkeit nur 10% beträgt. Die Ursachen dieser Erscheinung sind freilich vollständig unbekannt.

Aber ebenso giebt es neben den konstanten Sprungvariationen unserer Gartenpflanzen auch viele mit unvollkommener Erblichkeit. Einige dieser Fälle hat nun de Vries ausführlich untersucht, und es sind zumal die dabei gewonnenen Resultate, über welche ich hier zu berichten haben werde. Sie sind sehr lehrreich für die genauere Kenntnis des Wesens der Mutation.

Die Untersuchung fand stets mit Hilfe von Kulturversuchen statt, und zur Beurteilung der Resultate wurde fast ohne Ausnahme die statistische Methode angewandt. Diese Methode führt bei nicht konstanten Formen oft zu Kurven, welche den Charakter von Wahrscheinlichkeitskurven zeigen und von de Vries im allgemeinen als solche betrachtet werden. Solche Thatsachen führen uns also beim Studium der Mutationen in das Gebiet der fluktuierenden Variation zurück. Oder mit anderen Worten, wir werden erfahren, dass es aus Mutation hervorgegangene Merkmale giebt, welche nicht nur, wie gewöhnlich, nach Maß und Zahl fluktuierend variieren, sondern dieselbe Erscheinung auch zeigen in dem Grade ihrer unvollkommenen Erblichkeit. So können wir uns vorstellen, dass dem Gärtner, wenn er, von einer nicht vollkommen erblichen Mutation ausgehend, eine neue Form fixieren will, auch die fluktuierende Variation begegnet; er kann sich deshalb nicht mit einer einfachen Isolierung begnügen, sondern ist gezwungen, auch systematisch Selektion auszuüben.

Eine andere Reihe von Thatsachen, welche unsere Aufmerksamkeit sehr fesseln wird, bezieht sich auf die von de Vries gemachte Entdeckung, dass die fluktuierende Variation nicht nur von der Selektion, sondern auch von der Nahrung, im allgemeinsten Sinne von der Lebenslage, in hohem Grade und in ganz entsprechender Weise beeinflusst werden kann. Und dieses hat auch für die fluktuierende Variation des Grades der Erblichkeit seine Gültigkeit. Es erhellt daraus, dass auf das Hervortreten eines nicht vollkommen erblichen Merkmales in künftigen Generationen nicht nur durch Selektion, sondern auch durch die Nahrungsverhältnisse ein starker Einfluss geübt werden kann. Und zwar im allgemeinen in dieser Form, dass die Merkmale, welche die größte Neigung zur Latenz zeigen, sowohl durch gute Ernährung als durch Selektion der sie zeigenden Individuen emporgeführt werden können.

Noch eine andere Reihe von Thatsachen wird hier ausführlich besprochen werden müssen. de Vries hat nämlich durch seine Beobachtungen feststellen können, dass sich in dem Grade der Erbllichkeit eines durch Mutation entstandenen Merkmales bei verschiedenen Pflanzenarten, oft auch bei verschiedenen Rassen derselben Art gewisse Stufen unterscheiden lassen. Das heisst: das durch Mutation hervortretende Merkmal kann ein gewisses Mittelmaß in dem Grade seiner Erbllichkeit mitbringen, um welches fluktuierende Variation zwar stattfinden kann, aber welches nicht in Wirklichkeit überschritten werden kann, wenn nicht erst aufs neue eine Mutation stattgefunden hat. Eine solche kann dann das Mittelmaß des Grades der Erbllichkeit auf eine höhere oder niedere Stufe führen. Wir werden hauptsächlich zwei solche Stufen der Erbllichkeit kennen lernen; die sie zeigenden Rassen werden von de Vries zusammen als Zwischenrassen, bezw. als Halbrasse und Mittelrasse bezeichnet.

Das sind nun im allgemeinen die Hauptresultate der Untersuchung, welche in diesen Lieferungen des Buches besprochen werden. Zum besseren Verständnis der mitzuteilenden Thatsachen schien es mir nützlich, diese kurze Uebersicht des Inhaltes hier voranzuschicken.

Ich will jetzt zuerst den Einfluss der Nahrungsverhältnisse auf die fluktuierende Variation besprechen und den Zusammenhang zwischen Nahrung und Selektion. Dann werde ich eine Reihe von Thatsachen und Kulturversuchen behandeln, welche sich zumal auf Gartenvarietäten beziehen. Dabei wird der Charakter der Mutationen, durch welche sie entstanden sind, jedesmal hervorgehoben werden, aber insbesondere werden die Stufen der unvollkommenen Erbllichkeit dabei studiert werden müssen. Schließlich werde ich dann versuchen, zu zeigen, welche Bedeutung die gewonnenen Kenntnisse für unsere Ansichten in der systematischen Botanik haben können.

Der Einfluss der Ernährungsverhältnisse auf die fluktuierende Variation.

Die fluktuierende Variation kann sich bekanntlich auf zwei verschiedene Weisen zeigen, und zwar erstens nach Maß und Gewicht. Solche Variationen werden quantitative genannt; sie beziehen sich stets auf das mehr oder weniger Hervortreten eines anwesenden Merkmales. Zweitens aber kann die fluktuierende Variation nach Zahlen stattfinden, wie z. B. die Blütenzählungen Ludwig's zeigen. Das wird nach Bateson meristische¹⁾ Variabilität genannt. Es handelt sich dabei nicht um das mehr oder weniger Hervortreten eines Merkmales,

1) oder diskontinuierliche; diese Bezeichnung sollte jetzt aber nicht mehr in diesem Sinne benutzt werden, da sie im Zusammenhange mit der Mutationstheorie ohne Zweifel Verwirrung geben wird.

sondern um die Frage, ob gewisse Merkmale an bestimmter Stelle überhaupt sichtbar werden oder nicht. Man kann sich sehr gut vorstellen, dass auch in solchen Fällen die Verhältnisse so liegen, dass im allgemeinen ein gewisser Mittelwert erreicht wird, während die Schwankungen dem Gesetze des Zufalls gehorchen.

Nun haben die Untersuchungen von de Vries gelehrt, dass es noch andere Fälle giebt, welche, obgleich von der meristischen Variabilität verschieden, sich dennoch dieser eng anschließen. Und zwar sind das diejenigen Fälle, in denen man durch Mutation aktivierte Merkmale hat, welche aber nicht vollkommen erblich sind. Die Gartenvarietäten mit gefüllten Blüten, welche durch Umwandlung von Staubfäden in Petalen entstehen, liefern davon oft schöne Beispiele. Denn in weitaus den meisten Fällen bleiben in allen oder fast allen Blüten mehrere, oft viele Staubfäden ungeändert. Die Schwankungen in der Zahl der Blumenblätter schließen sich hier also zwar den meristischen Variationen an, aber sind doch auch wieder davon verschieden, weil sich hier ein neues Moment hineinschiebt. Es handelt sich hier bei der Bildung der überzähligen Petalen nicht nur um die Frage, ob gewisse Merkmale an bestimmter Stelle sich entfalten werden oder nicht, sondern auch um die Frage, ob gewisse Merkmale, welche die Bildung eines Blumenblattes bedingen, sich an einer Stelle entfalten werden, wo bei der Stammart nur die Bildung eines Staubfadens stattfindet. Die Mutation hat also hier die Möglichkeit geschaffen, dass Petalen sich an der Stelle der Staubfäden entwickeln, und ist das ein für allemal geschehen, so hat man die petalomane Form, welche nur Blumenblätter hervorbringt. Aber ist, wie bei den meisten gefüllten Varietäten, das Mutationsmerkmal nur teilweise erblich, so kann manchmal bei der Bildung eines gewissen Gliedes ein Antagonismus, ein Streit bestehen zwischen den zwei bei der reinen Art aktiv vorhandenen Merkmalen, von denen aber das eine sonst an dieser Stelle sich nie entfaltet. Man kann sich leicht vorstellen, wie auf diese Weise Verhältnisse entstehen, in denen gewöhnlich eine bestimmte mittlere Zahl von Staubfäden in Petalen ungeändert wird, aber zufällige Umstände auch in manchen Fällen die Wage nach der einen oder der anderen Seite überschlagen lassen können. So scheint es sich nun in der That zu verhalten, denn de Vries zeigt uns, dass bei statistischer Untersuchung in solchen Fällen Kurven hervorgehen, welche in ihrem Charakter den Quetelet-Galton'schen ähnlich sind. Diese Kurven kann man also als solche den Wahrscheinlichkeitskurven zur Seite stellen, und es steht nichts der Auffassung entgegen, die ganze Erscheinung als der fluktuierenden Variation angehörig zu betrachten. Nur soll man sich Rechenschaft geben, dass die betreffenden Erscheinungen verschieden sind und dass bei den jetzt betrachteten eine größere Komplikation stattfindet. Es handelt sich eben in beiden Fällen um

ein Hasardspiel, aber das zuletzt besprochene ist mehr verwickelter Natur.

Nun können wir noch einen Schritt weiter gehen. Es kommen nämlich auch Mutationen vor, bei denen es sich nicht um das Hervortreten normaler, aktiver Merkmale an ungewohnten Stellen handelt, sondern um die Aktivierung solcher, welche in der reinen Art nur latent vorhanden sind und ihre Anwesenheit nur durch ein höchst seltenes, unregelmäßig periodisches Hervortreten verraten. Aber auch hier braucht das durch Mutation aktivierte Merkmal keineswegs konstant erblich zu sein, wenn es auch in den Erben regelmäßig hervortritt. Wir werden z. B. eine Rasse der *Plantago lanceolata* kennen lernen, welche de Vries gezüchtet hat und in welcher die Blütenähren oft, wenn auch keineswegs immer, verzweigt sind. Das ist eine durch Mutation entstandene Rasse, und die Mutation bestand in der Aktivierung eines latenten Merkmals, denn verzweigte Aehren kommen auch in der Natur gelegentlich bei dieser Pflanze vor. Es ist selbstverständlich, dass in solchen Fällen wieder die oben erörterten Verhältnisse obwalten können. Der Unterschied ist nur, dass es sich hier um einen Antagonismus zwischen einem in der Stammart normalen und einem in derselben latenten Merkmal handelt. Sonst ist alles dasselbe, die Wahrscheinlichkeitskurven zeigen sich hier ebensogut; nur beziehen sie sich hier auf ein wieder etwas anders zusammengesetztes biologisches Spiel.

Es ist kaum nötig, zu bemerken, dass dieselben Verhältnisse des Zufalls sich wiederholen können, wenn die Mutation nur in dem Uebergange eines sonst aktiven Merkmals in den Zustand der teilweisen Latenz besteht, wie wir solches bei buntblättrigen Pflanzen finden werden.

In allen diesen drei letzteren Fällen hat man also die fluktuierende Variation der Erblichkeit eines durch Mutation unvollständig aktivierten Merkmals. Unter bestimmten Umständen hat die Erblichkeit dann einen gewissen, bei der Mutation bestimmten Mittelwert, dem aber durch zufällige kleinere Ursachen nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeitsrechnung etwas zugefügt oder abgezogen werden kann, so dass die statistische Untersuchung eine Quetelet-Galton'sche Kurve, sei es auch oft von besonderer Form, ergibt.

Man kann also einsehen, dass die fluktuierende Variation bei der Vererbung der nicht vollkommen erblichen, durch Mutation hervorgerufenen Merkmale eine Rolle spielt, und somit ist es deutlich, dass eine Untersuchung der Ursachen, welche die fluktuierende Variabilität beherrschen, auch für die Mutationstheorie von sehr großer Bedeutung ist. de Vries sucht nun diese Ursachen in der Lebenslage der verschiedenen Individuen, was man auch deren Nahrungsverhältnisse im ausgedehntestem Sinne des Wortes nennen kann, nicht nur die Menge

der angebotenen Nahrung, sondern auch alles, was für deren Gedeihen vorteilhaft oder nachteilig sein kann, wie viel oder wenig Licht, höhere oder niedere Temperatur, mehr oder weniger geschützter Standplatz u. s. w.

Er hat den experimentellen Beweis geliefert, dass in allen von uns unterschiedenen Fällen der fluktuierenden Variation die Verschiedenheiten der Lebenslage in erster Linie die Variation bedingen und jeder individuellen Pflanze ihren Platz in der Kurve anweisen; und weiter, dass die Selektion im Wesen der Sache nichts anderes ist als die Wahl von Individuen, deren Nahrung einen bestimmten Wert erreicht hat; in Gartenbau und Landwirtschaft zumeist von gut genährten. Des weiteren haben seine Versuche gelehrt, dass in den Fällen, wo antagonistische Merkmale bei der Vererbung einen Wettkampf führen, die gute Ernährung und die Selektion kräftiger Individuen im allgemeinen die latenten, also schwächeren, und auch die systematisch jüngeren, noch nicht so lange zum Wesen der Art gehörigen Merkmale begünstigt auf Kosten der aktiven, gewöhnlich kräftigeren und der systematisch älteren Merkmale.

Fangen wir mit der fluktuierenden Variation nach Maß und Gewicht an. Hier liegt es natürlich sehr auf der Hand, zu meinen, dass starke Ernährung und Selektion stark genährter Individuen die Variation nach der positiven Seite begünstigen werden und umgekehrt. Fortwährende Selektion ist dann eigentlich die Benutzung auch der am besten genährten Vorfahren, und mit dieser Auffassung ist die Beobachtung sehr gut im Einklang, dass durch Selektion sehr bald das überhaupt erreichbare erreicht wird, denn das muss offenbar auch bei guter Ernährung der Fall sein. Weiter ist es bekannt, dass z. B. der englische Züchter Hallet seine veredelten Rassen landwirtschaftlicher Pflanzen fast nur durch überaus starke Ernährung einzelner Individuen hergestellt hat.

de Vries hat aber den exakten Beweis durch sehr merkwürdige Versuche über die Fruchtlänge von *Oenothera Lamarckiana* und *rubrinervis* geliefert. Die Fruchtlänge beider zeigte sich bei statistischer Untersuchung als die gleiche; sehr deutlich und mit gleicher Amplitude fluktuierend variierend. Der Einfluss der Ernährung und Selektion trat nun deutlich hervor als bei 38 Pflanzen nicht nur die Fruchtlänge, sondern auch die Dicke der Frucht und die Länge und Dicke des Stengels gemessen wurden. Im allgemeinen fand man bei den einzelnen Pflanzen Schwankungen dieser Werte im gleichen Sinne, so dass man sie in ungefähr derselben Reihenfolge ordnen konnte, entweder nach der Fruchtlänge oder nach einem der anderen Werte.

Aber auch Kulturversuche wurden angestellt, und es wird gut sein, hier sogleich mitzuteilen, dass diese, wie auch alle anderen Versuche derselben Art nicht nur zu ihren speziellen Resultaten, sondern im

allgemeinen zur Feststellung zweier Sätze führten: 1. je jünger die Pflanze ist, desto größer ist der Einfluss äußerer Umstände auf die Stelle, welche sie in der Kurve einnehmen wird, und im Zusammenhange damit: 2. die Ernährung der Samen auf der Mutterpflanze hat oft mehr Einfluss als diejenige der aus den Samen aufgehenden Keimpflanzen oder der noch späteren Stadien. Aus diesem letzteren Satze ergibt sich was de Vries „das Prinzip der Düngung der Mutterpflanzen“ nennt, ein Prinzip, welches bei Selektionsversuchen von der größten Bedeutung ist.

Für die Versuche über die Fruchtlänge wurden nun zwei Kulturen gemacht, die eine mit negativer, die andere mit positiver Selektion, aber beide mit starker Düngung. Als die Kurven der Fruchtlänge bei den Nachkommen ermittelt waren, zeigte sich in beiden Fällen ein Fortschritt, und zwar bei positiver Selektion nur wenig mehr als bei negativer. Der Einfluss der Nahrung zeigte sich hier also als überwiegend, und dieser Einfluss zeigte sich noch stärker in einem weiteren Kulturversuche mit *Oenothera rubrinervis*, in dem keine Selektion stattfand, aber die Düngung der Keimpflanzen eine überaus starke war, noch viel stärker als in den vorigen Kulturen. Hier war der Fortschritt in der Fruchtlänge weitaus am stärksten. Die nachstehende Tabelle der gewonnenen Zahlen wird das Ergebnis der Versuche veranschaulichen:

<i>Oenothera Lamarckiana</i>	Mittlere Fruchtlänge
Ursprüngliche Form	25.2 mm
Langfrüchtige Rasse	31.6—33.4 „
Kurzfrüchtige Rasse	24.2—29.9 „
<i>Oenothera rubrinervis</i>	
bei starker Düngung der Keimpflanzen	38.3 „

Uebrigens blieben in allen Fällen die Kurven symmetrisch: es fand also nicht eine Verschiebung nur des Gipfels, also nur der mittleren Fruchtängen statt, sondern alle Individuen wurden im gleichen Sinne beeinflusst, so dass die ganze Kurve sozusagen fortgeschoben wurde. Die Amplitude der Variation war ziemlich bedeutend zugenommen bei der kurzfrüchtigen Rasse, wo Selektion und Düngung im entgegengesetzten Sinne wirkten. Und das lässt sich auch ganz gut verstehen, denn diese entgegengesetzte Wirkung bedeutet größere Verschiedenheit der äußeren Umstände.

Man sieht also, dass hier durch starke Ernährung allein dasselbe erreicht werden konnte, was sich durch positive Selektion erreichen lässt, nämlich eine langfrüchtige, veredelte Rasse; und dass negative Selektion diese Wirkung beeinträchtigen konnte, wie wir das weiter unten noch deutlicher sehen werden.

Wir gehen nun zu den Fällen der fluktuierenden Variation nach der Zahl über. Aus der Litteratur sind verschiedene Fälle bekannt,

die auf eine Abhängigkeit dieser Form der Variation von Ernährungsverhältnissen hinweisen. Goebel fand bei *Agrimonia Eupatorium* die unteren, am besten ernährten Blüten viel reicher an Staubfäden wie die oberen. Bei den Zuckerrüben sind die am besten ernährten Knäuel des Stammes reicher an Samen wie die schwächeren. MacLeod sah, wie bei der Kornblume die Zahl der Randblüten steigt und sinkt mit der kräftigeren oder schwächeren Entwicklung der Pflanze oder des Zweiges. de Vries selbst hatte schon früher Versuche mit der Composite *Othoma crassifolia* beschrieben, welche beweisen, dass die Zahl der Zungenblüten bei schwächerer Ernährung abnimmt. Hier werden nun Kulturversuche beschrieben über die Zahl der Schirmstrahlen bei Umbelliferen (*Anethum graveolens* und *Coriandrum sativum*) und über die Zahl der Zungenblüten bei Compositen (*Chrysanthemum segetum*, *Coreopsis tinctoria*, *Bidens grandiflora* und *Madia elegans*).

Die Untersuchungen Ludwig's haben ergeben, dass diese Zahlen nach dem Quetelet-Galton'schen Gesetze variieren. de Vries richtete nun seine Versuche derart ein, dass immer gute Ernährung mit Selektion in negativer Richtung kombiniert wurde. Das Resultat war, dass die Folgen beider sich in der That kombinieren lassen, woraus erhellt, dass Selektion und Ernährung Faktoren gleicher Ordnung sind. Der Erfolg der Kombination war übrigens je nach den Pflanzen verschieden, und zwar zeigten sich die a priori möglichen Fälle alle drei.

Beim Dill (*Anethum graveolens*) wurde die Selektionswirkung durch die Ernährung übertroffen. Die Mittelzahl der Strahlen bei aus Handelsamen erzogenen Pflanzen war 18.3; diese Zahl wurde in der ersten Generation des Versuchs 21.2, in der zweiten 25.2. Gleichgewicht zwischen Ernährung und Zuchtwahl war der Erfolg bei *Chrysanthemum segetum*, *Coreopsis tinctoria* und *Bidens grandiflora*. Die Mittelzahlen für die Zungenblüten waren und blieben hier respektive 13, 8 und 5, während doch wenigstens bei *Chrysanthemum* die Keimkraft und die individuelle Kraft der ganzen Kultur durch die gute Ernährung bedeutend zunahm. Der Einfluss der Selektion aber überwog bei *Coriandrum sativum* und *Madia elegans*. Der Mittelwert der Schirmstrahlen sank bei *Coriandrum* von 5.1 auf 4.3, während bei *Madia* dieser Wert für die Strahlenblüten von 18.9 zu 17.9 verringert wurde.

Wir gehen jetzt zu dem weiteren Falle der fluktuierenden Variation über, wo infolge einer Mutation normale, aktive Merkmale der Pflanze antagonistisch auftreten an Stellen, wo sie sonst nicht vorkommen, wie das bei gefüllten Blüten bei Umwandlung der Staubfäden in Petalen vorkommen kann. Ein anderes schönes Beispiel einer solchen Mutation bietet *Papaver somniferum polyccephalum*, eine Abart, bei der sich an Stelle der Staubfäden überzählige Karpelle entwickeln können, so dass die normal ausgebildete Frucht von einem Kranze kleiner

Früchtchen umgeben erscheint. Mit dieser Pflanze hat de Vries sehr interessante Versuche über den uns hier beschäftigenden Gegenstand angestellt.

Die Ausbildung der Anomalie ist bei dieser Pflanze eine sehr variable; es giebt Früchte, welche von 150 Nebenkarpellen umgeben sind, aber auch solche, bei denen nur einzelne Rudimente vorkommen. Variationskurven hat de Vries hier nicht ermittelt, aber diese sind auch überflüssig, wenn die Unterschiede so groß sind, dass sie ohne weiteres klar vor Augen liegen. So verhält es sich hier. Züchtet man die Pflanzen bei weitem Stande, sonniger Lage, starker Düngung und gleichmäßiger Feuchtigkeit, so ist die mittlere Zahl der Nebenfrüchtchen auf den Beeten eine sehr bedeutende, während man dieselbe bei entgegengesetzter Behandlung so herabsetzen kann, dass man die Pflanzen kaum als der monströsen Rasse angehörig erkennen würde. Ordnet man die Pflanzen einer Kultur nach ihrer Höhe, nach der Dicke des Stengels, namentlich nach Größe und Gewicht ihrer Früchte, so wird man in der Reihe aufsteigend auch die Zahl der Nebenfrüchtchen sich regelmäßig vergrößern sehen.

Es zeigt sich hier somit der überwiegende Einfluss der Lebenslage auf die fluktuierende Variation der Erblichkeit. Dennoch kann der Einfluss der guten Ernährung sich nur äußern, wenn dieselbe stattfindet zur Zeit, wo die Staubblätter und Karpelle angelegt werden. Etwa in der sechsten Woche nach der Keimung werden die Nebenkarpelle und die Staubblätter als kleine Wülstchen in den Blütenknospen angelegt. Wenn man nun die Keimpflanzen etwa zur Zeit, als das zweite oder dritte Blatt sich gebildet hat, verpflanzt, so erreicht man dadurch eine herabgesetzte Ernährung während der Zeit, in der über den Charakter der Staubfädenanlagen entschieden wird, und dadurch wird die Ausbildung von Staubfäden auf Kosten derjenigen von Karpellen begünstigt. Es giebt somit während der Entwicklung der Blüten eine sogenannte empfindliche Periode des uns hier beschäftigenden Merkmals, und es hängt von der Ernährung eben in dieser Periode ab, welches der beiden antagonistischen Merkmale den Sieg davontragen wird: bei guter Ernährung ist dies das an dieser Stelle gewöhnlich latente Merkmal, bei schlechter das gewöhnlich dort aktive und normale. Ist während der empfindlichen Periode die Bildung von Nebenkarpellen unterdrückt worden, so kann man die verpflanzten Keimlinge nachher durch starke Düngung zu Prachtpflanzen erziehen, aber diese bringen doch fast nur Staubfäden und nur vereinzelte Nebenfrüchtchen hervor.

Ein anderes Beispiel liefert uns die von de Vries gezüchtete Rasse *Ranunculus bulbosus semiplenus*, mit, wie der Namen aussagt, wenig gefüllten Blüten. Im Mittel sind hier 4—5 Staubfäden in Petalen verwandelt, so dass die ganze Anzahl der letzteren 9—10 be-

trägt, während überhaupt Schwankungen zwischen 5 und 31 Petalen vorkommen können. Diese Rasse wurde von ihm bei Hilversum wildwachsend gefunden; sie ist durch Mutation entstanden aus der gewöhnlichen fünfzähligen Art. Auch hier hat die Lebenslage sehr bedeutenden Einfluss auf die Frequenz des Auftretens der Anomalie. Als die Pflanzen auf einem Sandbeete und in gewöhnlicher Gartenerde kultiviert wurden, zeigte sich bei Zählung der Petalen vieler Blüten folgender Unterschied in Prozente ausgedrückt:

Anzahl der Blumenblätter	5	6	7	8	9	10			
Auf dem Sandbeete	73	23	4	0	0	0			
Auf Gartenerde	53	26	14	5	1	1			

Es kommen auf Gartenerde viel mehr und auch stärker gefüllte Blumen vor.

Denselben Erfolg hatte ein Kulturversuch auf nicht gedüngtem und stark gedüngtem Gartenboden. Die Zahlen waren hier folgende:

Blumenblätter	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
Ohne Dünger	12	15	25	21	12	10	3	1	1	0%	
Mit Guano	14	15	17	21	14	9	4	3	2	1%	

Auch wurden 6 Pflanzen, deren mittlere Petalenzahl pro Blüte in 1892 bestimmt war, in 1893 in sehr trockenen Boden übergepflanzt, und als diese Zahl jetzt wieder bestimmt wurde, war sie in allen Fällen bedeutend niedriger, das mittlere Verhältnis war etwa wie 9:7.

Noch andere bei dieser Pflanze beobachteten Thatsachen finden ihre Erklärung, wenn man annimmt, dass gute Ernährung einen fördernden Einfluss auf die Anomalie ausübt. Bei den im August blühenden Pflanzen waren die Blüten im allgemeinen ärmer an Petalen wie bei den im September blühenden. Es hatten also die später keimenden Samen Pflanzen mit mehr gefüllten Blüten geliefert. Man könnte dies nun einfach dadurch erklären wollen, dass diese später keimende Samen bessere Erben wären, aber im Zusammenhange mit den sonstigen Thatsachen wird man wohl nicht ganz fehlgehen, wenn man die Erseheinung wenigstens zum Teil der besseren Ernährung bei der Keimung in schönem, warmem Wetter zuschreibt. Eine andere bemerkenswerte Thatsache kam heraus, als die Petalenzahl bei vielen Blüten am ursprünglichen Standorte bei *Hilversum* wiederholt bestimmt wurde. Viele Exemplare zeigten meistens nur fünfzählige und nur an gewissen Tagen pleiopetale Blüten. Es weist dieses darauf hin, dass an bestimmten Tagen bei schönem Wetter die Blüten, welche gerade in der empfindlichen Periode der Staubgefäße sich befinden, in der Ausbildung der Anomalie begünstigt werden.

Sieht man also in diesen Fällen das durch Mutation an ungewohnter Stelle aktivierte, aber sonst normale Merkmal durch günstige Lebenslage an diesen Stellen leichter sichtbar werden, so wollen wir

jetzt die Fälle betrachten, wo Antagonismus zwischen aktiven und mehr oder weniger latenten Merkmalen besteht. Hier kommen zuerst atavistische Erscheinungen in Betracht, welche bei vielen wildwachsenden und kultivierten Pflanzen vorkommen, und wo systematisch ältere mit systematisch jüngeren Merkmalen um den Vorrang streiten; ferner auch solche Fälle, in denen es sich um Anomalien handelt, welche zwar selten vorkommen, aber doch oft genug, um an ihr konstantes Vorkommen im latenten Zustande bei der betreffenden Pflanze zu glauben; schließlich auch die Fälle, in denen ein sonst latentes Merkmal durch Mutation mehr oder weniger aktiviert ist.

Fangen wir mit den atavistischen Erscheinungen an, bei denen der bekannte Satz gilt, dass jede Beeinträchtigung die Neigung zum Atavismus erhöht.

Das will in anderen Worten sagen, dass bei schlechter Ernährung die systematisch älteren und nur teilweise latent gewordenen Charaktere bevorzugt werden. Beispiele davon giebt es verschiedene, und die schönsten werden von denjenigen Fällen gebildet, in denen die Pflanzen in ihrer Jugend eine andere Form der Blätter zeigen, als im späteren Leben. Goebel fand, dass bei *Campanula rotundifolia* die Blätter der Blütenstengel bei schlechter Ernährung aus der schmalen zu der herzförmigen Gestalt zurückkehren und dass die phyllodientragenden Akazien nicht nur in der Jugend, wenn sie noch schwach sind, sondern auch unter ungünstigen Bedingungen zur Bildung zusammengesetzter Blätter neigen. Bei *Eucalyptus globulus* und *Acacia cornigera* zeigen sich die Jugendblätter nicht nur im frühen Lebensalter, sondern auch, wenn die Stämme nach Beschneiden neue Triebe hervorbringen. Auch Coniferen kann man nach Beißner durch ungünstige Lebenslage dazu bringen, zeitlebens nur Jugendblätter zu bilden. de Vries selbst beobachtete bei der Keimung der Kartoffelsamen etwas ähnliches: die jüngsten Blätter der Keimpflanzen sind immer einfach, und je nachdem die Pflanze stärker wird, kommt bei den späteren Blättern die zusammengesetzte Form mehr und mehr zur Entfaltung. Bei schlechter Ernährung kommt es aber oft vor, dass auf zusammengesetzte Blätter wieder einfache folgen.

Ganz ebenso verhält es sich bei den seltenen Anomalien, die meist latent bleiben und nur gelegentlich hervortreten. *Zea Mais* bildet mehr zweigeschlechtliche Blütenstände, wenn man sie bei hoher Temperatur keimen lässt; bei einer regelmäßig viele Becher tragenden Linde sah de Vries dieselben nur an der besonnten Seite, nicht an den von anderen Bäumen beschatteten Aesten auftreten. Hierher gehört ohne Zweifel auch die bekannte Erscheinung, dass bestimmte Jahre im Gegensatze zu anderen auffallend reich an Anomalien sind; gewiss hängt das auch mit einer besseren Ernährung, je nach den günstigeren Witterungsverhältnissen zusammen. Versuche über diesen Gegenstand

hat de Vries nicht nur mit verschiedenen Monstrositäten, wie Zwangsdrehungen und Fasciationen, sondern auch mit einem *Trifolium repens* angestellt, welches durchwachsene Schirme zeigte. Ein Teil dieser Pflanzen wurde auf guter Gartenerde gezogen und gab etwa 12% durchwachsene Schirme, während auf dürrem Sandboden gezogene Pflanzen deren nur 6% gaben.

Schließlich will ich hier einen Ernährungsversuch beschreiben, welchen de Vries mit *Trifolium pratense quinquefolium* angestellt hat, einer von ihm gewonnenen Rasse durch Mutation aus dem gewöhnlichen Rotklee entstanden. Sie bringt sehr oft fünfzählige, ja selbst siebenzählige Blätter hervor, und de Vries betrachtet das als einen Rückschlag zum gefiederten Blatte der Papilionaceen. Ich werde weiter unten über diese Pflanze noch ausführlich berichten und weise jetzt nur darauf hin, dass das neue Merkmal keineswegs konstant erblich ist, sondern immer antagonistisch mit dem dreizähligen Blatte vorkommt. Hier wurde nun in einem bestimmten Versuche die oben beschriebene Düngung der Mutterpflanze angewandt. Eine erwachsene Pflanze, deren Nachkommen die Anomalie deutlich gezeigt hatten, wurde in zwei Teile gespalten; die eine Hälfte kam auf schlechten Sandboden, die andere auf gute Gartenerde. Im Laufe des Jahres zeigte sich bei beiden Hälften kein Unterschied, sie brachten eine ungefähr gleiche Zahl mehrscheibiger Blätter hervor. Anders verhielt es sich aber als ihre Samen im nächsten Jahre aufgingen. Nun trat ein bedeutender Unterschied hervor, da unter den Samen vom Gartenboden 30% gute Erben waren, unter den Samen vom Sandboden nur 24%. Als nachher von jeder Sorte die zehn besten Exemplare auf das Verhalten ihrer Blätter statistisch untersucht wurden, erhielt man Kurven, in denen für die Anzahl der Spreiten pro Blatt das Maximum für die Samen vom Gartenboden auf 7, für die Samen vom Sandboden auf 3 lag. Auch in solchen Fällen begünstigt also die gute Lebenslage die Anomalie.

Wenn nun in allen untersuchten Fällen die Ernährungsverhältnisse einen so bedeutenden Einfluss auf die Erblichkeit der Anomalien bei ganzen Generationen von Pflanzen haben, so fragt es sich weiter, inwiefern bei der einzelnen Pflanze sich vielleicht auch etwas derartiges offenbaren kann. Es sind nämlich (die Ernährungsverhältnisse der gleichartigen Teile einer Pflanze, je nachdem sie früher oder später entstehen, oft sehr verschiedene, und es zeigt sich hier z. B. in der Größe der Teile oft eine gewisse Periodicität; die zuerst gebildeten Teile sind im allgemeinen schwächer, die späteren nach und nach stärker bis zu einem bestimmten Maximum, die noch späteren nach und nach wieder schwächer ausgebildet. Auch für die ganze Pflanze giebt es eine solche Periodicität der Ernährung je nach ihrem Alter.

Es fragt sich deshalb, ob auch bei den Anomalien eine gewisse Periodicität sich nachweisen lässt in dem Sinne, dass bei einer Pflanze die am kräftigsten ausgebildeten Teile mehr zu der Anomalie neigen und dieselbe sich in dem Lebensalter, wo die Entwicklung der Pflanze ihren Höhepunkt erreicht, auch am meisten zeigen wird.

Beides trifft zu nach den Versuchen, welche de Vries darüber angestellt hat, wie die Besprechung einiger Beispiele uns zeigen wird.

Die oben schon erwähnte Rasse *Trifolium pratense quinquefolium* zeigt an manchen Zweigen die Erscheinung, dass die ersten schwächeren Blätter dreizählig, die mittleren vier bis siebenzählig sind, während nach der Spitze des Zweiges zu die Zahl der Blättchen wieder abnimmt. Dieselbe Periodicität findet man auch bei den Blättern der Wurzelrosette, und auch die unteren Zweige der Pflanze sind weniger reich an überzähligen Blättern als die stärkeren höherstehenden. Das heißt also: an den am besten genährten Teilen ist die Neigung zur Anomalie am stärksten ausgesprochen. Wird nun die ganze Pflanze sehr stark genährt oder findet Selektion starker Individuen statt, so wird voraussichtlich die Zone, welche so stark genährt ist, dass sie eine Prädisposition für die Anomalie besitzt, sich sowohl nach oben wie auch nach unten ausbreiten; und somit wird sich bei der Entwicklung der Keimpflanze die Anomalie schon früher zeigen. So fand de Vries denn auch in der That bei seinen Veredlungsversuchen Individuen, welche die Anomalie schon als Keimpflanze erkennen ließen, bei denen selbst das gewöhnlich einfache Primordialblatt, das erste Blatt über den Cotyledonen, dreizählig war. Solche Pflanzen zeigten sich dann bei weiterer Entwicklung ohne Ausnahme besonders reich an überzähligen Blättern. Es war diese Erscheinung bei den Keimpflanzen sogar, als die Veredlung einen gewissen Grad erreicht hatte, so gewöhnlich, dass de Vries darauf eine Methode der Selektion der Keimpflanzen gründen konnte. Er brauchte also bei der Wahl der guten Erben in seinen Kulturen nicht mehr zu warten, bis die Pflanzen erwachsen waren, und es braucht kaum bemerkt zu werden, dass dadurch eine sehr scharfe Auslese bei beträchtlich weniger Arbeit möglich wurde.

Ein anderes Beispiel dieser Periodicität liefert die oben schon genannte *Plantago lanceolata ramosa*, eine Rasse, über welche ich unten noch ausführlicher sprechen werde, und welche in vielen Fällen verzweigte Blütenähren hervorbringt. Hier fand de Vries, dass die Anomalie erst erscheint in einer Periode als die Pflanzen kräftiger werden, im Sommer ist die Zahl der verzweigten Ähren am größten, um im Herbst wieder zu sinken; im zweiten Sommer aber, wenn die Pflanzen sehr stark werden, erreicht die Anomalie ihren Höhepunkt, so dass oft nur verzweigte Ähren vorkommen.

Auch das Auftreten gefüllter Blüten findet oft periodisch statt: die ersten Blüten einer Pflanze sind dann einfach, die späteren nach und nach mehr gefüllt, die Herbstblüten wieder weniger. So ist es eine bekannte Thatsache, dass man bei verschiedenen gefüllten Begonien nur von den Herbstblüten Samen gewinnen kann.

Es würde mich zu weit führen, von den vielen Beispielen dieser Art, welche de Vries zusammengebracht hat, noch andere zu behandeln, aber die hier besprochenen werden den Leser überzeugen, dass im Zusammenhange mit der Ernährung eine Periodicität in dem Erscheinen mehr oder weniger latenter Merkmale besteht.

Zusammenfassend kommen wir also zu dem Resultate, dass bei der fluktuierenden Variation Ernährungsverhältnisse die Hauptursachen der Verschiedenheiten darstellen; von diesen hängt es ab, welchen Mittelwert ein Merkmal unter bestimmten Verhältnissen annehmen wird und welchen Platz ein bestimmtes Individuum in der Kurve einnehmen wird. Die Selektion bestimmter ausgebildeter Individuen ist nur die Wahl bestimmter ernährter Individuen, und zwar in der Praxis meist der am besten ernährten. Auch sahen wir, dass gute Ernährung zum Sichtbarwerden von Merkmalen führt, welche sonst unsichtbar bleiben würden, und zwar ist dies besonders der Fall bei der fluktuierenden Variation nach der Zahl, und bei der fluktuierenden Variation der Erbllichkeit teilweise latenter Merkmale. In den letztgenannten Fällen fängt man in der Praxis oft mit zufällig gefundenen Minusvarianten an, und sucht man jetzt durch Selektion das Merkmal mehr auszubilden, so gelingt das sehr rasch, weil man im Grunde der Sache nur eine Regression zum Mittelwerte des Merkmals zu stande bringt. Bei Gartenpflanzen findet solches oft statt, aber selbstverständlich meint der Züchter, dass es ein Fortschritt ist den er gemacht hat.

(Fortsetzung folgt.)

Ein für Deutschland neuer Süßwasserschwamm

(*Carterius Stepanowi* Dyb.).

Nebst Beobachtungen über eine mit demselben symbiotisch lebende Alge

(*Scenedesmus quadricauda* Bréb.).

Von **Robert Lauterborn.**

In seinen 1895 erschienenen „Spongillidenstudien III“ zählt Weltner¹⁾ für das Gebiet des Deutschen Reiches fünf Arten von Süßwasser-

1) Ich bin diesem trefflichen Kenner der Spongillen zu aufrichtigem Danke verpflichtet, sowohl für die Bestätigung meiner Bestimmung als auch für seine so wertvolle Unterstützung bei Beschaffung der sehr zerstreuten Litteratur über *Carterius*.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [22](#)

Autor(en)/Author(s): Moll J. W.

Artikel/Article: [Die Mutationstheorie. 505-519](#)