

Über eine nach den Mendelschen Gesetzen vererbte Blattkrankheit (Sordago) der *Mirabilis Jalapa*¹⁾.

Von

C. Correns.

Mit Tafel VIII und 11 Textfiguren.

In meinen Kulturen von *Mirabilis Jalapa* beobachte ich seit Jahren Individuen, die in eigentümlicher, recht auffälliger Weise von den normalen Pflanzen abweichen. Alle Blätter werden auf der Oberseite nach und nach fein hellbraun gefleckt oder besser gesprenkelt. Die Keimpflanzen und die jungen Triebe überwinterter Knollen sehen zunächst ganz normal aus; dann beginnt die Veränderung bei den ältesten Blättern und greift auf die jüngeren über, bis zuletzt alle, selbst die Hüllkelchblätter, sie zeigen. Beim einzelnen Blatt tritt sie zuerst an der Spitze auf und geht von ihr aus gegen den Blattgrund hinab. An den Stengeln und Blattstielen, auf den Blattrippen, an den Früchten („Anthokarpen“), die unreif lebhaft grün sind, fand ich sie nie.

Den bräunlichen Flecken entsprechen deutliche, wenn auch seichte Vertiefungen der Blattoberseite, die schließlich mehr oder weniger miteinander verschmelzen können. Die Blattunterseite bleibt wohl immer unverändert, so daß an ihr normale und fleckige Blätter nicht unterschieden werden können.

Die veränderten Blätter rollen sich häufig vom Rande her mehr oder weniger stark ein, was übrigens auch sonst bei *Mirabilis Jalapa* vorkommt. Ihre Lebensdauer ist aber normalen Blättern gegenüber kaum abgekürzt.

1) Ich habe über die nachfolgenden Beobachtungen schon 1912 ganz kurz auf der Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte berichtet; ein Referat darüber steht in den „Verhandlungen“, II. Teil, 1. Hälfte, S. 248 u. f.

Die Photographien 1, 2, Tafel VIII, und Textfig. 2 *B* geben das Aussehen der gesprenkelten Blätter gut wieder; die bräunlichen Flecken treten dabei heller auf dunklerem Grunde hervor. Textfig. 2 *A* ist ein normales, gleichzeitig mit *B* photographiertes Blatt.

Die ganzen Pflanzen stehen, sobald die Veränderung der Blätter eingetreten ist, in der Höhe und vor allem im Gewicht hinter sonst

*a**b*

Fig. 1.

Zwei *Sordida*-Pflanzen *a*, *b* unter ihren normalen Geschwistern, schräg von oben aufgenommen. Die Blätter zeigen auf der Original-Aufnahme bei Betrachtung mit der Lupe die Sordago-Flecken sehr schön. Photogr. Dr. Lenz.

gleichartigen Pflanzen merklich, zum Teil sehr auffällig, zurück; Keimlinge und junge Sämlinge sind noch nicht zu unterscheiden. Textfig. 1 zeigt zwei ausgewachsene Individuen mit gesprenkelten Blättern zwischen ihren normalen Geschwistern (Aufnahme im September 1912). An ihnen muß auch die geringe Größe der Blätter auffallen; ich habe leider versäumt darüber Messungen zu machen.

Die Sprengelung der Blätter kann wohl bei allen Sippen der *Mirabilis Jalapa*, die sich durch ihren Chlorophyllgehalt unterscheiden¹⁾, vorkommen. Ich habe sie nicht nur bei der dunkelgrünen *f. typica* sondern auch bei der hellgelbgrünen *f. chlorina* und der hell- und dunkelgrün gescheckten *f. variegata* nachgewiesen; auf die *f. semichlorina*, die im Chlorophyllgehalt etwa zwischen *f. chlorina* und *f. typica*, steht, habe ich sie noch nicht übertragen.



A

B

Fig. 2.

Ein normales Blatt A und ein sordago-krankes Blatt B von *Mirabilis Jalapa*, etwas verkleinert. Photogr. Dr. Lenz.

Durch die bräunlichen Flecken erhält das für die betreffende Sippe charakteristische Grün einen auffälligen schmutzigen Ton.

1) Vergleiche dazu: Vererbungsversuche mit blaß-(gelb-)grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis Jalapa*, *Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre (1909). Bd. I, S. 291 u. f. Die *f. semichlorina* hatte ich damals noch nicht untersucht. Sie enthält 60—70 % des Chlorophylls der *typica* (während *chlorina* 28—30 % enthält) und entspricht etwa der *f. pallida*, die Shull bei *Melandrium album* (Über die Vererbung der Blattfarbe bei *Melandrium*. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. 31, S. (40) 1913) entdeckt hat.

Ich habe die Pflanzen deshalb in meinen Notizen „*sordidae*“ genannt; diese Bezeichnung soll hier beibehalten und die Erscheinung selbst „Sordago“ genannt werden¹⁾. Die Stöcke sehen aus, als wenn sie verstaubt und von Ungeziefer, etwa von Milben, befallen worden wären. So deutete ich auch zunächst die Erscheinung, doch waren Schädlinge nie nachzuweisen.

Anatomisches.

Die histologische Untersuchung der kranken Blätter lehrt, daß die braunen Flecken durch einen Absterbeprozess zustande kommen, der in eigenartiger Weise auf die Palisaden beschränkt ist. In der Folge geht auch die darüber liegende Epidermis zugrunde und kommen allerlei Wucherungen der unter den Palisaden liegenden Zellen vor, die aber nur sekundärer Natur sind. Im einzelnen sind freilich noch nicht alle Punkte der Entwicklungsgeschichte der Sordago klargelegt²⁾.

Das Mesophyll des normalen Blattes besteht aus etwa 6 Zellschichten, von denen die oberste als typische Palisadenschicht ausgebildet ist: die zweite (Sammelzellschicht) wird ihr zuweilen ähnlich.

Beim Suchen nach Entwicklungsstadien der Flecken findet man nun auf Blattquerschnitten sehr häufig Bilder, bei denen einzelne Palisaden tonnenförmig erweitert sind, ohne an Länge zugenommen zu haben, während ihre Nachbarn abgestorben, verbogen und zusammengedrückt sind (Fig. 3A). Das Absterben trifft bald einzelne Zellen, bald ganze Gruppen. Die Erweiterung der einen Art Zellen kann so weit gehen, daß der Durchmesser aufs Drei- und Mehrfache steigt, selbst größer als die Längsachse wird. Dann sind die angrenzenden, abgestorbenen Zellen sehr stark gebogen (Fig. 3B). Ihr Zusammengedrücktwerden kann soweit gehen, daß nur noch feine Streifen oder dünne Platten zu sehen sind. Sie behalten dabei ihren Inhalt, der zu einer bräunlichen Masse wird, in der reichlich noch kleine, aus den Chloroplasten stammende Stärkekörner nachzuweisen sind, die sich zunächst mit Jodjodkalium blauschwarz, später braunrot

1) Das Wort ist nach Analogie von Sorauers „Aurigo“ aus *sordidus* gebildet.

2) Die Untersuchung geschah teils an Handschnitten durch frisches Material, teils an Mikrotomschnitten durch Blattstücke, die mit Flemming fixiert worden waren. Nach solchen Schnitten sind die beigegebenen Textfiguren mit der Camera gezeichnet und die Mikrophotogramme der Tafel aufgenommen worden. Ich verdanke diese der Freundlichkeit von Herrn Dr. Windel, Assistenten am Botanischen Institut der Universität Berlin.

und braun färben. Zusatz von Jodjodkalium ruft deshalb, besonders auffällig an frischen Schnitten, bei dem Inhalt der abgestorbenen Zellen schwarzblaue bis schwarzbraune Färbung hervor; dann sind

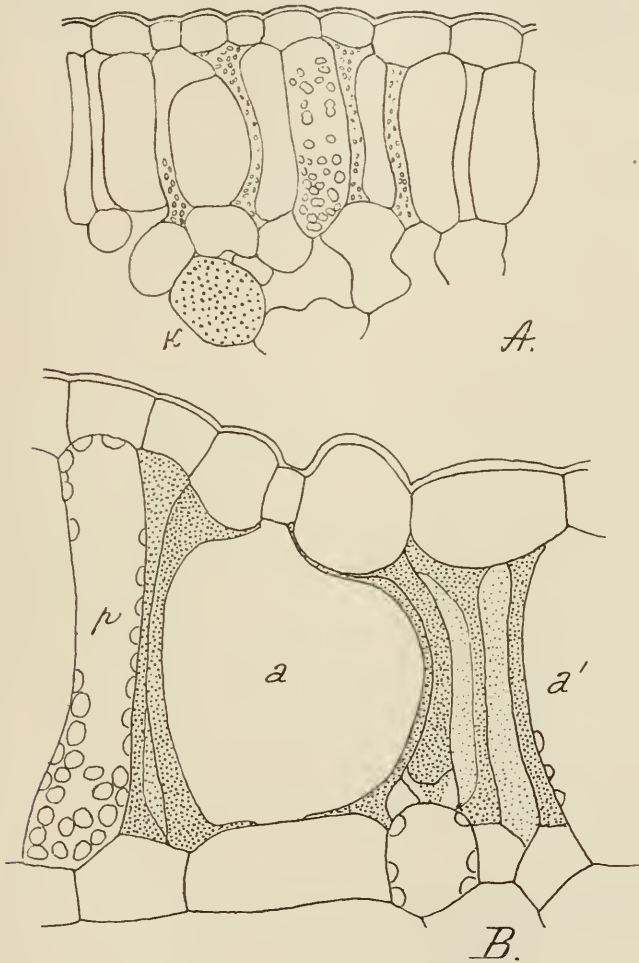


Fig. 3.

Querschnitte durch Sordago-Flecken. A = nach Behandlung mit Eau de Javelle, mutmaßliches Anfangsstadium, einzelne Palisaden angeschwollen, andere zerdrückt, mit kleinen Stärkekörnchen. K = Raphidenzelle im Querschnitt. Zeiß, Syst. E, Ok. 2. B = ohne vorherige Behandlung, eine normale Palisade (p), mehrere zerdrückte (punktierte) und zwei angeschwollene Zellen a, a' zeigend. Zeiß, Imm. 2 mm, Comp. Ok. 4.

sie zwischen den normalen Zellen besonders leicht auffindbar. Behandlung mit starker Javellescher Lauge, die den übrigen Zell-

inhalt weglöst, zeigt die Form und Größe der Stärkekörnchen deutlicher; sie erinnern oft lebhaft an stäbchenförmige Bakterien¹⁾. — Die Membranen der toten Zellen bleiben erhalten, sind aber zwischen den Inhaltmassen ohne weitere Behandlung nicht überall zu sehen; löst man jedoch den Inhalt mit Eau de Javelle heraus, so treten

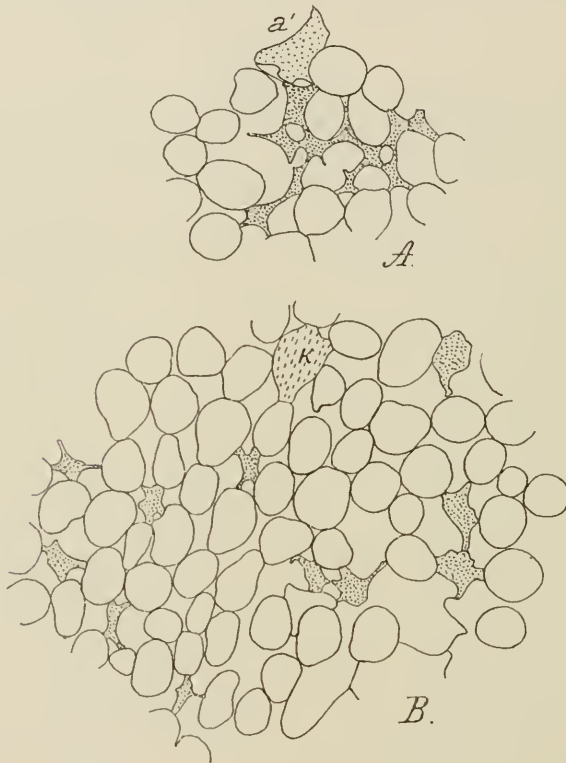


Fig. 4.

Stücke von Flächenschnitten durch die Palisadenschicht sordagokranker Blätter: *A* = mit einer Gruppe abgestorbener und einer absterbenden Zelle (*a'*), *B* = (etwas schief) mit meist einzeln liegenden, abgestorbenen (durch Punktierung hervorgehobenen) Zellen. *K* = Raphidocyste. Beide Schnitte nach kurzer Behandlung mit Eau de Javelle in Chlorzinkjod liegend. Zeiß, Imm. 2 mm, Comp. Ok. 4, auf $\frac{4}{5}$ verkleinert.

sie deutlich hervor. Sie brechen dann das Licht etwas schwächer als bei unveränderten Zellen; mit Chlorzinkjodlösung färben sie sich aber genau wie die normalen Membranen, so daß dann der eben-

1) Der reichliche Stärkegehalt der toten Zellen läßt wohl den Schluß zu, daß das Absterben sehr rasch erfolgt.

genannte Unterschied verschwindet. — Die anschwellenden Zellen führen noch einige Zeit Chloroplasten und darin Stärke, zuletzt sehen sie inhaltsleer aus.

Ob die Palisade ursprünglich Chlorophyllkörper führt oder an ihrer Stelle ein Raphidenbündel, was auch vorkommt, ist für ihr Schicksal gleichgültig; sie kann auch dann anschwellen (Fig. 9 bei *K'*) oder, wenn auch wenig, zusammengedrückt werden oder schrumpfen (Fig. 11 bei *K*).

Die zunächst angeschwollenen Zellen können selbst späterhin mehr oder weniger zusammengedrückt werden oder zusammenfallen, sind dann aber inhaltsleer und daran, und an ihrer Größe, von den von Anfang an abgestorbenen und zusammenfallenden zu unterscheiden (Fig. 10 bei *x*).

In der Frage, was das Primäre sei, die tonnenförmige Erweiterung der einen Zellen, die dann ihre Nachbarn zum Absterben bringen und zerdrücken müßten, oder das Absterben der anderen Zellen, das erst auf irgendeine Weise das Anschwellen jener veranlassen würde, habe ich mich früher der ersten Annahme zugeneigt, jetzt halte ich die zweite für wahrscheinlicher. Ich fand nämlich auf Flächenschnitten durch das kranke Blatt einzelne Zellen zwischen noch nicht wesentlich veränderten, deren Plasma-leib zusammengefallen war (auf dem Querschnitt mehr oder weniger sternförmig), ohne daß ein Druck mitgewirkt haben konnte (Fig. 4 *B*). Dabei war die Zellhaut dem Plasma gefolgt oder hatte sich stellenweise abgehoben. Ferner fanden sich ganze Gruppen solcher veränderter Zellen ringsum oder fast ringsum von noch äußerlich unveränderten umgeben (Fig. 4 *A*).

Fig. 3, Taf. VIII (bei *S*) und Fig. 5 *A* (S. 592) im Text zeigen, wieder an Blattquerschnitten, was ich für ein späteres Stadium der Fleckenbildung halten muß. Ein Teil der Palisaden ist der Länge nach, blasebalgähnlich, mehr oder weniger vollständig zusammengesunken (oder zum Teil zusammengedrückt).

Ohne weitere Präparation (Fig. 5 *A*) sieht man braune zackige Massen, in denen kaum Spuren der Zellgrenzen zu erkennen sind, und die quer über wie durch Fäden verbunden sind. Nach längerer Einwirkung von starker Javellescher Lauge (Fig. 5 *B*) sind die braunen Inhaltmassen gelöst, und man erkennt, besonders nach Behandlung mit Chlorzinkjod, die zusammengeknitterten Palisadenmembranen sehr gut. Ihre scharfen Falten zeigen sich in der Flächenansicht als querverlaufende dunkle Linien. Die Quer-

verbindungen der Fig. 5 *A* lassen sich als die Stellen erkennen, wo die Seitenwände der Palisaden durch Tüpfel in Verbindung standen; die sonst engen Interzellularräume können dann durch Zug stark erweitert sein. Fig. 6 zeigt dies an zwei weniger geschrumpften Palisadenzellen noch besser.

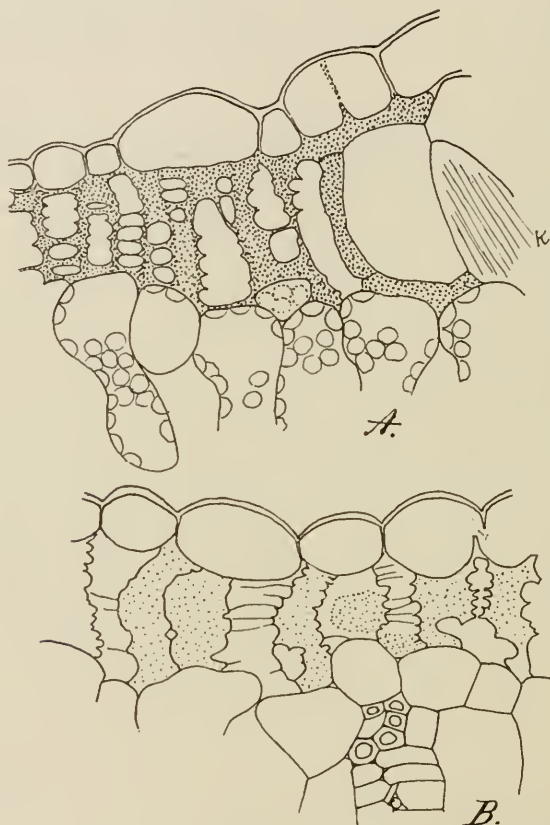


Fig. 5.

Stücke aus Querschnitten durch Sordago-Flecke: *A* = direkt in Chlorzinkjod liegend, *B* = nach vorübergehender Behandlung mit starker Javellescher Lauge. Bei *A* die zusammengeschrumpften Palisaden punktiert; *K* = eine Raphidenzelle. Das Zusammensinken nimmt von rechts nach links zu. Bei *B* die Inhaltsreste leicht punktiert. Zeiß, hom. Imm. 2mm, Comp. Ok. 4, auf $\frac{4}{5}$ verkleinert.

Die Epidermis, die lange wenigstens anscheinend normal bleibt, stirbt über den zerstörten Palisaden schließlich ab (oder kann wenigstens absterben) und sinkt ebenfalls zusammen (z. B. bei Fig. 7 B, rechts zu sehen). Dann ist der lichtbraune, eingesenkte

Fleck fertig. Die Farbe beruht auf der Bräunung des Zellinhaltes und dem Luftgehalt des abgestorbenen Gewebes, die Vertiefung auf dem Zusammensinken von Palisaden und Epidermis.

Es kommt nun oft — wohl nicht immer — vor, daß früher oder später während des Absterbens der Palisaden die Zellen der darunter liegenden Sammel-schicht und besonders gern die angrenzenden Zellen der Gefäßbündelscheide zu wuchern anfangen. Sie erweitern sich, strecken sich senkrecht zur Blattfläche (also in der Längsrichtung der Palisaden) und teilen sich mehrmals der Quere, seltener der Länge nach (Fig. 4, Tafel VIII zwischen x und x' , und Fig. 7). Sie können so, mehr einzeln auswachsend, zwischen die abgestorbenen und absterbenden Palisaden hineinwuchern (Fig. 7, *A, B*) oder, zu vielen dicht gedrängt nebeneinander sich streckend, die ganze Schicht abgestorbener Zellen auf das Niveau der Epidermis heben (Fig. 4, Taf. VIII). Schließlich kann diese Decke offenbar noch abgestoßen werden. Eine neue Epidermis sah ich jedoch nicht entstehen und auch kein Hinauswuchern über das Niveau der abgestorbenen.



Fig. 6.

Stück aus einem Querschnitt durch einen Sordago-Fleck, zwei zusammengeschrunpfte Palisaden zeigend (punktirt). Behandlung mit Eau de Javelle und Chlorzinkjod. Zeiß, hom. Imm. 2 mm, Comp. Ok. 4.

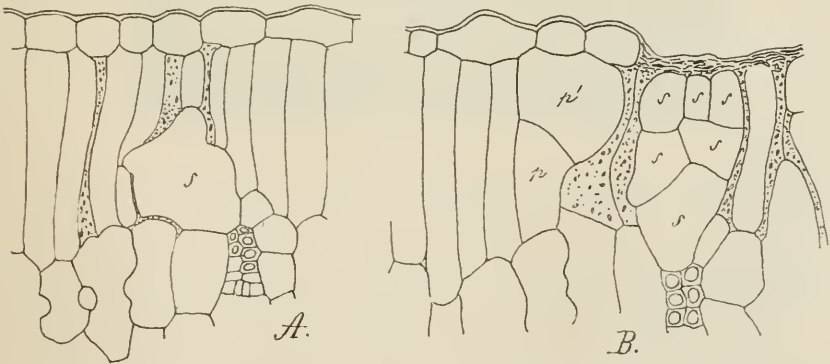


Fig. 7.

Zwei Stücke von Querschnitten durch sordagokranke Blätter, nach der Behandlung mit Eau de Javelle in Chlorzinkjod. *A* zeigt das beginnende Auswachsen einer Zelle *s* der Gefäßbündelscheide zwischen die teilweise abgestorbenen und desorganisierten Palisaden hinein. Bei *B* ist aus einer solchen ausgewachsenen Scheidenzelle ein ganzer Zellkomplex *s, s, s* . . . entstanden; *pp'* eine angeschwollene, einmal geteilte Palisade. Zeiß, Syst. E, Ok. 2, auf $\frac{3}{4}$ verkleinert.

Die Zellen führen reichlich Chloroplasten und in ihnen Stärke; sie bilden einen teilweisen Ersatz für die verlorenen Palisaden.

Diese Beobachtungen ließen mich eine Zeitlang daran zweifeln, ob die ganz stark angeschwollenen Zellen, die jeder Schnitt durch ein krankes Blatt zeigt, außer aus den Sammelzellen überhaupt auch außerdem noch aus Palisaden entstehen könnten. Feine Querschnitte geben oft, feine Flächenschnitte (die für die gegenseitige Lagerung der Zellen wichtig sind) nie eine Entscheidung über ihre Herkunft; doch lassen Bilder, wie Fig. 7 B, keinen Zweifel



Fig. 8.

Flächenschnitt durch einen Sordago-Flecken. Zeiß, Syst. D, Ok. 4.
Photogr. Dr. Windel.

aufkommen, daß sie auch aus Palisaden entstehen können (p , p'). Sie zeigen auch, daß sich die Palisaden querüber teilen können.

Fig. 8 stellt einen Flächenschnitt durch einen kleinen braunen Flecken dar, der dem Alter nach den Querschnittsbildern der Fig. 5 entsprechen mag, als Mikrophotographie, und Fig. 9 ein Stück aus einem ähnlichen Schnitt stärker vergrößert. Es zeigt allerlei Stadien des Überganges von normalen (Palisaden-) Zellen (p) zu sehr stark erweiterten (p''). Die große, mit K' bezeichnete Zelle ist aus einer Palisade hervorgegangen, in der ein Rhabdidenbündel

lag; nach der Orientierung des quer geschnittenen Bündels (das annähernd die ursprüngliche Größe der Zelle angibt) ist die Herkunft aus einer Sammelzelle oder Scheidenzelle ausgeschlossen. Bei den übrigen großen, mit p' und p'' bezeichneten Zellen ist die gleiche Herkunft nicht so sicher. Die abgestorbenen, zerdrückten Zellen sind punktiert. Fig. 10 (S. 596) ist ein Stück eines ganz

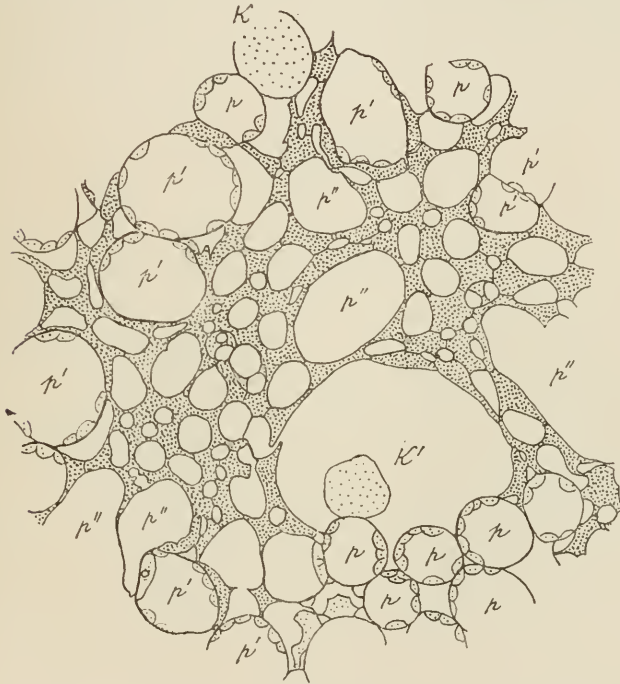


Fig. 9.

Stück eines Flächenschnittes durch die Palisadenschicht eines sordagokrassen Blattes. Die abgestorbenen Palisaden sind punktiert, ihre Abgrenzung gegeneinander war nicht immer deutlich. p = normale Palisaden; p' = angeschwollene, aber noch Inhalt führende; p'' = angeschwollene, leere Zellen (Palisaden?); K = Raphidocyste im Querschnitt, normal, K' = angeschwollen, unten in der Zelle das Nadelbündel quer durchschnitten, die ursprüngliche Größe der Zelle zeigend. Behandlung mit Chlorzinkjod. Zeiß, hom. Imm. 2 mm, Comp. Ok. 4, auf $\frac{4}{5}$ verkleinert.

ähnlichen Schnittes, bei dem die Inhaltmassen der abgestorbenen Zellen durch Eau de Javelle herausgelöst worden waren, so daß die Membranen, und damit die Umrißlinien der einzelnen Zellen, ganz deutlich geworden sind. (Bei beiden Schnitten sind stellenweise die Membranen etwas zerrissen.) — Fig. 11 (S. 597) endlich ist

ein etwas schief geführter, sonst ähnlicher Schnitt, der weniger lang mit Eau de Javelle und dann mit Chlorzinkjod behandelt worden war. Er zeigt stellenweise sehr hübsch das Bild eines Querschnittes durch Eckenkollenchym: an Stelle des Lumens der Kollenchymzellen treten die angeschwollenen Pallisaden oder Interzellularen, an Stelle der Eckenverdickungen die zusammengepreßten oder zusammengefallenen Palisaden¹⁾. Hier sind auch die Membranen der einzelnen Zellen ganz deutlich. Da die Membranen sehr zart

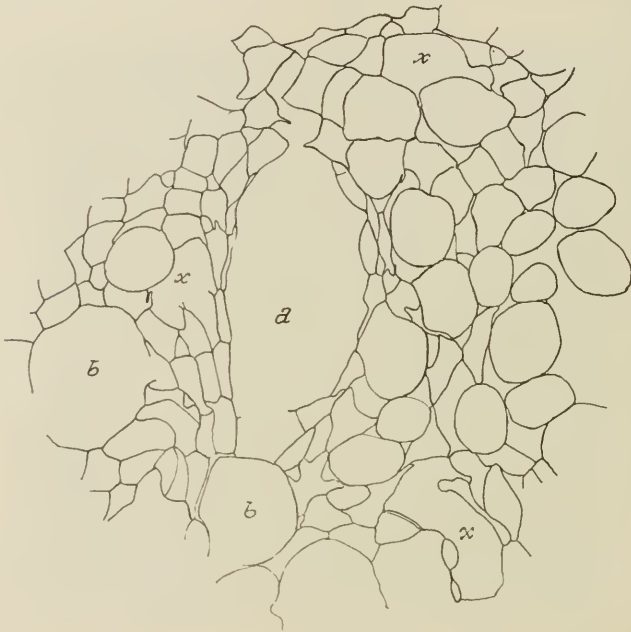


Fig. 10.

Ein ähnlicher Flächenschnitt wie Fig. 9; nach längerer Vorbehandlung mit Eau de Javelle in Chlorzinkjod liegend. Es sind nur noch die Zellwände zu sehen, z. T. zerrissen; links noch normale Palisaden, in der Mitte eine stark angeschwollene Zelle *a*, von zerdrückten umgeben; *b* = kleinere, angeschwollene Zellen; *x* = angeschwollene, später zerdrückte Zellen. Zeiß, hom. Imm. 2 mm, Comp. Ok. 4, auf $\frac{4}{5}$ verkleinert.

sind, ist es nicht immer leicht, auf derartigen Querschnittsbildern einen Raum zwischen abgestorbenen Zellen als Zelle oder Interzellulare festzustellen.

1) Es sieht zunächst oft so aus, als ob Interzellularen mit einer braunen homogenen Masse, etwa Wundgummi, gefüllt wären, die geeignete Behandlung lehrt aber stets, daß ganze, zerdrückte Zellen vorliegen.

Die cytologischen Details habe ich nur auf einen Punkt hin genau untersucht, ob nämlich nicht irgend ein Krankheitserreger zu finden wäre, aber ohne jeden Erfolg.

Zusammenfassend dürfen wir wohl sagen: Die Fleckenbildung beginnt damit, daß einzelne Palisaden oder ganze Gruppen von solchen absterben. Die angrenzenden Palisaden wölben sich vor und drücken die abgestorbenen mehr oder weniger zusammen,

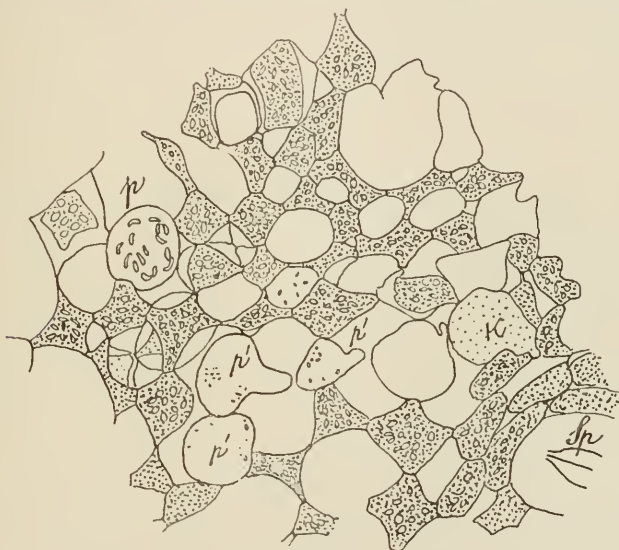


Fig. 11.

Stück aus einem etwas schief geführten Flächenschnitt durch einen Sordago-Fleck, nach kurzer Behandlung mit Eau de Javelle in Chlorzinkjod. In den abgestorbenen, punktierten Zellen auch die Stärkekörnchen angedeutet; *p* = eine Palisade mit viel Stärke; *p'* = Palisaden mit Stärkespuren; *Sp* = Spaltöffnung. Zeiß, hom. Imm. 2 mm, Comp. Ok. 4.

zerren sie auch auseinander — wobei die Interzellularen aber teilweise erhalten bleiben. Während der Absterbeprozess neue Zellen ergreift und andere neue anschwellen, können die älteren angeschwollenen selbst absterben und zusammengedrückt werden. Dann sinkt das abgestorbene Gewebe zusammen oder wird von auswachsenden und sich teilenden Zellen der Sammelschicht und der Gefäßbündelscheiden zusammengedrückt. Schließlich kann das Abgestorbene mit der auch zugrunde gehenden Epidermis teilweise abgestoßen werden.

Die Epidermis fand ich nie primär erkrankt, und die unter den Palisaden liegenden, ruhenden oder hervorgewucherten Zellen überhaupt niemals; die Zerstörung geht also von den Palisaden aus und bleibt, von der direkt darüber liegenden Epidermis abgesehen, auch auf sie beschränkt. Diese strenge Lokalisation erklärt nun, warum die braunen Flecken nie am Stengel, am Blattstiel, über den Blattnerven oder an der jungen, grünen Frucht (dem Anthokarp, das aus dem Grunde der Perigonröhre entsteht) gefunden wurde, sondern immer nur in der Blattspreite und hier wieder auf der Oberseite, nicht auf der Unterseite. Palisaden sind eben nur hier vorhanden.

Vererbung.

Die Sippen der *Mirabilis Jalapa*, die jetzt mit Sordago behaftet sind, gehen auf zwei sicher verschiedene Quellen zurück. Die Mehrzahl stammt von einer mehr als 10 Jahre zurückliegenden Aussaat einer *variegata*-Sippe her, in der wohl schon von vornherein die Krankheit vorhanden war. Eine führt auf eine Pflanze der Sippe *gilvaroseostriata* (mit dunkelgrünem Laub) zurück, in der mir vorher niemals Sordago aufgefallen war. Diese Pflanze gab 1910 nach Selbstbestäubung unter 65 Nachkommen 13 *sordidae*, die sonst in nichts von ihren Geschwistern abwichen. Zwei weitere Pflanzen derselben Abkunft (Geschwister) brachten nur normale Nachkommen hervor. Diese Stammpflanze dürfte aus einer mutierten Sexualzelle entstanden, eine „Bastardmutante“ gewesen sein. Denn ich glaube nicht, daß ich *sordida*-Pflanzen in ihrer Antezedenz übersehen hätte, zumal da ich die *Sordidae* der *variegata*-Sippe schon kannte; streng beweisend ist der negative Befund natürlich nicht.

Die *Mirabilis Jalapa*-Pflanzen, die sonst unseren Winter nicht vertragen, lassen sich durch ihre rübenförmigen Wurzelknollen, ähnlich wie Dahlien, überwintern. Dabei zeigt sich, daß jedes Individuum, das die *sordida*-Eigenschaft überhaupt zeigt, sie jahraus, jahrein streng beibehält. Beim Austreiben sind zunächst die Sprosse normal, dann treten, wie bei Sämlingen, die braunen Sprenkelflecken auf. Äußere Einflüsse wirken, soweit meine Erfahrung reicht, kaum auf das Auftreten ein. Umgekehrt habe ich nie eine Pflanze, die im ersten Jahre die normale Belaubung zeigte, in späteren Jahren *sordida* werden sehen.

Eine nähere Untersuchung zeigte nun bald, daß die Sordago erblich ist und dabei ganz einfach den Mendelschen Gesetzen folgt.

Traten *sordidae* und normale Pflanzen in der durch Selbstbefruchtung erzielten Nachkommenschaft einer normal aussehenden Pflanze auf, so ließ sich leicht feststellen, daß die *sordidae* etwa $\frac{1}{4}$ der Gesamtzahl ausmachten, die normalen Pflanzen aber etwa $\frac{3}{4}$. Daraus ließ sich schon schließen, daß die betreffende normal aussehende P_1 -Pflanze eine Heterozygote (normal + *sordida*) gewesen war, und daß der normale Zustand über die Sordago dominiert. Bestätigt wurde das durch das weitere Verhalten der Nachkommenschaft. Die *sordidae* gaben bei Selbstbestäubung ausschließlich nur ihresgleichen, waren also Homozygoten; die normal aussehenden Geschwisterpflanzen verhielten sich verschieden: etwa $\frac{1}{3}$ von ihnen gab nur normale Nachkommen, die anderen $\frac{2}{3}$ dagegen wieder je eine *sordida* auf drei normale Pflanzen usw.

Es handelt sich also um typischen Monohybridismus; das *sordida*-Merkmal ist rezessiv, und zwar so vollständig, daß ich, zurzeit wenigstens, die normalen Homozygoten und die Heterozygoten nicht unterscheiden kann.

Das Gesagte mag durch Mitteilung einiger Versuchsreihen belegt werden¹⁾.

Versuchsreihe I.

Die Versuche gingen von einer völlig normal aussehenden, hell- und dunkelgrün gescheckten (*variegata*) Pflanze von niedrigem Wuchs (*f. nana*) aus (2675), von der zwei Äste zur Selbstbestäubung in Gazesäcke eingeschlossen worden waren. Alle Nachkommen, 71 an Zahl, waren wieder *variegata*, dagegen hatten nur 52 normales Laub, 19 (etwa 27%) waren *sordidae*.

Von 23 beliebig herausgegriffenen, normal aussehenden Pflanzen wurde wieder nach Selbstbestäubung die Nachkommenschaft aufgezo-gen. Das Ergebnis bringt Tab. 1 (S. 600).

Von den 23 normalen Pflanzen der zweiten Generation waren also 8 Homozygoten und 15 Heterozygoten, also 35 und 65% statt 33,3 und 66,6%, wie es das Spaltungsgesetz verlangt.

1) Es wurden Versuche der letzten Jahre ausgesucht, weil diese größere Zahlen umfaßten.

Tabelle 1.

| Nr. des Versuches | Gesamtzahl | Davon | | Nr. des Versuches | Gesamtzahl | Davon | |
|-------------------|------------|-------|---|-------------------|------------|-------|----|
| | | sord. | % | | | sord. | % |
| 12311 | 28 | — | — | 12310 | 45 | 13 | 29 |
| 12313 | 7 | — | — | 12312 | 27 | 7 | 26 |
| 12321 | 85 | — | — | 12314 | 44 | 10 | 23 |
| 12324 | 48 | — | — | 12315 | 20 | 5 | 25 |
| 12325 | 44 | — | — | 12316 | 30 | 8 | 27 |
| 12327 | 55 | — | — | 12317 | 14 | 5 | 36 |
| 12330 | 38 | — | — | 12318 | 28 | 7 | 25 |
| 12332 | 56 | — | — | 12319 | 42 | 17 | 40 |
| Zusammen | 361 | — | — | 12320 | 40 | 15 | 38 |
| | | | | 12322 | 45 | 11 | 24 |
| | | | | 12323 | 17 | 5 | 29 |
| | | | | 12326 | 54 | 14 | 26 |
| | | | | 12328 | 46 | 7 | 15 |
| | | | | 12329 | 20 | 5 | 25 |
| | | | | 12331 | 38 | 11 | 29 |
| | | | | Zusammen | 510 | 140 | 27 |

Zählt man alle Pflanzen der dritten Generation, die von den 15 Heterozygoten abstammen, zusammen, so sind es 510; davon waren 140, also 27% (statt 25%) *sordidae*.

Einige Versuche gaben, wie zu erwarten¹⁾, neben *variegata*-Pflanzen auch einzelne dunkelgrüne *typicae*; darauf ist in der Tabelle keine Rücksicht genommen.

Versuchsreihe II.

Ausgangspunkt war eine Pflanze (1017), die sonst auf hellgrünem Grund (*chlorina*) schwach dunkelgrün gesprenkelt (also *variegata*) und völlig normal belaubt war, aber auch einen dunkelgrünen (*typica*) Trieb besaß. 4 Äste, darunter auch der dunkelgrüne, wurden zur Selbstbestäubung gesäckt²⁾. Das Ergebnis ist in Tabelle 2 für die vier Äste getrennt zusammengestellt.

1) Vgl. die Anm. auf S. 587.

2) Wegen des Verhaltens der verschiedenen Grünfärbung, speziell der „Amphoteronie“ des dunkelgrünen und der *variegata*-Äste, sei auf die Abhandlung: Der Übergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei buntblättrigen und gestreiftblühenden *Mirabilis*-Sippen, Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. 28, S. 418 (1910), verwiesen, sowie auf die „neuen Vererbungsgesetze“, S. 69 (1912).

Tabelle 2.

| Aussehen des Astes | Nr. des Ver- suchs | Ge- samt- zahl- | normal | | | | <i>sordida</i> | | | | |
|--------------------------|--------------------------|-----------------------|---------------|-------------|-------------|---------------|----------------|-------------|-------------|---------------|--------------------------|
| | | | <i>chlor.</i> | <i>var.</i> | <i>typ.</i> | zu- sammen | <i>chlor.</i> | <i>var.</i> | <i>typ.</i> | zu- sammen | % der Gesamt- zahl |
| <i>variegata</i> . | 11256 | 5 | 1 | 3 | 1 | 5 | — | — | — | — | — |
| <i>variegata</i> . | 11257 | 40 | 6 | 23 | — | 29 | 2 | 9 | — | 11 | 27,5 |
| <i>variegata</i> . | 11258 | 33 | 4 | 22 | 1 | 27 | 1 | 5 | — | 6 | 18 |
| dunkelgrün . | 11259 | 13 | 1 | 1 | 8 | 10 | — | — | 3 | 3 | 25 |
| Zusammen | | 91 | | | | 71 | | | | 20 | 22 |

Von den Nachkommen der Pflanze 1017 waren also, ganz unabhängig von der Laubfarbe, 22 % *sordidae* und der Rest normal. Bei allen vier Versuchen war eine Anzahl dieser normalaussehenden Pflanzen, zusammen 33, zur Selbstbestäubung gesäckt worden. Die Nachkommenschaft ist in Tabelle 3 zusammengestellt.

Tabelle 3.

| Fortsetzung von Versuch | Nr. des Versuchs | Gesamtzahl | davon <i>sordidae</i> | % | Fortsetzung von Versuch | Nr. des Versuchs | Gesamtzahl | davon <i>sordidae</i> | % |
|-------------------------------|---------------------|------------|--------------------------|----|-------------------------------|---------------------|------------|--------------------------|----|
| 11256 | 12252 | 18 | — | — | 11257 | 12255 | 28 | 8 | 29 |
| | 12253 | 29 | — | — | | 12256 | 27 | 8 | 29 |
| | 12254 | 21 | — | — | | 12258 | 25 | 4 | 16 |
| | 12257 | 26 | — | — | | 12361 | 60 | 12 | 20 |
| 11257 | 12259 | 39 | — | — | 12263 | 26 | 4 | 15 | |
| | 12260 | 43 | — | — | 12264 | 16 | 4 | 25 | |
| | 12262 | 36 | — | — | 12265 | 17 | 3 | 18 | |
| | 12267 | 25 | — | — | 12266 | 20 | 3 | 15 | |
| 11258 | 12268 b | 27 | — | — | 12268 a | 10 | 1 | 10 | |
| | 12272 | 39 | — | — | 11258 | 12269 | 30 | 5 | 17 |
| | 12275 | 20 | — | — | 12270 | 18 | 3 | 17 | |
| 11259 | 12276 | 23 | — | — | 12271 | 41 | 7 | 17 | |
| | 12279 | 33 | — | — | 12273 | 22 | 3 | 14 | |
| | | | | | 12274 | 51 | 13 | 25 | |
| zusammen 13 Vers. | | 379 | — | — | 11259 | 12277 | 26 | 5 | 19 |
| | | | | | 12278 | 27 | 6 | 22 | |
| | | | | | 12280 | 91 | 25 | 27 | |
| | | | | | 12281 | 21 | 5 | 23 | |
| | | | | | 12282 | 61 | 10 | 16 | |
| | | | | | 12283 | 33 | 8 | 24 | |
| zusammen 20 Vers. | | 651 | 137 | 21 | | | | | |

Es waren also von den 33 untersuchten, normal aussehenden Pflanzen der 2. Generation 20, d. h. 61 $\frac{0}{0}$, Heterozygoten, statt 66,6 $\frac{0}{0}$, wie zu erwarten war.

Zählt man die Nachkommenschaft dieser 20 Heterozygoten zusammen, so sind es 651 Pflanzen; davon waren 137, also 21 $\frac{0}{0}$, *sordidae* (statt 25 $\frac{0}{0}$), der Rest war normal.

Der Versuch 12256 wurde 1914 fortgesetzt. Wie aus Tab. 3 ersichtlich, hatte er unter 27 Individuen 8 *sordidae* gegeben. Nach der Laubfarbe waren es gewesen:

| | davon normal | sordidae |
|--|--------------|----------|
| 7 <i>chlorinae</i> (hellgrün) | 4 | 3 |
| 14 <i>variegatae</i> (hell und dunkelgrün) | 12 | 2 |
| 6 <i>typicae</i> (dunkelgrün) | 3 | 3. |

11 Pflanzen waren zur Selbstbestäubung gesäckt worden, 2 *chlorinae*, 3 *variegatae* und 6 *typicae*, teils normale Individuen (3), teils *sordidae* (8). Das Resultat der Aussaat bringt Tab. 4.

Tabelle 4.

| Nr. des Versuchs | Aussehen der Stamm-pflanze | Gesamt-zahl | normal | | | | sordida | | | | % |
|------------------|----------------------------|-------------|---------------|-------------|-------------|----------|------------------|-------------|-------------|----------|-----|
| | | | <i>chlor.</i> | <i>var.</i> | <i>typ.</i> | zusammen | <i>chlor.</i> | <i>var.</i> | <i>typ.</i> | zusammen | |
| 14107 | normal <i>typica</i> | 27 | — | 6 | 15 | 21 | — | — | 6 | 6 | 22 |
| 14109 | " " | 43 | — | — | 34 | 34 | — | — | 9 | 9 | 21 |
| 14115 | " " | 47 | — | 13 | 23 | 36 | — | 6 | 5 | 11 | 23 |
| 14106 | <i>sordida</i> " | 31 | — | — | — | — | — | 8 | 23 | 31 | 100 |
| 14110 | " " | 26 | — | — | — | — | — | 10 | 16 | 26 | 100 |
| 14112 | " " | 31 | — | — | — | — | — | 7 | 24 | 31 | 100 |
| 14105 | " <i>varieg.</i> | 49 | — | — | — | — | 21 ¹⁾ | 28 | — | 49 | 100 |
| 14111 | " " | 35 | — | — | — | — | 8 | 27 | — | 35 | 100 |
| 14113 | " " | 20 | — | — | — | — | — | 20 | — | 20 | 100 |
| 14108 | " <i>chlorin.</i> | 24 | — | — | — | — | 24 | — | — | 24 | 100 |
| 14114 | " " | 38 | — | — | — | — | 38 | — | — | 38 | 100 |

Die drei Pflanzen mit normaler Belaubung haben sich demnach als Heterozygoten herausgestellt; sie weisen zusammen unter

1) Bei diesem einen Versuch war die Abgrenzung der *chlorina* von der *variegata* wohl nicht sorgfältig genug vorgenommen worden.

ihren 117 großgezogenen Nachkommen 26 *sordidae*, also etwa 22 % auf. Die 8 *sordidae* haben alle wieder ausschließlich ihresgleichen hervorgebracht, zusammen 254 Pflanzen, wobei das *sordida*-Merkmal z. T. wieder mit verschiedener Farbe des Laubes kombiniert auftrat.

Versuchsreihe III.

Hier stelle ich einige Versuche zusammen, aus denen die Konstanz isolierter *sordidae* hervorgeht. Es handelt sich dabei teils um *variegatae*, teils um dunkelgrüne Pflanzen.

Tabelle 5.

| <i>sordidae typicae</i> | | | | <i>sordidae variegatae</i> | | | |
|-------------------------|------------|--------------|----------------------|----------------------------|------------|--------------|---------------------|
| Nr. des Versuchs | Gesamtzahl | Aussehen | davon <i>varieg.</i> | Nr. des Versuchs | Gesamtzahl | Aussehen | davon <i>typic.</i> |
| 12293 | 13 | <i>sord.</i> | 2 | 12284 | 11 | <i>sord.</i> | — |
| 12294 | 13 | „ | 5 | 12285 | 30 | „ | 1 |
| 12298 | 15 | „ | 4 | 12286 | 32 | „ | — |
| 12299 | 7 | „ | 2 | 12287 | 32 | „ | — |
| 12300 | 11 | „ | 3 | 12288 | 20 | „ | 1 |
| 12301 | 17 | „ | 4 | 12289 | 37 | „ | — |
| 12302 | 26 | „ | 4 | Zusammen | 162 | <i>sord.</i> | 2 |
| 12304 | 26 | „ | 3 | | | | |
| 12306 | 18 | „ | 2 | | | | |
| 12307 | 17 | „ | 3 | | | | |
| 12309 | 14 | „ | 1 | | | | |
| Zusammen | 177 | <i>sord.</i> | 33 | | | | |
| 12303 | 6 | „ | — | | | | |
| 12305 | 12 | „ | — | | | | |
| 12308 | 8 | „ | — | | | | |
| Zusammen | 26 | <i>sord.</i> | — | | | | |

Versuchsreihe IV.

Obwohl durch das regelmäßige Spalten der Nachkommenschaft heterozygotischer Individuen eigentlich schon sichergestellt ist, daß die Sordago sowohl durch die männlichen als durch die weiblichen Keimzellen vererbt wird, habe ich 1912 doch noch besondere Versuche angestellt, bei denen dieselbe *sordida*-Pflanze einmal die Eizellen und einmal den Pollen lieferte. Es war eine typisch

grüne Pflanze (2745), deren Konstanz hinsichtlich der Sordago bekannt war, die aber in der Laubfarbe eine Heterozygote (*typica* + *variegata*) war.

A. Im einen Fall wurde sie mit dem Pollen einer konstant normalen, dunkelgrün aussehenden Pflanze (2760) bestäubt, die ebenfalls eine Heterozygote *typica* + *variegata* war. (Nach Selbstbestäubung hatte sie 1912 z. B. unter 70 normalen Sämlingen 48 dunkelgrüne und 22 hellgrüne (*variegata* und *chlorina*) gegeben.)

Die 20 großgezogenen Bastarde der Kombination *sordida* ♀ + normal ♂ hatten alle normale Blätter, 17 waren typisch grün, 2 *variegata* und 1 *chlorina*. Hellgrüne Nachkommen waren zu erwarten, da ja beide Eltern hinsichtlich der Laubfarbe heterozygotisch waren. Von drei typisch grünen Bastarden wurde nach Selbstbestäubung die Nachkommenschaft aufgezogen. Das Ergebnis bringt Tab. 6.

Tabelle 6.

| Nr. des Versuches | Gesamtzahl | normal | | | | <i>sordida</i> | | | | |
|-------------------|------------|---------------|-------------|-------------|----------|----------------|-------------|-------------|----------|----|
| | | <i>chlor.</i> | <i>var.</i> | <i>typ.</i> | zusammen | <i>chlor.</i> | <i>var.</i> | <i>typ.</i> | zusammen | % |
| 14098 | 48 | 6 | 3 | 26 | 35 | 1 | 4 | 8 | 13 | 27 |
| 14099 | 44 | — | — | 32 | 32 | — | — | 12 | 12 | 27 |
| 14100 | 61 | — | 10 | 41 | 51 | — | 4 | 6 | 10 | 16 |
| Zusammen | 153 | | | | 118 | | | | 35 | 23 |

Die zweite Generation der drei Bastarde bestand also zu 27, 27 und 16% aus *sordidae*, zusammen aus 23%. 2 Bastarde waren hinsichtlich der Laubfarbe heterozygotisch, ihre Nachkommenschaft zeigt deshalb das Sordago-Merkmal sowohl wieder mit der typisch grünen Farbe als mit dem *variegata*- und *chlorina*-Merkmal kombiniert.

B. Im zweiten Falle wurde eine normal aussehende, typisch grüne Pflanze (2755) verwendet, die aber, wie der Erfolg der Selbstbestäubung lehrte, sowohl hinsichtlich der Laubfarbe als der normalen Beschaffenheit der Blätter heterozygotisch war¹⁾. Sie

1) Unter 11 Nachkommen war freilich nur eine *sordida* gewesen und zwei *variegatae*.

wurde mit dem Pollen derselben *sordida* (2745) bestäubt, die zum Versuch A verwendet worden war. Von den 14 großgezogenen Bastarden waren 7 normal und 7 *sordidae*, lag doch die Rückkreuzung einer Heterozygote (2755) mit der rezessiven Sippe vor. Von den normalen Pflanzen war eine, von den *sordidae* waren zwei *variegatae*, der Rest typisch grün.

Wieder wurde von drei normal aussehenden, typisch grünen Bastarden nach Selbstbestäubung die Nachkommenschaft aufgezogen. Tabelle 7 bringt das Ergebnis.

Tabelle 7.

| Nr. des Versuches | Gesamtzahl | normal | | | | <i>sordida</i> | | | | |
|--------------------|------------|---------------|-------------|-------------|----------|----------------|-------------|-------------|----------|----|
| | | <i>chlor.</i> | <i>var.</i> | <i>typ.</i> | zusammen | <i>chlor.</i> | <i>var.</i> | <i>typ.</i> | zusammen | % |
| 14101 | 45 | — | 10 | 25 | 35 | — | 1 | 9 | 10 | 22 |
| 14102 | 45 | — | — | 34 | 24 | — | — | 11 | 11 | 24 |
| 14103 } 14104 } | 104 | — | — | 80 | 80 | — | — | 24 | 24 | 23 |
| Zusammen | 194 | | | | 149 | | | | 45 | 23 |

Die 3 Bastarde gaben also 22, 24 und 23% *sordidae*, zusammen 23%. Der eine war hinsichtlich der Laubfarbe heterozygotisch, er zeigte sowohl unter den *variegatae* wie den typisch grünen Nachkommen *sordidae*.

Das in den 4 Versuchsreihen angeführte Beweismaterial wird genügen, um zu zeigen:

1. daß das *Sordago*-Merkmal im strengsten Sinne erblich ist;
2. daß die Vererbung den Mendelschen Gesetzen folgt,
3. daß das *Sordago*-Merkmal durch eine einzige Anlage (ein Gen) bedingt ist;
4. daß es dem normalen Zustand gegenüber rezessiv ist.

Die Versuche, das *sordida*-Merkmal mit dem *albomaculata*-Merkmal zu verbinden, schlugen, wohl nur zufällig, alle fehl. Unter den 11 Bastarden, die ich durch Bestäuben einer *albomaculata*-Pflanze (3158) mit dem Pollen einer *sordida* (3084) erhalten

hatte, war kein einziger weißgesprenkelt; auch die umgekehrte Bestäubung (*sordida* 3084 mit dem Pollen von *albomaculata* 3158) lieferte nur (5) grüne Pflanzen. Letzteres war nach dem Verhalten der *albomaculata*¹⁾ von vornherein nicht anders zu erwarten.

Die Verbindung der *Mirabilis Jalapa sordida* mit der normalen *M. longiflora* gelang unschwer und lieferte normale Bastarde; die 2. Generation ist noch nicht aufgezo-gen, ich zweifle nicht, daß sie Spaltung zeigen wird.

Höhe und Gewicht der *sordidae*.

Es ist schon hervorgehoben worden (S. 586), daß die *sordida*-Pflanzen merklich niedriger und wesentlich leichter sind, als die normalen Individuen der gleichen Abkunft. Auch hierfür seien einige Belege in Tabellenform angeführt²⁾.

Die Versuche selbst, die das Material lieferten, sind uns schon in den vorhergehenden Tabellen begegnet. Bei jedem Versuch und jeder Pflanzenklasse sind (soweit möglich) drei Werte für Höhe und Gewicht gegeben, der Wert für die schwächste (Mi.) und stärkste Pflanze (Ma.) und, fettgedruckt, das arithmetische Mittel (Me.) aus den Einzelwerten für alle zu dem Versuch, resp. zu der Pflanzenklasse gehörigen Individuen. (Maxima und Minima in Höhe und Gewicht fielen durchaus nicht immer auf die gleichen Pflanzen). Vorausgestellt ist bei jeder Pflanzenklasse die Zahl der

1) Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. Zeitschr. f. indukt. Abstam. und Vererbungslehre, Bd. II, S. 331 u. f. (1909). Eine Berechtigung der Kritik, die Lundegård (Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen, Pringsh. Jahrb. Bd. 48, S. 301 u. f. 1910) an dieser Arbeit geübt hat, kann ich, auch nach dem Ausfall weiterer Experimente, nicht anerkennen.

2) Die Messungen und Wägungen wurden im September an einjährigen Pflanzen vorgenommen, wenn in unserem Klima die Entwicklung für das Jahr zum Stillstand gekommen war. Gemessen wurde bei den einen Versuchen an den im Boden stehenden Pflanzen der Abstand von der Erdoberfläche bis zu den Hüllkelchspitzen in der Mitte des Busches, bei den andern an den abgeschnittenen, senkrecht herabhängenden Pflanzen der Abstand zwischen dem Anfang der Rübe und den Hüllkelchspitzen. Bei stärker ungleichseitig entwickelten Büschen wurde ein Mittelwert genommen. Der Natur der Sache nach sind die Maße ziemlich ungenau; es wurde deshalb in den letzten Jahren weniger gemessen als gewogen. Dabei wurden die dicht über den Rüben abgeschnittenen Pflanzen mit der untersten Gabelung an einer Federwage aufgehängt, die direkt je 10 g abzulesen erlaubte; eine Schätzung von Granmen war möglich. Die Wage wurde von Zeit zu Zeit mit Gewichten auf ihre Genauigkeit geprüft und bis zuletzt stets gut brauchbar gefunden.

Individuen, aus der der Mittelwert berechnet wurde. Die letzte Kolonne zeigt das mittlere Gewicht der *sordidae*, wenn das mittlere Gewicht der zum selben Versuch gehörigen Pflanzen der gleichen Laubfarbe zu 100 angenommen wird.

Die Tab. 9 (S. 609) ist aus Versuchen zusammengestellt, deren Pflanzen sich alle unter möglichst gleichen Bedingungen entwickelt haben, so daß die Werte der einzelnen Versuche untereinander gut vergleichbar sind, was für Tab. 8 (S. 608) nicht zutrifft, wo nur die Werte jedes einzelnen Versuches für sich verglichen werden dürfen.

Beide Tabellen lehren, daß *sordida*-Pflanzen im Durchschnitt wesentlich niedriger sind als normale der gleichen Abkunft und der gleichen Laubfarbe — meist sind sie wenig mehr als halb so hoch —, und daß sie im Durchschnitt sehr viel weniger wiegen. Im Maximum ist der Mittelwert der *sordidae* etwa $\frac{1}{3}$ des Mittelwertes der normalen Pflanzen, und er geht bis auf $\frac{1}{10}$ herab. Das tritt auch hervor, wenn man die Minima und vor allem die Maxima für *sordidae* und normale Pflanzen desselben Versuches vergleicht.

Vergleicht man normale dunkelgrüne Pflanzen einerseits und *chlorinae* oder *variegatae* der gleichen Herkunft andererseits, so sind die letzteren durchschnittlich etwas niedriger¹⁾ und etwas leichter. Bei den *sordidae* fand ich eigentümlicherweise das Verhältnis meist umgekehrt, wenigstens was das Gewicht angeht: die *variegatae sordidae* sind merklich schwerer als die dunkelgrünen *sordidae*. Die Unterschiede zwischen dunkelgrün und *chlorina* oder *variegata* verschwinden aber fast gegenüber den Unterschieden zwischen normalen und von der Sordago befallenen Pflanzen.

Es fragt sich nun, wie der auffallende Unterschied in der Größe und dem Gewicht zustande kommt. Das Nächstliegende ist natürlich, in der Erkrankung selbst die Ursache der Verzweigung zu suchen. Das teilweise Absterben der Palisaden muß von Einfluß auf die Ernährung sein, auch wenn durch das Wuchern der Sammelzellen usw. ein gewisser Ersatz zustande kommt. Es fragt sich nur, ob die so bedingte Unterernährung der kranken Pflanzen allein ausreicht, um den Unterschied zu erklären. Versuche darüber sind angefangen worden, aber noch nicht weit genug gediehen.

1) Vererbungsversuche mit blaß (gelb)grünen und buntblättrigen Sippen usw. S. 296.

Tabelle 9.

| Nr. des Versuchs | Laub- farbe | Höhe in cm | | | | | | Gewicht in g | | | | | | | | | | |
|---------------------|----------------|------------|-----|-----|---------|-----|-----|--------------|-----|-----|---------|-----|-----|-----|-----|-----|----|----|
| | | normal | | | sordida | | | normal | | | sordida | | | | | | | |
| | | Zahl | Mi. | Ma. | Zahl | Mi. | Ma. | Zahl | Mi. | Ma. | Zahl | Mi. | Ma. | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | Me. | Me. | Me. | | |
| 14098 | typ. | 26 | 12 | 43 | 55 | 8 | 19 | 24 | 31 | 26 | 9 | 165 | 300 | 8 | 10 | 27 | 50 | 16 |
| | var. u. chlor. | 9 | 31 | 40 | 48 | 5 | 17 | 21 | 25 | 9 | 115 | 235 | 5 | 19 | 37 | 55 | 24 | |
| 14099 | typ. | 32 | 34 | 46 | 58 | 11 | 12 | 24 | 30 | 32 | 50 | 167 | 405 | 11 | 4 | 25 | 48 | 15 |
| 14100 | typ. | 41 | 33 | 47 | 67 | 6 | 20 | 23 | 26 | 41 | 55 | 177 | 290 | 6 | 8 | 22 | 40 | 12 |
| | var. u. chlor. | 10 | 22 | 37 | 46 | 4 | 21 | 25 | 32 | 9 | 60 | 145 | 235 | 4 | 35 | 48 | 65 | 33 |
| 14101 | typ. | 25 | 44 | 54 | 65 | 9 | 25 | 29 | 35 | 25 | 80 | 224 | 365 | 9 | 20 | 39 | 55 | 17 |
| | var. | 10 | 45 | 49 | 52 | 1 | — | 24 | — | 10 | 110 | 182 | 315 | 1 | — | 15 | — | 8 |
| 14102 | typ. | 34 | 26 | 48 | 63 | 10 | 19 | 27 | 34 | 34 | 11 | 143 | 360 | 9 | 8 | 18 | 42 | 13 |
| 14103 14104 | typ. | 69 | 18 | 40 | 52 | 16 | 14 | 22 | 29 | 69 | 6 | 182 | 345 | 16 | 4 | 23 | 40 | 13 |
| | typ. | 16 | 14 | 46 | 60 | 4 | 20 | 24 | 29 | 16 | 8 | 161 | 385 | 4 | 15 | 25 | 45 | 16 |
| Zusammen | typ. | 243 | — | 45 | — | 64 | — | 25 | — | 243 | — | 175 | — | 63 | — | 25 | — | 14 |
| | var. u. chlor. | 29 | — | 42 | — | 10 | — | 23 | — | 28 | — | 161 | — | 10 | — | 39 | — | 24 |

1) Von einer Pflanze.

Eine zweite Möglichkeit wäre, daß die Verzweigung der *sordidae* durch einen besonderen Hemmungsfaktor bedingt wird, ähnlich den Faktoren, die bei den Sippen *humilis* und *nana* — zu denen die meisten mit Sordago behafteten Linien gehören — den niedrigen resp. zwergigen Wuchs bedingen. Dieser Faktor müßte aber, im Gegensatz zu den eben genannten *humilis*- und *nana*-Faktoren, mit dem Sordago-Faktor fest verkoppelt sein.

An und für sich genügt die eine und die andere Annahme den Tatsachen; es kann aber kaum einem Zweifel unterliegen, daß die erste die innere Wahrscheinlichkeit für sich hat, wonach der Zwergwuchs also eine direkte Folgeerscheinung der Krankheit ist.

Ergebnisse.

Die Sordago scheint mir in verschiedener Hinsicht von Interesse zu sein.

Zunächst einmal das Krankheitsbild selbst: Die Lokalisation der eigentlichen Erkrankung auf die Palisaden, und hier wieder auf einzelne Flecken der Palisadenschicht, die Abtötung und das Zerdrücktwerden der einen, das Anschwellen der anderen Zellen, schließlich das Absterben und Zusammensinken des ganzen Fleckes mit der darüber liegenden Epidermis, und der teilweise Ersatz durch auswuchernde, tieferliegende Zellen: all das sind Züge, die in ihrer Gesamtheit bei keiner andern mir bekannten Pflanzenkrankheit wiederkehren.

Dann die Art, wie das einzelne Individuum die Krankheit erwirbt. Sie kann nicht direkt von einer Generation auf die folgende durch das Plasma übertragen werden, etwa wie die *albomaculata*-Eigenschaft, und sie kann auch nicht ansteckend (infektiös) sein. Beides ist schon dadurch ausgeschlossen, daß die Sordago genau nach den Mendelschen Gesetzen vererbt wird. Es muß also für ihr Auftreten eine bestimmte Anlage, ein Gen, verantwortlich sein¹⁾.

Eine weitere Möglichkeit wäre, daß es sich nur um die Vererbung einer scharf ausgesprochenen Disposition zur Erwerbung der Krankheit handelte, und daß diese selbst jedesmal wieder neu, von jedem dazu disponierten Sämling, erworben werden müßte,

1) Dabei kann an dieser Stelle unentschieden bleiben, ob die Sordago durch die Anwesenheit oder durch das Fehlen einer Anlage bedingt ist.

durch eine Infektion mit einem Krankheitserreger. Eine solche Annahme ist aber außerordentlich unwahrscheinlich. Würde die Infektion von außen erfolgen, so müßte der Krankheitserreger bei uns überall im Boden vorhanden sein, obwohl es sich um den Befall einer in Zentralamerika beheimateten Pflanze handelt. Denn die Sordago trat in Leipzig und Münster i. W. auf jedem Boden auf, in den die Sämlinge gesetzt wurden. Auch wäre es sehr wunderbar, daß die Infektion stets, bei den hunderten von Nachkommen von *sordida*-Pflanzen, die ich aufgezogen habe, eingetreten wäre, und mit ganz geringen Schwankungen in dem Grade der Erkrankung. Eher ließe sich denken, daß es sich um einen Erreger handelte, der dem Samen regelmäßig mitgegeben würde, etwa so wie das *Bacterium foliicola* nach Mische bei *Ardisia crispata* oder das *Mycobacterium Rubiacearum* nach von Faber bei *Pavetta*. Dann müßte dieser Erreger aber stets, bei kranken und bei gesunden Pflanzen, vorhanden sein; denn nur dann wäre die Vererbung der Krankheit auch durch den Pollen bei der Befruchtung, ihre Latenz während der ersten Generation und ihr Wiederauftreten in der zweiten Generation möglich. Bei den verschiedensten Sippen müßte er dann bei Selbstbestäubung von Generation zu Generation weitergegeben werden, ohne je aktiv zu werden, um sich, sobald durch eine fremde Keimzelle die Disposition vererbt worden ist, bemerkbar zu machen und die Sordago hervorzurufen. Wahrscheinlich ist das alles gewiß nicht¹⁾; dazu kommt noch, daß sich ein solcher Erreger niemals finden ließ, weder an frischem noch an fixiertem Material, obwohl genau nach ihm gesucht wurde. Er müßte also submikroskopische Größe haben. Wir dürfen deshalb ruhig annehmen, daß die Krankheit als solche, nicht eine Disposition dazu, durch eine Anlage vererbt wird.

Wer von vornherein den Begriff „Krankheit“ auf die Fälle beschränkt, bei denen man entweder äußere Einflüsse oder Infektionen als Ursache feststellen kann, und einen Fall von Varietätenbildung sieht, sobald für eine Krankheit echte Vererbung

1) Mir ist wenigstens kein Fall bekannt, wo ein derartiger Organismus regelmäßig von Generation zu Generation weitergegeben würde, ohne irgend eine Einwirkung zu zeigen, wie es bei den stets gesunden Sippen der Fall sein müßte, und ebensowenig ein Fall, bei dem der übertragene Organismus eine so weitgehende Schädigung des beherbergenden Organismus gerade in den vegetativen Teilen bedingen würde, wie sie die *sordida*-Pflanzen zeigen.

durch eine Anlage nachgewiesen ist, ohne Rücksicht auf die anderen Merkmale der Erkrankung, wird auch die Sordago nicht als Krankheit anerkennen. Eine solche Beschränkung des Begriffes schließt natürlich eine Diskussion von vornherein aus.

Pflanzenkrankheiten von so ausgesprochenem Charakter, wie die Sordago eine ist, nicht durch äußere Einflüsse hervorgerufen, nicht infektiöser Natur und auch nicht direkt übertragbar, sondern erblich im engeren Sinne des Wortes und den Mendelschen Gesetzen folgend, sind bis jetzt freilich wohl kaum bekannt. Eine *chlorina*-, *variegata*- oder *albomarginata*-Sippe ist so wenig wirklich „krank“, wie etwa eine *nana*-Sippe oder die mancherlei Monstrositäten, die „mendeln“. Zurzeit müssen wir uns zum Menschen wenden¹⁾, wenn wir etwas Ähnliches finden wollen (Stoffwechselkrankheiten, etwa Polyurie oder Diabetes, manche Nervenkrankheiten usw.); ich glaube aber, daß sich auch im Pflanzenreich noch mancher ähnliche Fall wird finden lassen.

Schließlich hat die Sordago-Krankheit noch ein theoretisches Interesse dadurch, daß ihre Vererbungsweise in besonders drastischer Weise den Wert einer Hypothese zeigt, die in der modernen Vererbungslehre eine große Rolle spielt, der sogenannten Presence- und Absence-Theorie²⁾. Es bleibt sich dabei völlig gleich, ob die Krankheit als solche vererbt wird, oder nur die Disposition für sie (was, wie wir sahen, sehr unwahrscheinlich ist).

Nach der genannten Hypothese ist von den zwei Eigenschaften, die ein mendelndes Merkmalspaar bilden, die eine durch die Anwesenheit einer bestimmten Anlage, eines „Genes“, für das betreffende Merkmal bedingt, die andere durch das Fehlen dieser Anlage. Bei dem durch Mendel selbst klassisch gewordenen Paare: gelbe Kotyledonen — grüne Kotyledonen der Erbsen, wäre beim einen Elter die gelbe Farbe durch die Anwesenheit einer Anlage bedingt, die, kurz gesagt, aus Grün Gelb macht, die grüne Farbe beim andern Elter durch das Fehlen dieser Anlage, infolgedessen eben das Grün unverändert zum Vorschein kommt. Dann ist es auch ohne weiteres klar, daß der Bastard

1) Eine Zusammenstellung z. B. bei Plate, Vererbungslehre, S. 304 u. f. 1913).

2) Ich habe darauf schon in dem Referat für die Sitzungsberichte der Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte hingewiesen.

zwischen einer „grünen“ und „gelben“ Erbsensippe gelbe Kotle-donen hat: die von der einen Keimzelle übertragene, wirklich vorhandene Anlage für Gelb macht sich dem Grün gegenüber eben geltend. „Grün“ bekommt er von beiden Eltern, „Gelb“ noch dazu von dem einen. Das Merkmal, für das eine Anlage, ein Gen, vorhanden ist, muß (mehr oder weniger) dominieren resp. prävalieren; umgekehrt schließt dann die Presence- und Absence-Hypothese aus dem Dominieren oder Prävalieren des einen Merkmals eines Paares, daß für dieses Merkmal eine Anlage vorhanden ist.

Nichts ist natürlich leichter, als diese Anschauung auch auf den vorliegenden Fall anzuwenden und zu sagen, daß die Krankheit durch das Fehlen einer Anlage zustande komme, deren Anwesenheit den normalen Zustand der Blätter bedinge. Es ist damit ja nur der Sachverhalt anders ausgedrückt. Es fragt sich aber, ob die Annahme hier überhaupt — nicht bloß auf dem Papier — möglich, oder doch nur etwas wahrscheinlich sei. Bei einiger Überlegung wird man das nicht zugeben können.

Stehen wir auf dem Boden der Deszendenzlehre — und diesen Standpunkt wird man im allgemeinen zugeben — so müssen wir doch annehmen, daß der phylogenetische Fortschritt darauf beruht, daß zu den vorhandenen Anlagen (Genen) neue hinzukommen, oder daß die vorhandenen Anlagen abgeändert werden. Halten wir uns an den ersten Fall, dem gegenüber der zweite für unsere Betrachtung nichts Neues bietet. Aus einer Sippe mit den Anlagen $n^1) + A + B + C + D$ entsteht eine neue, jüngere, phylogenetisch höher stehende dadurch, daß eine neue Anlage E dazu kommt, daraus eine noch höher stehende Sippe durch das Hinzutreten einer Anlage F usw. Aus Sippe I: $n + A + B + C + D$ wird Sippe II: $n + A + B + C + D + E$, daraus Sippe III: $n + A + B + C + D + E + F$ usw.

Wirkt nun eine der vorhandenen Anlagen nicht mehr, so sinkt damit die Sippe in dem fraglichen Punkte, auf den sich die Anlage bezieht, z. B. in der Blütenfarbe, auf eine frühere phylogenetische Stufe herab. Dafür bleibt es sich gleich, ob die Anlage nur inaktiv (latent) wird oder, wie es die Presence- und Absence-Hypothese annimmt, einfach ganz wegfällt. Aus der Anlagengarnitur $n + A + B + C + D + E + F$ ist dann z. B. die Anlagen-

1) n bedeutet hier und im folgenden natürlich eine ungenannte, gleichbleibende Zahl Anlagen.

garnitur $n + A + B + D + E + f$ (Gen F inaktiv) oder $n + A + B + C + D + E$ (Gen F weggefallen) geworden. Das heißt nichts anderes, als daß die Sippe IV dann, in dem bestimmten Punkt, z. B. der Blütenfarbe, wieder so aussieht wie Sippe II, also so, wie sie früher einmal ausgesehen haben muß.

In manchen Fällen — z. B. bei dem schon genannten Merkmalspaar: grüne Kotyledonen — gelbe Kotyledonen der Erbsen — paßt nun die Presence- und Absence-Hypothese zu dem, was die Deszendenzlehre verlangt, ausgezeichnet. Denn Grün — dem die Anlage für Gelb fehlen soll — ist sicher phylogenetisch (und ontogenetisch noch heutzutage) die Vorstufe des Gelb.

Andere Fälle, und besonders auffallend die Sordago, stimmen dagegen gar nicht. Wendet man die Presence- und Absence-Hypothese hier an, so muß man daraus, daß der normale Zustand dominiert, schließen, daß der *sordida*-Zustand durch das Fehlen einer Anlage bedingt sei. Die Sordago müßte also, was den Bau des Blattes anbetrifft, einen phylogenetisch älteren Zustand darstellen, einen Zustand, den die *Mirabilis Jalapa* auf ihrem phylogenetischen Werdegang einmal durchlaufen hätte. Der gesunde Zustand verdeckte heutzutage diesen krankhaften. Nun ist die Sordago eine so ausgesprochen pathologische Erscheinung, daß die befallenen *sordidae*-Pflanzen eben noch existenzfähig sind. Niemand wird schon deshalb in ihnen phylogenetische Vorstufen der heutigen, normalen *Mirabilis Jalapa*-Sippen sehen wollen, und damit ist eben gesagt, daß die Presence- und Absence-Theorie in unserem Falle völlig versagt.

Das tut sie überhaupt in all den Fällen, in denen das rezessive Merkmal so beschaffen ist, daß sein Träger nicht als phylogenetische Vorstufe des Sippe aufgefaßt werden kann, die das dominierende (oder prävalierende) Merkmal entfaltet zeigt¹⁾. Nur sind diese Fälle selten so einfach, eindeutig und schlagend, wie der, den uns die sordagokraken *Mirabilis* liefern.

So viel ich sehe, lassen sich gegen diese Argumentation, für unseren speziellen Fall und überhaupt, nur zwei Einwendungen machen, die wenigstens diskutierbar sind. Einmal könnte man

1) Ich habe schon früher auf solche Fälle aufmerksam gemacht (einige Bastardierungsversuche mit anomalen Sippen usw. Jahrbücher f. wiss. Bot., Bd. 41, S. 458 u. f. (1905).

denken, daß die Reihenfolge, in der die neuen Anlagen zu den alten hinzukommen, beim Wegfallen oder Inaktivwerden von Einfluß wäre. Um bei dem oben verwendeten Schema zu bleiben, wäre es von Bedeutung, ob aus der Garnitur der Sippe III: $n + A + B + C + D + E + F$ F wegfiere oder C oder A ; im ersteren Falle entstünde die phylogenetische Vorstufe, im anderen etwas Abnormes. Man beachte aber, daß bei ein- und derselben Sippe eine ganze Reihe von Anlagen für Blüten- und Laubfärbung, für den Wuchs usw. inaktiv werden oder wegfallen können, bald einzeln diese oder jene, bald zu mehreren oder vielen, ohne daß etwas Anomales entstünde, während doch eine Anlage die letztentstandene (F), eine die nächstältere (E) usw. sein muß. Daraus kann man schließen, daß die Reihenfolge des Entstehens der Anlagen keine Rolle beim Erfolg des Schwindens spielen kann.

Man könnte ferner annehmen, es handle sich bei der Sordago nicht um eine einzelne Anlage, sondern um einen Komplex seinerzeit zusammen aufgetretener, verkoppelter Anlagen, von denen eine, aus ihrem Verbands herausgelöst, eben durch ihr Fehlen den Sordago-Zustand bedinge, der von den übrigen Anlagen, ohne diese eine, hervorgerufen würde, während zur Hervorbringung des normalen Zustandes des Blattes alle Anlagen im Verband vorhanden sein müßten. Die phylogenetische Vorstufe würde nur dann wieder zum Vorschein kommen, wenn alle Anlagen auf einmal wegfallen oder inaktiv würden, wie sie auf einmal aufgetreten wären. Eine solche Annahme steht aber vollkommen in der Luft: ich kenne wenigstens keinen Fall, wo von verkoppelten Anlagen der Wegfall einer Anlage einen krankhaften Zustand hervorrufen würde.

Sordago und ähnliche Merkmale müssen durch besondere Anlagen hervorgerufen werden, die neu, als progressive Mutationen aufgetreten sind. Solche Sippen, die ihrer Beschaffenheit nach einen blind endigenden, kurzen Ast am Stammbaum bilden, von dem aus es nicht weiter geht, können den normalen gegenüber dominieren (z. B. die Calycantheme bei *Campanula Medium*) oder rezessiv sein (eben die Sordago, manche Krankheiten des Menschen). Auf die einen paßt die Presence- und Absence-Hypothese, auf die andern nicht. Will man an der Deszendenzlehre festhalten, so gibt es also Fälle, die der Presence- und Absence-Hypothese direkt widersprechen; will man an der Presence- und Absence-Hypothese festhalten, so mag man die Deszendenzlehre ruhig ganz

aufgeben. Im übrigen lassen sich auch andere experimentelle Ergebnisse gegen die genannte Hypothese anführen, worauf ich zurückzukommen vorhabe.

Berlin-Dahlem,

Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie

im November 1914.

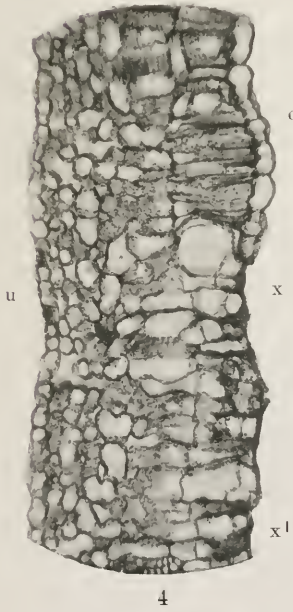
Figuren-Erklärung.

Tafel VIII.

Fig. 1 und 2. Sordagokranke Blätter von *Mirabilis Jalapa*, Naturgröße. Photogr. Dr. Lenz.

Fig. 3. Querschnitt durch ein sordagokrankes Blatt, *O* = Ober-, *U* = Unterseite. Bei *S* die zusammengefallenen Palisaden. Zeiß Syst. D, Ok. 4. Photogr. Dr. Windel.

Fig. 4. Ähnlicher Querschnitt, *O* = Ober-, *U* = Unterseite. Von *x* bis *x'* hat Wuchergewebe aus der Sammelzellschicht die abgestorbenen Palisaden (und die Epidermis) verdrängt. Darüber abgestorbene Palisaden zwischen normalen, an der Grenze bei *x* eine sehr stark angeschwollene Zelle, etwa ähnlich der in Fig. 3 *B* im Text abgebildeten. Zeiß Syst. D, Ok. 4. Photogr. Dr. Windel.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [56](#)

Autor(en)/Author(s): Correns Carl Erich

Artikel/Article: [Über eine nach den Mendelschen Gesetzen vererbte Blattkrankheit \(Sordago\) der Mirabilis Jalapa. 585-616](#)