

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland

Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

37. Band

April 1917

Nr. 4

ausgegeben am 30. April

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einzusenden zu wollen

Inhalt: Th. J. Stomps, Über die verschiedenen Zustände der Pangene. S. 161.
E. Mohr, Über das „Knaeken“ bei einigen Paarhufern, besonders beim Renntier. S. 177.
J. Schaxel, Mechanismus, Vitalismus und kritische Biologie. S. 188.
G. Steiner, Über das Verhältnis der marinen freilebenden Nematoden zu denen des Süßwassers und des Landes. S. 196.
Referate: E. Wasmann, Die Neuauflage des „Tierbuches“ Albert des Großen. S. 210. — Brehm's Tierbilder. S. 215. — Dahl, Fr., Die Asseln oder Isopoden Deutschlands. S. 216.

Über die verschiedenen Zustände der Pangene.

Von Theo J. Stomps, Amsterdam.

§ 1. Einleitung.

Es ist gegenwärtig Gemeingut unseres Wissens geworden, daß man sich die einzelnen erblichen Eigenschaften der Organismen an bestimmte stoffliche Teilchen in deren Protoplasten, Pangene genannt, gebunden denken muß. Eine einzige sichtbare Eigenschaft kann von einem einzigen solchen Teilchen getragen werden, aber auch mehrere Eigenschaften können durch die Anwesenheit eines einzigen Pangens hervorgerufen werden, und schließlich ist es auch möglich, daß, manchmal in sehr verwickelter Weise, mehrere Pangene zusammen das Auftreten einer einzigen sichtbaren Eigenschaft bedingen. Es ist das große Verdienst von de Vries, daß er, zuerst durch seine „Intracelluläre Pangenesis“ (1889), dann durch „Die Mutationstheorie“ (1901—1903) diesen Satz, „daß die Eigenschaften der Organismen aus scharf voneinander unterschiedenen

Einheiten aufgebaut sind¹⁾, zur allgemeinen Anerkennung geführt hat. Die Ausarbeitung, durch zahlreiche Forscher, der Mendel'schen Bastardlehre in den letzten Jahren hat dann namentlich manches ans Licht gebracht über die Art und Weise, wie man sich vorstellen soll, daß verschiedene Eigenschaften von einzelnen Pangenen oder von Pangenkombinationen zum Vorschein gerufen werden.

Weniger allgemein bekannt ist es, daß die stofflichen Träger der erblichen Eigenschaften, die Pangene, in sehr verschiedenen Zuständen vorkommen können. Es ist hierüber, daß ich in diesem Aufsatz einiges mitteilen möchte, und zwar beabsichtige ich im besonderen, auf einen neuen, bis jetzt übersehenen Zustand die Aufmerksamkeit zu lenken.

Schon in seiner „Intracellulare Pangenesis“ weist de Vries darauf hin, daß man neben dem aktiven oder normalen einen inaktiven Zustand der Pangene unterscheiden muß. Wenn aus dem rotblütigen *Ribes sanguineum* plötzlich ein weißblühendes Individuum entsteht, so muß man nach de Vries annehmen, daß die Eigenschaft für rote Blütenfarbe in dieser sogen. retrogressiven Mutation plötzlich inaktiv oder latent geworden ist. Zwar nimmt die von einigen Forschern gewürdigte Presence- und Absence-Theorie an, daß die Eigenschaft für rote Blütenfarbe hier gänzlich verloren geht. Aber diese Auffassung ist nicht haltbar, wie man in den letzten Jahren immer mehr eingesehen hat und wie z. B. sofort die weiße *Ribes*-Pflanze lehrt. Diese erzeugt nämlich hier und da wieder Zweige mit roten Blüten. Man kann sich nun sehr leicht vorstellen, daß eine latent anwesende Eigenschaft gelegentlich aktiv wird, aber kaum, daß bei vegetativen Zellteilungen eine gar nicht mehr vorhandene Eigenschaft wieder zum Vorschein gerufen werden könnte. Latente Eigenschaften sind nach de Vries im Pflanzenreiche weit verbreitet. In *Lamium album* darf man z. B. die Anwesenheit eines inaktiven Pangens für rote Blütenfarbe voraussetzen, denn die nächsten Verwandten von *Lamium album* blühen rot, und ein Individuum dieser Art mit rosa Blüten, wie ich es einmal gefunden habe, muß zweifellos nicht als progressive, sondern als degressive Mutation aufgefaßt werden, in der somit die Eigenschaft von latent wieder aktiv wurde. Kreuzt man Arten mit ihren retrogressiven oder degressiven Mutationen (Varietäten), m. a. W. Typen, die sich nur in Varietätsmerkmalen voneinander unterscheiden, so erhält man in der zweiten Generation des Bastards die bekannte Mendel-Spaltung. Auch bei Kreuzungen zwischen guten Arten, die sich nicht nur in Varietätsmerkmalen, sondern auch in Artmerkmalen voneinander unterscheiden (etwa *Melandryum album* und

1) Siehe die Einleitung der Mutationstheorie.

rubrum), wird man in der zweiten Generation für die ersteren eine Mendel-Spaltung feststellen können, so weit wenigstens nicht der Artbastardcharakter eine zu große Sterilität mit sich bringt, um eine größere Anzahl von Nachkommen zu züchten. Die Zahlenverhältnisse, nach denen die Spaltung stattfindet, sind von den Lebensumständen der betreffenden Pflanzen unabhängig.

In der Mutationstheorie weist de Vries dann zu wiederholten Malen auf zwei weitere Lagen der Pangene hin, nämlich die semilatenste und die semiaktive. Diese werden bei den sogen. Zwischenrassen, welche bekanntlich in Halbrassen und Mittelrassen unterschieden werden können, angetroffen. Eine Halbrasse nennt man eine Rasse, aus deren Samen regelmäßig zu einem geringen Teile Individuen hervorgehen, die in geringerer oder bedeutender Ausbildung irgendeine Anomalie zur Schau tragen. Selektion ist imstande, aber nicht sehr wesentlich, den Charakter der Rasse in die Richtung der Anomalie zu verschieben. Eine Kultur einer Mittelrasse besteht unter Durchschnittsumständen etwa zur Hälfte aus normalen und zur anderen Hälfte aus abweichenden Exemplaren. Durch Selektion „sieht man die Anomalie, sowohl im Grade der Entwicklung, als auch in der Anzahl der Individuen rasch und stark zunehmen“. Auch gute Ernährung begünstigt sie. Nach de Vries muß man sich vorstellen, daß in der Halbrasse ein die Anomalie verursachendes Pangen in einem solchen Zustande anwesend ist, daß die abnormale Eigenschaft sich nur in wenigen Exemplaren und Organen äußern kann und er nennt diese Lage die semilatenste. In der Mittelrasse wäre die Eigenschaft in höherem Grade aktiv und deshalb spricht de Vries hier von einem semiaktiven Zustande. Um von einer normalen zu einer Halbrasse, dann zu einer Mittelrasse und zuletzt zu einer, die Anomalie konstant zeigenden Rasse zu kommen, ist jedesmal eine Mutation erforderlich. Kreuzungen von Halb- und Mittelrassen scheinen sich den Mendel'schen Gesetzen zu fügen, doch ist hierüber noch wenig bekannt.

Vorläufig in der Mutationstheorie²⁾, namentlich aber in seinem Werke „Gruppenweise Artbildung“ hat de Vries schließlich die Existenz eines Zustandes der Pangene verteidigt, den er als die labile Gleichgewichtslage bezeichnet. Äußerlich unterscheidet der labile Zustand sich in der Regel nicht vom aktiven. Geringe Einflüsse vermögen ihn in den aktiven oder inaktiven überzuführen und rufen in dieser Weise eine Mutation hervor. Letztere bleibt uns verborgen beim Übertritt vom labilen Zustande in den aktiven, wird aber sichtbar beim Übergang in die inaktive Lage. Die Anwesenheit einer größeren Anzahl von labilen Pangen bedingt

2) Die Mutationstheorie, Bd. I, 1901, S. 423.

einen hohen Grad von Mutabilität, so z. B. bei der *Oenothera Lamarckiana*. Das Mittel, labile Pangene aufzufinden, bilden die Kreuzungen. „Haben beide Eltern für dieselbe Eigenschaft labile Pangene, so bilden sie in bezug auf diese eine konstante Rasse³⁾.“ Ebensowenig tritt Spaltung ein, „wenn aktive Pangene mit Antagonisten im labilen Zustande zusammentreffen, beide Eltern somit äußerlich gleich, aber innerlich verschieden sind⁴⁾“. Beim Zusammentreffen von labilen Pangenem mit antagonistischen im inaktiven Zustande aber erhält man, und zwar bereits in der ersten Generation des Bastards, eine Spaltung in zwei Typen, welche den beiden Eltern ähnlich sind, falls keine weitere Unterschiede zwischen diesen existieren. Kreuzt man z. B. *Oenothera Lamarckiana* mit der Mutation *nanella*, in der das sogen. Statur-Pangen von labil inaktiv wurde, so wird man in der ersten Generation wieder *Lamarckiana*- und *Nanella*-Pflanzen zum Vorschein treten sehen. Das Verhältnis zwischen den Anzahlen der Individuen beider Typen ist nicht konstant, sondern, und dies ist besonders wichtig, in hohem Grade von den äußeren Umständen abhängig, unter denen die Eltern lebten.

Zweck der vorliegenden Mitteilung ist es nun, darzutun, daß man neben den bis jetzt besprochenen Zuständen noch wenigstens einen weiteren Zustand der Pangene unterscheiden muß. Ich bezeichne ihn als den perlabilen. Er ist am besten dem labilen vergleichbar. Aber, während das Zusammentreffen von antagonistischen inaktiven und labilen Pangenem zum Auftreten von zwei Typen von Individuen Anlaß gibt, führt das Verschmelzen von Keimzellen mit antagonistischen inaktiven und perlabilen Pangenem nur zu gleichartigen Pflanzen, welche indessen ungefähr in derselben Weise aus zwei Typen von Zellen aufgebaut sind, wie eine Kultur von *O. Lamarckiana* \times *O. nanella* aus zwei Typen von Pflanzen.

Ich bin zu diesem Schluß gelangt durch das Studium eines albomarginaten Individuums von *Oenothera biennis*. Es sei mir deshalb jetzt gestattet, meine Beobachtungen an dieser Pflanze zu beschreiben.

§ 2. Beobachtungen über das albomarginata-Bunt von *Oenothera biennis*.

Vor einigen Jahren erhielt ich in einer Kultur einer reinen Linie von *Oenothera biennis* plötzlich ein schönes albomarginates Individuum. Ich entschloß mich sofort, das hier unter meinen Augen durch Mutation entstandene Bunt näher zu studieren. Über

3) Gruppenweise Artbildung, 1913, S. 112.

4) Ibidem, S. 283.

das albomarginata-Bunt ist ja nur noch verhältnismäßig wenig bekannt. De Vries läßt es in seiner Mutationstheorie fast gänzlich außer Betracht und erwähnt bloß kurz, daß es bei *Ilex* beobachtet wurde. Einige ältere Mitteilungen von Morren⁵⁾, Reutter⁶⁾ und dem Grafen von Schwerin⁷⁾ berichten über Aussaatversuche mit Samen weißrandiger Rassen resp. von *Ilex aquifolium*, *Quercus pedunculata* und *Acer Negundo*, die als Ergebnis hatten, daß immer nur rein weiße und somit nicht lebensfähige Keimpflanzen in die Erscheinung traten. Dann haben wir aus den späteren Jahren noch die wichtige, wenigstens einen Fall gründlich behandelnde Arbeit Baur's⁶⁾ über das Randbunt von *Pelargonium zonale*, welche indessen auch noch manche Frage offen läßt. Damit dürfte so ungefähr alles genannt sein, was in dieser Beziehung von Wichtigkeit ist. Es leuchtet ein, daß ich somit die Gelegenheit nicht vorübergehen lassen konnte, einen neuen und dazu noch durch Mutation entstandenen Fall besser kennen zu lernen. Ich darf vielleicht schon jetzt feststellen, daß meine Erfahrungen sich in allen wesentlichen Punkten mit denen Baur's über *Pelargonium zonale* decken. Die Arbeiten ergänzen sich gegenseitig, wie aus dem folgenden hervorgehen wird. Namentlich aber glaube ich imstande zu sein, die zutreffende Erklärung zu geben für die eigentümliche vegetative Aufspaltung in weiße und grüne Zellenkomplexe in Pflanzen, die aus der Vereinigung von „grünen“ und „weißen“ Keimzellen hervorgingen. Die Annahme eines neuen, bis jetzt verkannten Zustandes der Pangene ist dazu unumgänglich, wie wir im letzten Paragraphen sehen werden.

Zunächst beschreibe ich meine weißrandige Pflanze. Sie trat also auf in einer Aussaat einer reinen *Biennis*-Rasse. Sämtliche Blätter waren anfangs weißrandig. Infolgedessen sah die Pflanze ein wenig krüppelhaft aus. „Die mangelhafte Ernährung macht die bunten Blätter häufig kleiner als die grünen. Fehlt der Farbstoff namentlich in den Randpartien, so werden diese zu klein für die mittleren Teile der Spreite, und es wölbt sich das Ganze⁷⁾.“ Selbstverständlich bedingte die ungenügende Kohlensäureassimilation auch ein weniger kräftiges Wachstum der ganzen Pflanze. Sie lief dadurch Gefahr, von den benachbarten *Biennis*-Individuen überwachsen und in dieser Weise in noch ungünstigere Bedingungen gebracht zu werden. Ich habe sie deshalb mit der größten Vorsicht ver-

5) Morren, Hérédité de la Panachure, Bull. Acad. Roy. de Belg., 2^e sér., 18, 1865, S. 224. Reutter, Monatschrift Beförd. Gartenbaues, 1878, S. 184. Graf von Schwerin, Mitt. d. d. dendrol. Ges., 1896, S. 93. Zit. nach:

6) E. Baur, Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae hort“ von *Pelargonium zonale*. Ztschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., Bd. 1, 1908/09.

7) Die Mutationstheorie, Bd. 1, 1901, S. 604.

pflanzt und ihr auf einem freien Beete in der vollen Sonne die Gelegenheit geboten, sich so gut wie möglich zu entwickeln. Sie wuchs dadurch zu einer ziemlich kräftigen normal blühenden Pflanze heran, welche reichlich Samen getragen hat. Dabei erzeugte sie noch, und zwar etwa in mittlerer Höhe, einen durchaus grünen, normal aussehenden Seitenzweig, welcher sich dauernd grün erhielt. Wir sehen somit, daß unsere Pflanze sich nicht anders aufführte als die *Pelargonium*-Pflanzen Baur's: ebenso wie diese steckte sie ganz in einer farblosen Haut, nämlich der durch farblose Chromatophoren scharf kennbaren äußersten Zellschicht oder den äußersten Zellschichten des Periblems oder der Rinde, und ebenso wie diese war sie imstande, grüne Rückschläge zu erzeugen.

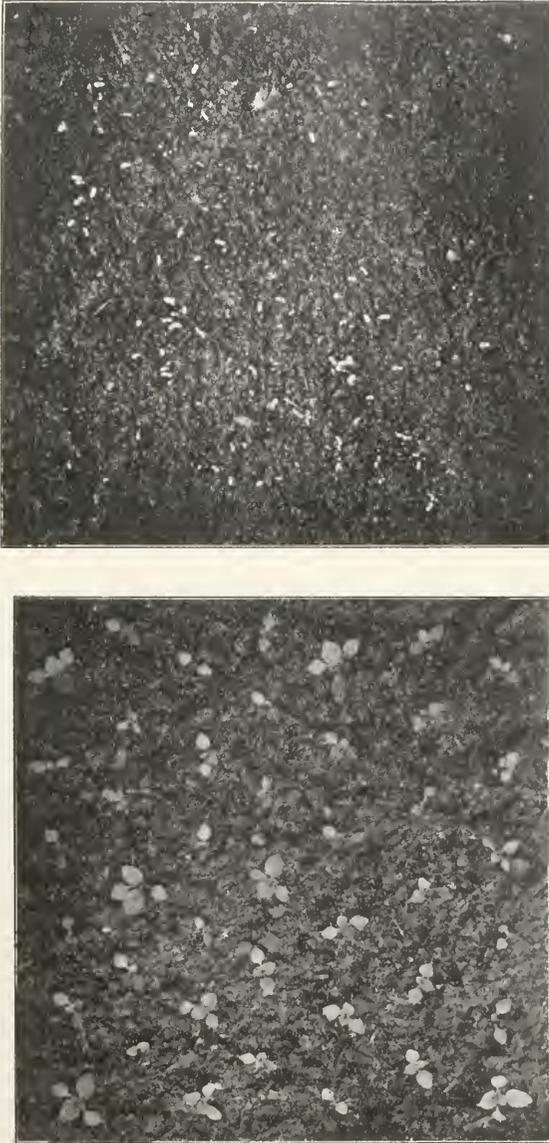
Ich komme jetzt zu den Bestäubungsversuchen und zwar kann ich über die Resultate der Selbstbestäubung von den weißrandigen und grünen Zweigen, sowie der Kreuzung von weißrand \times grün berichten. Die Kreuzung grün \times weißrand habe ich zu meinem Bedauern nicht gemacht. In Baur's Versuchen ergaben die reziproken Kreuzungen weißrand \times grün und grün \times weißrand ja die nämlichen Resultate. Aber wegen der inzwischen von de Vries nachgewiesenen Heterogamie der *Oenothera biennis*⁸⁾ hätte vielleicht in meinem Falle die reziproke Kreuzung ein anderes Resultat ergeben.

Die Samen säte ich Anfang März des vorigen Jahres, und zwar am selben Tage. Ungeachtet dessen, daß sie schon mehrere Jahre alt waren, keimten sie in reichlicher Menge, zuerst diejenigen, welche ich vom geselbsteten grünen Zweige gewonnen hatte, dann die durch Selbstbestäubung der weißrandigen Zweige erhaltenen. Der Bastardtypus verhielt sich in dieser Beziehung intermediär. Wir wollen ihn vorläufig außer Betracht lassen.

Die Keimpflanzen, welche aus den durch Selbstbefruchtung innerhalb der weißrandigen Äste gewonnenen Samen hervorgingen, waren sämtliche rein weiß. Infolgedessen konnten sie nur kurze Zeit am Leben bleiben. Nie kam auch nur eine einzige Keimpflanze dazu, das erste Laubblatt nach den Cotylen zu entfalten. Hunderte von diesen Keimpflanzen habe ich kommen und sterben sehen, Wochen, Monate nach der Aussaat, keimten noch immer weitere Samen, und nur rein weiße Keimlinge traten in die Erscheinung. Man vergleiche hierzu die oberen Hälften der Textfiguren 1 und 2, welche nach Photographien derselben Keimschüssel, die ich resp. Anfang April und Anfang Mai aufgenommen habe, hergestellt worden sind. Die unteren Hälften beziehen sich auf eine jedesmal zu gleicher Zeit photographierte Keimschüssel, mit aus der Bestäubung grün \times grün hervorgegangenen Pflanzen. Alle Keimlinge,

8) Gruppenweise Artbildung, 1913, S. 61 u. f.

welche ich aus den Samen des geselbsteten grünen Zweiges erhielt, gleichfalls Hunderte, waren rein grün. Sie wuchsen schnell heran und mußten bald pikiert werden. So führt uns die Textfigur 1



Oenothera biennis albomarginata.

Fig. 1. Keimsschüssel mit aus durch Selbstbefruchtung innerhalb der weißrandigen Äste (obere Hälfte) und des grünen Seitensprosses (untere Hälfte) gewonnenen Samen aufgegangenen Keimpflanzen. Phot. am 7. April.

untere Hälfte eine Keimschüssel mit pikierten, einen Monat alten Pflänzchen vor. Ich kultivierte sie bis spät in den Sommer und stellte fest, daß sie dauernd grün blieben, wie schon die Textfigur 2



Fig. 2. Wie vor., phot. am 1. Mai.

untere Hälfte wahrscheinlich vorkommen läßt. Man sieht: die hier mitgeteilten Resultate stimmen genau mit den von Baur erreichten überein, aber doch wage ich zu behaupten, daß sie eine Ergänzung

der Beobachtungen Baur's bilden und zwar wegen der großen Zahl der von mir studierten Keimpflanzen.

Um dies deutlich zu machen, muß ich gleich der Frage näher treten, wie unsere durch Mutation entstandene weißrandige *Biennis*-Pflanze genau aufgefaßt werden muß. Offenbar gibt es hier drei Möglichkeiten. Erstens könnte sie eine konstante weißrandige Mutation darstellen. Zweitens wäre die Möglichkeit zu erwägen, daß die Pflanze ein erster Repräsentant einer bunten Zwischenrasse wäre, und endlich die, daß die Mutation, welche sicher stattgefunden hat, sich nicht auf die ganze Pflanze, sondern nur auf einen Teil derselben bezog, m. a. W. daß die weiße Schicht durch eine vegetative Mutation hervorgerufen wurde.

Sollte die zuerst genannte Voraussetzung zutreffen, so müßten aus den Samen der weißrandigen Zweige nur wieder Individuen mit weißberandeten Blättern hervorgehen. Wir haben gesehen, daß dies nicht geschieht, und somit kann unsere Pflanze unmöglich die erbliche Eigenschaft mitbekommen haben, weißrandig zu sein. Eine geringe Anzahl von Keimlingen würde genügen, um über diesen Punkt Klarheit zu verschaffen. Dies gilt nun nicht für die Entscheidung zwischen den beiden zuletzt genannten Möglichkeiten. Falls unsere Pflanze einer bunten Zwischenrasse angehören würde, dürfte man erwarten, aus den Samen zum Teil grüne, zum Teil bunte Keimlinge hervorgehen zu sehen. Letztere könnten unter Umständen sogar sehr bunt oder weiß ausfallen. Bekanntlich haben ja mehr oder weniger vorteilhafte Lebensbedingungen in der Regel einen sehr großen Einfluß auf die Kultur einer Zwischenrasse und vermögen, namentlich bei den Mittelrassen, günstige Umstände die Anomalie in hohem Grade zu fördern. Es ist deshalb nicht als gänzlich ausgeschlossen zu betrachten, daß in einer kleinen Aussaat, unter geeigneten Kulturbedingungen, sogar sämtliche Keimlinge weiß werden würden. Will man somit zwischen der Möglichkeit, daß das Weißrandbunt als Zwischenrassenmerkmal aufgefaßt werden muß, und der, daß das weiße Gewebe durch eine vegetative Mutation entstand, entscheiden, so ist das Studium einer größtmöglichen Nachkommenschaft der weißrandigen Zweige erforderlich. Meine zahlreichen weißen Keimlinge erlauben mir, einen Schluß mit Bestimmtheit zu ziehen und zu behaupten, daß meine *O. biennis albomarginata* auf keinen Fall als erster Repräsentant einer bunten Zwischenrasse betrachtet werden darf. Die weiße Schicht ist sicher infolge einer vegetativen Mutation hervorgerufen worden und deshalb geben die aus ihr hervorgehenden Keimzellen nur Anlaß zu der Entstehung einer gänzlich weißen Nachkommenschaft. Die 42 weißen Keimlinge, die Baur aus Samen isolierter weißrandiger Zweige seiner *Pelargonium*-Pflanzen erhalten hat⁹⁾, beweisen für

9) E. Baur, l. c., S. 338.

sehr kritische Forscher vielleicht nicht ganz so gut, daß das *Pelargonium zonatum albomarginatum* gleichfalls keine Zwischenrasse darstellt und auch hier das weiße Gewebe durch eine vegetative Mutation entstand.

Aus der Tatsache, daß man mit Bestimmtheit sagen kann, daß die weiße Schicht unter der Epidermis unserer weißrandigen *Biennis*-Pflanze durch eine vegetative Mutation herbeigeführt wurde, ergibt sich ein wichtiger Schluß. Dadurch doch wird es ganz selbstverständlich, daß alles weiße Gewebe genetisch zusammenhängt und von einer einzigen Zelle des Vegetationspunktes der jungen Pflanze abgeleitet werden kann. Somit erfahren wir etwas über das Wachstum der Sprosse. Eine einzige Zelle des Vegetationspunktes zeigt sich imstande, zu der Entstehung der ganzen äußeren Schicht der Rinde Anlaß zu geben.

Diese Erkenntnis nötigt zu einer kurzen Betrachtung unserer jetzigen Anschauungen über das Sproßwachstum. Allgemein nimmt man an, daß dieses Wachstum sich bei den Phanerogamen nicht mittels Scheitelzellen vollzieht, wie man diese bei den Kryptogamen kennt. Doch haben verschiedene Forscher mitgeteilt, auch bei den Phanerogamen Scheitelzellen beobachtet zu haben. So fand Dingler¹⁰⁾ sie bei vielen Gymnospermen und namentlich der französische Forscher Douliot¹¹⁾ bei sehr zahlreichen Angiospermen der verschiedensten Gruppen.

Die Ausführungen Douliot's sind von außerordentlichem Interesse. Er behauptet nicht, daß eine angiosperme Pflanze eine einzige Scheitelzelle besitzt, wie der Kryptogamenstengel, sondern daß zwei oder drei Scheitelzellen vorhanden sind, je nach der Gruppe, zu der sie gehört, und zwar eine für das Dermatogen und eine für Periblem und Plerom, oder je eine für die drei genannten Meristem-schichten¹²⁾. Seine auf anatomischem Wege erzielten Resultate haben meiner Meinung nach eine schöne physiologische Bestätigung gefunden durch die von Hans Winkler eingeleiteten Untersuchungen über Periklinalchimären der letzten Jahre. Diese scheinen mir zu lehren, daß, wenn sich in einem Callus ein neuer Vegetationspunkt differenzieren wird, es darauf ankommt, daß zwei oder drei Zellen sich in eine Reihe anordnen und zu den Scheitelzellen für Dermatogen, Periblem und Plerom werden, wobei es eventuell gleichgültig ist, ob diese Zellen zwei verschiedenen Arten angehörig sind, was an einer Pfropfstelle leicht vorkommen kann. Einen besseren Begriff von den an den Vegetationspunkten stattfindenden Zellteilungen, namentlich von den antiklinen Teilungen der Scheitelzellen, wird man sich jetzt schon für einzelne Fälle durch ein ge-

10) Dingler, Ber. d. d. Bot. Ges., Bd. IV, 1886.

11) Douliot, Ann. d. Sc. nat., 7e. Sér., T. XI, 1890.

12) Vgl. Belzung, Anatomie et Physiologie végétales, Paris 1900, Fig. 203.

naues Studium der sektorialen Variation und der Sektorialchimären machen können. Auf dieses Thema werde ich mich jetzt weiter nicht einlassen, möchte aber wohl noch nachdrücklich darauf hinweisen, daß die Beobachtungen Baur's an *Pelargonium* und die meinigen an *Oenothera biennis* zeigen, daß die Scheitelzelle für das Periblem sich wenigstens in diesen Beispielen periklin teilt, bevor die antiklinen Teilungen anfangen und zwar möchte man namentlich für *Pelargonium* schließen, daß sie sich in zwei Zellen teilt. Baur hat nämlich einige Male das Auftreten von rein weißen Seitenzweigen aus seinen weißrandigen *Pelargonium*-Pflanzen beobachtet¹³⁾. Da Plerom, Periblem und Dermatogen immer in gleicher Weise an der Entwicklung der Seitensprosse beteiligt sind, kann ich mir das Auftreten dieser weißen Zweige nicht anders vorstellen als durch eine erneute Mutation, jetzt der Scheitelzelle der inneren Periblemschicht des Seitenzweiges. Baur beschreibt auch einen Seitenzweig, dessen innere Rindenschicht weiß, während der äußere grün war¹³⁾. Offenbar darf man annehmen, daß hier zufälligerweise eine gleichzeitige Mutation der beiden Periblemscheitelzellen stattfand. Das Auftreten eines grünen Zweiges, sowohl bei meiner *Oenothera*-Pflanze als bei *Pelargonium*, vermag ich nicht anders zu erklären als durch Zurückmutieren der Scheitelzelle für die äußere Periblemschicht der betreffenden Sproßanlage. Baur erblickt die Ursache in Störungen am Vegetationskegel, die zur Folge hätten, daß der grüne innere Teil der Pflanze durch ein Loch in der weißen Haut zum Vorschein treten würde¹⁴⁾, aber ich glaube nicht, daß man das Recht hat, eine solche Entstehungsweise anzunehmen und halte sie für höchst unwahrscheinlich, wiewohl das Studium der Periklinalchimären gezeigt hat, daß das Dermatogen vom Periblem durchbohrt werden kann, und zwar wegen der größeren Dicke der hier zu durchbohrenden Schicht.

Zum Schlusse widme ich einige Worte der oben schon erwähnten Kreuzung weißrand \times grün. Im Gegensatz zu Baur, der nicht weniger als 244 Keimlinge aus Samen dieser und der, die nämlichen Resultate gebenden reziproken Kreuzung aufgehen sah¹⁵⁾, hatte ich von ihr nur wenige Samen. Immerhin habe ich, ebenso wie Baur, feststellen können, daß in der F_1 -Keimpflanze eine vegetative Aufspaltung in kleinere und größere rein grüne und rein weiße Zellkomplexe erfolgt. Man vergleiche die Textfigur 3, die sich auf einen Keimling bezieht, den ich am 30. April, also zwei Monate nach der Aussaat, photographiert habe. Im Zusammenhang mit der Erklärung, die Baur für diese sonderbare Aufspaltung eronnen hat und auf die ich im nächsten Paragraphen zurückkommen

13) E. Baur, l. c., S. 333.

14) E. Baur, l. c., S. 345.

15) l. c., S. 339.

werde, untersuchte ich mikroskopisch mehrere junge, wie Baur treffend sagt, grün-weiß-marmorierete Blättchen. Immer fand ich grüne und weiße Zellkomplexe scharf gegeneinander abgegrenzt und nie Zellen mit gleichzeitig grünen und farblosen Chromatophoren. Sehr wichtig ist die Frage, ob die Aufspaltung in die zwei Zellkategorien einmal oder öfter erfolgt. Baur untersuchte diese Frage genau und stellte fest¹⁶⁾, daß

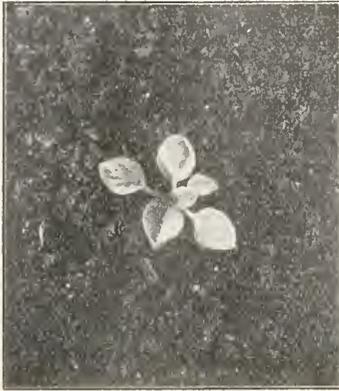


Fig. 3. Gescheckter Keimling aus der Kreuzung *Oenothera biennis albomarginata* weißrand \times grün
Phot. am 30. April.

„eine ganze Anzahl von weißen Inseln vorhanden sein kann, die rings von grünem Gewebe umschlossen sind und genetisch untereinander nicht zusammenhängen“. Somit kam er zum Schluß¹⁶⁾, „daß die Differenzierung von rein weißen Zellen, die dann bei allen ihren weiteren Teilungen nur weiße Zelldeszendenzen haben, wiederholt erfolgt und zwar müssen diese weißen

Zellen entstehen aus grün aussehenden Zellen“. Ich kann diese theoretisch wichtigen Beobachtungen nur bestätigen: offenbar kann noch längere Zeit nach der ersten Zellteilung der befruchteten Eizelle eine solche Herausbildung von weißen Zellen erfolgen, bis schließlich das Aufspaltungsvermögen erlöscht. Was die weitere Entwicklung der Bastardsämlinge anbetrifft, so können auch hier, ebenso wie bei *Pelargonium*, Blätter erzeugt werden, die zur Hälfte weißem, zur Hälfte grünem Gewebe aufsitzen und deshalb halb weiß, halb grün werden, auch Blätter, deren innerer Teil weiß und deren äußerste Schicht unter der Epidermis grün ist, u. s. w.

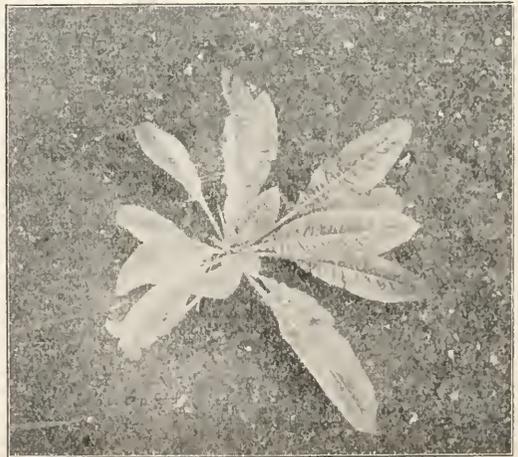


Fig. 4. Wie vor., ältere Pflanze, phot. im August. Man achte auf die halb weiß, halb grünen Blätter und auf den dunklen Saum der Blätter rechts unten und oben.

16) E. Baur, l. c., S. 349.

Man wolle hierzu die Textfigur 4 vergleichen, die eine Rosette darstellt, welche ich im Sommer photographierte, die infolge ihrer Schwäche nicht zur Blüte kam und die ich zu überwintern versucht bin.

§ 3. Über den perlabilen Zustand der Pangene.

In diesem Paragraphen wollen wir nun die höchst eigentümliche Aufspaltung in grüne und weiße Zellenkomplexe, welche uns die aus der Vereinigung von „grünen“ und „weißen“ Keinzellen hervorgehenden Keimlinge, sowohl bei *Pelargonium zonale albomarginatum* wie bei *Oenothera biennis albomarginata* darbieten, zu erklären suchen. Wir werden sehen, daß die Annahme eines neuen, bis jetzt verkannten Zustandes der Pangene, für den sich der Name perlabil eignet, dazu unumgänglich ist. Vielleicht wird man diese Betrachtungen etwas hypothetischer Natur finden. Ich habe sie deshalb auf einen besonderen Paragraphen verschoben.

Wie oben schon angedeutet wurde, hat auch Baur eine Erklärung für die betreffende Aufspaltung erdormen, auf die er indessen allzu großen Wert nicht legen will¹⁷⁾. Es kommt mir zweckdienlich vor, diese Hypothese mit einigen Worten in die Erinnerung zu bringen.

Baur macht im wesentlichen zwei verschiedene Annahmen. Erstens die, daß in den Zellen der weißen subepidermalen Schicht der albomarginaten Pflanzen die Chromatophoren mißbildet, nicht ergrünungsfähig sind. Zweitens die, daß die Chromatophoren in der befruchteten Eizelle, von denen schließlich alle Chromatophoren einer Pflanze abstammen, zum Teil vom Vater, zum Teil von der Mutter herrühren. Baur sagt nun, die befruchtete Eizelle, die entstanden ist durch Vereinigung einer „grünen“ und einer „weißen“ Sexualzelle, enthält danach zweierlei Chromatophoren, ergrünungsfähige und nicht ergrünungsfähige. Teilt diese Eizelle sich, so werden die beiderlei Chromatophoren sich ganz nach den Zufallsgesetzen auf die Tochterzellen verteilen. „Trifft es sich hierbei, daß eine Zelle nur weiße Chromatophoren bekommt, dann werden alle Zellen, die durch weitere Teilung aus ihr hervorgehen, weiß sein. Ebenso wird eine Zelle, die nur grüne Chromatophoren abbekommen hat, weiterhin nur grüne Zellen aus sich entstehen lassen. Zellen dagegen, die beiderlei Chromatophoren enthalten, werden bei weiterer Teilung aus sich immer wieder grüne und weiße und „gemischte“ Zellen hervorgehen lassen¹⁸⁾“. Auf die Dauer „müssen die rein grünen und die rein weißen Zellen rasch relativ immer häufiger werden, die Zahl der gemischten Zellen dagegen relativ kleiner. Wir werden daher erwarten müssen, daß in den

17) E. Baur, l. c., S. 349 u. f.

18) E. Baur, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, 2. Aufl., Berlin 1914, S. 183.

Vegetationskegeln nach einiger Zeit im allgemeinen nur noch weiße und grüne Zellen, aber keine mit beiderlei Chromatophoren mehr enthalten sind. Mit anderen Worten, derartige Bastarde müssen früher oder später vegetativ aufspalten in grüne und weiße Zellenkomplexe¹⁹⁾“. Sollte die herrschende Ansicht zutreffen und „stammen die Chromatophoren wirklich immer nur von der Mutter her, dann liegen hier sehr merkwürdige Erblichkeitserscheinungen vor. Es müßte dann bei der Kreuzung weiß ♀ \times grün ♂ ein Teil der weißen Chromatophoren der Eizellen unter dem Einfluß des männlichen Sexualkerns zu grünen Chromatophoren werden und in der reziproken Kreuzung müßte ein Teil der grünen Chromatophoren der Eizelle unter dem Einfluß des von einer weißen Pflanze stammenden männlichen Sexualkerns zu weißen Chromatophoren werden¹⁹⁾“.

Es kommt mir vor, daß in der Tat eine sehr merkwürdige Erblichkeitserscheinung vorliegt, aber noch eine etwas andere, als Baur sie sich in dem zuletzt zitierten Satz vorstellt. Betrachten wir die erste Annahme, die Baur macht, um zu seiner Hypothese zu gelangen, die, daß in den Zellen der subepidermalen Schicht der weißrand-Pflanzen die Chromatophoren mißbildet sind. Somit müßte ich annehmen, daß in der äußeren Periblemscheitelzelle meiner weißrandigen *Biennis*-Pflanze plötzlich gleichzeitig alle Chromatophoren krank geworden wären? Weiter, daß bei der Entstehung des oben beschriebenen grünen Seitenzweiges sämtliche kranke Chromatophoren der äußeren Periblemscheitelzelle in der jungen Anlage dieses Sprosses gleichzeitig wieder gesund wurden? Das sieht, mindestens genommen, nicht sehr wahrscheinlich aus. Für mich unterliegt es keinem Zweifel, daß in der äußeren Periblemscheitelzelle, die die weiße Schicht hervorrief, eine für die Ausbildung des Chlorophyllfarbstoffes unentbehrliche Eigenschaft plötzlich in den inaktiven Zustand übertrat. Bei der Entstehung des grünen Seitenzweiges kehrte diese Eigenschaft ebenso plötzlich zu dem alten Zustande zurück. Was die zweite Annahme Baur's anbetrifft: diese halte ich für unberechtigt. Es sind ja schon Untersuchungen angestellt worden — es sei in dieser Beziehung besonders an die hervorragenden mit Hilfe der verschiedensten Farbmethode durchgeführten Studien Strasburger's über die Befruchtung bei *Lilium Martagon* erinnert — mit der speziellen Absicht, zu erfahren, ob die männlichen Befruchtungskerne von Chromatophoren begleitet werden oder nicht. Diese Untersuchungen haben zu einem negativen Resultat geführt. Weshalb dann noch einmal angenommen, daß wohl Chromatophoren aus dem Pollenschlauch in die Eizelle übertreten? Die Tatsache, daß in den mosaikartig zusammengesetzten Keimlingen Zellen mit gemischten weißen und

19) E. Baur, l. c., 1908, S. 350.

grünen Chromatophoren nie gesehen wurden, spricht gleichfalls nicht für die Baur'sche Auffassung. Und schließlich zeugt Baur's eigene, von mir bestätigte Beobachtung, dass in den Keimlingen noch längere Zeit nach der ersten Teilung der befruchteten Eizelle eine Heraufdifferenzierung von weißen Zellen aus grünem Gewebe stattfindet, gegen seine Hypothese.

Ich komme jetzt zu meiner eigenen Auffassung. Für mich steht es also, wie gesagt, fest, daß die weiße subepidermale Schicht unserer weißrandigen Pflanzen dadurch hervorgerufen wurde, daß eine für die Entwicklung des Chlorophylls unentbehrliche Eigenschaft plötzlich inaktiv wurde. Die Frage ist nun: in welchem Zustande befindet sich diese Eigenschaft im grünen Gewebe? Der aktive kann es nicht sein, sonst müßte die Kreuzung weißrand \times grün zu einer Mendelspaltung Anlaß geben. Von den bis jetzt unterschiedenen Lagen der Pangene käme noch am ehesten die labile in Betracht. Wäre diese aber im Spiel, so müßten aus der Kreuzung weißrand \times grün zum Teil grüne, zum Teil weiße Keimlinge, in wechselnden Verhältnissen, je nach den Umständen, hervorgehen. Wir kommen somit zum Schluß, daß die Annahme eines neuen Zustandes für die betreffende Chlorophylleigenschaft unumgänglich ist, um die vegetative Aufspaltung der Keimpflanzen der Kreuzung weißrand \times grün in weiße und grüne Zellenkomplexe zu erklären. Dieser Zustand ist am besten dem labilen vergleichbar. Ebenso wie der labile tritt auch er leicht in den inaktiven über und gibt auch er beim Zusammentreffen mit dem aktiven Anlaß zu einer Spaltung in der ersten Generation. Hier treten aber nicht zwei Typen von Pflanzen in die Erscheinung, sondern zwei Typen von Zellen, und die Spaltung findet nicht einmalig bei der Befruchtung statt, sondern zu wiederholten Malen noch längere Zeit nach der Befruchtung in jeder Pflanze. Daher sich der Name perlabil wohl für den neuen Zustand eignet. Die Spaltung scheint, zu urteilen nach den am Ende des vorigen Paragraphen beschriebenen Beobachtungen, tatsächlich auf eine Abspaltung von weißen Zellen aus grünem Gewebe zu beruhen. Nicht uninteressant ist es vielleicht, in dieser Beziehung darauf hinzuweisen, daß de Vries die Kreuzung zwischen *Oenothera Lamarckiana*, mit labilem Staturpangen, und *O. Lamarckiana nanella*, in der das Staturpangen inaktiv wurde, erwähnend, von einer Abspaltung von Zwergen in der ersten Generation spricht²⁰⁾.

Die Erkenntnis, daß wenigstens im männlichen Sexualtypus der heterogamen *Oenothera biennis* eine wichtige Chlorophylleigenschaft sich in einem perlabilen Zustande befindet, ist vielleicht imstande, einiges Licht zu werfen auf die Tatsache, daß de Vries²¹⁾

20) Gruppenweise Artbildung, S. 345.

21) Gruppenweise Artbildung, S. 365, 366.

aus Kreuzungen zwischen *O. strigosa*, *O. Cockerelli* und *O. cruciata* Nuth (*O. atrocirens* Shull und Bartlett) einerseits und *O. biennis* anderseits zum Teil zu einer konstant grünen Nachkommenschaft führende grüne, zum Teil mehr oder weniger bunte, und zum Teil ganz weiße Keimlinge hervorgehen sah. Dieses Resultat stimmt ja in höchst auffälliger Weise mit dem namentlich von Baur bei den Kreuzungen weißrand \times grün und reziprok erzielten überein. Offenbar darf man aber nicht ohne weiteres annehmen, daß die betreffende Chlorophylleigenschaft sich in *O. strigosa*, *O. Cockerelli* und *O. cruciata* im inaktiven Zustande befindet und sind weitere Untersuchungen notwendig, um die Sachlage hier vollständig aufzuklären. Vielleicht dürfte auch der Weg zu einem richtigen Verständnis der nur gelbe, früh absterbende Keimlinge liefernden Kreuzungen von *O. Hookeri*, *O. Cockerelli* und *O. biennis Chicago* einerseits mit *O. cruciata* Nuth und unserer *O. muricata* anderseits²²⁾ durch die vorliegende Mitteilung angebahnt sein.

Inwieweit sie das bis jetzt über Mosaikbastarde Bekannte beeinflusst, wollen wir dahingestellt sein lassen. Es genügt, hier festzustellen, daß das Resultat des Zusammentreffens inaktiver und perlabiler antagonistischer Pangene treffend mit der vegetativen Aufspaltung, welche uns die Mosaikbastarde darbieten, übereinstimmt.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Ein aus einer reinen Linie von *O. biennis* durch Mutation entstandenes albomarginates Individuum führte sich genau so auf, wie Baur's *Pelargonium zonatum albomarginatum*; es erzeugte einen grünen Seitensproß, welcher sich dauernd grün erhielt; aus durch Selbstbestäubung von den weißrandigen Zweigen gewonnenen Samen gingen ausschließlich ganz weiße, bald absterbende, aus den Samen des grünen Seitensprosses ausschließlich grüne Keimlinge auf; die Kreuzung weißrand \times grün führte zu einer vegetativen Aufspaltung der F_1 -Keimpflanze in grüne und weiße Zellenkomplexe, u. s. w.

2. Die gänzlich weiße Nachkommenschaft der weißrandigen Zweige zeigt, daß dieses Individuum weder eine konstante neue Form, noch einen ersten Repräsentanten einer bunten Zwischenrasse darstellte, sondern durch eine vegetative Mutation hervorgerufen worden war.

3. Die Behauptung Douliot's, daß das Wachstum der Angiospermen sich mittels zwei (eine für das Dermatogen und eine für Plerom und Periblem) oder drei (je eine für die drei genannten Meristemschichten) Scheitelzellen vollzieht, hat durch die von Hans Winkler eingeleiteten Untersuchungen über Periklinalchimären der letzten Jahre eine schöne Bestätigung gefunden. Ein genaues

22) Gruppenweise Artbildung, S. 76, 79.

Studium der sektorialen Variation und der Sektorialchimären vermag über die antiklinen Teilungen der Scheitelzellen zu belehren. Das *Pelargonium zonale albomarginatum* und die *Oenothera biennis albomarginata* zeigen, daß die Scheitelzelle, welche Douliot für das Periblem annimmt, sich periklin teilt, bevor die antiklinen Teilungen anfangen, und die äußere der Tochterzellen dann allein imstande ist, den äußeren Teil der Rinde zu erzeugen.

4. Die albomarginate Mutation entstand dadurch, daß in der allerersten Jugend unserer Pflanze in der äußeren Periblemscheitelzelle eine für die Entwicklung des Chlorophyllfarbstoffes unentbehrliche Eigenschaft plötzlich latent, inaktiv wurde; der grüne obenerwähnte Seitensproß wurde durch Zurückmutieren dieser Eigenschaft in der äußeren Periblemscheitelzelle der Anlage dieses Sprosses hervorgerufen.

5. Die eigentümliche vegetative Aufspaltung der aus der Kreuzung weißrand \times grün hervorgehenden Keimlinge in grüne und weiße Zellenkomplexe kann nur erklärt werden durch die Annahme, daß die betreffende Chlorophylleigenschaft sich im grünen Gewebe in einem besonderen, wohl am besten mit dem Namen perlabil anzudeutenden Zustande befindet.

6. Der perlabile Zustand der Pangene ist dem labilen vergleichbar, tritt ebenso wie der labile leicht in den inaktiven Zustand über und gibt gleichfalls beim Zusammentreffen mit dem inaktiven Anlaß zu einer Spaltung in der ersten Generation, aber jetzt einer vegetativen Aufspaltung in jeder Pflanze.

Über das „Knacken“ bei einigen Paarhufern, besonders beim Renntier.

Von E. Mohr, Hamburg.

Es ist eine allen Tiergärtnern und den aufmerksamen Tiergartenbesuchern wohlbekannte Tatsache, daß die Renntiere beim Laufen eigentümlich knisternde oder knackende Geräusche hervorbringen, die viele Meter weit zu hören sind. Dieses Knistern oder Knacken, von den Jägern „Schellen“ genannt¹⁾, ist nicht nur zu hören, wenn das Tier geht und läuft; auch geringe Verlagerungen des Gleichgewichts, z. B. durch Drehen des Halses hervorgerufen, können das Knacken im Gefolge haben, brauchen es allerdings nicht. Andererseits tritt diese Erscheinung durchaus nicht bei jedem Schritt ein, den das Tier macht. Völlig lautlose Schritte kommen selten vor; im übrigen wird, zum Teil bei vorsichtigen Schritten,

1) Der gebräuchliche Ausdruck ist „Knistern“, trotzdem „Knacken“ entschieden der bessere ist, da man sich unter Knistern im allgemeinen eine Geräuschfolge vorzustellen pflegt, während tatsächlich nur ein einziger kurzer Knack zu hören ist.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Stomps Theodoor Jan

Artikel/Article: [Über die verschiedenen Zustände der Pangene. 161-177](#)