Phylogenetische und gruppenweise Artbildung.

Von **Hugo de Vries** in Lunteren (Holland).

Um die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb von Familien und größeren Gruppen in klarer Weise darzustellen, benutzt man gegenwärtig mit Vorliebe die Methode der Stammbäume. Der Physiologe erblickt in diesen Figuren aber ein Mittel, um der Frage nach der Artbildung in der Natur auch von seinem Standpunkte näher zu treten. Der Prozeß muß offenbar sowohl innere als äußere Ursachen haben und bestimmten Gesetzen unterworfen sein. Diese zu erforschen, bildet eine der Hauptaufgaben der Erblichkeitslehre.

Sind in einem Stammbaum die einzelnen Arten vollständig oder doch nahezu vollständig eingetragen worden, so macht er den Eindruck einer Anzahl von Fächern, welche durch Linien miteinander verbunden sind. Die Fächer stellen zumeist die Gattungen dar; in ihnen sind die Arten zu einer kleineren oder größeren Gruppen zusammengedrängt. Die Verbindungslinien aber bilden die Hauptzüge der Entwicklungsgeschichte in der gewählten Abteilung.

Die Entstehung der Arten innerhalb der Fächer kann man gruppenweise Artbildung nennen, und im Gegensatz dazu jene auf den Verbindungslinien als phylogenetische bezeichnen. Die erstere liefert in der Natur den Reichtum der Formen, die letztere besorgt aber die eigentliche Gliederung des Systems. Beide sind teilweise progressiver und teilweise retrogressiver Natur. Diese Hauptformen des Prozesses gehen fast stets Hand in Hand, und sogar in der Abtrennung großer Abschnitte, wie z. B. der Monokotylen, sind die rückschreitenden oft ebenso wichtig wie die anderen.

Das größte Hindernis für die physiologische Forschung bildet aber die Seltenheit der Erscheinung. Ohne Zweifel treten neue Formen alljährlich auf. Man beobachtet sie auf Exkursionen oder findet sie in den Verzeichnissen der Handelsgärtner. Das genügt aber nicht für die Forschung. Die Blumensamen werden auf großen Äckern zu Hunderttausenden ausgesät in der Hoffnung, von Zeit zu Zeit eine wertvolle Neuheit zu erlangen. In der Natur ist der Vorgang anscheinend ebenso selten. Wo Varietäten häufiger vorkommen, sind sie offenbar bereits alt und vermehren sie sich als erbliche Rassen, wie z. B. die weißblühenden Formen von Erodium cicutarium und Antirrhinum Orontium. Wo solches nicht der Fall ist, sind sie sehr viel seltener

und darf man ihre Häufigkeit gewiß auf weniger als ein Exemplar auf 100000 oder gar auf einer Million schätzen. Von Lychnis diurna glabra ist nur ein einzelner Fundort bekannt, und Lychnis vespertina glabra habe ich nur ein einziges Mal gefunden. Gewisse Arten mit blauen oder roten Blüten weisen in Gegenden, wo sie überaus reichlich vertreten sind, nur höchst selten weiße Blumen auf, wie bei uns z. B. Succisa pratensis. Würde man nun eine solche Art in Kultur nehmen, so ist offenbar die Aussicht, sie eine oder mehrere Varietäten hervorbringen zu sehen, viel zu gering, als daß man auf ein geeignetes Material für eine eingehende physiologische Erforschung der Bedingungen des Prozesses hoffen dürfte.

Dasselbe gilt in noch höherem Maße von der Entstehung systematischer Arten. Unter diesen sind die weitverbreiteten Formen offenbar so alt, daß die Ursachen, welche sie hervorriefen, sich unserem Studium völlig entziehen. Zwar stellt die Nützlichkeitstheorie eine poetische Betrachtung ihrer Vorzüge im Kampf ums Dasein an die Stelle experimenteller Forschung; da wir aber die Umstände, unter denen sie tatsächlich entstanden sind, nicht kennen, bringt uns auch diese Methode nicht weiter. Nur von ganz jungen Arten, welche noch nicht die Zeit gehabt haben, sich zu verbreiten, darf man annehmen, daß sie noch in derselben Umgebung leben, in der sie entstanden sind. Zahlreiche lokale Formen, welche namentlich auf tropischen und subtropischen Inseln nur an einem einzigen Fundort, z. B. in einem Tale oder auf einer Bergspitze wachsen, müssen hierzu gerechnet werden. Aber auch hier muß sich die Forschung auf ein vergleichendes Studium beschränken, denn zu Versuchen liefern auch diese junge Arten noch kein Material.

Entziehen sich somit die phylogenetische Artbildung und die zerstreute Entstehung von Varietäten noch unserem Experimente, viel günstiger verhält sich in dieser Beziehung die gruppenweise Bildung neuer Formen, wie sie uns in so zahlreichen Gattungen entgegentritt. Auf diese sind wir vorläufig gezwungen, unser Augenmerk zu richten. Allerdings gibt es Übergänge. Phylogenetische und gruppenweise Artbildung sind keineswegs scharf voneinander getrennte Vorgänge. Zu diesen Übergängen rechne ich z. B. das häufigere Auftreten derselben Abweichung innerhalb einer Art oder einer kleinen Gruppe von Arten.

Als Beispiel führe ich die Entstehung der pelorischen Varietät von Linaria vulgaris an. Diese Form, welche ausschließlich pelorische Blüten mit fünf Spornen trägt, ist in den beiden letzten Jahrhunderten hier und dort gelegentlich erschienen. Sie vermehrt sich durch Wurzelbrut und erhält sich dadurch während einiger Jahre, um

dann wieder zu verschwinden. Sie bildet fast nie keimfähige Samen, und dieses schließt die Annahme, daß sie mittels Samen von einem Orte nach einem anderen übertragen werde, in einfachster Weise aus. Sie ist offenbar in der Regel an Ort und Stelle entstanden, wo man sie findet. Sie ist auch in meinem Garten aus einer mehrjährigen, gut isolierten und reinen Kultur der Art hervorgegangen, und hier ließ sich somit der Hergang des Prozesses unmittelbar beobachten. Die Varietät trat plötzlich auf, ohne sichtbare Vorbereitung und ohne Zwischenstufen oder Übergänge. Sie entstand in mehreren Individuen, deren Zahl in der fraglichen Linie verhältnismäßig bedeutend war, nähmlich etwa 1%, und der Vorgang wiederholte sich in der nächsten Generation. Aus den wenigen, künstlich gewonnenen Samen wiederholte sich die Neuheit in fast allen Individuen. Offenbar gab es eine innere Ursache für die ganze Erscheinung, aber weder diese zu erforschen, noch auch die äußeren Bedingungen kennen zu lernen, ist bis jetzt gelungen.

Gefüllte Blütenkörbchen kommen bei vielen Kompositen mit Strahl- und Scheibenblütchen als gärtnerische Varietäten vor, offenbar infolge einer bestimmten inneren Vorbereitung zu dieser Abweichung sowie der günstigen Kulturbedingungen der Gärtnereien. Auch in meinen Versuchen ist eine solche Neuheit aufgetreten, und zwar aus Chrysanthemum segetum. Die gefüllte Form trat mit einem Schlage auf und war sofort samenfest, aber für weitere Versuche bildete auch sie kein geeignetes Objekt.

Es bedarf dazu einer Anhäufung von Neubildungen und eine solche findet man wohl nur in der gruppenweisen Artbildung. Die beiden Begriffe decken einander fast genau. Zahlreiche neue Typen entstehen nahezu gleichzeitig, und die meisten unter ihnen in mehreren Individuen und zu wiederholten Malen. Die Häufigkeit soll ausreichen, um im beschränkten Raum eines Versuchsgartens zuverlässige prozentische Verhältnisse zu ermitteln und miteinander zu vergleichen. Einen solchen Fall bietet uns die Gattung Oenothera und zwar in etwa einem halben Dutzend von nahe verwandten Arten. Aus diesem Grunde habe ich seit etwa 30 Jahren diese als Paradigma für die Artbildung im Pflanzenreich ausgewählt und sie einer Reihe von Experimenten unterworfen, mittels derer es aber noch bei weitem nicht gelungen ist, den Reichtum der einschlägigen Erscheinungen auch nur annähernd zu erschöpfen.

Ist es aber erlaubt, eine einzelne Gattung als Vorbild für alle Formen der artbildenden Variabilität zu benutzen? Offenbar ist das aber nicht der Zweck der Untersuchung; diese kann ja nicht mehr be-

anspruchen als ein erster Anfang zu sein. Gerade die Häufigkeit des Auftretens neuer Formen muß eine besondere Ursache haben, welche bei der phylogenetischen Artbildung nicht vorhanden zu sein braucht. Auch könnte die Anhäufung in anderen Familien und Gattungen wohl ganz oder zum Teil auf andere innere Ursachen beruhen. Jedes Beispiel, das sich für eine experimentelle Bearbeitung darbietet, müßte untersucht werden, um zu allgemeinen Folgerungen zu gelangen. Andererseits ist es selbstverständlich, daß man mit einem Falle anfangen muß; dazu kommt, daß bis jetzt im Pflanzenreich noch kein zweiter ähnlicher Fall aufgefunden worden ist.

Das Studium dieser bis jetzt einzig verfügbaren Gruppe hat nun zunächst zum Zweck zu prüfen, inwieweit ihre Formenbildung mit der Artbildung in der Natur verglichen werden darf. In zweiter Linie aber hat es die Gesetze zu erforschen, welche diese Vorgänge hier beherrschen. In beiden Richtungen sind im Laufe der letzten Jahrzehnte, und durch die Arbeit vieler Forscher, wie mir scheint, wichtige Ergebnisse erreicht worden. Ich brauche hier nur die Untersuchungen von Gates und Fräulein Lutz über die Verdoppelung der Chromosomen, von Bartlett über die systematische Gliederung der Gattung und über die Massenmutationen, von Geerts über die unbefruchteten und von Renner über die befruchteten sterilen Samen, von Davis über den vermutlichen Ursprung der Oenothera Lamarckiana, von Stomps über die parallelen Mutationen, sowie von Klebahn über Oenothera biennis hervorzuheben, um zu zeigen, welche umfangreiche Arbeit erforderlich war, um in diesem einen Beispiele zu einer Einsicht in einige der Hauptzüge des Prozesses zu gelangen. Und werden später mehr Beispiele erkannt werden, wie viele Jahre angestrengter Arbeit, aber auch welche Fülle von Entdeckungen, wird man dann erwarten dürfen.

Einstweilen aber müssen wir uns mit dem einen namhaft gemachten Falle begnügen.

Die bei den Oenotheren beobachteten Mutationen können wir einteilen in allgemeine und spezielle. Die allgemeinen sind solche, welche mit den Vorgängen übereinstimmen, welche auch außerhalb dieser Gruppe bei der Entstehung von Arten und Varietäten vorkommen oder doch gewöhnlich vorausgesetzt werden. Die speziellen aber sind bis jetzt nur in der fraglichen Gattung beobachtet worden. Ob sie dieser eigentümlich sind, oder später auch in anderen Gattungen vorgefunden werden, wissen wir selbstverständlich nicht. Doch zeigen sie gewisse Züge, welche es wahrscheinlich machen, daß sie bei der phylogenetischen Artbildung keine hervorragende Rolle spielen können. Ich

werde auf sie deshalb erst nach der Behandlung der allgemeinen Mutationen eingehen.

Diese können wir entweder vom Standpunkte der Systematik oder von jenem der Erblichkeitslehre betrachten. Im ersteren Falle unterscheiden wir parallele und taxinome Veränderungen, im letzteren aber progressive und retrogressive.

Als parallele Mutationen bezeichnen wir, nach dem Vorgange von Stomps, jene plötzlich auftretenden Umänderungen, welche bei verschiedenen Arten dieselbe Neuheit hervorrufen. Von den zahlreichen einschlägigen Beispielen, welche ich im Laufe dieses Aufsatzes zu erwähnen haben werde, hebe ich hier die Zwerge hervor, welche fast alljährlich von Oenothera biennis und O. Lamarckiana erzeugt werden. Sie stimmen sowohl in ihrer niedrigen Statur überein — denn ihre erste Blüte wird nur etwa 10 cm oberhalb des Bodens angelegt — als auch in anderen Eigenschaften. Beide sind für die Angriffe gewisser Bodenbakterien in hohem Grade empfindlich und erkranken demzufolge, falls der Boden zu reich an stickstoffhaltigen Düngungsmaterialien und zu arm an Phosphaten ist.

Ein lehrreiches Beispiel von Parellelismus bieten die mit schwefelgelber Farbe blühenden Varietäten von Oenothera biennis und O. suaveolens. Ihre Blüten sind so blaßgelb, daß sie von Sammlern, im Gegensatz zu dem hochgelben Typus der Arten, oft gradezu als weiß bezeichnet werden. Die Sulfureaform von O. biennis ist in den holländischen Dünen ziemlich häufig, aber starken periodischen Schwankungen unterworfen. In manchen Sommern sucht man sie vergeblich, in anderen findet man Dutzende von Exemplaren an verschiedenen Fundorten. Sie ist samenfest, und könnte sich aus diesem Grunde ebensogut erhalten und vermehren wie die Art, dennoch muß man annehmen, daß sie häufig ausstirbt und entsprechend oft wieder aufs neue hervorgebracht wird. Wie letzteres geschieht, lehren die Kulturen, sowohl diejenigen von Stomps als jene von Klebahn und meine eigenen. In reinen, künstlich selbstbefruchteten Linien der Art treten sie gelegentlich plötzlich und ohne Vorbereitung oder Übergänge auf, und so muß es somit auch im Freien geschehen. Und die Frequenz ist eine ziemlich bedeutende, denn ich fand sie in Kulturen von mehreren Hunderten von Exemplaren zu etwa 0,3%. Die Sulfureavarietät von Oenothera suaveolens wächst im Freien im Forste von Fontainebleau, wo sie offenbar gleichfalls plötzlich aus der Art entstehen kann, denn in meinen reinen Linien trat sie in dieser Weise zu 0,1% auf.

Diese Versuche lehren unmittelbar, wie neue Formen im Freien entstehen können. Der Parallelismus ist aber nicht auf die Farbe beschränkt, sondern erstreckt sich auch auf die inneren, dieser zugrunde liegenden, erblichen Eigenschaften, wie Kreuzungsversuche lehren.

Der Parallelismus ist selbstverständlich nicht auf die Arten einer und derselben Gattung beschränkt. Er geht über deren Grenzen hinaus. Als Beispiel führe ich die sepalodische Varietät von Epilobium hirsutum an, welche von Rasor unweit Woolpit in England im Freiem beobachtet worden ist. Ihre Blumenblätter sind klein und schmal und von blasser Farbe, anstatt groß und schön rot. Sie ähneln den Kelchblättern sowohl in den äußeren als auch in ihren anatomischen Merkmalen. Daher der Name Sepalodie. Sie bilden ein kleines Kreuz in der Blüte, und auf dieses bezieht sich die Bezeichnung Epilobium hirsutum cruciatum. Diese Form bildet nun in gewisser Hinsicht eine Brücke zwischen dem Vorkommen desselben Charakters als Artmerkmal bei Oenothera cruciata Nutt. und O. stenomeres Bartlett und als seltene Mutation bei Oenothera biennis cruciata. Die erstgenannte Art wächst in der Gegend des Hudson-Flusses in Nordamerika im Freien, und wird von Systematikern allgemein als gute Art anerkannt. In unseren Dünen aber wurde bisweilen ein ganz vereinzeltes Exemplar von O. biennis mit sepalodischen Blumenblättern gefunden und die mikroskopische Untersuchung hat dann die völlige anatomische Übereinstimmung nachgewiesen. Offenbar waren diese Exemplare jedesmal plötzlich aus der normalen Art hervorgegangen, denn ihre Fundorte werden wohl alljährlich von Botanikern durchkreuzt, aber Übergänge hat man nicht beobachtet. Die neue Form war in Kulturen samenfest, dennoch ist sie im Freien bald wieder verschwunden.

Auf Grund dieser Beobachtungen und des vollständigen Parallelismus der drei genannten Formen darf man annehmen, daß die Art und Weise der Entstehung für sie dieselbe ist, und daß somit sowohl Epilobium hirsutum cruciatum als auch Oenothera cruciata Nutt. in bezug auf dieses Merkmal mit einem Schlage aus ihren leuchtend blühenden Vorfahren hervorgegangen sind.

Das angeführte Beispiel gehört eigentlich bereits zu der Gruppe der taxinomen Mutationen. Einen zweiten ähnlichen Fall liefert das vollständige Fehlen der Blumenblätter. Dieses gehört zu den systematischen Artmerkmalen von Fuchsia macrantha und F. procumbens in der Familie der Onagraceen und kommt bekanntlich auch außerhalb dieser gelegentlich als solches vor. Auf ein plötzliches Ent-

stehen dieses Charakters lassen die Vorgänge bei Oenothera suaveolens schließen, denn von dieser findet man bisweilen im Freien Blumen ohne Blumenblätter und im vergangenen Jahre ist in meinem Versuchsgarten ein solches Exemplar unvermittelt aus einer reinen Kultur der Art hervorgegangen. Allerdings war das Merkmal hier nicht durchgreifend, denn dieselbe Pflanze trug neben apetalen Blüten auch solche mit 1—4, bisweilen teilweise verkümmerten Petalen, aber worauf es ankommt ist wesentlich nur die Tatsache, daß der Charakter plötzlich aus dem ursprünglichen Typus der Art hervorging.

Betrachtet man die taxinomen Mutationen von einem allgemeinen Gesichtspunkte, so fällt es auf, daß sowohl Mutationen als Arten sich sehr oft nicht durch ein einziges Merkmal, sondern durch eine kleinere oder größere Gruppe von solchen von ihren nachgewiesenen bzw. vermutlichen Vorfahren unterscheiden. Für die Artmerkmale braucht dieses nicht betont zu werden, dagegen möchte ich hier diejenigen Gattungen hervorheben, welche je nur eine Art umfassen. Die ganze Gattung macht hier oft den Eindruck, daß sie mit einem Schlage aus ihren Vorfahren entstanden ist. Genau so ist es bei den Oenotheren. Vor mehreren Jahren trat in meinem Garten eine Form, Oenothera Lamarckiana mut. velutina auf, welche sich weit auffallender von der Mutterart unterscheidet als verwandte systematische Arten wie O. biennis und O. muricata. Man erkennt sie im Garten auf dem ersten Blick; sie hat eine niedrigere Gestalt, lange Internodien in der Blütenrispe, schmale, der Länge nach zusammen gebogene Blätter, denen die Buckeln der Mutterart abgehen, runde fast schüsselförmige Blumen, eine graue Behaarung auf allen Organen und einen Reichtum an roter Farbe, namentlich in den jüngeren Teilen. Auch die Form der Früchte und manche andere Punkte weichen ab. Alle diese Merkmale bildeten bei der ursprünglichen Mutation eine einzige Gruppe, und diese stellt ein einheitliches Bild dar, obgleich es möglich ist, durch Kreuzungen einzelne Faktoren daraus zu isolieren. Wäre diese Mutation im Freien aufgefunden worden, so würde sie wohl als eigene systematische Art beschrieben worden sein.

Auf meinen Reisen in Amerika habe ich ein einziges Mal eine solche Mutation im Freien beobachtet. Es war dieses in einer bewaldeten Gegend am Ufer des Missisippiflusses in der Nähe von Courtney in Missouri. An einer offenen Stelle wuchs die amerikanische Form von O. biennis in vielen Dutzenden von reichblühenden Exemplaren. Aber eine einzige Pflanze trug einen anderen Typus, mit schmäleren Blättern, etwas kleineren Blüten und einer langen Traube

mit dicht der Achse angedrückten Früchten. Der Unterschied fiel schon in der Ferne auf, und da die Form neu war und nur in einem Exemplare vertreten, mußte sie offenbar an Ort und Stelle aus der dortigen Art hervorgegangen sein. Sie war aber in ihren Merkmalen völlig gleichwertig mit analogen Mutationen, welche seitdem in meinem Garten aus jener Form von O. biennis hervorgegangen sind.

Weitere Beispiele könnten zahlreich angeführt werden. Oft werden Veränderungen in den sichtbaren Merkmalen von inneren begleitet, wie sich beim Aussäen der Samen oder durch Kreuzungen ergibt. Oenothera Lamarckiana hat zur Hälfte taube Samen, doch führt der Mutant O. rubrinervis solche nur zu einem Viertel und fehlen sie durchaus bei O. mut. deserens, sowie bei der soeben beschriebenen O. mut. velutina. In Kreuzungen folgen Mutanten bisweilen der Mendel'schen Regel, auch wenn dieses Vermögen der O. Lamarckiana für die analogen Verbindungen abgeht. Andere Beispiele werde ich noch zu besprechen haben; sie lehren alle, daß die Merkmale bei experimentellen Mutationen gar oft in ähnlichen Gruppen umschlagen, wie sie in den Diagnosen verwandter Arten zur Unterscheidung benutzt werden.

Ich gelange jetzt zu dem Unterschiede zwischen progressiven und retrogressiven Mutationen. Beide sind im Vergleich mit den natürlichen Stammbäumen wichtig; die ersteren aber bilden den Fortschritt bei der phylogenetischen Artbildung und beanspruchen dadurch unser Interesse in erster Linie. Leider aber sind sie sehr selten, aber auch in diesem Punkte stimmen sie mit den Vorgängen in der Natur überein, denn auch hier sind sogenannte Verlustmerkmale außerordentlich viel häufiger als klare Fortschritte, d. h. als deutliche Zunahmen in der Differenzierung der Formen. Dennoch gibt es Beispiele. So beschreibt Bartlett eine O. stenomeres mut. lasiopetala mit behaarten Blumenblättern, welche in seinen Kulturen entstanden ist, und bekanntlich fehlt die Behaarung den Petalen der sonst bekannten Oenotheren durchweg.

Aber ein sehr gutes Beispiel bietet sich uns in der Verdoppelung der Zahl der Chromosomen in den Kernen, und deshalb wollen wir dieses hier etwas ausführlicher besprechen. Betrachtet man die Listen der Chromosomenzahlen im Pflanzenreich, wie sie namentlich von Tischler und von Ishikawa veröffentlicht worden sind, so fällt es jedem auf daß in Gattungen, von denen mehrere Arten geprüft worden sind, in der Regel alle Arten dieselbe Zahl aufweisen. Daneben kommen aber Gattungen vor, in denen eine oder mehrere Arten dop-

pelt so viel Chromosomen haben wie die anderen. Offenbar gehört die Zahl der Chromosomen zu den zuverlässigsten Merkmalen von Arten. Denn nur ausnahmsweise findet in dieser Beziehung ein Unterschied zwischen Varietäten oder Rassen statt und die Beispiele dazu liefern kultivierte, formenreiche Arten und Gattungen wie Mays, Primula und Musa. In der ganzen Liste sind die niederen Zahlen die Regel, die doppelten die Ausnahmen, und es ist völlig klar, daß diese von jenen abgeleitet sind und nicht etwa umgekehrt. Es handelt sich hier offenbar um einen Fortschritt, und ein Rückschritt, d. h. die Reduktion der normalen Zahl auf die Hälfte, scheint nicht oder doch höchst selten vorzukommen. Dieser Fortschritt ist aber überall im Pflanzenreich beschränkt und führt nur selten zur Ausbildung der vierfachen Zahl; das beweist aber nichts gegen seine Natur als progressive Veränderung.

In der Gattung Oenothera hat nun derselbe Fortschritt in experimentellen Kulturen mehrfach stattgefunden, und zwar aus O. Lamarckiana und O. grandiflora in meinem Versuchsgarten und in demjenigen von Bartlett aus O. pratincola und O. stenomeres. Überdies wurde die entsprechende halbe Mutation für O. biennis von Stomps entdeckt, doch werde ich erst später die halben Mutationen behandeln können.

Die normale Anzahl der Chromosomen in den Oenotheren ist 14, die doppelte somit 28. Die Mutationen, welche diese letztere aufweisen, werden als mut. gigas beschrieben. Sie sind äußerlich leicht kenntlich. Boveri hat gelehrt, daß unter dem Einflusse der größeren Chromosomenzahl gewisse Dimensionen in den Zellen beträchtlich zunehmen, und daß dadurch die äußere Gestalt wesentlich beeinflußt werden kann. Emile Marchal hat dieses für Moose durch Experimente nachgewiesen, in denen die doppelte Anzahl künstlich erzielt wurde. Für die Gigas-Mutanten trifft diese Regel in schönster Weise zu. Ihre ganze Tracht ist kräftiger; die Blütenknospen sind etwa doppelt so dick, die Blüten größer, die Petalen dicker. Auch die Samen sind auffallend größer und die Blätter sind so breit, daß schon die jungen Keimpflanzen in den Saaten erkannt und ausgesucht werden können. Allerdings ist die Mutation nicht auf die Folgen der Verdoppelung der Chromosomenzahl beschränkt und ergreift sie namentlich auch innere Erblichkeitseigenschaften. So folgt z. B. Oenothera Lamarckiana gigas in Kreuzungen mit ihrem Zwerge dem Mendel'schen Gesetze, während O. Lamarckiana selbst sich in den analogen Kreuzungen ganz anders verhält.

Daß die Gigas-Formen den systematischen Wert von neuen Arten beanspruchen dürfen, ergibt sich auch aus der Sterilität ihrer Bastarde. Denn diese bringen bei Selbstbefruchtung keine oder nahezu keine guten Samen hervor, und eine Bastardrasse läßt sich daraus nicht ableiten. Nur ein einziges Mal wurde von dieser Regel eine Ausnahme beobachtet, und in diesem Falle war wahrscheinlich eine nicht beobachtete Mutation davon die Ursache. In Hinsicht auf diese Sterilität entfernen sich die Gigas-Mutanten sogar viel weiter von ihren Mutterformen, als die bis jetzt bekannten guten Arten der Gattung untereinander. Denn Artkreuzungen liefern hier in der Regel volle Ernten und kräftige Bastardrassen.

Die Mutationen in Gigas aus den vier genannten Arten haben plötzlich und ohne jede Vorbereitung stattgefunden. Auch war ihre Mutter nicht ein Semigigas, denn die übrige Nachkommenschaft setzte die Art in der normalen Weise fort. Auf Grund dieser Tatsache darf man offenbar annehmen, daß die Verdoppelung der Chromosomenzahl in der Natur, bei anderen Gattungen in derselben Weise stattgefunden hat, und daß die betreffenden Arten ihre Entstehung somit einer Mutation verdanken, welche in erster Linie die Kerne umänderte, aber daneben auch, wie im Versuchsgarten, andere Merkmale ins Leben rief. Die Übereinstimmung der experimentellen Mutationen mit der Artbildung im Freien ließe sich hier noch in manchen Einzelheiten weiter ausarbeiten, doch würde mich das zuweit führen.

Wie bereits hervorgehoben wurde, findet die Entstehung von Arten in der Natur zu einem großen Teile auf retrogressivem Wege statt. Dementsprechend kommen auch bei den Oenotheren retrogressive Mutationen vor. So beruht die Entstehung von O. brevistylis auf eine Verkürzung des Griffels; in O. rubrinervis bedingt das mangelhafte Dickenwachstum der Fasern einen hohen Grad von Sprödigkeit; O. nanella hat die hohe Statur ihrer Mutterform verloren und schließlich gibt es eine prachtvolle Aureavarietät mit goldenem Laube anstatt der normalen grünen Farbe. Allerdings sind diese Umänderungen mehrfach von weiteren Störungen in den Merkmalen begleitet, aber genau so verhält es sich in der Natur, wo die Arten in der Regel auch durch mehrere Merkmale voneinander unterschieden sind.

Während Gigas als eine progressive Mutation nach Kreuzungen intermediäre sterile Bastarde zu geben pflegt, folgen die soeben genannten retrogressiven Mutanten in Bastardverbindungen der Mendelschen Regel, und zwar verhalten sie sich dabei als rezessiv. Sie sind, trotz ihrer komplizierten Natur, als richtige Verlustmutanten zu be-

zeichnen. Am einfachsten sind die Verhältnisse bei O. brevistylis. Diese Neuheit ist allerdings nicht in meinem Garten entstanden, sondern auf dem Felde bei Hilversum, von welchem ich die Samen und Rosetten für meine Kulturen genommen habe. Sie kommt aber nirgendwo anders vor. Ihr Griffel ist so kurz, daß die Narben kaum oberhalb der Kelchröhre hervorreichen, und ihr Fruchtknoten ist derart gebaut, daß eine Befruchtung nur ausnahmsweise erzielt wird. Sie folgt in ihren Kreuzungen genau dem Mendel'schen Gesetze für die Monohybriden, ja sie gehört zu den Arten, durch deren Studium ich zu der Wiederentdeckung dieses Gesetzes geführt wurde. Sie verhält sich in allen ihren Kreuzungen so, sowohl mit der Mutterart als auch mit anderen Formen, wie z. B. O. biennis L. und O. Hookeri T. und G. Wird sie von diesen in die beiden Zwillinge Laeta und Velutina gespalten, so folgen beide der Regel. Rückkreuzungen bestätigen das Ergebnis und wenn man den Bastard mit dem Pollen der Mutterart befruchtet, erhält man eine Rasse, welche bei stetiger Wiederholung des Verfahrens alljährlich zur Hälfte kurzgriffelige Individuen liefert. Es ist dieses namentlich deshalb wichtig, weil die Varietät selbst, wie bereits gesagt, nahezu steril ist.

Das Verhalten von Oenothera brevistylis wirft ein Licht auf die Entstehung in der Natur von allen jenen Neuheiten, welche demselben Gesetze als rezessive Typen folgen, mögen diese nun Arten oder Varietäten oder gelegentliche Mutationen sein. Man nehme an, daß die Veränderung bei der Ausbildung der Sexualzellen stattfindet, und daß somit die reifen Pollenkörner oder Eizellen bereits mutiert sind. Aber diese Veränderungen sind höchst seltene, eine Zelle unter Hunderttausend oder mehr ergreifend. Die Aussicht, daß zwei gleichsinnig mutierte Sexualzellen bei der Befruchtung zusammentreffen werden, ist somit eine sehr geringe, sie würde aber unmittelbar die volle Mutation liefern. Viel häufiger muß der Fall sein, daß eine mutierte Zelle sich mit einer normalen verbindet, und daraus muß dann eine Verbindung wie jene eines Mendel'schen Bastardes entstehen. Diese wird sich nach Selbstbefruchtung spalten und so die volle Mutation mittelbar ins Leben rufen. Sollte im Freien Selbstbefruchtung fehlen oder doch zu selten sein, so würden neue Bastarde entstehen können, nach deren gegenseitiger Befruchtung dann die Neuheit sich abtrennen könnte.

Oder mit anderen Worten, es werden rezessive Mendel'sche Neuheiten in der Natur in der Regel nicht unmittelbar, sondern erst in der zweiten oder einer späteren Generation nach der eigentlichen Mutation sichtbar werden. Leider erschwert dieses das Studium ihrer

Entstehung in hohem Grade, denn die Bastarde sind gewöhnlich von den normalen Individuen der Art äußerlich nicht zu unterscheiden. Um sie aufzufinden, müßte man zahllose Exemplare künstlich befruchten und ihre Samen getrennt aussäen, aber dieses würde die Kräfte eines einzelnen weit übersteigen.

Nur der Zufall kann uns hier aushelfen, wenn er in einer reinen Linie im Versuchsgarten auftritt. Einen solchen Fall hat mir die Entstehung der erwähnten Aurea-Varietät geboten. Allerdings ist sie nicht aus einer reinen Art, sondern aus einem Bastarde hervorgegangen. Ich hatte im Jahre 1913 O. suaveolens mit O. Hookeri befruchtet und erzog eine der erhaltenen Bastardformen während der folgenden Jahre durch drei Generationen, indem ich jedesmal nur die selbstbefruchteten Samen eines Exemplares aussäte. In der dritten Generation trat plötzlich die goldene Form auf, und zwar in 18% der Individuen. Offenbar war die Pflanze der zweiten Generation einem Mendel'schen Bastarde ähnlich gebaut, und hatte die Mutation somit im Jahre 1914 in einer Sexualzelle des Samenträgers der ersten Generation stattgefunden. Die neue Aurea war sofort konstant, ich erhielt aus ihren Samen etwa 600 Keimlinge, welche alle ein goldenes Laub aufwiesen.

Hätte diese Mutation im Freien stattgefunden, so wäre das Ergebnis durch die Insektenbefruchtung verwischt worden. Umgekehrt kann man aber aus diesem Beispiele ableiten, was in der Natur geschehen sein muß, wenn einmal eine Verlustvarietät neu auftritt.

Die Zwerge und die spröde Rubrinervis sind offenbar gleichfalls Verlustmutanten. Ihnen fehlt eine wichtige Eigenschaft der Mutterart. Die Resultate ihrer Kreuzungen sind aber sehr komplizierter Natur, da sie nur teilweise sich dem Mendel'schen Gesetze fügen. Zum anderen Teile pflegen sie dann bereits in der ersten Generation eine Spaltung zu geben, deren Typen dann nachher konstant sein können. Sogar wo Bastardzwillinge auftreten, können die fraglichen Merkmale in dem einen Zwilling mendeln, aber in dem anderen nicht. Auf diese komplizierten Erscheinungen will ich hier nicht eingehen, sondern nur einen Fall hervorheben, in welchem die Zwerge sich völlig dem Mendel'schen Gesetze fügen.

Ich meine die Entstehung von Zwergen aus Oenothera Lamarckiana mut. gigas. Diese sind gar nicht selten, denn sie treten in den reinen Linien der Mutterform alljährlich in etwa 1—2% der Individuen auf. Nimmt man nun an, daß sie aus mutierten Sexualzellen hervorgehen, so braucht es des Zusammentreffens zweier solcher

um einen Zwerg zu bilden. Daneben müssen aber auch mutierte Gameten mit normalen kopulieren, und zwar viel öfter. Dieses ermöglicht das Auffinden solcher Individuen, denn man braucht nur einige Dutzende von Exemplaren auf die Zusammensetzung ihrer Nachkommenschaft nach Selbstbefruchtung zu prüfen. Finden sich darunter solche, welche etwa 25% Zwerge liefern, während die übrigen deren nur zwei oder weniger Prozent enthalten, so liegen die Verhältnisse völlig klar vor.

Solche aus einseitiger Mutation hervorgegangenen Pflanzen wollen wir halbe Mutanten nennen. Sie verhalten sich in ihrer Nachkommenschaft wie die Bastarde, sind aber nicht im eigentlichen Sinne Hybriden. Denn diese entstehen aus der geschlechtlichen Verbindung zweier Arten, oder Varietäten oder Rassen, während die halben Mutanten aus selbstbefruchteten Individuen innerhalb der reinen Linien des Versuchsgartens hervorgehen. Ihnen fehlt somit das wesentlichste Merkmal der Bastarde. Da sie aber in der Kopulation ungleicher Sexualzellen ihren Ursprung finden, kann man sie auch Hybridmutanten nennen, wenn man nur darauf achtet, daß dieser Name nicht zu Verwechselungen führt.

Die aus der reinen Rasse von O. gigas entstandenen halben Mutanten folgen genau dem Mendel'schen Gesetze. Sie spalten sich in etwa ein Viertel Zwerge, ein Viertel normale Gigas und bilden zur Hälfte neue halbe Mutanten, welche das Spiel wiederholen können. Die Zwerge, welche sie hervorbringen, sind in jeder Hinsicht, sowohl äußerlich als innerlich, den unmittelbaren Zwergmutanten gleich, nur sind sie in anderer Weise entstanden.

Die Tatsache, daß in diesem Falle volle und halbe Mutanten gleichzeitig aus einer reinen Mutterform entstehen, ist in vielen Beziehungen lehrreich. Erstens zeigt sie klar, daß Mutationen und Mendel'sche Kreuzungen durchaus verschiedene Vorgänge sind. Man kennt den Stammbaum von Oenothera gigas vom ersten Anfang an und man kennt die Zusammensetzung der Nachkommenschaft für alle die aufeinander folgenden Samenträger der verschiedenen Generationen. Halbe Mutanten wurden als solche nie gewählt; wo sie gefunden wurden, wurden sie getrennt untersucht. Unter den Vorfahren der vollen Zwergmutanten gab es somit weder Zwerge, noch auch in Zwerge mutierte Sexualzellen. Durch Bastardierung können sie somit nicht erklärt werden. Und dieser klare Fall darf offenbar auf alle die anderen Fälle angewandt werden, in denen einige Forscher versucht haben, die Mutationen als spezielle Fälle von Mendelismus zu deuten. Solche Versuche können unsere Einsicht nicht vertiefen.

Zweitens können wir aus der Entstehung der halben Zwergmutanten von Oenothera gigas ableiten, daß es auch in anderen Fällen halbe Mutationen geben kann, und sogar, daß diese in unseren Kulturen viel häufiger vorkommen müssen als volle. Es liegt auf der Hand, daß bisweilen nur die halben, und nicht auch die entsprechenden vollen angetroffen werden.

Die halben Mutanten leiten uns zu der Gruppe der speziellen Mutationen herüber. Denn mit Ausnahme der mendelnden Merkmale, wo sie die Regel sein müssen, dürften sie äußerst selten sein. Sonst wären sie gewiß bereits aufgefunden wurden. In der Gruppe der Oenotheren sind sie aber keineswegs selten; gerade im Gegenteil gehören sie hier zu den gewöhnlichen Vorkommnissen, und bieten sie dementsprechend mancherlei Abänderungen dar.

Das klarste Beispiel liefern die halben Mutanten von Oenothera Lamarckiana mut. gigas. Entsteht O. gigas durch die Kopulation von zwei Gameten mit je 14 Chromosomen, so müssen solche mutierte Sexualzellen offenbar viel häufiger von normalen befruchtet werden. Es entstehen dann Pflanzen, deren Kerne $7+14=21$ Chromosomen führen, und diese nennt man Semigigas. Sie halten in ihren äußeren Merkmalen die Mitte zwischen der Art und der vollen Mutante, und können dadurch bereits früh erkannt werden. Aus einer Kultur von 20000 jungen Pflanzen von O. Lamarckiana habe ich zwanzig Individuen ausgesucht, deren Blätter breiter und am Grunde gerundet waren. Die Prüfung ihrer Kerne ergab, mit einer einzigen Ausnahme, 21 Chromosomen; die Ausnahme aber war eine andere Mutante: O. oblonga mit 15 Chromosomen. Die übrigen 19 blühten als hohe kräftige Pflanzen, und konnten zu allerhand Versuchen benutzt werden. Es zeigte sich, daß sie sich dabei wie die Bastarde von O. gigas verhalten, und namentlich waren sie bei Selbstbefruchtung ebenso steril wie diese.

In Bastardkulturen müssen zuweilen mutierte Sexualzellen zusammentreffen. Führen sie beiderseits die doppelte Anzahl von Chromosomen, so werden Gigas-Formen entstehen müssen. So entstand aus einer Kreuzung von O. grandiflora mut. lorea mit O. Lamarckiana unter vielen normalen Hybriden ein einziges Exemplar mit dicken Gigasähnlichen Blütenknospen und 24 Chromosomen in seinen Kernen. Es stellte einen unmittelbaren Beweis dar für den Satz daß in Eizellen von O. grandiflora und in Pollenkörnern von O. Lamarckiana die Verdoppelungsmutation vorkommen kann.

Semigigas-Formen müssen offenbar häufiger entstehen als echte Gigas. Dem entspricht die Tatsache, daß in O. biennis die erstere mehrfach, die letztere aber bis jetzt noch nicht entdeckt worden ist.

Halbe Mutanten führen bisweilen zu einer ganz eigentümlichen Erscheinung, welche von Bartlett entdeckt und Massenmutation genannt worden ist. Sie zeichnet sich dadurch aus, daß eine bestimmte Mutation von der Mutterform nicht in 1—2% oder weniger, sondern in viel größerer Menge alljährlich erzeugt wird. Ich werde, um die Sache näher zu beleuchten, zwei Beispiele anführen, deren eines eine wildwachsende Art, die andere aber eine in meinem Garten entstandene neue Form betrifft.

Säet man die Samen der in Alabama wildwachsenden Art Oenothera grandiflora Ait. aus, so bekommt man nicht, wie sonst, einen einheitlichen Typus. Etwa zwei Drittel der Pflanzen sind grün und kräftig und der Mutter gleich. Das andere Drittel besteht aus gelblichgrünen Schwächlingen, von denen viele bereits in der Jugend zugrunde gehen, während es nur bei sorgfältiger Kultur gelingt, die kräftigsten am Leben zu erhalten. Im Freien sterben wahrscheinlich alle bereits in den ersten Wochen ihrer Entwicklung, und erhält sich die Art dadurch rein. Die gelben nenne ich mut. ochracea, sie ergeben sich nach Selbstbefruchtung als samenfest und weisen keine Spaltung auf. Sie werden aber in den reinen Linien der grünen Form alljährlich und in annähernd gleichen prozentischen Verhältnissen hervorgebracht.

Für die Erklärung der regelmäßigen Spaltung der Hauptform genügt es nun, eine einmalige anfängliche Mutation in Ochracea anzunehmen. Kopuliert dann die so mutierte Sexualzelle mit einer normalen, so entsteht eine halbe Mutante, welche im wesentlichen die Merkmale der Art führen wird. Diese spaltet sich dann nach Selbstbefruchtung, dem Mendel'schen Gesetze entsprechend, in drei Typen, deren einer die Ochracea sein wird, deren zweiter reine Grandiflora sein müßte, und deren dritter zwar den Typus der Art führen, aber in ihren Nachkommen die Spaltung wiederholen würde. Reine, samenfeste Grandiflora findet man aber nicht, dafür hat aber die Art regelmäßig zu etwa einem Viertel leere Samen. In diesen sind die Keime frühzeitig abgestorben und wir nehmen nun, nach dem Vorgange Morgan's an, daß die Ursache davon in der Unwirksamkeit irgend eines für die Entwicklung unerläßlichen Faktors gesucht werden muß. Eine solche untätige Eigenschaft nennt Morgan einen letalen Faktor.

Der Übergang in den letalen Zustand eines bis dahin vitalen Faktors kann offenbar nur durch eine Mutation stattfinden, und wir müssen somit in O. grandiflora eine zweite, jetzt aber latente an-

fängliche Umänderung dieser Art annehmen. Unsere Auffassung wird nun die folgende. Die jetzige O. grandiflora ist eine halbe Mutante einer ursprünglichen einförmigen Art und ihre Sexualzellen bestehen deshalb zur Hälfte aus der mutierten, an sich lebensfähigen aber sehr schwachen Form Ochracea und zur anderen Hälfte aus O. grandiflora, verbunden mit einem letalen Faktor. Dieser tötet die rein befruchteten Keime, aber die aus der Kopulation von Grandiflora-Gameten mit Ochracea-Gameten entstehenden Keime sind lebensfähig, da der aktive Faktor der letzteren über den untätigen der ersteren dominiert. Dieser Auffassung entspricht die Erfahrung, denn die selbstbefruchteten Samen jeder Generation sind etwa zu einem Viertel leer; zu einem Viertel liefern sie Ochracea und zur Hälfte wiederholen sie die Mutterform.

Es ist eine wichtige Frage, ob ähnliche Fälle von Spaltungen auch außerhalb der Oenotheren in der Natur vorkommen, und es würde sich wohl lohnen, darnach zu suchen.

Unser zweites Beispiel läuft dem beschriebenen durchaus parallel. Es handelt sich um O. Lamarckiana mut. rubrinervis. Diese in meinem Garten fast alljährlich aus der Mutterform entstehende Mutante spaltet sich, wie die neueren Erfahrungen gelehrt haben, in etwa ein Viertel leere Samen, ein Viertel einer als O. deserens zu bezeichnenden Mutante, und zwei Viertel O. rubrinervis, welche die Spaltung wiederholen können. Wir betrachten deshalb O. rubrinervis als eine halbe Mutante, und O. deserens als die entsprechende völlig mutierte Form. Dann bestehen die Gameten der ersteren zur Hälfte aus nicht mutierten Abkömmlingen der O. Lamarckiana und zur Hälfte aus in O. deserens mutierten. Nur müssen die normalen, in Folge einer latenten Mutation, mit einem letalen Faktor verbunden sein. Die Selbstbefruchtung gibt dann, wie man leicht einsehen wird, die oben beschriebene Zusammensetzung der Ernte.

O. rubrinervis ist eine meiner häufigsten Mutanten, aber O. deserens habe ich bis jetzt noch nicht unmittelbar aus O. Lamarckiana hervorgehen sehen. Vielleicht liegt dieses daran, daß sie äußerlich der erstgenannten Form sehr ähnlich sieht und ebenso so spröde ist wie diese. Ihr sicherstes Merkmal ist das Fehlen erblich leerer Samen in ihrer Ernte, und dieses findet man selbstverständlich nur, wenn man eine Veranlassung hat, die Samen darauf zu prüfen.

Haben nun O. grandiflora und O. rubrinervis stets zwei Typen in ihren Sexualzellen, so leitet dieses unmittelbar zu einer Erklärung der bekannten Erscheinung der Zwillingsbastarde. Denn in

der Kreuzung mit einer anderen Art müssen jedesmal zweierlei Bastarde entstehen, welche voneinander auch äußerlich verschieden sein können. Solches ist für die beiden namhaft gemachten Formen der Fall und Kreuzungen mit O. biennis, O. muricata, O. Hookeri, O. Cockerelli und einigen anderen Arten sind geeignet, die Zwillingsbastarde ins Leben zu rufen. Ich nenne die beiden Typen Laeta und Velutina. Die Ochracea- bzw. Deserens-Gameten liefern dann die Laeta-Bastarde, die normalen Gameten aber die Velutina. Ersteres läßt sich durch eine Wiederholung der Kreuzungen mit den vollen Mutanten unmittelbar beweisen, und dann bleibt für die andere Hälfte nur die gegebene Erklärung übrig. Die Laeta-Bastarde sind grün, breitblätterig und kräftig; die Velutina schmalblätterig, mehr oder weniger graufilzig und oft auffallend schwächer.

Bastardzwillinge kommen aber nicht nur bei O. grandiflora und O. rubrinervis vor, sondern auch bei O. Lamarckiana und den meisten ihrer sonstigen Mutanten. Renner hat für diesen Fall gezeigt, daß sie einem Dimorphismus der Sexualzellen zuzuschreiben sind, der gleichzeitig das Vorhandensein erblich leerer Samen bedingt. Diese Beziehung der leeren Samen zu den Zwillingsbastarden bildet eine der wichtigten Entdeckungen auf dem Gebiete der speziellen Mutationen der Oenotheren, und führt in Verbindung mit dem Nachweise der Massenmutationen durch Bartlett und dem Morgan'schen Prinzipe der letalen Faktoren zu einer Aufklärung vieler bis dahin unbegriffenen Erscheinungen. In einfacher Weise können wir die jetzige Sachlage so angeben, daß wir sagen, daß die erblich leeren Samen auf innere sonst latente Mutationen zurückzuführen sind, und daß die Arten und Rassen, welche sie besitzen, in bezug darauf als Halbmutanten aufgefaßt werden müssen.

Oenothera Lamarckiana hat nicht, wie die beiden bereits besprochenen Formen zu einem, sondern zu zwei Vierteln oder zur Hälfte, leere Samen. Wir nehmen nun an, daß sie zwei Typen von Gameten hat, welche beide einen letalen Faktor führen, daß diese Faktoren aber derart verschiedene sind, daß sie in gegenseitiger Verbindung ihre Wirkung aufheben. Die beiden Arten von Gameten nennt Renner gaudens und velans; zweckmäßiger können wir sie als typische und Velutina-Gameten bezeichnen. Ihr Vorhandensein erklärt die Erscheinung der Bastardzwillinge, welche nach Verbindung mit den bereits genannten Arten auftreten. Die typischen geben dann die Laeta, welche in der Tracht und in vielen Merkmalen mit der Lamarckiana übereinstimmen, und die anderen geben den Velu-

tina-Zwilling. Bei der Selbstbefruchtung von O. Lamarckiana entstehen nun zu einem Viertel typische, einem anderen Viertel reine Velutina-Keime und zur Hälfte Individuen, welche aus der Verbindung einer typischen und einer Velutina-Sexualzelle hervorgegangen sind. Die Keime der beiden ersteren Viertel haben beiderseits denselben letalen Faktor und gehen somit früh zugrunde; sie liefern die leeren Samen. In den übrigen hebt sich die Wirkung jener Faktoren auf, die Keime werden lebensfähig und die aus ihnen hervorgehenden Pflanzen setzen die Art anscheinend rein und einförmig fort.

Wie jede Art im Pflanzen- und Tierreich nach unserer Ansicht durch eine oder mehrere Mutationen aus einer vorhergehenden entstanden sein muß, so dürfte somit auch Oenothera Lamarckiana ihre jetzigen Merkmale durch Mutationen erlangt haben, insoweit sie sie nicht unmittelbar von ihren Vorfahren geerbt hat. Den einen letalen Faktor könnte sie von O. grandiflora oder einer anderen Art herübergenommen haben, den anderen hat sie vermutlich neu erlangt. Die Differenzierung in typische und Velutina-Gameten ist gleichfalls vielleicht älter als die Art selbst, da sie ja auch bei O. grandiflora vorkommt.

Ebensogut, wie die letalen Faktoren einmal entstanden sind, können sie auch gelegentlich wieder verschwinden, d. h. vital werden. Die betreffenden Keime werden dann nicht mehr im Samen sterben, sondern sich zu normalen Pflanzen entwickeln können. Wird der letale Faktor in einer Velutina-Gamete vital, so wird bei der Kopulation mit einer anderen Sexualzelle desselben Typus eine reine Velutina-Pflanze entstehen können, und dasselbe gilt für die typischen oder Laeta-Gameten. So erkläre ich mir das Auftreten einer Mutation in Velutina aus O. Lamarckiana, welche vor etwa 10 Jahren in meinem Garten stattgefunden hat, und so muß auch gewiß eine samenfeste Mutation in Laeta vorkommen können. Über die letztere kann ich noch keine Mitteilungen machen, denn vorher muß ihre Natur durch Kreuzungen festgestellt werden. Die O. Lamarckiana mut. velutina wurde oben schon erwähnt. Sie hat keine erblich leeren Samen und liefert nach Kreuzungen keine Zwillinge, sondern nur einförmige Bastarde und diese führen stets den Typus Velutina. Sie liefern einen unmittelbaren Beweis für die Richtigkeit unserer Erklärung der Zwillingsbastarde und für die Auffassung von O. Lamarckiana als eine Halbmutante einer früheren Art.

Einen ganz besonderen Fall von speziellen, bis jetzt nur bei den Oentheren beobachteten Mutationen bildet die Erscheinung der Hetero-

gamie. Sie kommt teilweise bei anerkannten Arten, teilweise bei experimentellen Mutanten, namentlich von O. Lamarckiana vor. Die fraglichen Arten sind dabei einförmig, während die Mutanten sich in jeder Generation in zwei Typen spalten. Als Heterogamie bezeichne ich die Erscheinung, daß der Pollen einer Art oder Rasse andere erbliche Eigenschaften überträgt als die Eizellen. Das ergibt sich daraus, daß ihre Pollenbastarde jedesmal andere Merkmale aufweisen als ihre Eizellenbastarde. In gewöhnlichen Fällen geben die Kreuzungen a × b und b × a dasselbe Ergebnis, hier aber nicht. Man kann dieses so erklären, daß die betreffenden Formen in ihrem inneren Wesen Halbmutanten sind, daß aber von den beiden Typen von Gameten der eine stirbt oder verschwindet im Pollen. Stirbt nun der andere in den Eizellen so muß die Selbstbefruchtung nur einen Typus von Nachkommen geben, und dieser Typus ist derjenige, mit welchem die Art sich ausnahmslos prägt. So verhält es sich mit O. biennis L. und mit der O. muricata L. (O. syrticola Bartlett) aus unseren Dünen.

Bleiben in den Eizellen beide Arten von Gameten am Leben, so muß die Selbstbefruchtung zwei Formen von Bastarden geben. So verhält es sich bei O. Lamarckiana mut. scintillans, O. Lam. mut. cana und einigen anderen Formen. In ihnen sind die Velutina-Gameten der Mutterart mutiert, während die typischen Gameten unverändert geblieben sind. Das zeigt sich aber nur in den Eizellen; im Pollen aber sind beide unverändert und noch genau so, wie sie bei der Lamarckiana waren. Man erkennt dieses leicht in Kreuzungen, denn dabei liefert der Pollen genau dieselben Bastarde wie die ursprüngliche Art, während die Eizellen zum Teil, und in klaren Fällen etwa zur Hälfte, den Mutationstypus wiederholen. Die erblichen Träger dieses Typus werden somit nur von den Eizellen und nicht vom Pollen übertragen; die Natur als Halbmutante ist aber sonst unverändert von der Mutterart auf diese neuen Formen übergegangen.

Überblicken wir zum Schluß die ganze Reihe der beschriebenen Erscheinungen, so sehen wir, das gar manche bei den Oenotheren beobachtete Mutationen mit Vorgängen übereinstimmen, wie wir sie auch sonst im Pflanzenreich hier und dort zur Erklärung der Entstehung von Arten voraussetzen müssen, daß es aber wieder andere Mutationen und zumeist sehr komplizierte gibt, deren Analoga außerhalb der Gruppe bis jetzt nicht aufgefunden worden sind.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: 111-112

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

Artikel/Article: Phylogenetische und gruppenweise Artbildung 208-226