Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation.

Von N. HERIBERT-NILSSON (Landskrona, Schweden).

(Hierzu Tafel 3—5.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	90
I. Die Variabilität des <i>Lamarckiana</i> -Typus	94
Orientierende Versuche	94
Näher untersuchte Differenzen innerhalb von <i>O. Lamarckiana</i>	100
1. Farbe der Blattnerven	100
2. Farbe der Blattscheiben	106
3. Höhe der Pflanzen	110
4. Zahl der Narben	112
5. Form der Blüten	113
Sind diese Differenzen von Bedeutung für die Auffassung der Mutanten?	113
Eine die Mutation dirigierende Differenz	115
Die Diskontinuität der Mutanten	117
Parallelmutanten und Mutantengruppen	120
II. Die Variabilität des Riesentypus	132
Vergleichung einer von mir erhaltenen Riesenmutante und der <i>O. gigas</i> DE VRIES	132
Noch eine Riesenmutante, die eine Abstufung zwischen <i>O. Lamarckiana</i> und <i>O. gigas</i> darstellt	136
Die Variabilität der <i>O. gigas</i> in meinen Kulturen 1909—1910	140
Die Nachkommenschaft der <i>gigas</i> -Varianten	143
<i>O. gigas</i> als Durchschnittstypus. Doppelmутanten und Partialmutanten	146
Die Variabilität der Komb. 7 in den Kulturen 1909—1910	160
Die Rotnervigkeit innerhalb von Komb. 7 und die Wirkung der betreffen- den Eigenschaft auf den Riesentypus	163
Analyse des Riesentypus	168
Abweichende, nicht erbliche Formen innerhalb der Komb. 7	183
III. Artkreuzungen	185
IV. Kritik der Versuche von DE VRIES	191
Einwendungen gegen die von DE VRIES benutzte experimentelle Methode	191
Die neuen Eigenschaften der Mutanten sind von quantitativer Natur	193
Die Konstanz der Mutanten	195
Die Mutabilität in den verschiedenen Kulturen	196
Das Mutationsprozent	197
Die Mutationskreuzungen	200
V. Schlußbemerkungen	208
Zusammenfassung	216
Literatur	221
Tafelerklärung	231

Einleitung.

Als DE VRIES 1901 mit seiner Mutationstheorie hervortrat, wurde diese mit den größten Hoffnungen empfangen und mit besonders großem Interesse aufgenommen, da sie den entscheidenden Beweis dafür zu liefern schien, daß eine Neubildung von Elementararten mit neuen progressiven Eigenschaften heutzutage stattfände und sich experimentell verfolgen ließe. Das Problem der Artbildung wurde also von einer ganz neuen Seite in Angriff genommen, und dieses gab einen kräftigen Impuls zu experimentellen Forschungen über das Entstehen der Arten, und aus diesem Gesichtspunkte kann man sagen, daß die Mutationstheorie eine Epoche in der biologischen Forschung bildet.

Die gleichzeitig mit der Aufstellung der Mutationstheorie auch von DE VRIES (gleichzeitig mit CORRENS und TSCHERMAK) wieder erweckte MENDELsche Forschung hat jedoch während des seitdem vergangenen Decenniums unsere Auffassung von der Natur der Variation ganz umgeändert und ist, dank ihrer exakten Methode, der Forschungszweig geworden, welcher sich den breitesten Weg gebahnt und die stattlichsten Erfolge gezeitigt hat. Durch diese Forschung, die ja den Zweck einer Analyse von den Erbeinheiten der Arten und nicht nur von ihren morphologischen Eigenschaften hat, ist man hinter verschiedene Tatsachen gekommen, die auf eine frappante Weise an das Mutationsphänomen erinnern.

Daher ist es auch klar, daß die Mutationstheorie nicht unangefochten geblieben ist, und es ist ganz natürlich, daß die Einwendungen, die gegen dieselbe gerichtet worden sind, hauptsächlich von MENDELscher Seite stammen¹⁾.

Erst waren es BATESON und SAUNDERS, die 1902 darauf hinwiesen, daß wir im Entstehen der Mutanten ein Phänomen haben, sehr ähnlich der analytischen Variation bei der Mendelspaltung, d. h. der Zerfall eines Bastardproduktes in seine Kombinationstypen (7). Sie wiesen auch auf die partielle Sterilität der *O. Lamarckiana* als eine Tatsache hin, die für die Hybridnatur der Art spreche²⁾. — LOTSY

¹⁾ Im folgenden erwähne ich nur einige der Forscher, welche sich über die Natur der Variation bei *O. Lamarckiana* geäußert haben und nicht alle diejenigen, welche das Mutationsproblem im allgemeinen berührt haben.

²⁾ Dieses Argument hat seine Bedeutung verloren, seitdem GEERTS gezeigt hat, daß im allgemeinen partielle Sterilität die *Lythraceen* auszeichnet. — Übrigens scheint diese auf allzu reichlicher Ausbildung von Samenanlagen zu beruhen, so daß später die Samen durch Raummangel in ihrer Entwicklung gehemmt werden. Gewöhnlich sind die Kapselfächer ganz voll von Samen, aber zwischen den voll entwickelten gibt es immer eine große Anzahl unentwickelter.

schloß sich in seiner eingehenden Kritik der Mutationstheorie (1906) dieser Erklärung an und zeigte mehrere Schwierigkeiten, zu welchen DE VRIESsche Schlüsse führen, speziell hinsichtlich der inkonstanten Mutanten und Mutationskreuzungen. — Schon 1903 hatte PLATE die Meinung ausgesprochen, daß *O. Lamarckiana* zu den systematisch polymorphen Arten gehöre, womit er meinte, daß die typische *Lamarckiana* sowie die Mutanten stets vorkommende Typen seien, wie etwa bei den sozialen Insekten [165]. Später (1908) hat er diese Ansicht fallen lassen und sich der BATESON-SAUNDERSschen angeschlossen [168]. Dabei hat er auch bemerkt, daß man möglicherweise in der *O. Lamarckiana* mit einem „every sporting variety“ zu tun habe, wie ungefähr in dem von DE VRIES untersuchten *Antirrhinum majus* var. *luteum rubrostriatum*.

Die Einwendung, daß die Mutanten der *O. Lamarckiana* nur Extreme von einer rein quantitativen Plus-Minus-Variation der Stammart seien, ist von WELDON und der Biometrischen Schule verfochten worden. — Auch WEISMANN (1904) hebt in seiner ausführlichen Diskussion der Mutationstheorie hervor, daß die „plötzlich in die Erscheinung tretenden sprungweisen Abänderungen vor langer Hand her im Keimplasma, und zwar durch Germinalselektion vorbereitet sind (S. 275)“. Er wies auch darauf hin, daß die Stammform sehr variabel ist, d. h. eine besonders große fluktuierende Variation zeigt, und daß dieses für einen engeren Zusammenhang zwischen Variation und Mutation spricht. — Dieselbe Auffassung findet sich auch bei TOWER [194]. Er faßt seine Ansichten von DE VRIES' Mutationen in folgender Weise zusammen: „DE VRIES maintains, that the „mutants“ of *Oenothera* ar in all directions, wich may bee true; but, after examining his work and seeing the various „mutants“ growing, I should say, that they were not in all directions, but in two chief directions, and that the mutation consists in plus and minus changes of the parental characteristics“ (S. 307—308).

BOULENGER hat beim Studium verwilderter *Oenotheren* stets gefunden, daß es nicht möglich war, eine Grenze zwischen *O. biennis* und *Lamarckiana* zu ziehen, weil ihre Charaktere transgredierte [14]. Von der Variation der *O. Lamarckiana* sagt er, daß sie nicht nur einzelne Mutanten, sondern eine endlose Reihe von Formen erzeugt („an assemblage of specimens showing endless variation in every direction“). Er ist der Ansicht, daß *O. Lamarckiana* durch Kreuzung verschiedener Formen von *O. biennis* entstanden ist. — Möglich ist jedoch, daß sein Beobachtungsmaterial, dessen Herkunft nicht bekannt war, aus einer

Kreuzung von *O. Lamarckiana* $\times$ *biennis* abstammte. Diese Kreuzung hat sich in meinen Kulturen hinsichtlich der Blütencharaktere gespalten (vgl. S. 186), und könnte möglicherweise in kommenden Generationen eine ähnliche Variationsserie geben¹⁾.

GATES hat die verschiedenen Ursachen erörtert, die das Entstehen von DE VRIES' Mutanten erklären könnten. So sagt er (47, S. 108): "It seems necessary to conclude, that the phenomena of mutation as described by DE VRIES in the genus *Oenothera* are either due to *O. Lamarckiana* being some peculiar type of hybrid in which the earlier crosses are appearing again in comparatively rare numbers; or on the other hand that some process of differentiation, the most probable seat of which is the germ plasma, has led to the production of distinct types of germ cells differing in chromosome morphology and in hereditary value. The middle ground, the assumption that these various mutants are merely the widely fluctuating variations of the original *O. Lamarckiana*, is believed to be no longer tenable". Von diesen Ursachen der Mutation scheint ihm die zytologische die größte Wahrscheinlichkeit für sich zu haben (vgl. S. 211—213).

Auch LECLERC DU SABLON hat sich den angeschlossen, die sich für die Hybridnatur der *O. Lamarckiana* ausgesprochen haben, und er hat auch zu erklären versucht, wie die Mutanten entstehen und warum sie so selten sind. Dabei stützt er sich auf Untersuchungen von BATESON über die Spaltung der Farbe der Blüte und der Form der Pollenkörner bei *Lathyrus odoratus*, welche ein von den MENDELschen Zahlenverhältnissen abweichendes Resultat ergaben (gametic coupling), ferner auf die Tatsache, daß gewisse Kombinationen nicht möglich sind (spurious allelomorphism). Seine Erklärung der Mutation basiert also auf einer rein theoretischen Überlegung. Wenn wir es wirklich mit derartigen von gewöhnlicher MENDEL-Spaltung abweichenden Verhältnissen zu tun haben, ist wohl noch fraglich, jedoch nicht unwahrscheinlich; sicher läßt sich aber gewiß nicht die Variation bei *O. Lamarckiana* in ein so einfaches Schema einordnen, wie er meint.

¹⁾ DE VRIES hat selbst gegen BOULENGER diesen Einwand gemacht [213]. Da er indessen den Bastard *Lamarckiana* $\times$ *biennis* als einen konstanten betrachtet und zu zeigen versucht, daß eine Rückkreuzung desselben mit den Eltern entweder einen der Elterntypen oder den Bastard wiedergibt, so scheint es mir nicht möglich, mit dieser Auffassung die rein quantitative Variabilität, die BOULENGER beobachtet hat, zu erklären. Spaltet dagegen der Bastard *Lamarckiana* $\times$ *biennis*, so ist natürlich nichts einzuwenden.

HONING ist durch Studium von den bei der Kreuzung von *O. biennis* ♀ $\times$ *Lamarckiana* ♂ entstehenden *laeta*- und *velutina*-Typen zu dem Resultat gekommen, daß *O. Lamarckiana* ein Doppelindividuum ist, welches in sich *rubrinervis*-Eigenschaften enthält, die bei der erwähnten Bastardierung ausgelöst werden und den *velutina*-Typus bilden, während die eigentlichen *Lamarckiana*-Eigenschaften den *laeta*-Typus bilden. Ebenfalls sei *O. rubrinervis* ein Doppelindividuum, das in sich *Lamarckiana*-Eigenschaften enthält. „Das ‚Quantum‘ *Lamarckiana* in *O. rubrinervis* ist lange nicht so groß als das ‚Quantum‘ *rubrinervis* in *O. Lamarckiana*.“ Durch diese Untersuchungen ist es also nachgewiesen worden, daß *O. Lamarckiana* die Eigenschaften bereits enthält, welche die „progressive“ Mutante *rubrinervis* kennzeichnen sollten, und HONING meint auch, daß DE VRIES durch seine Untersuchungen der Zwillingsbastarde seine Mutationstheorie nicht gekräftigt hat.

Den experimentellen Beweis für die Hybridnatur der *O. Lamarckiana* hat DAVIS beizubringen versucht. Seine Untersuchungen gehen darauf aus, diese Art durch Kreuzung von ein paar anderen *Oenothera*-Arten (*O. biennis* und *grandiflora*) synthetisch hervorzubringen, und dieses ist ihm einigermaßen gelungen. Auf diese äußerst interessanten und wichtigen Untersuchungen werde ich später wieder zurückkommen. Hier will ich nur noch hinzufügen, daß DAVIS auch glaublich zu machen sucht, daß *O. Lamarckiana* niemals ein Komponent in der wilden amerikanischen Flora war, und in Europa erst dann erschienen ist, als erwiesenermaßen *O. biennis* und *O. grandiflora* eingeführt worden waren, und wahrscheinlich in einem botanischen Garten entstanden ist.

Die fundamentalste Einwendung gegen DE VRIES' Versuche scheint mir JOHANNSEN gemacht zu haben, wenn er auch selbst diese Einwendung für rein formell hält. Sein Einwand ist der, daß „der Ausgangspunkt der DE VRIESschen Kulturen nicht genügend ‚rein‘ war. Es wurden 9 Exemplare direkt aus dem Freien geholt und, soweit es ersichtlich ist, wurden die Nachkommen dieser Pflanzen nicht dem VILMORINSchen Prinzip gemäß getrennt (92, S. 446—447)“. Hieran knüpfe ich meine Überlegungen. Denn welche unerwartete Variation man bei Kreuzung von zwei verschiedenen Formen, auch wenn sie dem äußeren Aussehen nacheinander gleichen, erhalten kann, das zeigt in überraschender Weise die MENDELSche Forschung der letzten Jahre. Daß dem Prinzip der reinen Linien gefolgt wird, ist also die erste und unbedingte Forderung, welche man bei Untersuchungen der Mutabilität aufstellen muß. Man muß von einer homozygotischen Form ausgehen.

Die Frage, ob *O. Lamarckiana* von Hybridnatur ist, scheint mir also nicht von so großer Bedeutung, wie die folgende: Ist sie eine einheitliche Art (Elementarart) oder eine polymorphe Art (Kollektivart)? Oder, man formuliert die Frage noch besser so: Gibt es innerhalb dieser Art Differenzen in bezug auf eine oder mehrere Eigenschaften? DE VRIES sagt hierzu: „Die Pflanze variierte in fast allen ihren Organen und Eigenschaften fluktuierend.“ Da er jede fluktuierende Variation für nicht erblich hält, ist es ganz natürlich, daß er nicht für nötig erachtet hat, Rücksicht auf diese zu nehmen. Distinkte Formen hat er nicht gefunden und er sieht in *O. Lamarckiana* eine Elementarart mit nur der erblichen Variabilität, welche sich in den Mutanten äußert. Die gleiche Ansicht findet sich auch bei MAC DOUGAL und seinen Mitarbeitern. Auch diese haben nicht in seinen großen Kulturen im Botanischen Garten New Yorks eine erbliche Variabilität in der Art beobachtet. So sagt MAC DOUGAL (134, S. 51): „That this species has remained unchanged during a period of a hundred and sixteen years is established beyond doubt, and renders the matter of its nativity of comparatively little importance as to the standing of the mutants derived from it. Perhaps no plant is known, in which the purity of strain has been so critically examined as LAMARCK's evening-primrose“.

Auch andere *Oenothera*-Forscher wie GATES, SCHOUTEN, DAVIS und HONING erwähnen keine Polymorphie der Art, abgesehen von den Mutanten.

I. Die Variabilität des *Lamarckiana*-Typus.

Orientierende Versuche.

Im Jahre 1907 fing ich mit einem Anbau von *O. Lamarckiana* an, welche ich im Herbst vorher in einem Garten in Almaröd (im südlichen Schonen) gefunden hatte. Es wuchsen da etwa fünfzig Pflanzen, die alle einen gemeinsamen Typus repräsentierten und aus zwei ursprünglichen im Garten gepflanzten Rosetten abstammten. Daß die Pflanzen zu *O. Lamarckiana* zu rechnen waren, zeigten gleich die großen Knospen und Blüten und die langen Griffel, welche die Staubfäden erheblich überragten. In diesen Charakteren lag keine Variation vor, die von den Eigenschaften der Art abwich und nach *O. biennis* transgredierte. Wie schon erwähnt, hat BOULENGER das Gegenteil davon gefunden.

Ich habe auch in den späteren Kulturen keine Variation nach *O. biennis* feststellen können, sondern jetzt nach 5 Generationen

Textfig. 1. Rosetten von *O. Lamarckiana* aus Samen vom botanischen Garten Amsterdam
(DE VRIES' Sippe).

sind die Pflanzen von demselben Durchschnittstypus, typische *O. Lamarckiana*. Die oben erwähnten Blumencharaktere hat außer *O. Lamarckiana* auch *O. grandiflora*, aber durch deutliche Rosette,

Blätter mit Buckeln, vierkantige Knospen und feste, dicke Kelchblätter, die neben kurzen feinen Haaren auch lange grobe zeigten (vgl. GATES 57), unterschied sich mein *Oenothera*-Typus von *O. grandiflora*.

Eine andere Frage ist indessen, ob dieser *Lamarckiana*-Typus vollkommen mit demjenigen übereinstimmt, welcher das Material für DE VRIES' Versuche lieferte. Das wird wohl nicht der Fall sein. Im vorigen Jahre hatte ich Gelegenheit, meine Pflanzen mit Rosetten zu vergleichen, welche aus Samen vom Botanischen Garten in Amsterdam — also wohl von DE VRIES' Kulturen — stammten. Es zeigte

Textfig. 2. Ausgewachsene Rosette von *O. Lamarckiana* (weißnervig)
aus der Sippe des Verf.

sich, daß diese eine mehr ausgeprägte Tendenz zur Zweijährigkeit hatten, da sie im Rosettenstadium verblieben, während die gleichzeitig ausgepflanzten Rosetten von meinem *Lamarckiana*-Typus zum größten Teil erblühten. Die Rosetten aus Amsterdam wurden bedeutend größer und blattricher als die meinigen. (Vgl. Textfig. 1 und 2.) Ferner erschien die Blattform ein wenig abweichend. Auch in bezug auf die Blütengröße und die Pigmentierung scheinen sie nicht übereinzustimmen, ein Umstand, den ich — da keine von den Amsterdamer Pflanzen erblühte — nur nach DE VRIES' Beschreibungen beurteilen kann. Er gibt die Länge der Blütenblätter von seinem *Lamarckiana*-Typus auf 30—40 mm an, während dieselbe bei meinem 40—50 mm,

bei zweijährigen Pflanzen sogar noch etwas mehr betrug. Die Knospen waren im Gegensatz zu dem, was bei DE VRIES' Typus der Fall zu sein scheint, auf einem großen Teil ihrer Oberfläche recht stark braunrot pigmentiert. Die Früchte hatten vier breite, ziemlich tief rote Pigmentlinien.

Als ich die in dem erwähnten Garten gefundenen Pflanzen durchmusterte, um zu sehen, ob es möglicherweise unter ihnen Mutanten gäbe, zogen zwei Individuen, die nebeneinander standen, meine Aufmerksamkeit auf sich, weil zwischen diesen deutliche Differenzen in der Blattform, Blattbreite und Beschaffenheit der Blattspitze vorhanden waren, Unterschiede, die mir zu ausgeprägt schienen, um auf einer bloßen Zufälligkeit zu beruhen.

Die Samen dieser beiden Individuen wurden 1907 gesondert für sich ausgesät, und schon die Keimlinge der Deszendenten wurden sehr genau beobachtet, da ich sehen wollte, ob auch zwischen ihnen Differenzen vorlägen. — Die Aussaat erfolgte den 12. Januar 1907.

Ind. I.

Die ersten Keimpflanzen zeigten sich den 17. Januar; ihnen folgten in kurzen Zwischenräumen andere. Den 26. Januar war die Anzahl auf 56 gestiegen.

Die Samenschale selber durchbrach selten die Erde und fiel dann bald ab.

Kotyledonen graugrün, nicht glänzend, gleich beim Ausschlagen stark rotgelb gefärbt.

Ind. II.

Eine einzige Keimpflanze zeigte sich den 21. Januar; ihr folgten andere, aber weit langsamer als bei I. Den 26. Januar waren erst 7 sichtbar.

Die Samenschale folgte den Kotyledonen über die Erde, saß wie eine Haube über denselben, auch dann, als die Keimpflanze eine Höhe von 5 mm oder darüber erreicht hatte, und blieb mehrere Tage sitzen.

Kotyledonen lebhaft grün, im Anfang schwach rotgelb, etwas glänzend.

Wie man sieht, waren Differenzen sowohl in der Zeitdauer des Keimens als in der Farbe der Kotyledonen vorhanden. Nun mußte ich aber schon im Januar meine vergleichenden Beobachtungen abbrechen, und erst im Mai sah ich meine Kulturen wieder. Es fanden sich da blattreiche, ziemlich große Rosetten, welche keine deutlichen Differenzen zeigten. Die Abkömmlinge der beiden Individuen wurden bei der Verpflanzung auseinander gehalten, aber auch die im Laufe des Sommers voll entwickelten und blühenden Pflanzen schienen keine deutliche Differenz hinsichtlich der ausgewählten Merkmale (Blattform usw.) zu zeigen. Ich nahm daher an, daß es nur eine zufällige, nicht erbliche Variation gewesen sei, die zwischen den Ausgangs-

individuen stattfand. Das braucht indes nicht der Fall gewesen zu sein. Es waren quantitative Eigenschaften, die ich ausgewählt hatte, und die Befruchtung war nicht kontrolliert worden, weswegen eine Kreuzung mit anderen Individuen unbehindert vor sich gehen konnte. Die Differenzen müßten dann ausgeglichen werden, weil quantitative Eigenschaften, wie NILSSON-EHLE und EAST gezeigt haben, bei Spaltung kontinuierliche Gradationsserien von erblichen Abstufungen hervorbringen.

In der einen Parzelle hatte ein Individuum ungewöhnlich große Blüten und zeigte sich auch in bezug auf andere Eigenschaften als eine *gigas*-Form, weswegen dieses zwecks weiterer Beobachtungen selbstbefruchtet wurde (Komb. 7, siehe S. 132).

In der anderen Parzelle gab es ein Individuum, welches durch seinen ungewöhnlich hohen Wuchs, seine dunkelgrünen Blätter und ungewöhnlich langen Seitenäste von den übrigen abstach. Da ich aber dieses mit keiner von DE VRIES' Mutanten identifizieren konnte, schenkte ich ihm keine weitere Aufmerksamkeit und sammelte nicht einmal Samen von ihm ein.

Die übrigen Individuen (etwa 30) repräsentierten sämtlich den *Lamarckiana*-Typus. Unter diesen bemerkte ich aber eine neue, stark in die Augen fallende Differenz. Einige Individuen waren nämlich rotnervig, andere hatten ganz weiße Blattnerven ohne Andeutung eines Pigments¹⁾. Ich glaubte zuerst, als ich diesen Unterschied beobachtete, daß ich die Mutation *rubrinervis* erhalten hätte. Da aber mehr als die Hälfte der Individuen rotnervig waren und außer der Rotnervigkeit keine *rubrinervis*-Eigenschaften zeigten, sondern ganz und gar vom *Lamarckiana*-Habitus waren, schien diese Annahme nicht möglich. In DE VRIES' großen zusammenfassenden Arbeiten (202, 202a, 207) suchte ich vergebens nach einer näheren

¹⁾ Diese Differenz, obschon stark hervortretend, wird von allen den Forschern, welche sich mit *O. Lamarckiana* experimentell beschäftigt haben, nur von HONING erwähnt, und er hält die Differenz für nicht erblich [89, S. 260]. BOULENGER [14] und BAILEY [4] hat sie indessen an wildwachsenden *Oenothera*-Beständen beobachtet. MAC DOUGAL hat in seinen Kulturen *O. Lamarckiana* von der Küste in der Nähe von Liverpool gehabt, d. h. von demselben Platz wo BAILEY seine Beobachtungen gemacht hat, er spricht doch nichts von einer Differenz in bezug auf die Nervenfarbe. *O. Lamarckiana* von DE VRIES enthält ohne Zweifel sowohl rot- als auch weißnervige Individuen, da HONING von ihm sein Material bekommen hat. GATES, der auch in seinen Kulturen *O. Lamarckiana* von Liverpool gehabt hat, erwähnt eine Form, die er *Lamarckiana—rubrinervis* nennt, welche *rubrinervis*-Knospen, aber jedoch weiße Blattnerven hat (54). Rotnervige *Lamarckiana*-Individuen erwähnt auch er nicht.

Beschreibung der *O. Lamarckiana* hinsichtlich ihrer Variabilität. Seine Beschreibung der ursprünglichen Art, aus der schließlich die Mutanten entstanden sind, ist nämlich sehr knapp. Da ich fand, daß er der *O. Lamarckiana* nur fluktuierende, nicht erbliche Variation zuschrieb, und da die Differenz, die ich 1906 beobachtet hatte, auch hierfür zu sprechen schien, war ich geneigt auch diese jetzt beobachtete Differenz als eine zufällige zu betrachten, und führte daher keine kontrollierten Befruchtungen zwecks Reinkultur aus.

1908 säte ich Samen von einem rotnervigen Individuum aus, welches frei bestäubt worden war. Ich hatte es sämtlicher Seitenäste beraubt, um zu sehen, ob erhöhte Nahrungszufuhr die Mutationsfähigkeit erhöhen würde. Die Pflanze wurde ungewöhnlich hoch und kräftig und trug kräftige, dunkelgrüne, dicke, große Blätter, große Kapseln und Samen. Aus diesen letzteren erhielt ich 13 Individuen, sowohl rot- als weißnervig, und außerdem eine abweichende Variante, auf die ich später zurückkomme. [Komb. 6, siehe Seite 128.]

Aus dem im Garten wild-gesäten Samen entstanden sowohl rot- als weißnervige Pflanzen.

Das wiederholte Auftreten dieser ausgeprägten Typen ohne Zwischenformen bewog mich in diesem Jahre, eine kontrollierte Selbstbefruchtung eines weißnervigen Individuums auszuführen.

1909 erhielt ich dank dieser Befruchtung 29 Pflanzen, von denen 23 erblühten. Alle zeigten sich völlig konstant in bezug auf die bewußte Eigenschaft. In keiner seiner Entwicklungsperioden zeigte auch nur ein einziges Exemplar in seinem Blattnerv die rote Farbe. Dieses Resultat veranlaßte mich, eine Blüte eines dieser weißnervigen Individuen mit Pollen eines rotnervigen unter vollständiger Kontrolle innerhalb einer Pergamindüte zu befruchten, um zu sehen, ob die Eigenschaften sich spalten würden.

1910 wurden aus den so hervorgegangenen Samen neun Pflanzen erhalten. Fünf von diesen waren rotnervig, vier weißnervig. Also tritt Spaltung schon in F_1 ein, und da die weißnervige Form konstant war, muß dieses darauf beruhen, daß die rotnervige in bezug auf die Rotnervigkeit heterozygotisch war. Nimmt man an, daß die rote Farbe dominant war, so müßten wir in F_1 in bezug auf die untersuchten Eigenschaften eine Spaltung im Verhältnisse von 1:1 erhalten, und hiermit stimmen ja die gefundenen Zahlen. Daß die Rot- und Weißnervigkeit bei *O. Lamarckiana* zwei konstante voneinander unabhängige, nach MENDEL'scher Regel spaltende Eigenschaften seien, schien mir nach dem Vorausgehenden mehr als wahrscheinlich.

Eine Untersuchung von F_2 aus dieser Kreuzung hätte natürlich diese Annahme weiter bestätigen können, aber da die Blüte erst im September eintrat, konnten keine reifen Samen erhalten werden.

Näher untersuchte Differenzen innerhalb von *O. Lamarekiana*.

1. Farbe der Blattnerven.

Um indessen die fragliche Eigenschaft näher zu studieren, waren im Laufe des Sommers kontrollierte Befruchtungen innerhalb von Pergamindüten mit fünf rotnervigen und zwei weißnervigen Individuen vorgenommen und 12 Bastardierungen unter ihnen gemacht worden, von welchen sämtliche Selbstbestäubungen und neun der Bastardierungen Pflanzen lieferten. Aus dem Grunde, weil die Samen zum großen Teil erst im Spätsommer und Herbst keimten, wurde die Anzahl der Individuen innerhalb der Linien, welche aus den erwähnten Pflanzen und ihren Bastarden hervorgingen, ziemlich gering.

1911 wurde folgendes Resultat erhalten.

1. Rotnervige Linien.

Nummer der Linie	Erhaltene Spaltungszahlen		Theoretische Zahlen
	Rotnervige	Weißnervige	
1	19	4	17,25 : 5,75
2	9	2	8,25 : 2,75
3	9	2	8,25 : 2,75
4	8	1	6,75 : 2,25
5	25	3	$\left\{ \begin{array}{l} 21 : 7 \\ 26,25 : 1,75 \end{array} \right.$

2. Bastardierungen zwischen den rotnervigen Linien.

1 $\times$ 2	7	2	6,75 : 2,25
1 $\times$ 4	5	1	4,5 : 1,5
2 $\times$ 1	7	—	5,25 : 1,75
2 $\times$ 3	3	1	3 : 1
3 $\times$ 1	5	4	6,75 : 2,25
4 $\times$ 1	5	2	5,25 : 1,75
5 $\times$ 6 ¹⁾	11	3	10,5 : 3,5

3. Weißnervige Linien.

8	—	14	
7	—	21	

4. Bastardierungen zwischen den weißnervigen Linien.

7 $\times$ 8	—	2	
8 $\times$ 7	—	9	

¹⁾ Die selbstbefruchteten Blüten der Linie 6 gingen verloren, weshalb ihre Deszendenz nicht verfolgt werden konnte.

Wie aus den erwähnten Zahlen hervorgeht, ist es ganz deutlich, daß die Rot- und Weißnervigkeit alternative Eigenschaften sind, die nach MENDELS Regel spalten, wobei Rot dominant ist. Alle ausgelesenen rotnervigen Individuen waren in bezug auf die Farbe der Nerven heterozygotisch¹⁾ und spalteten daher, wie auch ihre Bastarde — was natürlich zu erwarten war — im Verhältnisse von 3:1. Die Individuen dagegen, welche die rezessive Eigenschaft hatten, waren — wie auch zu erwarten war — konstant, und die Bastarde zwischen ihnen hatten die weiße Nervenfarbe der Eltern. In bezug auf die Nervenfarbe haben wir also unwidersprechlich erbliche Differenzen innerhalb der *O. Lamarckiana*.

Sämtliche Zahlen der in bezug auf die Nervenfarbe heterozygotischen Individuen nähern sich dem Zahlenverhältnisse von 3:1, abgesehen von der Linie 5, in welcher wir eine sehr bedeutende Abweichung, eine Annäherung zum Zahlenverhältnisse von 15:1, haben. Wenn die gefundene Zahl wirklich der Ausdruck für dieses Verhältnis ist, muß man annehmen, daß die Rotnervigkeit nicht eine einfache, sondern eine zusammengesetzte Eigenschaft ist, also, wenn wir sie in Faktoren ausdrücken, nicht nur R_1 sondern R_1R_2 , ja in gewissen Fällen vielleicht eine noch kompliziertere. Nehmen wir an, daß die Linie 5 in bezug auf die zwei Faktoren für Rotnervigkeit heterozygotisch [also $R_1r_1R_2r_2$] gewesen sei, von denen jeder für sich imstande wäre, gefärbte Nerven hervorzubringen, so müssen wir in F_1 eine Spaltung im Zahlenverhältnisse von 15:1 erhalten, weil von den 16 möglichen Kombinationen nur eine rein rezessiv (r_1r_2) ist. Dergleichen kumulative Farbeneinheiten hat zuerst NILSSON-EHLE für die Kornfarbe bei Weizen und die Farbe der Blütenspelzen bei Hafer und später EAST für die Endospermfarbe bei Mais nachgewiesen, und sie sind vielleicht eine allgemeinere Erscheinung, als man bisher angenommen hat. Bevor eine nähere Untersuchung von F_2 gemacht worden ist, kann man natürlich nur die Möglichkeit einer solchen Erklärung aufwerfen; klar ist es aber, daß eine derartige Komplikation leicht den Eindruck einer regellosen den Spaltungsregeln nicht folgenden Variation geben kann.

Eine Stütze der obigen Annahme, daß die Rotnervigkeit eine zusammengesetzte Eigenschaft sei, liefern auch die Spaltungszahlen der Nervenfarbe bei einer von mir erhaltenen *gigas*-Mutante, von welcher

¹⁾ Daß sämtliche rotnervige Mutterpflanzen heterozygotisch waren, ist nicht merkwürdig, wenn man bedenkt, daß sie aus einem gemischten Bastard stammen, wo ja die Heterozygoten schon bei einem Faktor für Rotnervigkeit doppelt überwiegen, bei mehreren solchen Faktoren noch mehr.

verschiedene Linien ein, zwei oder drei Faktoren für Rotnervigkeit zu enthalten scheinen. Auf diese Verhältnisse komme ich später zu sprechen (S. 164).

Von Interesse ist auch, daß die Nervenfarbe mit mehreren anderen Eigenschaften in verschiedenen Teilen der Pflanze korrelativ verbunden ist, oder, richtiger ausgedrückt: derselbe Faktor, der die Farbe in den Blattnerven hervorruft, beeinflußt auch andere Teile der Pflanze, in denen er gleichfalls eine Veränderung in einer bestimmten Richtung verursachen kann. Besonders auffällig ist dies bei zwei Erscheinungen,

Textfig. 3.
Fruchstand einer
weißnervigen
Lamarckiana.

Textfig. 4.
Fruchstand einer
rotnervigen
Lamarckiana.

Textfig. 5.
Fruchstand der
Komb. 6.

bei den Buckeln auf den Blättern und der Länge der Früchte, es tritt aber auch in der Blattfarbe und Blattgröße deutlich hervor.

Die Blätter der *O. Lamarckiana* haben niemals eine rein glatte Blattspreite, sondern auf derselben treten schwächere oder stärkere Buckel auf. Bald sieht man diese nur in der Nähe des Mittelnerves, und dann sind sie ziemlich schwach, bald sind sie kräftig ausgebildet und fast über die ganze Blattfläche verbreitet. Der erste Typus kommt gewöhnlich zusammen mit der Rotnervigkeit, der letztere mit der Weißnervigkeit, vor. Innerhalb beider findet quantitative Variation statt, aber die Typen sind doch unter sich deutlich getrennt.

Die Blattfarbe der beiden Typen zeigt folgende Verschiedenheit: die Flachblättrigen haben eine mehr nach graugrün hinübergreifende Farbentönung, die Buckligen sind dagegen rein grün.

Der die Rotnervigkeit bedingende Faktor zeigt seinen Einfluß auf die Länge der Früchte in der Weise, daß diese beim Vorhandensein des Faktors länger als beim Fehlen desselben sind. Schon der bloße Augenschein überzeugte mich davon (vgl. Textfig. 4 und 3). Um mich doch ganz zu vergewissern, maß ich die Länge der fünf niedrigsten Früchte der Hauptinfloreszenz von denjenigen Individuen der Linien 1, 2, 5, 7 und 8 und der Kreuzung 1×2 , welche sich in demselben Entwicklungsstadium befanden (d. h. gleichzeitig ausgepflanzt worden waren). Vereinzelt trifft man unter den Früchten solche, die nur halbentwickelt oder sogar verkümmert sind; diese wurden natürlich nicht mitgemessen.

Die Resultate dieser Messungen sind in folgender Tabelle zusammengestellt worden.

Linie 1 (rotnervig, heterozygotisch)

Nr. d. Individ.	Durchsch.-Zahl der Fruchtlänge in mm
6	26,8 ¹⁾
7	26,2
8	27,4
9	29,2
10	29
11	26,8
12	26,2
13	29,8
14	27,8
15	25,2

Linie 1×2

Nr. d. Individ.	Durchsch.-Zahl der Fruchtlänge in mm
1	29,6
2	30,6
3	23,6
4	26,4
5	29,8
6	26,4
7	29,2
8	31,8
9	33,8

Linie 2 (rotnervig, heterozygotisch)

1	29,4
4	28,8
5	25,4
6	24,6
7	26,2
8	24,4
9	25,4
10	30

Linie 5 (rotnervig, heterozygotisch)

2	31,4
3	29,4
4	31,2
5	32,6
6	29,8
7	29
8	29,8
9	29,4

¹⁾ Die Zahlen, die sich auf die weißnervigen Individuen beziehen, sind fett gedruckt.

Linie 5 (rotnervig, heterzygotisch)

Nr. d. Individ.	Durchsch.-Zahl der Fruchtlänge in mm
10	30,4
11	29,8
12	26,6
13	29
14	27,4
15	30,4
16	32
17	30,2

Folgende Individ. erblühten später, was eine Verlängerung der Früchte zufolge hatte

18	38,2
19	31,4
20	34,4
21	35,4
23	35,8
25	33,4
26	32,6

Linie 7 (weißnervig)

Nr. d. Individ.	Durchsch.-Zahl der Fruchtlänge in mm
4	22
5	23,6
7	23,6
9	27,2
10	25,4
11	24,8
12	23,6
13	26,2
14	24,4
15	24,2

Linie 8 (weißnervig)

1	24,2
2	25,2
4	25,2
5	24,2
6	24,2
7	23
8	23,4
9	23,4
10	24,4
11	24,6
12	22,8
14	23,2
15	25,8

Wie man aus diesen Tabellen ersieht, ist die Durchschnittslänge der Früchte bei den rotnervigen Linien bedeutend höher als die bei den weißnervigen (bei den rotnervigen: Linie 1 = $27\frac{1}{2}$ mm, Linie 2 nahe 27 mm, Linie 5 = 30 mm, die Kreuzung $1 \times 2 = 29$ mm; für die weißnervigen: Linie 7 = $24\frac{1}{2}$ mm, Linie 8 = 24 mm). Die innerhalb der rotnervigen Linien abgespaltenen weißnervigen Individuen haben entweder die aller kürzesten innerhalb der Linie vorkommenden Früchte, wie innerhalb der Linien 2 und 5 und der Kreuzung 1×2 , oder neigen in bezug auf die Fruchtlänge stark dem Minus zu, wie innerhalb der Linie 1. Dieser letzte Fall wird vom Ind. 6 repräsentiert, aber da dieses eine Randpflanze war, hatte es möglicherweise nur wegen Somationsvariation¹⁾ längere Früchte als

¹⁾ Ich nehme hier den von PLATE für die nicht erbliche Variation, wie es mir scheint, sehr glücklich gewählten Ausdruck „Somation“ auf. Der scheint mir

gewisse von den rotnervigen Individuen. Derselbe Faktor, welcher bei *O. Lamarckiana* rote Blattnerven erzeugt, beeinflußt auch die Fruchtlänge in der Weise, daß er beim Vorhandensein diese erhöht, beim Fehlen dieselbe vermindert.

Die die Nervenfarbe bedingende Eigenschaft scheint doch nicht die einzige zu sein, die die Fruchtlänge bestimmt, denn innerhalb der rotnervigen Linien herrscht eine ziemlich große Variation. Interessant ist, daß Linie 5, für welche zwei die Nervenfarbe bedingende Faktoren angenommen wurden, auch bedeutend längere Früchte hat, als Linien mit nur einem solchen Faktor. Dieselben Faktoren sollten also in bezug auf die Fruchtlänge eine sichtbare Kumulation, in bezug auf die Nervenfarbe dagegen keine hervorrufen.

Auch die Dichte des Fruchtstandes (die Länge der Internodien der Infloreszenz) scheint der Faktor für Rotnervigkeit in solcher Weise zu beeinflussen, daß die rotnervigen Individuen lockerere Infloreszenzen als die weißnervigen erhalten. Eine von mir aufgezogene *rubrinervis*-Kombination hatte noch lockerere Fruchtstände als die rotnervigen *Lamarckiana*-Pflanzen (vgl. Textfig. 5, S. 102).

Auf die Blattgröße (speziell die Blattbreite) scheint der die Rotnervigkeit bedingende Faktor so einzuwirken, daß die Blätter beim Vorhandensein desselben größer werden.

DE VRIES bemerkt an mehreren Stellen in seiner Mutationstheorie, daß die Mutanten durch das Auftreten einer neuen progressiven Eigenschaft entstanden sind, welche ihren Einfluß nicht nur auf ein bestimmtes Organ der Pflanze, wie dies bei der Varietätenbildung der Fall ist, sondern auf fast alle Teile der Pflanze erstreckt, und treffend charakterisiert PLATE aus diesem Grunde die Mutanten als Habitusänderungen. Wie indessen das Studium der Rotnervigkeit zeigt, haben wir es bereits innerhalb der *O. Lamarckiana* mit Eigenschaften zu tun, die eine korrelative Einwirkung auf mehrere Organe der Pflanze haben und dadurch die Art in verschiedene Variations-

nämlich vor dem von BAUR, NILSSON-EHLE u. a. für die nicht erbliche Variation angewandten Ausdruck „Modifikation“ den Vorteil zu haben, daß er klar angibt, in welcher Weise diese Variation sich geltend macht und zugleich ihre Begrenzung: sie wirkt auf den somatischen Teil des Organismus und nur auf diesen. Der Ausdruck „Modifikation“ drückt dagegen nicht aus, was modifiziert wird: dies kann das Soma, können aber auch die Keimzellen sein. Wenn „Modifikation“ nur im Sinne von nicht erblicher Veränderung gebraucht würde, so wäre eigentlich nichts einzuwenden. Nun wird aber von TOWER u. a. der Ausdruck im Sinne von erblicher Variation, verursacht durch die Außenfaktoren, angewandt, also gerade um eine erbliche Veränderung in den Keimzellen zu bezeichnen.

typen teilen. Eine korrelative Variation, ganz ähnlich der die Mutanten auszeichnenden, haben wir also schon innerhalb der Stammart. Was das Charakteristische für die neuauftretende Arteigenschaft sein sollte, finden wir hier auch innerhalb der Stammart als eine Linieneigenschaft. Je mehr Organe ein Faktor beeinflußt, desto größer wird die Veränderung des Habitus. Und je mehr derartige diffus wirkende Faktoren mit im Spiele sind, desto auffallender werden die Mutanten.

2. Farbe der Blattscheiben.

Das Konstatieren erblicher Differenzen in bezug auf die Nervenfarbe veranlaßte mich, in meinen Kulturen von 1910 andere erbliche Differenzen zu suchen. Es kam mir vor, als ob hinsichtlich der Farbe der Blattfläche solche vorlagen. In bezug auf die Intensität zeigte nämlich die grüne Farbe bei einigen freistehenden Individuen, die völlig ihre Eigenschaften entwickeln konnten, ziemlich in die Augen fallende Differenzen. Zwei Individuen, von denen das eine dunkelgrüne, das andere ins Graugrüne übergehende Blätter hatte, wurden daher als Stammpflanzen ausgewählt. Sie sind übrigens die Mutterpflanzen der oben in bezug auf die Rotnervigkeit erwähnten Linie 1 und 2. Von CORRENS und BAUR sind Formen mit Differenzen im Chlorophyllgehalt beschrieben, und zwar die rein grünen *typica*-Formen und die blaß-graugrünen *chlorina*-Formen. Diese sind sehr deutlich voneinander unterschieden, weshalb eine Verwechslung zwischen den beiden Gruppen nicht möglich ist. Die von mir studierte Linie 2 hatte freilich ins Graugrüne übergehende Blätter, aber sie war keine *chlorina*, denn es handelte sich hier nur um eine kleinere Farbennuance.

Um mich indessen darüber zu vergewissern, ob diese Formen nicht nur morphologische, sondern auch physiologische Differenzen hätten, gebrauchte ich eine Methode, welche zuerst von LIDFORSS beim Studium der gelbfleckigen Blätter eines *Rubus*bastards (*R. insularis* $\times$ *polyanthemus*) angewandt worden ist. Die Methode besteht darin, aus einer durch die SACHSSche Jodprobe vorgenommene Untersuchung der Assimilationsprodukte die Blattfarbe zu beurteilen¹⁾.

¹⁾ LIDFORSS unterzog am Morgen die *Rubus*-Blätter der SACHSSchen Jodprobe und fand dann, daß die gelben Partien kolossale Mengen Stärke enthielten, während die grünen stärkefrei waren. Die Erklärung dieser Differenz des Stärkegehalts sucht er darin, daß die Diastaseproduktion in den gelben Blattpartien sehr zurückgedrängt oder die amylolytische Fähigkeit der Diastase auf ein Minimum beschränkt sei. Dieses würde wiederum auf intrazellulärer Giftwirkung beruhen, welche dadurch verursacht

Die erwähnten *O. Lamarckiana*-Individuen wurden der SACHSSchen Jodprobe teils am Morgen, teils am Nachmittag unterworfen. Wurde die Probe am Morgen gemacht, so waren die grünen Blätter fast ganz stärkefrei, nur an der Basis enthielten sie etwas Stärke, sie blieben also nach der Jodbehandlung ganz weiß, die graugrünen Blätter dagegen hatten einen ziemlich bedeutenden Stärkegehalt, der über die ganze Blattfläche verteilt war, sie wurden nach der Jodreaktion dunkel. Wurde aber die Probe am Nachmittag vorgenommen, so waren die grünen Blätter intensiver dunkelgefärbt als die graugrünen. Das grüne Individuum zeigte also eine sichtlich intensivere Assimilation als das graugrüne (möglicherweise eine Folge größerer Mengen von Chloroplasten in der Zelle, was jedoch nicht untersucht wurde), aber auch eine bedeutend schnellere Abgabe der Assimilate (was wohl wiederum als Folge eines größeren Diastasegehalts zu deuten ist). In dieser Weise kann man also physiologisch eine Differenz als qualitativ (Blätter weiß oder blau-schwarz je nach dem Fehlen bzw. Vorhandensein von Stärke) nachweisen, die beim morphologischen Studium quantitativer Natur (Nuancierung der grünen Farbe) ist.

Die beiden erwähnten Individuen wurden selbstbefruchtet, und 1911 konnte ich zehn Individuen der Linie 1 und acht der Linie 2 im Blütenstadium untersuchen. Sämtliche zehn Individuen der Linie 1 zeigten bei der am Nachmittag vorgenommenen Jodprobe intensiv schwarze Blätter, sämtliche acht Individuen der Linie 2 dagegen eine mehr ins Grauschwarze übergehende Farbe, und die Differenz war so stark, daß die Blätter miteinander vermischt und mit größter Leichtigkeit wieder voneinander getrennt werden konnten. Es war unmöglich, die beiden Linien rein morphologisch nach dem Grün der Blätter zu unterscheiden, was wahrscheinlich darauf beruhte, daß die Pflanzen ziemlich dicht standen und also ihre Eigenschaften nicht völlig entwickeln konnten. Die Jodprobe am Morgen wurde erst spät im Herbst vorgenommen, und es zeigte sich dann, daß die niedrige Nachttemperatur hindernd auf die Abgabe der Assimilate gewirkt hatte; sowohl die Blätter der Linie 1 als auch die der Linie 2 enthielten nämlich bedeutende Stärkemengen. Wäre die Untersuchung während der völligen Vitalitätsperiode der Pflanzen vorgenommen worden, so wäre ohne Zweifel die Differenz jetzt ebenso wie bei der Untersuchung am Nachmittag hervorgetreten.

worden ist, daß das Plasma der einen Art Stoffe enthält, die das der anderen giftig beeinflussen, eine Vermutung, die Jost ausgesprochen hat, um die Pollensterilität bei Artbastarden zu erklären.

Die hier erörterten Chlorophylldifferenzen sind unabhängig von den die Nervenfarbe bedingenden Faktoren. Alle beide Stammindividuen waren rotnervig und die Nachkommen zeigten die Differenzen unabhängig davon, ob sie rot- oder weißnervig waren. (Beide Linien waren, wie vorher erwähnt, in bezug auf die Rotnervigkeit heterozygotisch.)

Auch eine andere Differenz in bezug auf die Blattfarbe habe ich in meinen Kulturen studieren können. 1910 fand ich nämlich unter einigen wild gesäten Pflanzen ein Individuum mit gelbfleckigen Blättern. Die gelben Flecke waren oft sehr groß, hatten aber keine scharfen Grenzen, sondern gingen so allmählich in das Grüne über. Am schärfsten ausgeprägt waren sie im Hochsommer auf den freistehenden, der Sonnenseite zugewandten Blättern. Starkes Licht schien also günstig für die Ausbildung der gelben Partien zu sein. Bei Vornahme der Jodprobe zeigte es sich, daß die gelben Partien vollkommen stärkefrei waren. Derartige gelbbunte Pflanzen hat DE VRIES öfters in seinen Kulturen erhalten, ebenso Individuen mit gelbgeränderten Blättern und sektorial geteiltem Stengel, und er hat auch ihre Erbllichkeit geprüft (202, S. 345 und 612—613). Er fand dabei, daß solche gelbbunten Individuen entweder lauter grüne oder nur zu einem gewissen, bald größeren, bald kleineren Prozentsatz gelbbunte Pflanzen ergaben. Eine konstant gelbbunte Rasse hat er jedoch nicht erhalten. Daher wird auch die Gelbscheckigkeit zu den semilaten Eigenschaften gerechnet, und die gelbbunten Individuen werden nicht für Mutanten gehalten, sondern für Atavisten, bei denen die semilaten Eigenschaft zufällig die Oberhand über die antagonistische aktive Eigenschaft gewinnt. Ein ganz anderes Verhältnis zeigte meine gelbbunte Pflanze (Linie 3). Von derselben gewann ich 1911 fünf erblühende Individuen und sechs Rosetten, welche alle gelbbunt waren. Die eine Rosette hatte kurze, breite, *lata*-ähnliche Blätter und wich stark von den übrigen ab, aber die gelbbunte Färbung hatte auch diese. Hier würden wir also eine konstant gelbbunte Rasse haben, die auf einmal entstanden ist, also eine Mutante (nach DE VRIES' Definition dieses Begriffes), aber mit demselben Äußeren, wie die von DE VRIES studierten, nichtisolierbaren Rassen, und dies zeigt, daß zwischen diesen und den Mutanten keine Grenze gezogen werden kann.

Zwischen der gelbbunten Linie 3 und der Linie 1 (grün), der Linie 2 (graugrün), DE VRIES' *gigas* und einer von mir erhaltenen

gigas-Kombination, die ich im folgenden Komb. 7 nenne, wurden Kreuzungen ausgeführt. Diese Bastardierungen ergaben verschiedene Resultate in bezug auf die Dominanzverhältnisse zwischen Grün und Gelbbunt und erhärten noch mehr, daß wir erbliche Differenzen hinsichtlich der Chlorophylleigenschaften bei den grünen Formen der *O. Lamarckiana* haben.

Die Kreuzungen ergaben folgende Resultate:

- 3×1 Neun Ind., davon sieben deutlich gelbbunt, mit ebenso deutlichen Flecken, wie Linie 3, zwei dagegen grün.
 2×3 Vier Ind., alle mit schwachen, undeutlichen Flecken.
 $3 \times \textit{gigas}$ Ein Ind. mit ganz grünen Blättern.
 $3 \times \text{Komb. 7}$ Zehn Ind., neun mit ganz grünen Blättern, eins mit stark gelbgeränderten Blättern.

Vom morphologischen Standpunkt aus dominierte also bei der Mehrheit der Individuen der Linie 1 Gelbbunt vollständig über Grün. Dagegen prävalierte in der Linie 2 Grün bedeutend über Gelbbunt, so daß dieses ja kaum sichtbar war. In den Kreuzungen Gelbbunt $\times$ *gigas* und Gelbbunt $\times$ Komb. 7 dominierte Grün fast bei allen Individuen völlig über die Gelbscheckigkeit; nur ein Individuum hatte sehr stark gelbgeränderte, nicht gelbbunte Blätter; wir haben hier also einen neuen Typus in bezug auf die Gelbfärbung.

Ich habe vorher erwähnt, daß es den gelben Partien der Linie 3 an Assimilationsfähigkeit fehlte. Um zu sehen, wie die grünen Bastarde sich in physiologischer Hinsicht verhielten, wurde die Jodprobe mit den grünen Individuen der Kreuzungen 3×1 und $3 \times \text{Komb. 7}$ und mit den schwach gelbfleckigen der Kreuzung 2×3 gemacht. Dabei zeigte es sich, daß die gelbbunte Farbe niemals rein rezessiv war, denn die im Äußeren rein grünen oder undeutlich gelbfleckigen Blätter zeigten deutliche Flecken, denen es an Stärke völlig mangelte, und die daher durch ihre weiße Farbe scharf von den schwarzen, stärkehaltigen Partien abstachen. Die Gelbscheckigkeit scheint also in gewissen Fällen die Chlorophyllbildung nicht zu unterdrücken, wohl aber die Assimilationsfähigkeit: das morphologisch grüne Blatt ist hinsichtlich seiner Assimilationsfunktion bunt.

Einerseits zeigen diese Versuche die Gefahr, die darin liegt, die Dominanz nur nach dem Äußern der Bastarde zu beurteilen, andererseits demonstrieren sie auch deutlich,

daß der die gelbbunte Farbe bedingende Faktor bei der Kreuzung Gelbbunt $\times$ Grün mehr oder weniger den Assimilationsapparat der grünen Pflanze affizieren kann, und zwar verschieden in verschiedenen Linien.

Die Erblchkeitsversuche, die mit der Blattfarbe bei *O. Lamarckiana* gemacht worden sind, haben also gezeigt, daß erbliche Differenzen innerhalb der Art in bezug auf diese Eigenschaft vorliegen.

3. Höhe der Pflanzen.

In gleicher Weise scheint auch die Höhe der Pflanze erbliche Differenzen aufzuweisen. Natürlich spielt hier die Somationsvariation eine Rolle und erschwert die Untersuchung. Es kann daher vorkommen, daß zwei Individuen, die von sehr verschiedener Höhe, aber sonst dem Aussehen nach gleich kräftig sind (d. h. das kleinere nicht unterernährt), in der Nachkommenschaft Individuen von derselben Mittelhöhe erzeugen. Dies war z. B. bei Linie 1 und 4 der Fall. Die P_1 -Pflanze der Linie 1 war 138 cm hoch, die der Linie 4 104 cm, also jene um ein Viertel höher als diese. Ihre Nachkommen aber zeigten nicht diese Differenz: Linie 4 hatte ungefähr dieselbe Mittelhöhe wie Linie 1.

Indessen scheint eine erbliche Differenz hinsichtlich der Höhe zwischen den P_1 -Pflanzen der beiden Linien 1 und 2 vorzuliegen, wie aus dem nach Kreuzung derselben erhaltenen Resultate hervorgeht. Die Pflanzen differierten betreffs der Höhe, der Unterschied beruhte aber darauf, daß die Hauptinfloreszenz¹⁾ bei Linie 2 in seiner Entwicklung frühzeitig zurückgeblieben war (durch Pilzinfektion oder vielleicht durch Wegfrieren der Spitze der Infloreszenzanlage während des Winters), so daß sie sich unbedeutend über die Kandelaberäste erhob, während die Hauptinfloreszenz bei Linie 1 gut entwickelt war und seine Kandelaberäste hoch überragte.

¹⁾ Für die Verästelung einer voll entwickelten Pflanze wende ich folgende Ausdrücke an (vgl. Textfig. 11, links, S. 137):

Hauptstengel: Der aus der Mitte der Rosette heranwachsende, größte Stengel.

Nebenstengel: Die neben dem Hauptstengel ursprünglich aus der Rosette heranwachsenden Äste.

Seitenzweige: Die Zweige des Hauptstengels.

Kandelaberäste: Die oberen, kräftigen Seitenzweige, die fast kranzförmig von der Basis der Hauptinfloreszenz ausgehen.

Hauptinfloreszenz: Der obere, blütentragende Teil des Hauptstengels.

An den Nachkommen konnte man folgendes Resultat sehen [nur die Individuen, denen der gleiche Raum¹⁾ zur Entwicklung zu Verfügung stand — also keine Randpflanzen — wurden mitgerechnet]:

Linie 1		Linie 2	
Ind.		Ind.	
7	101	5	105
8	107	6	111
9	108	7	104
10	108	8	111
11	104	9	112
12	103		
13	106		

Wie aus der Tabelle hervorgeht, war die Durchschnittshöhe für die beiden Linien ungefähr dieselbe. Eine sichtbare Differenz zeigten sie also nicht. Daß sie doch different in bezug auf die die Höhe bedingenden Faktoren sein mußten, zeigte sich bei ihrer Kreuzung. Sowohl die Kreuzung von 1×2 als die von 2×1 wurde vorgenommen und ergab als Resultat lauter höhere Individuen als die Eltern.

Das Resultat war folgendes:

Kreuzung 1×2		Kreuzung 2×1	
Ind.	cm	Ind.	cm
1	117	4	115
2	116	5	112
3	122	6	117
4	116		
5	116		
6	115		
7	119		
8	121		

Wie man sieht, ist die Längenzunahme der Kreuzungsindividuen recht bedeutend²⁾. Wir haben also hier dasselbe Phänomen, welches schon MENDEL bei seinen *Pisum*-Kreuzungen beobachtete, und welches selbst innerhalb der Gattung *Oenothera* von HONING bei der Kreuzung *O. biennis* $\times$ *Lamarckiana* betreffs der *laeta* und *velutina*-Typen nachgewiesen worden ist (89, S. 237), nämlich höhere Bastarde als die Eltern.

¹⁾ Jede Pflanze hatte einen Raum von 250 qcm.

²⁾ Gleichzeitig mit der Zunahme der Höhe der Kreuzungsindividuen werden auch die Früchte länger, wie aus den oben für Linie 1 und 2 und die Kreuzung 1×2 mitgeteilten Zahlen der Fruchtlänge hervorgeht (S. 103).

Höchst wahrscheinlich ist es also, daß wir es innerhalb der *O. Lamarckiana* mit selbständigen Höheneinheiten, die kumuliert werden können, zu tun haben.

4. Zahl der Narben.

Auch die Variabilität der Anzahl der Narben habe ich untersucht und dabei gefunden, daß hier eine ziemlich große partielle Variation herrscht, was DE VRIES schon hervorgehoben hat. Daß jedoch gewisse Individuen eine erbliche Tendenz zur Polymerie haben, halte ich für ziemlich sicher. Von der vorher erwähnten, zuerst ausgewählten weißnervigen Linie (1908) erblühten sechs Individuen erst 1910. Alle zeigten während des größten Teils der Blüteperiode eine auffällig große Anzahl überzähliger Narben. 171 beobachtete Blüten hatten folgende Anzahl Narben:

Anzahl der Narben	4	5	6	7	8
Anzahl der Blüten	24	49	60	32	6

Gegen Ende der Blüteperiode, besonders, als die Nebentengel zu blühen anfangen, wurde die 4-Zahl überwiegend:

Anzahl der Narben	4	5	6	7	8
Anzahl der Blüten	60	33	17	3	1

Daß wir es hier mit einer erblichen Eigenschaft zu tun haben, halte ich für höchst wahrscheinlich, weil alle sechs Individuen diese äußerst starke Steigerung der Narbenanzahl völlig konstant zeigten, und wahrscheinlich war die selbstbefruchtete Pflanze (1908), aus welcher sie abstammten, polymer bezüglich der Narben, was ich ebenso wenig als bei ihren 23 schon 1909 blühenden Nachkommen untersuchte. DE VRIES erwähnt (202, S. 348), daß Blüten mit 5—8 Narben häufig sind und fügt dazu: „Oft haben sogar alle oder doch die meisten Blumen auf einer Pflanze diese hohen Zahlen.“ Untersuchungen über die Erbllichkeit dieser Eigenschaft scheint er nicht gemacht zu haben.

Bei der Untersuchung einer größeren Anzahl Blüten der Pflanzen, die eine erbliche Tendenz zur Polymerie bezüglich der Narben haben, wird, wie die Tabelle zeigt, im Anfang der Blüteperiode eine Normalkurve erhalten, gegen Ende dieser Periode eine halbe GALTON-Kurve. Die Mehrzahl der *Lamarckiana*-Individuen geben aber hinsichtlich der

Narbenanzahl schon im Anfang der Blüteperiode eine halbe GALTON-Kurve. 184 untersuchte Blüten solcher Pflanzen gruppieren sich in folgender Weise.

Anzahl der Narben	4	5	6
Anzahl der Blüten	158	20	6

Untersucht man schließlich die ganze Blüterernte eines Abends, ohne einen Unterschied zwischen den verschiedenen Individuen zu machen, so bekommt man für die Variation, wie folgende Tabelle zeigt, auch eine halbe GALTON-Kurve.

Anzahl der Narben	4	5	6
Anzahl der Blüten	174	60	24

Während einerseits die Mehrzahl der Individuen von *O. Lamarckiana* (und auch die Art als Durchschnittstypus) bei der Gruppierung der Blumen nach der Narbenanzahl eine halbe GALTON-Kurve bilden, können andererseits Linien mit äußerst starker Tendenz zur Polymerie erhalten werden, welche eine Normalkurve ergeben; und das zeigt, daß innerhalb der Art erbliche Differenzen hinsichtlich der Narbenanzahl vorliegen.

5. Form der Blüten.

Eine Differenz, die in den ersten Blütenwochen sehr deutlich war, aber später ausgeglichen wurde, war, daß sämtliche Individuen der Linie 8 dem Aussehen nach kleinere Blüten als die anderen Linien hatten. Die Ursache dieser Erscheinung lag jedoch nicht daran, daß die Kronenblätter kleiner waren, sondern lediglich in der Form der Blüte, die bei der Linie 8 schalenbecherförmig oder schwach glockenförmig war, während sie bei *O. Lamarckiana* gewöhnlich wie ein Teller ausgebreitet ist.

Sind diese Differenzen von Bedeutung für die Auffassung der Mutanten?

Aus den dargestellten Tatsachen geht es hervor, daß wir innerhalb der *O. Lamarckiana* in bezug auf mehrere Eigenschaften erbliche Differenzen haben. *O. Lamarckiana* kann also nicht als eine Elementarart mit nur Somationsvariation angesehen werden, sondern die Individuen, aus welchen sich die Art zusammensetzt, sind genetisch verschieden, wenn

auch die Variation beim rein habituell-morphologischen Studium sich fast rein quantitativ erweist.

Daß die Variation eine solche ist, daß wir innerhalb der Art keine Elementararten bemerken, erscheint nicht wunderbar, da *O. Lamarckiana* eine echt allogame Pflanze ist, die ausschließlich auf Bestäubung durch Insekten angewiesen ist¹⁾. Die Folge davon ist, daß ständige Neukombinationen differenter Eigenschaften stattfinden, wodurch die Grenzen verwischt werden.

Die Eigenschaften bei *O. Lamarckiana*, welche ich untersucht habe, sind zum größten Teil quantitativer Natur. Man könnte daher einwenden, daß sie, trotzdem sie Differenzen innerhalb der Art zeigen, doch in keiner Weise erklären können, auf welche Weise solche sprungweis auftretenden Varianten wie die Mutanten entstehen. Dabei ist aber in Betracht zu ziehen, daß sich die Mutanten wohl als Typen, Kombinationen, diskontinuierlich von der Stammart unterscheiden, aber keineswegs in bezug auf ihre einzelnen Eigenschaften. Beim Studium der letzteren findet man nämlich, daß die Mutanten durch rein quantitative Verstärkungen oder Abschwächungen von schon bei *O. Lamarckiana* vorhandenen Eigenschaften gebildet sind, und unter anderem gerade von denjenigen, für welche ich Differenzen innerhalb der Art nachgewiesen habe. Differenzen in bezug auf die Blattfarbe treten z. B. als charakteristische Merkmale der Mutanten auf: *albida* hat weißgrüne Blätter, *rubrinervis* graugrüne, *scintillans* dunkelgrüne und *gigas* bläulich grüne. Verschiedene Formen bezüglich der Höhe sind z. B. *leptocarpa* auf der Plusseite, *scintillans* und noch ausgeprägter *nanella* auf der Minusseite. Was die starke Tendenz zur Steigerung der Anzahl der Narben anbelangt, so ist diese eine Eigenschaft, die wir bei der Mutante *lata* wiederfinden, und die mehr glockenförmige Krone zeichnet *gigas* und in noch höherem Grade *albida* aus. Die nachgewiesenen Differenzen sind also, obgleich quantitativ, keineswegs ohne Bedeutung für die Bildung eines gewissen Mutantentypus.

¹⁾ Die Staubbeutel entleeren ihren Blütenstaub etwa 24 Stunden, bevor die Blüte sich öffnet. Doch habe ich, selbst bei Untersuchung einer großen Anzahl Blüten, niemals Pollen auf den Narben gefunden, weil die Narbe immer die Staubbeutel sehr überragt. Auch wenn die Blüte sich geöffnet hat, ist die Übertragung von Pollen verhindert, und zwar dadurch, daß die Pollenkörner durch Viszinfäden zusammengeklebt sind und eine zusammenhängende Masse bilden, welche nur durch Ankleben an einen Gegenstand fortgeführt werden kann. Blüten, die ich mit Pergamindüten isolierte und sich selbst überließ, gaben niemals Samen; der Fruchtknoten blieb in seiner Entwicklung stehen und fiel in kurzer Zeit ab.

Was schließlich die qualitative Differenz bezüglich der Farbe der Blattnerven anbetrifft, so ist die Rotnervigkeit gewöhnlich eine Eigenschaft der Mutante *rubrinervis*, während die meisten übrigen Mutanten weißnervig zu sein scheinen. Auch die mit dem rotnervigen Typus bei *O. Lamarckiana* verbundenen quantitativen Differenzen hinsichtlich der Buckel der Blätter und der Fruchtlänge sehen wir unter den Mutanten gewöhnlich dem die Rotnervigkeit bedingenden Faktor folgen. *Rubrinervis* hat nämlich außergewöhnlich glatte Blätter und lange Früchte, *gigas* und *lata*, die weißnervig sind, haben dagegen bedeutend buckligere Blätter und kürzere Früchte als *O. Lamarckiana*.

Eine die Mutation dirigierende Differenz.

Für die Mutationsfähigkeit der *O. Lamarckiana* scheint der Faktor für Rotnervigkeit entscheidende Bedeutung zu haben. Um dieses zu zeigen, habe ich folgende Tabelle aufgestellt, welche die Mutation innerhalb der verschiedenen Linien, der rotnervigen und der weißnervigen, zeigt.

Rotnervige Linien.

Nummer der Linie	Anzahl der Mutanten	Anzahl d. Ind. d. Linie
1	1 (<i>albida</i> -ähnlich, weißnervig)	23
2	1 (rotnervig, neue Komb.)	11
3	1 (<i>lata</i> -ähnlich, weißnervig)	11
4	—	9
5	1 (<i>rubrinervis</i> -ähnlich, rotnervig)	28
1 × 2	—	9
1 × 4	—	6
2 × 1	—	7
2 × 3	—	4
3 × 1	1 (<i>lata</i> -ähnlich, weißnervig)	9
4 × 1	—	7
5 × 6	—	14
		138

Weißnervige Linien.

7 ¹⁾	1 (<i>albida</i> -ähnlich, weißnervig)	14
8	3 (<i>lata</i> , weißnervig; <i>albida</i> -ähnlich, weißnervig; neue Komb., weißnervig)	21
7 × 8	—	2
8 × 7	1 (<i>lata</i> , weißnervig)	9
		46

¹⁾ Eine „partielle“ *gigas* dieser Linie ist hier nicht mitberücksichtigt.

Wie aus der Tabelle hervorgeht, entstehen weißnervige Mutanten auch in den rotnervigen Linien. Wären diese Linien konstant rotnervig, so wäre es — wenn man die Mutation als eine Kombinationserscheinung auffaßt — unerklärlich, wie sie weißnervige Mutanten erzeugen konnten. Nichts hindert natürlich dagegen eine heterozygotisch rotnervige Linie, die ja immer einen gewissen Prozentsatz weißnerviger Pflanzen abspalten muß, auch weißnervige Mutanten zu erzeugen. Indessen kann man erwarten, daß ihre Mutationsfähigkeit bezüglich weißnerviger Mutanten kleiner ist, als die einer rein weißnervigen Linie, da ja drei Viertel der Gametenkombinationen den Faktor für Rotnervigkeit enthalten. Daß dieses auch der Fall in meinen Kulturen war, zeigt die obige Tabelle höchst frappant. Während die heterozygotisch roten Linien und die Kreuzungen unter ihnen auf 138 Individuen 3 weißnervige Mutanten geben, geben die konstant weißnervigen Linien und ihre Kreuzungen auf 46 rein weißnervige Individuen 5 weißnervige Mutanten. Der Prozentsatz weißnerviger Mutanten ist also bei diesen 10,87, bei jenen 2,17, d. h. die Mutationsfähigkeit bezüglich weißnerviger Mutanten ist bei den weißnervigen Linien mehr als viermal größer, wie bei den heterozygotisch rotnervigen. Die weißnervigen Linien gaben keine rotnervige Mutante. Es ist deshalb deutlich, daß die Mutation von dem Faktor für Nervenfarbe abhängig ist, und also genetischen Gesetzen folgt.

Die weißnervigen Mutanten betragen den größten Prozentsatz auch innerhalb der rotnervigen Linien, und rotnervige Mutanten scheinen eine bedeutend seltenere Erscheinung als die weißnervigen zu sein. Da ja der Prozentsatz bezüglich weißnerviger Mutanten innerhalb der rotnervigen Linien weniger als ein Viertel von dem der weißnervigen beträgt, und außerdem die rotnervigen Linien nur eine kleine Anzahl rotnerviger Mutanten abspalten, muß auch der ganze Mutationsprozent der rotnervigen Linien bedeutend kleiner als der der weißnervigen sein. In den Experimenten war das Verhältnis zwischen diesem und jenem 10,87:4,35.

Die Linie 5, für welche zwei Faktoren für Rotnervigkeit angenommen wurden, erzeugt, obschon wir hier die größte Individuenanzahl haben, keine weißnervige Mutante. Man hat ja auch Grund, zu erwarten, daß weißnervige Mutanten hier seltener sind, da ja weißnervige Abspaltungen es ja auch sind (1 auf 16 statt 1 auf 4). Dagegen tritt hier eine rotnervige Mutante auf, die in der Rosette Charaktere von *rubrinervis* zeigt.

Die Verteilung der Mutanten auf rot- und weißnervige Linien scheint also, auch innerhalb der kleinen Individuenanzahl meiner Kulturen, darauf hinzuweisen, daß der Mutationsprozeß vom Vorhandensein oder Fehlen der Rotnervigkeit abhängig ist und also nicht regellos verläuft.

Ein nicht geringes Interesse bieten die Ergebnisse, zu welchen DE VRIES bei seinen Untersuchungen über das Zusammenwirken zwischen Zuchtwahl und Ernährung hinsichtlich einer kurzfrüchtigen und einer langfrüchtigen Rasse gelangt ist (202, S. 195). Es ergab sich nämlich, daß die langfrüchtige Rasse keine Mutanten gab, die kurzfrüchtige aber viele. Dieses Resultat stimmt mit dem von mir gefundenen völlig überein (meine rotnervigen Linien waren ja langfrüchtig und meine weißnervigen Linien kurzfrüchtig).

Meine Züchtungsversuche mit *O. Lamarckiana* zeigen also einerseits, daß die Art nicht einheitlich ist, sondern daß wir innerhalb derselben Differenzen bezüglich mehrerer Eigenschaften haben, anderseits, daß diese Differenzen die Mutationsfähigkeit derartig beeinflussen, daß differente Linien Mutanten in verschiedenem Prozentsatz erzeugen. Damit ist es nachgewiesen, daß die Mutationserscheinung ein Vorgang ist, welcher nach dem Ausgangsmaterial geregelt werden kann und nach dessen genotypischer Beschaffenheit reicher oder ärmer ausfällt. Es unterliegt daher gar keinem Zweifel, daß die Variabilität bei *O. Lamarckiana*, nachdem die Art einer eingehenden kritischen Revision nach den MENDELSchen Forschungsprinzipien unterworfen worden ist, sich von derselben Art wie die anderer fremdbestäubenden Pflanzen zeigen wird. Mutabilität wird sich sicher dann nicht nur als eine Möglichkeit, sondern als eine Notwendigkeit zeigen. *Oenothera*-Forscher sollten daher meiner Meinung nach ihre Aufmerksamkeit der Reinzüchtung verschiedener Individuen und einer hybridologischen Analyse der Eigenschaften der Art widmen. Erst dadurch kann man die Erbeinheiten aufspüren, welche die Mutanten konstituieren.

Die Diskontinuität der Mutanten.

Ist es nun aber Tatsache, daß man schon innerhalb der *O. Lamarckiana* differente Formen hat, so ist es auch natürlich, daß die Mutanten, deren neue Charaktere, wie vorher nachgewiesen ist, oft rein

quantitativer Natur sind, nicht mehr so isoliert stehen, als man vorher angenommen hat. Sie können stärker oder schwächer habituell von der Stammart verschieden sein, etwas genotypisch Neues wird man doch nicht finden, nur eine Verstärkung oder Abschwächung einer gewissen Eigenschaft oder ein zufälliges Zusammentreffen von Eigenschaften, welche auf eine größere Anzahl von Formen verteilt, einzeln keine Aufmerksamkeit erwecken würden. Danach kann man aber auch erwarten, daß Kulturen von verschiedenem Ausgangsmaterial wenigstens einigermaßen verschiedene Mutanten (und zwar nicht nur neue, sondern auch ähnliche, aber nicht mit vorher bekannten identische) geben, und daß, je nachdem die Anzahl der Mutanten größer wird, die Diskontinuität der Variation abnimmt.

Daß dies auch tatsächlich der Fall ist, findet man bei Untersuchung des vorliegenden Materials von DE VRIES und den übrigen *Oenothera*-Forschern. DE VRIES erwähnt nämlich außer den von ihm beschriebenen Mutanten eine Gruppe Formen, die er Artanfänge, d. h. „für den Kampf ums Dasein nicht hinreichend geeignete Formen“ nennt. Er sagt von denselben (202, S. 298): „Solche untauglichen Mutationen habe ich in meinen Kulturen von *Oenothera* fast jährlich und oft in nicht unbedeutender Anzahl beobachtet¹⁾“. Auch bei Kreuzung von *O. Lamarckiana* und ihren Mutanten erhielt er solche Formen (202a, S. 425 und 426). Nur „der Vollständigkeit halber“ werden einige derselben beschrieben. Sie dürften jedoch sicher für die Erklärung der Natur der Variation bei *O. Lamarckiana* von ebenso großem Interesse wie die Mutanten sein. Denn ohne Zweifel tragen sie etwas zum Ausfüllen der Lücken zwischen diesen bei oder zeigen wenigstens, daß dieselben mehrere parallele Formen umfassen. So ergab *O. sublinearis* und *O. elliptica* jede für sich zwei oder drei Formen, die man nicht sicher voneinander unterscheiden konnte, und *gigas* eine selbststerile Form (202, S. 299). Von *O. spathulata* sagt DE VRIES: „Von einer *O. spathulata* hatte ich bis jetzt nur Rosetten, und dasselbe gilt von anderen Formen, welche mit Namen zu belegen sich nicht lohnen würde.“

DE VRIES spricht auch von „mehr oder weniger unvollständig ausgebildeten Individuen der einzelnen neuen Arten, welche bisweilen wie Zwischenformen aussehen“ [202, S. 334]. Er betrachtet diese als „nur unvollständige Kopien des bereits in vollkommenem Zustande vorhandenen Vorbildes“. „Sie sind nur extreme Varianten des völlig

¹⁾ Von mir gesperrt.

konstanten neuen Typus“. Er gibt aber keine nähere Beschreibung über diese Zwischenstufen.

MAC DOUGAL hat in seinen Reinkulturen acht von den von DE VRIES beschriebenen Mutanten¹⁾ [*albida*, *elliptica*, *scintillans*, *gigas*, *nanella*, *oblonga*, *subovata* (134, S. 32), *lata*²⁾ (135, S. 3 und 10)] erhalten. Daneben hat er indessen neun neue gefunden, die er mit keiner von DE VRIES' Mutanten identifizieren konnte, und zwar vier in Kulturen aus Samen von DE VRIES, fünf in Kulturen aus Samen vom Botanischen Garten in New York. Ferner hat MAC DOUGAL aus Samen von VILMORIN außer vorher bekannten Mutanten eine *rubrinervis* (?) „and a few other divergent forms“ erhalten, zusammen also eine recht große Anzahl neuer Mutanten. Leider beschränkt sich MAC DOUGAL auf eine Beschreibung lediglich der schon vorher bekannten Mutanten, so daß man keine Auffassung davon bekommt, in welcher Richtung die von ihm studierte Variabilität verläuft.

Weiter hat SCHOUTEN eine neue Mutante erhalten, nämlich *O. blanda*, und GATES zwei, nämlich *O. rubricalyx* und eine, die zwischen *O. lata* und *semilata* steht. Ich selbst habe von *O. Lamarckiana* neun Mutanten erhalten, von denen ich nur eine (als *O. lata*) mit einer von DE VRIES' Mutanten identifizieren konnte.

Nach den Angaben von BAILEY und BOULENGER zu urteilen, gibt es auch in wildwachsenden *Oenothera*-Beständen andere Formen als die DE VRIESschen Mutanten. BAILEY sagt hiervon, nachdem er eine Beschreibung über die letzteren gegeben hat: „I am not able to say, how many of these mutations occur at St. Anne's, nor I am sure that all those which do occur are accounted for in these tables.“ Und BOULENGER äußert sich, nachdem er einige abweichende Formen beschrieben hat, in folgender Weise: „In short, I have tried hard to refer all these variations to the „elementary species“ of DE VRIES, but without success. Acting on the principles advocated by DE VRIES,

¹⁾ In anderen Kulturen hat er auch *O. rubrinervis* erhalten.

²⁾ Merkwürdigerweise sagt MAC DOUGAL (134, S. 32), daß *O. Lamarckiana* bei DE VRIES die Fähigkeit, *O. lata* zu erzeugen, verloren hat. Er weist auf DE VRIES, 202a, S. 458, hin. Dort sagt aber DE VRIES nur, daß *O. Lamarckiana* in seinen Kulturen *O. brevistylis* und *O. laevifolia* nicht ergeben hat, und daß diese weder mit der Stammart noch mit *O. lata* Mutationskreuzungen geben, kein Wort aber von einer Unfähigkeit der *O. Lamarckiana*, die *O. lata* zu erzeugen. Im Gegenteil erwähnt er an einer Stelle (202, S. 157), daß *O. lata* 229mal aus einer *Lamarckiana*-Familie entstanden ist, an einer anderen Stelle 171mal aus einer anderen *Lamarckiana*-Familie. In einer späteren Abhandlung (135) sagt MAC DOUGAL, daß *O. lata* in den DE VRIESschen Kulturen in allem 493mal entstanden ist.

it would be possible to describe a further number of new species, in addition to recognizing *O. biennis* and *O. Lamarckiana* in restricted sense, but their definition would be very shaky.“

Zu den von DE VRIES beschriebenen Mutanten kommen also zehn neue von MAC DOUGAL, eine von SCHOUTEN, zwei von GATES und acht von mir hinzu, und damit ist die Anzahl schon mehr als verdoppelt. Außerdem haben wir die sowohl von DE VRIES als MAC DOUGAL erwähnten und, wie es scheint, recht zahlreichen abweichenden Formen, denen sie keine größere Aufmerksamkeit geschenkt haben. Es dürfte daher gar keinem Zweifel unterliegen, daß die Anzahl der Mutanten bedeutend größer ist, als man bisher angenommen hat, und es ist höchst wahrscheinlich, daß bei einem genauen Studium aller Formen, nicht nur der isolierten, distinkten Typen, die Diskontinuität der Variation nicht so groß wird, wie man sie sich bisher vorgestellt hat.

Parallelmutanten und Mutantengruppen.

Wenn man voraussetzt, daß wir innerhalb von *O. Lamarckiana* eine Anzahl differierende Eigenschaften haben, die auf verschiedene Individuen verteilt sind, so liegt der Gedanke nahe, daß Kulturen, die nicht aus Samen von DE VRIES' Ausgangsmaterial stammen, nicht nur neue Mutanten geben, sondern auch Formen, die mit den von DE VRIES gefundenen parallel laufen, und die man also mit gewissen von DE VRIES beschriebenen Mutanten auf ein und denselben Kombinationstypus zurückführen könnte. Von den in meinen Kulturen erhaltenen Mutanten stellt eine habituell einen ganz neuen Typus dar. Eine andere scheint nur in einem Charakter (gelbfleckige Blätter) von der Stammart abzuweichen. Fünf schließen sich in gewissen Charakteren mehr oder weniger den von DE VRIES beschriebenen Arten an, lassen sich aber unmöglich ganz und gar in dieselben einordnen. Eine Rosette, die deutlich abweichend war, konnte ich nicht näher bestimmen, wegen des unentwickelten Stadiums, in dem sie sich befand. Eine schließlich, aber nur diese eine, konnte ich gleich mit einer von DE VRIES Mutanten identifizieren, und zwar als *O. lata*. Das ganze Resultat scheint darauf hinzudeuten, daß der Eigenschaftskomplex, welcher in meinem Ausgangsmaterial realisiert war, nicht mit dem übereinstimmte, welchen DE VRIES' Ausgangsmaterial bildete¹⁾.

¹⁾ MAC DOUGAL sagt, daß Samen aus dem Botanischen Garten von New York dieselben Mutanten gab, welche aus DE VRIES' Kulturen hervorgegangen sind. Dies

Um deutlich zu zeigen, daß gewisse von meinen Mutanten Parallelformen bildeten, welche sich in mehreren Merkmalen von denen von DE VRIES unterschieden, in anderen aber diesen sich näherten, werde ich eine Beschreibung derselben geben.

Da ich die Mutanten als aberrante Neukombinationen von in der Stammart bereits vorhandenen Eigenschaften auffasse, so wende ich für meine „neuen Mutanten“ den Ausdruck „Kombination“ an, entsprechend dem Vorschlag von BAUR und SCHINZ, die „Variation durch Spaltung und Neukombination“ „Kombination“ zu benennen. Vielleicht wäre es doch besser für die betreffenden Formen das Wort „Kombinante“ zu benutzen, da es ja kaum richtig ist, für den Variationsvorgang und das Produkt der Variation denselben Ausdruck zu verwenden, was auch auf die Begriffe Variation und Variante, Mutation und Mutante zutrifft.

Kombination 1 (= *O. lata* DE VRIES).

Diese scheint die Kombination zu sein, welche in meinen Kulturen am leichtesten realisiert wird. Ein Individuum, erhalten durch Kreuzung von Linie 8×7 , erblühte schon 1911 (Textfig. 6). Es hatte alle die Merkmale, welche DE VRIES als für *O. lata* charakteristisch hervorgehoben hat: Niedrigen Wuchs, sehr breite Blätter mit runder Spitze, äußerst starken Buckeln und umgebogenem Rande, rosettenförmige Seitenzweige, breite Brakteen, dicke blasse Blumenknospe, halboffene blässere Blumen mit runzeligen Blütenblättern, sterile Staubblätter, überzählige, abnorm ausgebildete Narben, kurze dicke, stumpfe Früchte. Es zeigte keine bemerkenswerte Abweichung von der *lata*, vielleicht war es etwas fester, denn seine Äste hingen nicht nach unten, wie das nach DE VRIES bei dieser der Fall war, sondern selbst im Herbst, als die Früchte reif waren, standen sie noch ganz aufrecht. In einer Eigenschaft stimmte es jedoch nicht mit DE VRIES *lata* überein. Diese ist nämlich arm an Samen, während meine *lata*-Kombination samenreiche Kapseln mit 100—150 Samen hatte. Habituell wie auch in den meisten Eigenschaften stimmt aber Komb. 1 mit *lata* überein.

In Linie 8 wurde eine Rosette erhalten, welche ohne Zweifel auch die obige *lata*-Kombination darstellte. [In Textfig. 7, ist diese

ist ja nicht undenkbar, möglich ist aber auch, daß sie nicht identisch mit diesen, sondern nur einzelnen derselben ähnlich waren. So scheint eine abgebildete *lata*-Rosette (135, Taf. 5) die charakteristische Eigenschaft, runzelige Blätter, nicht deutlich zu zeigen, wenn sie auch die Blattform der *lata* hat.

lata-Rosette neben einer Schwesterrosette von normalem *Lamarckiana*-Aussehen photographiert.]

Diese beiden *lata*-Individuen gingen aus weißnervigen Linien hervor. Die weißnervigen Linien haben indessen, wie ich vorher erwähnte, buckligere Blätter und kürzere Früchte als die rotnervigen. *Lata* zeichnet sich gerade durch diese Charaktere aus. Es ist interessant, zu sehen, daß sie in Linien gebildet wird, welche hinsichtlich der Variabilität dieselbe Richtung mit ihr verfolgen.

Textfig. 6. *Lata*-Form aus der *Lamarckiana*-Sippe des Verf.

Die heterozygotisch rotnervige Linie 3 und die Kreuzung zwischen Linie 3 und Linie 1, die letztere auch heterozygotisch rotnervig, gaben je eine *lata*-ähnliche Rosette. Die Blätter hatten starke Buckel und stumpfe Spitzen, waren aber nicht so kurz und rund, wie bei der *lata*-Rosette aus Linie 8. Die *lata*-Charaktere waren nicht stark ausgeprägt wie bei dieser, und es ist möglich, daß sie einen anderen Kombinationstypus als DE VRIES' *lata* darstellen. Beide Rosetten waren weißnervig.

Eine von der DE VRIESschen *lata* abweichende *lata*-Form, erhalten aus Samen von einer an der Küste in der Nähe von Liverpool (England) wildwachsenden *O. Lamarckiana*, wird von MAC DOUGAL und GATES erwähnt. Sie unterschied sich dadurch von der DE VRIESschen *lata*, daß sie ziemlich reich an Pollen war und einen kräftigeren Wuchs hatte¹⁾. MAC DOUGAL hat auch eine *lata*-Form erhalten, welche trotz einer normalen Pollenmenge jedoch selbststeril war.

Pollenreiche *lata*-Formen hat auch DE VRIES selbst erhalten, nämlich aus der Kreuzung *lata* × *O. Hookeri*.

Textfig. 7. Ziemlich junge Rosette eines weißnervigen Individuums von *O. Lamarckiana* (links) und eine *lata*-Rosette (rechts), zusammen photographiert.

Den pollenreichen *lata*-Formen schließt sich die Mutante *O. semi-lata* nahe an.

Die DE VRIESsche *O. lata* ist also nicht die einzige *lata*-Form, welche aus *O. Lamarckiana* hervorgehen kann, sondern es sieht vielmehr aus, als ob wir es mit einer Gruppe von Formen zu tun haben, welche sich in einen Typus einordnen lassen, indem sie einige Eigenschaften mit der DE VRIESschen *lata* gemeinsam haben, in anderen sich aber von ihr unterscheiden. Dann wird es aber unmöglich, *lata* als eine Elementarart anzusehen, die sich in nur einer Eigenschaft von *O. Lamarckiana* unterscheidet.

¹⁾ MAC DOUGAL hat diese *lata*-Form Selbstbestäubung unterzogen und ist zu dem Resultate gekommen, daß sie inkonstant ist. Sie gab eine Nachkommenschaft von 8 *Lamarckiana*, 10 *lata*, 2 *oblonga* und 1 *albida* (135, S. 8; S. 15 sagt er, daß die Nachkommenschaft 10 *lata*, 80 *Lamarckiana*, 3 *oblonga* und 1 *albida* betrug).

Kombination 2 (*albida*-ähnlich).

Von dieser Kombination hatte ich 1911 nur Rosetten, und zwar drei solche. Alle stimmten im Typus miteinander völlig überein. Sie wurden schon als Keimlinge dadurch entdeckt, daß die Blätter fleckig (weiß oder weißlich grün auf grünem Grunde) waren. Die Keimlinge waren ebenso kräftig wie die Schwesterpflanzen von *O. Lamarckiana*, und im Anfang glaubte ich, daß ich nur mit einer weißfleckigen Form von dieser zu tun hatte. Indem die Rosetten wuchsen, wurden aber die Flecken ausgeglichen und das ganze Blatt bekam eine weißlich-grüne Farbe. Die vollentwickelte Rosette bestand aus langen, schmalen, glatten Blättern, die an der Spitze abgerundet waren und in den

Textfig. 8. Rosette der Komb. 2 (*albida*-ähnlich).

Blattstiel ohne die für *O. Lamarckiana* so charakteristischen unregelmäßigen Einschnitte allmählich sich verengend übergingen (Textfig. 8). Die inneren Blätter waren sehr stark löffelförmig, d. h. der ganze Blattrand war stark nach oben umgebogen. Auch die äußeren ausgewachsenen Blätter näherten sich dieser Form. Im völlig entwickelten Stadium waren die Rosetten vollkommen ebenso blattreich, wie die von *O. Lamarckiana*, welche sich in demselben Alter befanden, sahen aber wegen der schmälern Blätter kleiner aus. Alle drei Rosetten blieben im Rosettenstadium, obschon sie früh ausgepflanzt waren und die gleichzeitig ausgepflanzten *Lamarckiana*-Rosetten sämtlich erblühten. Die Kombination scheint also ausgeprägt zweijährig zu sein.

Wie aus der gegebenen Beschreibung hervorgeht, zeigten die Rosetten durch ihre Farbe Charaktere von der *albida*. Die schmalen,

löffelförmigen, gegen die Spitze abgerundeten, glatten Blätter stimmen aber nicht mit DE VRIES' Beschreibung und Abbildung von der *albida*, auch nicht mit einer von MAC DOUGAL abgebildeten Rosette derselben überein (135, Pl. 5). Alle drei Rosetten waren weißnervig. Zwei gingen aus den weißnervigen Linien 7 und 8 hervor, eine aus der heterozygotisch rotnervigen Linie 1.

Kombination 3 (*rubrinervis*-ähnlich).

Nur eine Rosette, rotnervig, aus der rotnervigen Linie 5 hervorgegangen. Durch Blätter, die in der Mitte am breitesten waren, eine

Textfig. 9. *Rubrinervis*-ähnliche Rosette.

ziemlich lange scharfe Spitze zeigten, graugrün und schmaler als die der *Lamarckiana* waren und kleinere Buckel hatten, scheint diese Kombination DE VRIES' *rubrinervis* nahe zu kommen (Textfig. 9).

Kombination 4.

Eine ziemlich schwache Rosette, die gleich nach der Auspflanzung im Wachstum nachblieb. Sie zeichnete sich durch lange, schmale, allmählich in den Blattstiel übergehende Blätter mit langer scharfer Spitze aus. Rotnervig. Blätter von gewöhnlicher grüner Farbe, nicht graugrün. Aus Linie 2.

Kombination 5.

Ein Individuum, welches aus der Linie 8 hervorging und 1911 erblühte (Textfig. 10). Schon als Rosette höchst frappant abweichend

von den Schwesterrosetten innerhalb derselben Linie. Die Rosette war nämlich kleiner als diese, hatte schmälere, ganz glatte tiefdunkelgrüne, glänzende Blätter, welche nach der Spitze zu am breitesten waren, kurz abgestumpft endeten und eine Tendenz zur Bauchigkeit hatten. Nachdem sie Stengel angesetzt hatte, zeigte es sich, daß sie auch hinsichtlich der Verästelung einen Typus von besonderer Art darstellte, denn während alle ihre Schwesterpflanzen von der Rosette aus mehrere kräftige Nebestengel aussandten, fehlte hier jede Verästelung. Dagegen entwickelte sich am oberen Teil des Stengels eine ungewöhnlich große Anzahl Seitenäste. In bezug auf ihre Verästelung scheint sie mit *O. rubrinervis*, für welche diese Merkmale charakteristisch sind, übereinzustimmen (siehe DE VRIES 202, Fig. 67). Hinsichtlich der Pigmentierung bildete sie aber einen vollkommenen Gegensatz zu *O. rubrinervis*. Der Stengel war nämlich sehr arm an Pigment, fast ganz grün. Auch den Knospen, welche eine gelbliche Farbe hatten, fehlte es fast gänzlich an rotem Pigment; nur längs der Nähte der Kelchblätter zogen sich 4 schwache rotgelbe Streifen hin¹⁾. Auch die Früchte hatten keine roten Längsstreifen auf der Mitte der Klappen.

Die ganze Pflanze war nicht nur eine schwächer pigmentierte Form als *rubrinervis*, sondern auch als alle Schwesterpflanzen derselben Linie. In bezug auf die Form der Blätter, auf die Infloreszenzen und die Blüten, bildete sie einen Typus von besonderer Art. Die Tendenz zur Bauchigkeit, welche die Rosettenblätter auszeichnete, wurde bei den Stengelblättern stärker. Im entwickelten Stadium hingen die letzteren etwas herab, und die Flächen bogen sich wie eine Sichel nach unten. Die beiden Blatthälften lagen nicht in einer Ebene, sondern stießen in einem Winkel zusammen, so daß die Fläche von oben gesehen dachförmig erschien (siehe Textfig. 10). Diese eigentümliche Form beruht augenscheinlich auf einer Disproportion zwischen der Entwicklung der Blattnerven und der des Blattparenchyms. Eine ähnliche Eigenart und damit verbundene Blattform zeichnet auch die beiden anderen Mutanten derselben Linie aus, nämlich die vorher beschriebenen Komb. 1 und 2. Jene hat extrem bucklige Blätter mit einem schwach nach oben umgebogenen Rand, diese hat glatte Blätter mit so stark umgebogenem Rande, daß die Blätter löffelförmig werden. Es sieht aus, als ob die Nerven bei Komb. 2

¹⁾ GATES sagt (67, S. 340), daß, wenn Pigment an den Knospen auftritt, es immer erst längs des Mittelnervs geschieht. Dieses scheint jedoch nicht eine allgemeine Regel zu sein, weil nicht nur Komb. 5, sondern auch mehrere andere Pflanzen in meinen Kulturen eine Ausnahme gemacht haben.

und 5 zu lang wären: sie spannen aus diesem Grunde das Blattparenchym aus, so daß die Fläche zuerst eben wird und dann sich allmählich biegen muß. Bei der Komb. 1 sieht es dagegen aus, als ob sie zu kurz wären, so daß das Parenchym in seinem Wachstum zur Buckelbildung gezwungen wird. Die eigentümliche Form des

Fig. 10. Aberrantes Individuum der *O. Lamarckiana* (Komb. 5).

Blattes und der Oberfläche bei diesen Mutanten hat ihren Grund vielleicht darin, daß die Länge der Nerven und die Größe der Fläche von verschiedenen Faktoren bedingt sind, die unabhängig spalten.

Die Seitenzweige des Stengels der Komb. 5 zeigten sich während des Vorsommers als rosettenähnliche Bildungen, fingen aber später

bald an zu treiben und entwickelten in ihrer Spitze eine ungeheuer große Anzahl kleiner Knospen. Die ersten Blüten der Hauptinfloreszenz waren größer als die, welche sich später auf den Seitenzweigen entwickelten, aber bedeutend kleiner als die der *O. Lamarckiana* (Kronenblätter ca. 28×35 mm). Die Blüten der Seitenzweige (Kandelaberäste) waren nicht größer als die der *O. biennis*. Diese geringe Blütengröße scheint, weil eine außerordentlich große Anzahl Knospen gebildet wurde, wenigstens zum großen Teil auf Nahrungsmangel zu beruhen. Die Knospen waren dicht vor der Spitze ziemlich kurz abgeschnürt und, wie oben erwähnt, blaß und pigmentarm. Die Blütenblätter waren sehr oft unregelmäßig zipfelig und die Blüten nicht völlig geöffnet. Das Längenverhältnis zwischen Griffel und Narben war in den Blüten der Seitenäste dem der *O. biennis* gleich: die Staubbeutel reichten mit ihrer Spitze zu der Narbe hinauf und puderten diese schon im Knospenstadium mit Pollen ein. Bei den Blüten der Hauptinfloreszenz erhob sich die Narbe kaum über die Staubbeutel. Diese letzteren hatten eine bedeutend verminderte Pollenproduktion. Die Früchte waren sehr kurz, ungefähr von der Länge der *lata*, aber schmal; nicht allmählich sich gegen die Spitze verengend, sondern gleichsam plötzlich abgehauen. — Diese Mutante ist eine eigentümliche Kombination, in der man Merkmale verschiedener Mutanten findet: Verästelung der *rubrinervis*, gewisse Blattcharaktere der *scintillans*, *lata*-ähnliche Blumenknospen und Früchte. Daneben hat sie gewisse selbständige Charaktere von besonderer Art.

Kombination 6 (mit *rubrinervis*-Eigenschaften).

Diese Kombination wurde schon im Jahre 1908 von Samen eines 1907 blühenden Individuums gewonnen. Sie zog meine Aufmerksamkeit durch ihre schmalen Blätter und stark pigmentierten Knospen und Früchte auf sich, und in einer kleinen Mitteilung, welche ich in demselben Jahre über eine *gigas*-Mutante von 1907 veröffentlichte, sprach ich die Vermutung aus, daß sie *O. scintillans* sei [85]. Es hat sich indessen später ergeben, daß dies nicht der Fall war. Schon in der nächsten Generation wurde das klar aus dem Grunde, weil die Stammart nicht wieder auftrat, wie es mit der inkonstanten *scintillans* immer der Fall ist.

1909 hatte ich aus kontrolliertem Samen 15 Pflanzen, welche alle gut miteinander übereinstimmten. Die Rosetten zeichneten sich durch ihre schmalen, allmählich in den Blattstiel übergehenden Blätter aus, welche von einer gelbgrünen Farbe waren, breite Spitze, lange Säge-

zähne (doppelt so lang wie bei *O. Lamarckiana*) und weiße Blattnerven hatten. Gleichzeitig mit der Entwicklung des Hauptstengels fing die Ästeentwicklung von der Blattrosette an, so daß die Pflanze schon an der Basis einen Kranz von langen kräftigen Nebenstengeln bekam. Der Stengel war stark pigmentiert und die Pigmentflecken waren länglich, während die von der *O. Lamarckiana* fast rund sind. Die Blüten waren etwas kleiner als sie bei der Stammart sind. Im Knospens stadium waren die Kelchblätter intensiv rot gefärbt. Nur längs der Mittelnerven und da, wo sie aneinanderstießen, hatten die Kelchblätter acht haarschmale, zuweilen undeutliche grüne Streifen. Auch das Hypanthium war, wenigstens am oberen Teil, rot oder rot-gestreift und wurde beim Verwelken der Blüte intensiv rot (bei *O. Lamarckiana* wird es nur schwach rot). Die Fruchstellung war bedeutend lichter als die der *O. Lamarckiana*, die Früchte waren länger [vgl. Textfig. 5 (Komb. 6) mit 3 und 4 (*Lamarckiana*)] und längs den Rändern mit sehr stark hervortretenden, rotgefärbten Bändern versehen.

Sämtliche Individuen blühten schon im ersten Jahre, obgleich die Auspflanzung erst spät im Laufe des Mai erfolgt war. Dasselbe war der Fall mit zwei 1910 und fünfunddreißig 1911 aufgezogenen Pflanzen, welche mit den beschriebenen Charakteren der Kombination von 1909 völlig übereinstimmten. 1911 wurden erst im Juni einige Pflanzen ausgepflanzt, erblühten aber noch im Laufe des Jahres. Die Kombination scheint also typisch einjährig zu sein. Sie erblühte immer früher als gleichzeitig ausgepflanzte *O. Lamarckiana*-Pflanzen und scheint also eine kürzere Entwicklungsperiode als diese zu haben. Entgegengesetzte Formen in bezug auf die Entwicklungszeit sind *O. gigas* und Komb. 7, welche in der Regel zweijährig sind. Nur bei sehr früher Auspflanzung erblühten diese im ersten Jahre und da erst spät im Herbst. Alle 1909 gleichzeitig mit Komb. 6 ausgepflanzten Exemplare von *gigas* und Komb. 7 verblieben im Rosettenstadium, während einige von den 1911 ausgepflanzten im Laufe dieses außergewöhnlich warmen Sommers erblühten. Diese Differenz in der Entwicklungszeit ist sicher schon zwischen verschiedenen Pflanzen von *O. Lamarckiana* vorhanden, denn es ist ganz gewöhnlich, daß diese letzteren zum Teil schon im ersten, zum Teil erst im zweiten Jahre erblühen. Von den 29 vorher erwähnten Pflanzen aus der weißnervigen Linie 1909 blühten 23 im ersten Jahre, sechs erst 1910, obwohl sie alle gleichzeitig ausgepflanzt waren, und unter möglichst gleichen Standortsverhältnissen wuchsen.

Es ist ganz klar, daß Komb. 6 sich der *O. rubrinervis* anschließt. Man kann jedoch unmöglich sagen, daß sie identisch mit dieser ist, denn in verschiedenen wichtigen Charakteren weicht sie von derselben ab. Gemeinsam mit der *rubrinervis* ist die stärkere Pigmentierung auf Knospen und Früchten, und dieser Charakter ist es ohne Zweifel, der am meisten sein Gepräge dem *rubrinervis*-Typus aufdrückt. Daß die Nervenfarbe bei diesem Typus von keiner größeren Bedeutung ist, zeigt sich wohl am besten darin, daß Komb. 6 weißnervig ist. Es ist also hier nicht derselbe Faktor, welcher Pigmentierung in den Blättern und den Blütenteilen hervorruft. In bezug auf die Stengelblätter weist Komb. 6 Charaktere der *rubrinervis* auf. Jene sind nämlich schmal, glatt und von etwas graugrüner Farbe. Die Farbe der Wurzelblätter stimmt dagegen nicht mit der *rubrinervis* überein, denn sie ist rein gelbgrün, wodurch sie der Rosette ein ganz charakteristisches Aussehen gibt. Die Verästelung ist nicht die, welche die *rubrinervis* auszeichnet. *Rubrinervis* hat nämlich nur am oberen Teil des Hauptstengels Verästelung, Komb. 6 dagegen eine starke Verästelung schon von der Rosette aus. Die Blütenmerkmale der *rubrinervis* scheinen also nicht mit einem bestimmten Verästelungstypus verbunden zu sein. Ich erinnere in diesem Zusammenhang auch an die *rubrinervis*-Verästelung bei Komb. 5, welche ja sonst keine *rubrinervis*-Eigenschaften zeigte, sondern im Gegenteil eine extrem pigmentarme Form war. Auch nicht in bezug auf die Blütengröße stimmte Komb. 6 mit der *O. rubrinervis* überein, denn diese letztere hat etwas größere Blüten als *O. Lamarckiana*, während Komb. 6 etwas kleinere Blüten als die Stammart hat. Die ausgeprägte Einjährigkeit wird wohl ein von der *O. rubrinervis* abweichender Charakter sein, und die Brüchigkeit, welche die Blätter und Äste der *rubrinervis* auszeichnet, findet man nicht bei der Komb. 6.

Komb. 6 scheint also zu zeigen, daß alle *rubrinervis*-Merkmale nicht auf einer einzigen neuen Eigenschaft beruhen, denn sie hat nicht einmal die rote Nervenfarbe mit der *rubrinervis* gemeinsam und unterscheidet sich in verschiedenen anderen Charakteren von derselben. In bezug auf die Pigmentierung der Infloreszenz ist sie indes eine deutliche *rubrinervis* und scheint sogar stärker pigmentiert als diese zu sein, indem die Pigmentierung der Knospen sich nicht lediglich auf die Kelchblätter beschränkt, sondern sich auch bis auf das Hypanthium erstreckt. Die ursprüngliche Aberrante hatte ganz rotes Hypanthium und die 1909 aufgezogenen Individuen ebenso, aber diese waren sehr dicht ausgepflanzt und Somationsvariation wirkt auf

die Intensität der Farbe ein. Bei den 1911 aufgezogenen Pflanzen, welche guten Spielraum hatten, war das Hypanthium nur am oberen Teil ganz rot und unten rotgestreift, und diese Pigmentierung nahm zu, je weiter das Jahr vorschritt. Die Komb. 6 scheint sich bezüglich der Pigmentierung der Knospen einer Form zu nähern, welche GATES unter dem Namen *O. rubricalyx* beschrieben hat, und welche sich von der *rubrinervis* durch ganz pigmentierte Knospen und ferner durch Pigmentierung auf dem Hypanthium und an der Unterseite der Blattnerven unterscheiden soll. Diese Form ist insofern interessant, als sie zeigt, daß sogar die Infloreszenzpigmentierung in der *rubrinervis*-Kombination zusammengesetzt sein kann, denn es hat sich erwiesen, daß der erwähnte Unterschied, Verbreitung des Pigments, von erblicher Natur ist.

In bezug auf die Pigmentierung gibt es also nicht nur eine Mutante, sondern eine ganze Gruppe von solchen. Das Gemeinsame für diese scheint die Infloreszenzpigmentierung zu sein, obschon auch diese erbliche Differenzen aufzeigen kann. Die Rotnervigkeit scheint dagegen nicht notwendig zu sein, um einen *rubrinervis*-Typus zu bilden. Die Infloreszenzpigmentierung des *rubrinervis*-Typus ist nicht mit einer bestimmten Kombination von anderen Eigenschaften verbunden, sondern kann auch in andere Eigenschaftskombinationen eingehen als gerade die, welche die DE VRIESsche *rubrinervis* auszeichnet. Und die Eigenschaften, welche nach DE VRIES mit der stärkeren Pigmentierung fest verbunden sein sollten, können bei ganz anderen Mutanten mit extrem schwacher Pigmentierung gefunden werden.

Es ist also sehr wahrscheinlich, daß die Merkmale der Mutanten nicht auf einer korrelativen Beeinflussung in den verschiedenen Organen der Pflanze durch ein und dieselbe Eigenschaft beruhen, sondern auf mehreren selbständig spaltenden Einheiten basieren, welche jedoch jede für sich verschiedene Organe beeinflussen können.

Sicher sind die erwähnten *rubrinervis*-Kombinationen nicht die einzigen, welche erhalten werden können. So z. B. erwähnt MAC DOUGAL eine Mutante, die kleinere Blüten als die DE VRIESschen *rubrinervis* hatte, aber sonst mit dieser übereinstimmte, und eine, die er mit *rubrinervis* (?) bezeichnet und welche wohl in irgendeiner Weise von der von DE VRIES beschriebenen *O. rubrinervis* differierte.

Auch die von SCHOUTEN beschriebene *O. blanda* scheint eine Mutante mit *rubrinervis*-Eigenschaften zu sein¹⁾.

¹⁾ Nach HONING entsteht *O. blanda* als ein Produkt der Kreuzung *O. Lamarckiana* × *rubrinervis*.

Was ich vorher betreffs *O. lata* nachgewiesen habe, das gilt auch für *O. rubrinervis*: diese ist keine Elementarart, sondern nur ein Durchschnittstypus, der in sich mehrere Kombinationen einschließt: *rubrinervis* DE VRIES, *rubricalyx*, Komb. 6, die beiden *rubrinervis* von MAC DOUGAL und *O. blanda* von SCHOUTEN.

II. Die Variabilität des Riesentypus.

Außer den schon erwähnten Kombinationen habe ich in meinen Kulturen eine Kombination von ausgeprägtem *gigas*-Typus und eine, welche sich in gewissen Eigenschaften *gigas* nähert, erhalten, also zwei verschiedene Abstufungen zwischen *O. Lamarckiana* und *gigas*. Da *gigas* vielleicht diejenige der Mutanten ist, welche am meisten für das Entstehen neuer progressiver Eigenschaften sprechen würde, und da meine Versuche sich gerade über diese Mutante am meisten verbreiten, werde ich mich mit der Darlegung und Analyse der hierhergehörigen Tatsachen etwas ausführlicher beschäftigen.

Vergleichung einer von mir erhaltenen Riesenmutante und *O. gigas* DE VRIES.

Schon im ersten Jahre meiner Züchtungsversuche [1907] erhielt ich aus Samen einer der Ausgangspflanzen ein Individuum, welches durch seine größeren, mehr glänzenden Blüten von den Schwesterpflanzen sichtlich abstach, und dieser Charakter war es hauptsächlich, der mich veranlaßte, Isolierung und kontrollierte Befruchtung mit demselben auszuführen, um seine Nachkommenschaft weiter zu studieren. In dem Garten, wo die Pflanze wuchs, gab es keine andere *Oenothera*-Art als *O. Lamarckiana*, weshalb es sicher ist, daß sie, die ich im folgenden Komb. 7 nenne, reinen *Lamarckiana*-Ursprungs war.

Aus kontrolliertem Samen der Komb. 7 erhielt ich 1908 acht blühende Pflanzen, welche alle in bezug auf die Blütengröße mit der Mutterpflanze übereinstimmten und grobe Stengel, große, breite Blätter und kurze Früchte hatten. Alle Individuen schienen einen miteinander übereinstimmenden von der *Lamarckiana* unterschiedenen Typus zu bilden, wenigstens gab es keine auffallenden Differenzen. Da ihre Charaktere mit *O. gigas* gut übereinzustimmen schienen, soweit ich das aus DE VRIES' Beschreibung dieser Mutante beurteilen konnte, beschrieb ich sie im Anfang des Jahres 1909 als identisch mit DE VRIES' *O. gigas* (85).

Mit einem von den acht Individuen wurde Selbstbefruchtung vollzogen. Der dadurch gewonnene Samen wurde 1909 ausgesät, gab aber im Laufe dieses Jahres nur Rosetten. In demselben Jahre erhielt ich von DE VRIES Samen von seiner *O. gigas*, aus dem ich gleichfalls Pflanzen im Rosettenstadium aufzog. 1910 konnte ich die beiden blühenden Kulturen miteinander vergleichen. Es zeigte sich da, daß die Formen nicht identisch waren, wenn sie auch in einigen Charakteren übereinstimmten, und zwar in denen, welche ihnen ein kräftiges üppiges Aussehen verliehen.

Die beiden Typen, welche ich in den folgenden *gigas* und Komb. 7 nenne, unterschieden sich gemeinsam von der *Lamarckiana* durch folgende Charaktere:

1. Stengel dicker, etwas niedriger.
2. Stengelglieder kürzer.
3. Blätter stärker dunkelgrün und dicker.
4. Blätter stärker gezähnelt.
5. Rosetten ausgeprägt zweijährig. [Wenn sie schon im ersten Jahre Stengel ansetzen, so geschieht es erst im Spätherbst.]
6. Blütenknospen dicker.
7. Blüten größer.
8. Narben doppelt so dick.
9. Früchte kürzer und dicker.

In Fig. 6, Taf. 3 sieht man links einen *O. Lamarckiana*-Bestand, rechts einen *gigas*-Bestand. Hier tritt sowohl der Unterschied bezüglich der Höhe deutlich hervor (vergleiche die Höhe der Bestände mit der des Zaunes hinten) wie auch daß der *gigas*-Bestand später erblüht (einzelne Blüten der *gigas*-Pflanzen sind eben ausgeschlagen, während die *Lamarckiana*-Pflanzen in voller Blüte stehen). Beim näheren Beschauen sieht man auch ziemlich deutlich den Unterschied hinsichtlich der Blütengröße.

Sie differierten untereinander dagegen in folgenden Charakteren:

1. Komb. 7 hatte dunkelgrüne Blätter, *gigas* fast blaugrüne.
2. Komb. 7 hatte rote Blattnerven, *gigas* weiße.
3. Komb. 7 hatte starke Verästelung von der Rosette aus mit Nebentengeln, die von der Höhe des Hauptstengels oder noch höher waren, *gigas* hatte keine oder wenige und kurze Nebentengel. Die Seitenzweige waren bei *gigas* an der Basis stark nach oben gebogen, so daß sie beinahe senkrecht standen, bei Komb. 7 waren sie an der Basis gerade, bildeten aber mit dem Stamm einen

kleinen Winkel, so daß sie auch hier, wenn auch nicht so stark als bei *gigas*, aufwärts standen.

4. Die Stammglieder der *gigas* waren noch kürzer als bei Komb. 7, wodurch die Blätter bei jener mehr zusammengedrängt saßen.

5. *Gigas* hatte [im Blütestadium] gewöhnlich hängende Blätter, Komb. 7 horizontal abstehende.

Die drei letzten Charaktere gaben den beiden Typen einen recht verschiedenen Habitus: *Gigas* einen dichten, zusammengedrängten pyramidalen, Komb. 7 einen lockeren, offenen, kandelaberförmigen.

6. Die Blütenknospen waren bei *gigas* bedeutend schwächer gefärbt als bei Komb. 7. Die Grundfarbe war bei jener gelbgrün, mit gelbroten oder gelbbraunen Flecken, bei dieser grün, zeigte sich aber nur in acht grünen Streifen längs den Mittelnerven der Kelchblätter und dort, wo diese aneinandergefügt waren, der ganze übrige Teil der Knospe war von einer braunroten Farbe bedeckt. Die Pigmentierung war also bei der Komb. 7 bedeutend mehr verbreitet und intensiver als bei *gigas*. Dieser Unterschied wurde später im Sommer einigermaßen ausgeglichen, da die späteren Blütenknospen von *gigas* stärker gefärbt als die ersten waren.

7. Die Blütenknospen bei Komb. 7 waren kegelförmig, gleichmäßig nach der Spitze sich verengend, bei *gigas* tonnenförmig, bedeutend kürzer und dicker, an der Spitze plötzlich abgerundet. Die Knospen jener waren am oberen Drittel scharf viereckig, die letztere hatte abgerundete Ränder. Knospen bei Komb. 7 70—80 × 13—14 mm, bei *gigas* 55—60 × 15—16 mm.

8. Die Blüten waren bei *gigas* stark gelb, bei Komb. 7 hellgelb, höchst unbedeutend stärker gefärbt als bei *Lamarckiana*.

9. Die Blütenkrone war bei Komb. 7 größer als bei *gigas*, was auf sowohl längeren als breiteren Blütenblättern beruhte. Komb. 7: 65 × 90 mm, *gigas* 60 × 80 mm, *Lamarckiana* 55 × 75 mm¹⁾. Die Krone bei Komb. 7 ausgebreitet [schüsselähnlich], bei *gigas* durch etwas eingebogene Kronenblätter mehr glockenförmig.

10. Die Griffel bei Komb. 7 waren länger [110—115 mm] als bei *gigas* [95—100 mm].

11. Die Narben lagen bei Komb. 7 im Knospenstadium oberhalb der Krone, und sobald die Knospen barsten, breiteten sie sich oberhalb der noch zusammengerollten Krone und der noch nicht zurückgeschlagenen Kelchblätter sternförmig aus, wodurch eine auf-

¹⁾ Da die Zahlen sich auf die ersten Blüten zweijähriger Individuen beziehen, sind sie sehr hoch. Bei den einjährigen Kulturen 1911 waren sie bedeutend kleiner.

brechende Knospe ein von *gigas*, bei welcher die Narben innerhalb der Krone liegen, stark abweichendes Aussehen bekam. Die Narben von *gigas* waren kürzer [7—8 mm] als die von Komb. 7 [9—10 mm].

12. Die Viscinfäden, welche die Pollenkörner zusammenhielten, waren bei Komb. 7 stärker entwickelt als bei *gigas*, wodurch der Pollen bei jener klebrig wurde, bei dieser mehr körnig. Pollen reichlicher bei Komb. 7 als bei *gigas*.

13. Früchte bei *gigas* kürzer und bedeutend dicker als bei Komb. 7.

Hieraus geht hervor, daß die den obigen beiden Typen gemeinsamen Charaktere [die *gigas*-Charaktere im eigentlichen Sinne; die Riesencharaktere] von rein quantitativer Natur sind. Die Charaktere, welche Komb. 7 und *gigas* voneinander unterscheiden, sind auch teilweise graduell. Daneben gibt es aber solche, welche schon zwischen „typischen“ *Lamarckiana*-Individuen vorliegen und von qualitativer Natur sind [Rot- und Weißnervigkeit]. Ferner ist zu bemerken, daß Komb. 7 in bezug auf die Farbe der Blätter, die Länge der Stammglieder, die Form und die Farbe der Blütenknospen, die Entwicklung der Viscinfäden und die Länge der Früchte *Lamarckiana* bedeutend näher steht als *gigas*. Sie bildet hinsichtlich dieser Merkmale eine Abstufung zwischen *Lamarckiana* und *gigas*. In bezug auf andere Merkmale [Blütengröße, Griffellänge, Narbenlänge] bildet dagegen *gigas* eine Abstufung zwischen *Lamarckiana* und Komb. 7.

An den beiden Riesentypen lassen sich also Merkmale unterscheiden, die schon an einzelnen Individuen der Stammart zu beobachten sind. Aber, könnte man hier einwenden, sind die Grundeigenschaften des *gigas*-Typus: der dicke Stengel, die kurzen Stengelglieder, die großen Blüten, nicht etwas Neues? Das darf man nicht ohne weiteres annehmen. Denn die Ergebnisse, zu denen schon MENDEL bei der Kreuzung verschiedener Höheformen von *Pisum* gelangte, und die TSCHERMAK weiter bestätigt hat, sind hier gewiß nicht außer acht zu lassen. MENDELs Bastarde wurden höher als die beiden Stammarten. Ferner hat NILSSON-EHLE bei der Kreuzung verschiedener Weizensorten gefunden, daß der kurzährige *compactum*-Typus mit einer Squarehead-Form gekreuzt, welche mittellange Ähren hat, in F_2 eine langährige Form gibt. Diese Resultate von Kreuzungen zwischen Formen, welche nach dem Aussehen einander ganz ähnlich oder nur quantitativ verschieden sind, scheint die Entstehung der *gigas*-

Charaktere in eine neue Beleuchtung zu stellen. Wir können es nämlich auch hier mit quantitativen Differenzen zu tun haben. Es liegt nahe, anzunehmen, daß einzelne *Lamarckiana*-Individuen z. B. für die Stengeldicke verschiedene Einheiten haben, und daß bei der Kombination einer größeren Anzahl solcher Einheiten der *gigas*-Stengel entsteht. Daß wir es tatsächlich bei *Oenothera* mit quantitativen Einheiten, die kumuliert werden können, zu tun haben, das zeigt sowohl HONIGS als auch meine eigene Untersuchungen (vgl. S. 111).

Die Untersuchungen der letzten Jahre über die quantitative erbliche Variation (NILSSON-EHLE, EAST, LANG, TINE TAMMES) scheinen eine Erklärung auch über die habituell scharf, aber doch quantitativ verschiedenen Eigenschaften zu geben, welche die Mutante *gigas* auszeichnen. Im folgenden werde ich die Möglichkeiten einer solchen Annahme näher erörtern.

Noch eine Riesenmutante, die eine Abstufung zwischen *O. Lamarckiana* und *O. gigas* darstellt.

Wären *gigas* und Komb. 7 rein einheitliche Typen, welche sich an die beschriebenen Charaktere genau anschließen, und wäre die einzige Stütze meiner Annahme, daß die *gigas*-Kombination eine Kumulation von Größe- und Formeneinheiten sei, diejenige, daß Komb. 7 in bezug auf die meisten Charaktere eine Abstufung zwischen *gigas* und *Lamarckiana* bildet, so würde natürlich eine solche Hypothese sehr ungewiß sein. Schon in meinen kleinen Kulturen 1910 ergab sich indessen, daß weder *gigas* noch Komb. 7 konstante Typen waren¹⁾, und in meinen größeren Kulturen 1911 zeigte sich ihre Variabilität in geradezu schlagender Weise. Von konstanten Arten war gar nicht mehr die Rede, nur gewisse Durchschnittstypen mit beim ersten Anblick fast regelloser Variation konnte man beobachten. Bevor ich auf eine Beschreibung und Erörterung derselben eingehe, will ich noch eine *gigas*-Kombination erwähnen, welche ich aus *O. Lamarckiana* erhalten habe, und welche sozusagen auf dem Wege nach *gigas* einen kleineren Schritt als Komb. 7 bezeichnet und deshalb ein großes Interesse hat, im besonderen, weil sie sich ganz und gar durch quantitative Charaktere von den Mutter- und Schwesterindividuen unterscheidet, dagegen von denselben nicht stark habituell verschieden ist, wodurch sie in einer größeren Kultur, wo

¹⁾ Wenn ich im folgenden von *gigas* und Komb. 7 spreche, so meine ich Individuen vom durchschnittlichen Aussehen der Typen.

man nicht jede Pflanze genau beobachten kann, sicher nicht besonders bemerkt, sondern für eine gewöhnliche *O. Lamarckiana* gehalten werden würde.

Textfig. 11. Rechts Komb. 8, links ein Individuum der *O. Lamarckiana* derselben Linie.

Das fragliche Individuum, welches ich Komb. 8 nenne, ging aus der weißnervigen Linie 7 hervor. Es näherte sich *gigas* in allen den charakteristischen Eigenschaften, wodurch diese sich von *O. Lamarckiana* unterscheidet. Bezüglich der Blätter zeichnet sich *gigas* dadurch aus, daß dieselben mehr blaugrün, dicker, buckliger und stärker gezähnt

sind als die der Stammart. Alle diese Charaktere besaß Komb. 8 in ausgeprägterem Grade als alle Schwesterindividuen (vgl. Textfig. 11). Sie waren aber jedoch nicht so stark ausgebildet wie bei *gigas*. Diese Merkmale sind ja natürlich schwer zu demonstrieren, wenn man nicht lebendiges Material vor Augen hat. Deshalb ist es willkommen, daß die *gigas*-Blätter einen Charakter aufweisen, der meßbar ist und in Zahlen ausgedrückt werden kann, nämlich die Blattbreite, die ja bei *gigas* bedeutend größer als bei *O. Lamarckiana* ist, während ihre Blattlängen gleich sind. Durch folgende Tabelle wird die Mittelzahl der Messung von 5 Blättern bei Komb. 8 und ihren gleichzeitig ausgepflanzten Schwesterindividuen angegeben. [Die Messung wurde 5 cm oberhalb der Stengelbasis angefangen und die Blätter in ihrer natürlichen Reihenfolge genommen.]

Oenothera Lamarckiana.

	Blattlänge	Blattbreite
Linie 7 Nr. 4 (Komb. 8)	245,8	67,6
„ „ 5	198,2	48,6
„ „ 7	228,6	55
„ „ 9	240	54
„ „ 10	236,5	53,8
„ „ 11	257,4	52
„ „ 12	237,6	54
„ „ 13	282,2	55,8
„ „ 14	257,6	54,6
„ „ 15 (Randpflanze)	300,2	56

Wie man aus dieser Tabelle ersieht, wird Komb. 8 in bezug auf die Blattlänge von verschiedenen der Schwesterindividuen übertroffen. Sie hat dagegen beinahe 12 mm breitere Blätter als das Schwesterindividuum, welches ihr in bezug auf die Blattbreite am nächsten kommt, und zeigt von der Durchschnittsbreite der übrigen Individuen der Linie eine Abweichung von 14,2 mm, während die größte Abweichung unter diesen letzteren auf der Plus-Seite 2,6 mm, auf der Minus-Seite 4,8 mm ist. Die Variation der Blattbreite ist also höchst bedeutend bei Komb. 8. — Ein anderer Charakter, welcher *gigas* auszeichnet und bei Komb. 8 wiedergefunden wird, ist die schwächere Verästelung, welche deutlich durch Textfig. 11, rechts, illustriert wird. Die kürzeren und schwächeren Äste an der Basis waren hier jedoch nicht aufwärtsgerichtet, wie dies bei *gigas* der Fall ist, sondern mehr auswärts. Die Blütezeit trat ungefähr 14 Tage

später als bei den Schwesterpflanzen ein, welche alle fast gleichzeitig erblühten, und die Komb. zeigte dadurch eine Tendenz zu längerer Entwicklungsperiode, was auch *O. gigas* auszeichnet. Die Knospen waren etwas dicker und die Blüten etwas größer als die der Schwesterpflanzen. Da aber infolge der ungleichzeitigen Blütezeit Blüten in demselben Entwicklungsstadium nicht erhalten werden konnten, wurden keine Messungen vorgenommen, welche ja nicht exakt hätten werden können. Die Knospen waren fast über die ganze Oberfläche blaß gelbgrün. Nur längs den Nähten der Kelchblätter zogen sich rötliche Pigmentstreifen. Hierdurch unterschieden sie sich sehr deutlich von den Schwesterpflanzen, welche fast ganz rote Knospen hatten. Die Knospen der Komb. 8 zeigten also eine Variabilität in der Richtung nach dem *gigas*-Typus, welcher gewöhnlich blasse Knospen hat. Die Blüten waren nicht so weit offen und schüsselähnlich als bei den Schwesterpflanzen, sondern etwas glockenförmig wie bei *gigas*.

Sowohl hinsichtlich der Verästelungs- als auch der Blätter- und Blütencharaktere bildet Komb. 8 eine höchst bemerkenswerte Abstufung zwischen *O. Lamarckiana* und *gigas*. Mit einzelnen *gigas*-Charakteren, sonst aber vom Habitus der *Lamarckiana*, gibt sie gerade den Eindruck von einer Übergangsform zwischen diesen beiden und das in noch größerem Maße als Komb. 7, weil diese letztere zwar von unverkennbarem Riesentypus¹⁾ ist, daneben aber auch Eigenschaften von besonderer Art hat, welche ihr einen eigenen Habitus verleihen. Daß Komb. 8 in fast allen Charakteren eine „angefangene“, „reine“ *gigas* ist, steht ohne Zweifel in Zusammenhang mit ihrer Herkunft: sie ist aus einer Linie mit weißen Blattnerven, buckligen Blättern und kurzen Früchten hervorgegangen, Charaktere, welche schon sämtlich in der Richtung des *gigas*-Typus fortschreiten, während dagegen Komb. 7 aus einer rotnervigen Linie hervorgegangen ist und die Rotnervigkeit beibehalten hat.

Komb. 8 ist also für die Erklärung des Riesentypus von großer Wichtigkeit, weil sie eine derjeniger Zwischenstufen ist, welche es nach DE VRIES zwischen Mutante und Stammart nicht gibt.

Wie ich schon vorher bemerkt habe, können die ausgeprägten Riesentypen *O. gigas* und Komb. 7 keineswegs als einheitliche Arten

¹⁾ Der Ausdruck „Riesentypus“ wird als gemeinsame Bezeichnung für Pflanzen mit *gigas*-Eigenschaften, ob diese stärker oder schwächer sind, angewandt, also sowohl für *gigas* als für Komb. 7 und Komb. 8. Mit dem *gigas*-Typus wird immer der Durchschnittstypus von DE VRIES' *O. gigas* verstanden.

angesehen werden, weil innerhalb beider eine große Variabilität herrscht. Denn diese Variabilität kann nicht — wie DE VRIES und MAC DOUGAL behaupten — nur dadurch abgefertigt werden, daß sie für die Art charakteristisch sei. Sie kann auch nicht als eine reine Somationsvariation erklärt werden, weil es ganz unbegreiflich ist, wie die Somationsvariation so ganz verschiedene Typen wie die der *gigas*-Varianten bilden könnte, da sie ja nur als eine Pluß-Minusvariation wirkt.

Die Variabilität der *O. gigas* in meinen Kulturen 1909—1910.

Ich will zuerst eine Beschreibung von DE VRIES' *gigas* geben, und zwar in dem Umfang, wie ich sie in meinen eigenen Kulturen bei den zwei 1909/10 und 1911 gezüchteten Generationen beobachtet habe.

Aus von DE VRIES erhaltenen Samen zog ich 1909 siebzehn Pflanzen auf. Ich mußte mich in diesem Jahre auf eine so kleine Anzahl beschränken, weil mir für die Auspflanzung nur ein sehr begrenzter Raum zur Verfügung stand. Schon im Rosettenstadium stachen zwei Individuen durch ihre auffallend schmalen Blätter von den anderen ab. Solche schmalblättrige Individuen hat DE VRIES allem Anschein nach auch beobachtet, ohne denselben größere Aufmerksamkeit zu widmen. Er sagt nämlich (212, S. 756), wenn er vom Barstarde *gigas* $\times$ *Lamarckiana* spricht: „Die Bastarde der ersten Generation waren alle unter sich gleich, abgesehen von einzelnen schmalblättrigen Individuen, wie sie auch in reinen Kulturen von *O. gigas* auftreten.“

Die genannten zwei Rosetten zeigten im ersten Jahre keine Tendenz zur vollen Entwicklung und waren also in dieser Beziehung noch echte *gigas*. Im Laufe des zweiten Jahres erblühten sie, stellten aber dann sowohl unter sich als von *gigas* scharf unterschiedene Formen dar.

Die eine, welche ich *gigas* 11 nenne, war eine Zwergform von nur 55 cm Höhe. Während des Sommers fehlte es ihr fast ganz an Verästelung. Nur im Winkel der oberen Stengelblätter saßen eigentümliche Rosettchen, welche sich erst später, zum Herbst, zu sehr kurzen Ästen an der Basis der Hauptinfloreszenz entwickelten. Der Stengel war bedeutend dicker als bei *Lamarckiana*-Individuen von derselben Höhe¹⁾, aber bedeutend schmaler als bei gewöhnlichen *gigas*-

¹⁾ Einige aus selbstgesäten Samen entstandene *Lamarckiana*-Pflanzen hatten einen zwergartigen Wuchs erhalten, weil sie aus Platzmangel einander in der Entwicklung gestört hatten.

und gut entwickelten *Lamarckiana*-Individuen. Die Blätter waren sehr schmal (2—2,5 cm), tief dunkelgrün, glatt (ohne Buckel) mit besonders breiten, weißen Nerven, die untersten — schon in der Mitte sich verengend — allmählich in den Blattstiel übergehend. Die Partie des Stengels, welche den unteren Teil des Blütenstandes bildete, war fleischrot, die obige Partie dagegen purpurfarben. Die Blütenknospen waren von $45-50 \times 12$ mm Größe, also ziemlich dick, von *gigas*' Tonnenform und von einer besonderen gelbgrün-gelbroten Farbe. Die Blüten waren stark gelb, etwas kleiner als bei *Lamarckiana*, tütenförmig und verblieben in einem halbausgeschlagenen Stadium. Die Kronenblätter waren von $50-55 \times 55-60$ mm Größe. Kelchblätter von 5 cm, Hypanthium von nur 2 cm und Fruchtknoten von 1,4 cm [im Blütenstadium], wodurch die Kelchblätter sowohl Hypanthium als Kapsel hoch überragten, eine Eigenschaft, welche keine der Mutanten von *O. Lamarckiana* zeigt. Die Staubbeutel hatten gar keinen Pollen. Der Griffel war sehr kurz, nur 5 cm, so daß er nur $\frac{3}{5}$ der Länge der Kronenblätter erreichte. Die Narben waren dick wie bei *gigas*. Im Knospenstadium war die ganze Oberfläche der Früchte purpurrot. Nach dem Abfallen der Blüte hatte die Kapsel eine konvexe Spitze. [Bei der *Lamarckiana* und allen ihren anderen Mutanten außer *brevistylis* ist diese konkav.] Die Sommerfrüchte schrumpften entweder ein und fielen ab oder wurden rudimentär und enthielten nur ein paar Samen. Gegen den Herbst zu wurden einige Früchte ausgebildet. Die isolierten, durch Pollen einer „normalen“ *gigas*-Pflanze bestäubten Blüten gaben nur in einem Falle eine rudimentäre Kapsel mit zwei Samen.

Wie man aus den beschriebenen Eigenschaften ersieht, bildete dieses Individuum einen von *gigas* sehr verschiedenen Typus, welcher außerdem unmöglich auf irgendeine von allen vorher beschriebenen Varianten von *O. Lamarckiana* zurückgeführt werden konnte, wenn sie sich auch in einer eigentümlichen Weise mehreren von denselben nähert, d. h. eine Kombination von Charakteren mehrerer Mutanten ist. In Entwicklungszeit, Stengel und Narben hat sie noch die Charaktere von *gigas*, in bezug auf den Zwergwuchs erinnert sie an *nanella*, hinsichtlich der Blattcharaktere an *scintillans*, in den kleineren, halboffenen Blüten an *albida*, was die Pollensterilität betrifft, an *lata*, und schließlich wegen der verkürzten Griffel und der konvexen Spitze der Kapsel an *brevistylis*. Das kurze Hypanthium ist ein für die Kombination eigentümlicher Charakter.

Die andere schmalblättrige Rosette entwickelte sich auch zu einer abweichenden Form, welche ich *gigas 6* nenne. Diese Rosette war

bezüglich der Schmalblättrigkeit nicht so extrem wie *gigas* 11, und auch während der Blüte wich sie nicht so stark von *gigas* ab, ob-
schon der Unterschied sehr deutlich war. [In Textfig. 12 habe ich
eine Pflanze der Nachkommenschaft von *gigas* 6 abgebildet, welche
der Mutterpflanze sehr ähnelt.]

Sie wurde nur 60 cm hoch, hatte indes Stengel und Blätter von
ausgesprochener *gigas*-Form. Sie war eine reduzierte *gigas*. Der Haupt-

Textfig. 12. Blühendes, schmalblättriges
Individuum der *O. gigas*.

stengel entwickelte keine Blüten,
sondern setzte an der Spitze eine
Anzahl verkümmelter Seitenäste an,
welche zuweilen nur eine einzige
entwickelte Blüte trugen, unter
welcher einige Brakteen und ver-
krüppelte, hinfällige Knospen saßen.
Im Anfang, bevor mehrere Blüten
an den Seitenzweigen ausgeschlagen
waren, hatte es daher den Anschein,
als säßen die Blüten am Haupt-
stengel. Die Blühperiode schien
hier überhaupt etwas langsam und
schwierig einzusetzen. Zum Herbst
wurde die Anzahl der Blüten etwas
zahlreicher, und die Blüten hatten,
abgesehen davon, daß sie kleiner
waren, ein normales *gigas*-Aussehen.
Die Staubbeutel waren äußerst arm
an Pollen, welcher jedoch wenigstens
zum Teil keimfähig war, denn bei

Selbstbefruchtung wurde eine verkrüppelte Kapsel mit drei Samen
erhalten. Die Narben hatten eine ungewöhnlich stark verdickte Basis,
und der Narbenkranz zeigte eine Tendenz zur Asymmetrie und Ver-
bänderung.

Ich will schließlich einige Abweichungen erwähnen, welche zwischen
den übrigen Individuen vorlagen, welche alle in bezug auf *gigas*-Wuchs
und *gigas*-Habitus von ziemlich einheitlichem Typus waren, und also
Formen darstellten, welche am ehesten als Linien innerhalb der *O.*
gigas bezeichnet werden können.

Die meisten *gigas*-Pflanzen hatten gelbe Blüten, die bedeutend
dunkelfarbiger als die von *Lamarckiana* waren, was auch DE VRIES
als auszeichnenden Charakter für diese Mutante hervorgehoben hat.

Zwei Individuen wichen indessen durch ihre Blütenfarbe sehr auffallend ab — ich nenne sie *gigas* 10 und 12 —, indem ihre Blüten, die blaßgelb waren, ungefähr dieselbe gelbe Nuance als die von *Lamarckiana* hatten. Auch die Blütenknospen waren bedeutend blasser als bei übrigen *gigas*-Individuen.

Ferner zeichneten sich im Blütenstadium die meisten Individuen durch hängende Stengelblätter aus. Auch dieses ist ein Merkmal, welches DE VRIES als für *O. gigas* charakteristisch angegeben hat. Zwei Individuen, *gigas* 9 und 10, hatten jedoch horizontal abstehende Blätter wie *O. Lamarckiana*, und mit ihnen stimmte dadurch die aberrante *gigas* 11 überein.

Endlich gab es ein Individuum, welches durch seine deformierten Narben abwich [*gigas* 3]¹⁾. Dieselben waren fast immer polymer und ungemein zipfelig und geteilt. An der Basis hatten sie knotige Auswüchse, welche sich oft nach unten gegen den Griffel krümmten. Der Griffel war etwas platt. Diese Merkmale zeichneten fast alle Blüten aus. Eine Blüte mit normal ausgebildeten Narben war selten.

Die Nachkommenschaft der *gigas*-Varianten.

Das größte Interesse haben Individuum 11 und 6 durch ihre Schmalblättrigkeit, weil diese Eigenschaft innerhalb der *gigas* in einem gewissen Prozentsatz auftritt. Da sie aber bei den genannten Individuen mit Sterilität verbunden war, konnte keine Reinzüchtung vorgenommen werden. Ich bestäubte deswegen einige Blüten mit Pollen von einer bestimmten *gigas*-Pflanze von normalem Wachstum. Da indessen diese Befruchtung mit den ersten und, wie es sich später ergab, stark ♀-sterilen Blüten vorgenommen wurde, gelangte ich zu keinem Resultat. Für weiteres Studium der Nachkommenschaft war ich auf unkontrollierten Samen angewiesen.

Aus diesem erhielt ich 1911 zehn Pflanzen von *gigas* 11 und zwölf von *gigas* 6. Sämtliche *gigas* 6-Pflanzen waren augenscheinlich durch eine *gigas* bestäubt worden. Zwei Individuen aus *gigas* 11 waren ohne Zweifel durch Pollen einer *O. Lamarckiana* befruchtet. Dieses letztere konnte man deutlich aus der Rotnervigkeit und starken Verästelung ersehen, Merkmale, welche ja *O. Lamarckiana* auszeichnen und augenscheinlich bei *gigas* über die Weißnervigkeit und schwache Verästelung dominieren.

¹⁾ Dieses Individuum näherte sich *gigas* 11 hinsichtlich der Blütenverhältnisse und Sterilität.

Was die Schmalblättrigkeit anbetrifft, so zeigte es sich, daß die Differenz zwischen diesem Charakter und der Breitblättrigkeit wahrscheinlich von genotypischer Konstitution ist. Das zeigt sich darin, daß unter den Abkömmlingen dieser schmalblättrigen Individuen ein bedeutend größerer Prozentsatz schmalblättrigen Individuen als in meinen übrigen *gigas*-Linien und *gigas*-Bastarden, in welchen die P_1 -Formen breitblättrig gewesen waren, hervortraten. *Gigas 11* gab nämlich auf zehn Individuen drei schmalblättrige, *gigas 6* auf 12 Individuen vier schmalblättrige. Die schmalblättrigen Individuen waren keineswegs von einem gemeinsamen Typus, sondern zeigten in Blattfarbe, Blattform und Blüte eine große Verschiedenheit. Es ist ja nicht denkbar, aus diesem Versuchsmaterial, welches so klein war und überdies freier Befruchtung entstammte, die Vererbungsfaktoren abzuleiten. Es dürfte jedoch demonstrieren, daß die Schmalblättrigkeit eine erbliche Eigenschaft ist.

Eine andere Eigenschaft, welche *gigas 11* und *6* auszeichnete, war die Pollensterilität. Diese wurde bei der Nachkommenschaft von *gigas 6* näher untersucht. Es ergab sich, daß von den 12 Individuen drei absolut steril waren, eins sehr arm an Pollen war und nur drei normale Pollenproduktion zeigten. Die Mehrzahl war also entweder ganz steril oder hatte eine bedeutend verminderte Pollenproduktion, ein Umstand, welcher zu zeigen scheint, daß bei *O. gigas* auch die Pollensterilität von erblicher Natur ist. Die Sterilität tritt zuweilen auch bei breitblättrigen *gigas*-Pflanzen auf, deren P-Formen pollenfertil waren, aber dann nur in einem kleinen Prozentsatz.

Die F_1 -Generation von *gigas 6* zeigt auch, daß der schmalblättrige Typus nicht immer steril ist. Die beiden Eigenschaften folgen also einander nicht immer. Zwei der schmalblättrigen Individuen hatten nämlich Pollen, wensschon nicht gerade reichlich.

Ob die übrigen 1910 beobachteten Differenzen, nämlich gelbe—blaßgelbe Blüten, hängende—abstehende Blätter, normale—deformierte Narben, von erblicher Natur sind, darüber kann ich mich noch nicht äußern. Einige Beobachtungen, welche ich schon bei F_1 gemacht habe, will ich indessen hier erwähnen. Aus einem Bastarde, tiefgelbbütig $\times$ blaßgelb¹⁾, wurde schon in F_1 auf acht Individuen eines mit deutlich blaßgelben Blüten erhalten, welches jedoch auch rein habituell ein Typus von besonderer Art und fast ganz ohne *gigas*-Merkmale war [Textfig. 23]. — Selbstbestäubung einer Pflanze mit

¹⁾ Selbstbefruchtung war mit keinem blaßgelben Individuum ausgeführt worden.

tiefgelben Blüten ergab elf Individuen. Von denen war eines blaßblütig, auch dieses ein Typus von besonderer Art und von *gigas* stark abweichend [Textfig. 19].

Ob es bezüglich der Blattrichtung erbliche Linien innerhalb von *gigas* gibt, um dieses zu zeigen, sind meine Kulturen noch zu unvollkommen. Die meiste Wahrscheinlichkeit hat die Annahme für sich, daß es sich hinsichtlich der Blattrichtung nur um eine Somationsvariation handelt. Sicher ist wenigstens, daß Somationsvariation hier eine bedeutende Rolle spielt, denn später im Herbst haben alle Individuen mehr oder weniger hängende Blätter. Im Hochsommer gibt es zwar zwischen verschiedenen Individuen bezüglich der Blattrichtung einen scharfen Unterschied, wie Fig. 1 und 2, Taf. 3, es zeigen, aber das Auftreten der beiden Typen scheint ganz regellos vorzugehen. Selbstbestäubung war mit sowohl einem Individuum mit hängenden Blättern, als auch mit einem mit abstehenden vorgenommen worden, aber schon in F_1 traten in beiden Linien Individuen mit hängenden und abstehenden Blättern auf. Im allgemeinen scheinen die Blätter bei *gigas* hängend und bei *Lamarckiana* abstehend zu sein; bei dem Bastarde *gigas* $\times$ *Lamarckiana* prävalieren die abstehenden Blätter. Hier haben wir es sicher mit differenten Eigenschaften zu tun, und deshalb ist es nicht unwahrscheinlich, daß auch innerhalb von *gigas* Linien mit der einen oder der anderen von diesen Eigenschaften isoliert werden können. Dann haben wir es aber sicher nicht mit einer einfachen Differenz zu tun.

Was die Eigenschaft deformierter Narben anbetrifft, welche bei *gigas* β in ganz extremem Grad vorhanden war, so scheint sie, wenn erblich, ganz regressiv zu sein. Die selbstbestäubte Kapsel von *gigas* β ging zugrunde, aber Samen aus ungewollter Befruchtung wurde eingesammelt, und da außer *gigas* β kein einziges fertiles *gigas*-Individuum deformierte Narben hatte, so muß also der Pollen aus einer Pflanze mit normalen Narben gekommen sein. Die F_1 -Generation lieferte fünf Pflanzen, alle mit normalen Narben.

Meine Isolierungs- und Bastardierungsversuche mit *gigas*-Individuen von gewissen ausgewählten Eigenschaften scheinen in F_1 zu zeigen:

- daß Schmalblättrigkeit und Sterilität erbliche Eigenschaften, wenn auch von komplizierter Natur, sind;
- daß Blaßblütigkeit und Narbendeformierung, wenn erblich, rezessiv sind;
- daß die Blattrichtung eine ganz regellose Variation vorzeigt, die wahrscheinlich nur somatischer Natur ist.

***O. gigas* als Durchschnittstypus. Doppelmutanten und Partialmutanten.**

Durch die große Anzahl von F_1 -Pflanzen anderer Linien als der erwähnten, welche ich 1911 aufzog, wurde es mir möglich, *O. gigas* als Typus näher zu studieren. Die ungeheure Variabilität, welche die Mutante zeigte, war sehr auffällig. Es handelte sich hier nicht um eine Plus-Minus-Variation von extremem Grad, eine Verminderung oder Vergrößerung des Typus mit Beibehalten des charakteristischen Habitusbildes, sondern um rein morphologisch neue Typen, die die allerfrappantesten Veränderungen des Habitus zeigten. Beim ersten Blicke schienen diese Typen eine ganz regellose Variation zu zeigen, aber beim näheren Studium ihrer Eigenschaften stellte es sich heraus, daß mehrere unter ihnen viele gemeinsame Eigenschaften hatten, so daß man gewisse Variationsrichtungen wahrnehmen konnte. Diese abweichenden Formen näherten sich zum größten Teil anderen Mutanten von *O. Lamarckiana*.

Da es infolge der kleinen Individuenanzahl jeder Linie sich nicht lohnt, jede Linie einzeln zu behandeln, betrachte ich im folgenden *gigas* als Durchschnittstypus und bezwecke damit nur eine Übersicht der Variabilität zu liefern. Nur Isolierung gewisser Typen und Beobachtung der Nachkommenschaft kann natürlich Klarheit in die Vererbungsverhältnisse bringen. Ich erwähne indessen die Abstammung der verschiedenen Linien.

- Nr. 39. Kreuzung von *gigas* 2-1910 $\times$ *gigas* 13-1910. Beide Eltern gehörten zum normalen *gigas*-Typus.
- Nr. 41. Aus nicht kontrolliertem Samen von *gigas* 3-1910 [mit stark deformierten Narben].
- Nr. 43. Aus nicht kontrolliertem Samen von *gigas* 6 [schmalblättriger Zwergtypus].
- Nr. 44. Selbstbefruchtung von *gigas* 9-1910. Von normalem *gigas*-Aussehen.
- Nr. 45. Kreuzung von *gigas* 9-1910 $\times$ *gigas* 10-1910. *Gigas* 10-1910 mit blaßgelben Blüten.
- Nr. 46. Kreuzung von *gigas* 10-1910 $\times$ *gigas* 13-1910.
- Nr. 47. Aus nicht kontrolliertem Samen von *gigas* 11-1910 [schmalblättriger Zwerg].
- Nr. 48. Kreuzung von *gigas* 13 $\times$ *gigas* 9.
- Nr. 52. Selbstbestäubung von *gigas* 17 [normales *gigas*-Aussehen].

Schon im Rosettenstadium gab es eine sehr große Variation hinsichtlich der Blattbreite, der Blattlänge, der Blattform und der Buckligkeit, und diese war teilweise rein graduell¹⁾. Textfig. 13—16,

Textfig. 13. Schmalblättrige Rosette der *O. gigas*.

Textfig. 14. Breitblättrige Rosette der *O. gigas*.

¹⁾ Diese Variation hat sowohl DE VRIES als MAC DOUGAL beobachtet. Sie betrachten dieselbe aber als ein charakteristisches Merkmal der Art und bezeichnen sie als individuelle Variation.

Fig. 5, Taf. 3 und Fig. 1, Taf. 5 geben eine Übersicht derselben. Die Fig. 5, Taf. 3 (links) und Textfig. 14, 15 und 16 zeigen breitblättrige, die Fig. 5, Taf. 3 (rechts), Fig. 1, Taf. 5 und Textfig. 13 schmalblättrige Rosetten. Die Rosette in der Textfig. 15 ist sehr kurz- und breitblättrig und nur längs der Blattnerven runzelig. Textfig. 14 zeigt — wie die vorangehende — eine Rosette mit nicht besonders starker Runzeligkeit, aber mit langen Blattstielen und auch etwas längeren Blattflächen. Fig. 5, Taf. 3 (links) und Textfig. 16 zeigen Rosetten mit äußerst stark runzeligen Blättern, jene hat indessen große Blätter mit kurzen Stielen, diese kleine Blätter mit umgebogenem Rand und langen Stielen.

Textfig. 15. Sehr kurzblättrige Rosette der *O. gigas*.

Textfig. 16. Rosette der *O. gigas*. Blätter mit stark umgebogenem Rande und sehr langen Blattstielen.

Die drei schmalblättrigen Rosetten bilden graduelle Abstufungen hinsichtlich der Blattlänge. Die in Fig. 1, Taf. 5 abgebildete Rosette hat Blätter mit ungewöhnlich langen Stielen und Blattflächen, die zudem eine eigenartig grüne Farbe hatten, Fig. 5, Taf. 3 (rechts) zeigt die Rosette, welche die verhältnismäßig kürzesten und breitesten Blätter innerhalb der schmalblättrigen Gruppe hat. Die Rosetten in Fig. 5, Taf. 3 (rechts) und Textfig. 13 wichen hinsichtlich der Beschaffenheit der Blattspitze ab, jene hat kurz zugespitzte Blätter, diese Blätter mit langer umgedrehter Spitze¹⁾.

Nicht nur die Rosetten, sondern auch die entwickelten Pflanzen zeigten eine starke Variabilität, welche jedoch, wie erwähnt, wenigstens teilweise in gewisse Variabilitätstypen eingeteilt werden konnte. Der

¹⁾ Um zu zeigen, daß diese abweichenden Rosettentypen nebeneinander unter so gleichartigen Bedingungen wie möglich aufwachsen können, habe ich zwei benachbarte Rosetten zusammen photographiert (Fig. 5, Taf. 3).

von diesen Typen zuerst beobachtete war einer, welcher eine Kombination von *gigas*- und *lata*-Eigenschaften darstellte. Diese beiden Mutanten zeigen einige Übereinstimmungen. Beide sind niedriger als die Stammart, haben breite Blätter mit stärkeren Buckeln, weiße Nerven, schwache Verästelung von der Rosette, kurze Hauptinfloreszenz, dicke Knospen und kurze Früchte; sie sind also Varianten in derselben Richtung. *Lata* ist indessen ein schlanker Typus, während *gigas* ein untersetzter, kräftiger ist. Eine für *lata* charakteristische Eigenschaft ist ihre ♂-Sterilität. *Gigas* zeigt eine Variabilität in derselben Richtung, indem ihre Pollenproduktion gewöhnlich beträchtlich herabgesetzt ist.

In der Nachkommenschaft der vorher erwähnten schmalblättrigen *gigas* 6 trat nun ein Individuum auf, welches mit den *gigas*-Merkmalen ausgeprägte *lata*-Merkmale in sich vereinigte [Fig. 3, Taf. 3]. Ich nenne dasselbe nach seiner Stammbuchnummer 43/9¹⁾. Die *lata*-Merkmale zeigten sich deutlich in den Blättern, welche äußerst starke Buckel, etwas umgebogenen Rand, eine kurze breite Spitze und eine für *lata* charakteristische Farbe [d. h. eine etwas ins Gelbgrüne oder Graugrüne hinüberspielende von einer eigentümlichen Nuance] hatten. Die Knospen hatten *lata*-Form, d. h. waren an der Spitze quer zugespitzt. Bei *gigas* sind sie zwar auch an der Spitze dicker als bei der Stammart, aber nicht so scharf zugespitzt. Die Blüten stimmten in der Art und Weise, auszuschlagen, mit denen der *lata* überein. Im allgemeinen schlugen sie gar nicht aus, sondern rollten sich nur so viel auf, daß die Narben gerade herausragten, oder sie verblieben in einem halbausgetriebenen Stadium. Die Kronenblätter waren runzelig. Den Staubbeuteln fehlte es in der Regel an Pollen. Nur in wenigen Blüten war Pollen zu finden, welcher jedoch augenscheinlich zur Befruchtung untauglich war, denn in einer selbstbestäubten Blüte zeigte der Fruchtknoten nicht die geringste Entwicklung. Die Narben waren sehr kurz und oft polymer und mißgestaltet. Von einem gewissen Interesse ist, daß dieses Individuum mit seinen ausgeprägten *lata*-Eigenschaften aus einem Individuum hervorging, welches sich durch seine Sterilität und Narbendeformierung *lata* näherte, in der Blattbreite aber ein derselben ganz entgegengesetztes Extrem war [*gigas* 6; vgl. S. 142].

Wie Fig. 3, Taf. 3 zeigt, bildete das Individuum einen selbständigen Typus, in welchem *lata*-Eigenschaften mit dem kräftigen *gigas*-Typus kombiniert waren. Man könnte also hier von einem kombinierten *gigas-lata*-Typus sprechen. Derartige Kombinationen der

¹⁾ 43 gibt die Nummer der Linie an, 9 die Nummer des Individuums innerhalb der Linie.

Merkmale zweier Mutanten hat DE VRIES beobachtet, allerdings nicht in einem Falle, wo *gigas* und *lata* die Komponenten waren. Er betrachtet sie als Doppelmutanten. Es fragt sich nun, ob nicht auch meine *lata-gigas*-Kombination eine solche Doppelmutante ist.

Daß sich dies nicht so ohne weiteres entscheiden läßt, stellte sich indessen beim näheren Studium anderer *gigas*-Individuen heraus. Unter denselben wurden nämlich einige Individuen beobachtet, welche in derselben Weise als 43/9 *lata*-Merkmale zeigten, wenn auch nur in gewissen Teilen der Pflanze. Offenbar waren in meinem Material nicht nur die beiden Typen *gigas* und *lata-gigas*, sondern auch mehrere graduelle Abstufungen zwischen denselben realisiert. Bald näherte sich eine Pflanze in bezug auf dieses, bald in bezug auf ein anderes Merkmal dem *lata*-Typus.

Ein Individuum [39/11] näherte sich, was Blattform und Buckligkeit an betrifft, der Kombination *lata-gigas* in erheblichem Grade. Die Blüten zeigten dagegen weniger ausgeprägte *lata*-Merkmale. Sie waren fast ebenso groß und öffneten sich ebenso weit als die von *gigas*, hatten aber etwas runzeligere Kronenblätter. Die Knospen waren stark zusammengekniffen. Das Individuum war nicht steril, sondern hatte Pollen, wenn auch nicht so besonders viel, und gab bei Selbstbestäubung ziemlich reichlich Samen. Die Narben waren überzählig, doch nicht oder wenigstens nur schwach deformiert. Diese Kombination war also ein *lata-gigas*, in welcher die *lata*-Eigenschaften bezüglich der Blütenteile weniger ausgeprägt als bei Komb. 43/9 waren.

Ein anderes Individuum von derselben Linie als das obige [39/2] zeigte in den Blättern *lata*-Merkmale, hatte aber gut entwickelte große Blüten, *gigas*-Knospen und normale Narben und war nur partiell steril.

Innerhalb Nr. 44 gab es zwei Individuen mit *lata*-Eigenschaften. Das eine dieser, und zwar Ind. 44/8, war habituell *gigas*-ähnlich. *Lata*-Merkmale zeigten sich indessen in der Blattfarbe, welche mattgrün war, aber nicht in der Blattform, denn die Blätter waren spitzig wie bei *gigas*, und auch nicht in der Buckligkeit, welche nicht besonders groß war. Die Blüten waren bedeutend kleiner als die von *gigas* und näherten sich also hinsichtlich der Größe denen von *lata*. [Die Kronenblätter waren durchschnittlich 43×60 mm, während sie bei *gigas* 55×70 mm sind.] Kein Pollen. Früchte äußerst kurz, der *lata* ähnlicher als der *gigas*. Die *lata*-Merkmale dieses Individuums waren zerstreuter als bei den vorher erwähnten, und veränderten deshalb den *gigas*-Typus nicht habituell.

Das zweite Individuum innerhalb Nr. 44, welches *lata*-Eigenschaften zeigte, war 44/2. Es ist in Textfig. 20 abgebildet und, wie man sieht, eine Kombination, welche weder an *gigas* noch an *lata* habituell erinnert, sondern einen eigenen Typus darstellt. Hinsichtlich der Blüteneigenschaften zeigte es jedoch ausgeprägte *lata*-Merkmale: die Blüten waren klein, halboffen, ohne Pollen, die Narben polymer und stark deformiert, die Früchte sehr kurz.

Innerhalb von Nr. 46 bot 46/8 eine Kombination dar, welche fast vollkommen mit 44/2 übereinstimmte, sowohl im Habitus als in *lata*-Eigenschaften. Nr. 46 enthielt zwei andere Pflanzen mit deutlichen *lata*-Merkmalen. Das Individuum 46/2 hatte *lata*-Blätter und zeigte auch in den Knospen *lata*-Merkmale und besaß sehr wenig Pollen. Das Individuum 46/14 hatte außerordentlich stark bucklige Blätter, jedoch nicht von der *lata*-Form, und war vollkommen ♂-steril. Habituell bildete es einen sehr eigentümlichen Typus. [Textfig. 22 (links).]

Die Linie 48 enthielt auch eine Kombination mit *lata*-Eigenschaften, und zwar 48/6. Diese hatte *lata*-Blätter, *lata*-Merkmale in den Knospen, war ganz ♂-steril, und zeigte große Übereinstimmung mit 46/2.

Will man die vollkommene ♂-Sterilität als eine *lata*-Eigenschaft betrachten, so zeigten hinsichtlich nur dieser Eigenschaft die Individuen 39/4, 43/5, 43/6, 44/11, 46/15 und 52/7, welche sonst ein vollkommenes *gigas*-Aussehen besaßen, Übereinstimmung mit *O. lata*. Übrigens zeigten andere *gigas*-Individuen große Schwankungen in der Pollenmenge.

Aus diesen Beobachtungen scheint mir der Schluß berechtigt, daß der normale *gigas*-Typus und der ausgeprägte *lata-gigas*-Typus durch mehrere Abstufungen untereinander verbunden sind. Die *lata*-Eigenschaften treten nicht korrelativ verbunden auf, sondern können bei einem Individuum nur in den Blättern oder gewissen Teilen derselben, bei einem anderen nur in gewissen Teilen der Blüten sich zeigen. Es macht den Eindruck, als ob der *lata*-Typus von mehreren voneinander unabhängigen Eigenschaften zusammengesetzt wird, von denen eine oder mehrere in der Kombination mit dem *gigas*-Typus auftreten können. Treffen alle typischen *lata*-Eigenschaften zusammen, dann bekommen wir eine *gigas-lata*, welche den Eindruck einer Doppelmutante macht, die jedoch nicht so aufgefaßt werden kann, als ob sie sich in nur einem Charakter von *gigas* unterscheidet, denn wie würde man sonst die Abstufungen zwischen dieser und dem „normalen“ *gigas*-Typus erklären. Die einzig annehm-

bare Erklärung der beobachteten Verhältnisse scheint mir die zu sein, daß die verschiedenen *lata*-Eigenschaften in der Kombination mit dem *gigas*-Typus jede für sich in die Erscheinung treten. Das Verhältnis hier wird ein anderes als das innerhalb des *Lamarckiana*-Typus, wo man nicht bei verschiedenen Individuen verschiedene *lata*-Eigenschaften wiederfinden kann. So versuchte ich bei *Lamarckiana*-Individuen die am meisten ausgeprägte Eigenschaft von *lata*, das Fehlen von Pollen, aufzufinden und durchmusterte deshalb alle meine blühenden Pflanzen, aber bei keiner einzigen konnte ich eine Abnahme der Pollenmenge finden. Es macht also den Eindruck, als ob die *lata*-Eigenschaften innerhalb des *Lamarckiana*-Typus jede einzeln für sich keinen sichtbaren Einfluß ausüben. Sie sind hier kryptomer, und erst wenn sie alle zufällig zusammentreffen, entsteht die sichtbare Veränderung, die Habitusänderung, welche sich dann als eine auf einen Schlag entstandene Mutante darstellt. Daß die Bildung des *lata*-Typus aus *Lamarckiana* vom Entstehen der *lata-gigas* aus *gigas* dem Wesen nach verschieden sein sollte, das anzunehmen, liegt wohl keine Ursache vor. Der Unterschied scheint nur darin zu liegen, daß die Zwischenstufen in einem Fall morphologisch nicht beobachtet werden können, im anderen dagegen hervortreten. Morphologisch ist der Vorgang verschieden, physiologisch und genetisch ist er gewiß derselbe und beruht im einen wie im anderen Fall auf einer Neukombination von einer Anzahl voneinander unabhängigen Eigenschaften.

Einige Individuen in meinen *gigas*-Kulturen bildeten einen anderen Typus besonderer Art mit einem von dem normalen *gigas*-Typus außerordentlich stark abweichenden Aussehen. Für diese mag 44/11 [Textfig. 17] als Typusexemplar dienen. Dieses Individuum zeigte in so erheblichem Maße Merkmale von DE VRIES' Mutante *O. scintillans*, daß man es als eine Doppelmutante *gigas-scintillans* bezeichnen könnte. Schon im Rosettenstadium traten die *scintillans*-Eigenschaften deutlich hervor. Die Blätter waren nämlich bedeutend schmaler als die von *gigas*, tief dunkelgrün, glänzend und ganz glatt, ohne die für *gigas* so charakteristischen Buckel. Der Mittelnerv war wie bei *gigas* weiß und von derselben Breite als in den breiten *gigas*-Blättern. Wegen der schmalen Blätter tritt er jedoch hier deutlicher hervor. Die einzige *gigas*-Eigenschaft, welche in den Blättern beobachtet werden konnte, war die etwas gedrehte Spitze, ein Merkmal, welches für *gigas* sehr typisch ist. Die blühende Pflanze wich auch bedeutend von *gigas* ab, und zwar durch kleinere Blüten — in

Textfig. 17 ist des Vergleichs halber an der Basis der Pflanze eine *gigas*-Blüte abgebildet — und partielle Sterilität, eine Eigenschaft, welche DE VRIES als typisch für *O. scintillans* bezeichnet. Gewisse Blüten waren reich, andere arm an Pollen und sogar in ein und derselben Blüte konnte die Pollenmenge in den verschiedenen Staubbeuteln höchst verschieden sein. Die Früchte waren sehr kurz und schmaler

Textfig. 17. Eine Doppelmutante *gigas-scintillans*.

als die von *gigas*. Eine Eigenschaft, welche sehr charakteristisch für *O. scintillans* sein soll und darin besteht, daß der oberste Teil der Infloreszenz, welcher ungeöffnete Blüten trägt, verlängerte Internodien hat und dadurch die geöffneten Blüten hoch überragt [siehe DE VRIES 202, Fig. 47, S. 171], zeigte die Pflanze jedoch nicht, sondern die ganz entgegengesetzte Eigenschaft, welche *gigas* auszeichnet, nämlich ver-

kürzte Internodien. Was das ganze habituelle Aussehen anbetrifft, so stimmte die Pflanze nicht in vielem mit *gigas* überein, was zum großen Teil darauf beruhte, daß sie von einem anderen Verästelungstypus war. Die Äste waren länger und mehr auswärts gerichtet als bei *gigas*, welche gewöhnlich sehr kurze Äste hat, die sich gleich an der Basis fast gerade aufwärts biegen [vgl. Fig. 1, Taf. 3 und Textfig. 22 (rechts), die das „normale“ *gigas*-Aussehen repräsentieren]. Dadurch erhielt die Pflanze einen lockeren, lichten Habitus an Stelle des dichten zusammengedrängten von *gigas* und war dadurch der *Lamarckiana* ähnlicher als der *gigas*.

Die *gigas*-Eigenschaften waren bei diesem Typus durch die *scintillans*-Eigenschaften stark zurückgedrängt, waren aber doch in der Länge der Internodien, in der Form der Knospen und in den Narben wahrnehmbar.

In diesem Individuum haben wir also deutlich wieder eine Kombination in der Richtung einer der Mutanten von *O. Lamarckiana*. Und gerade dasselbe Verhältnis, welches wir vorher hinsichtlich der Kombination *lata-gigas* angetroffen haben, nämlich, daß sie durch mehrere Zwischentypen mit dem normalen *gigas*-Typus verbunden ist, finden wir hier bei diesem *scintillans-gigas*-Typus wieder. Den Übergang bilden die Individuen 48/8 und 46/19.

Bei dem Individuum 48/8 [Textfig. 18] waren die Blätter breiter als bei 44/11 [*scintillans-gigas*], aber immer noch von einem schmalen Typus, dunkelgrün und fast glatt. Die Spitze war hier gerade. Die Verästelung ungefähr dieselbe wie bei 44/11. Blüten klein. [Des Vergleichs halber ist eine Blüte von normaler *gigas*-Größe in der Mitte der abgebildeten Pflanze befestigt.] Die allermeisten Blüten hatten Pollen, wenn auch nicht besonders reichlich, und die partielle Variation der Pollenmenge war bedeutend kleiner als bei 44/11.

Schon 48/8 bezeichnet eine stärkere Annäherung zum *gigas*-Typus als 44/11, und in noch höherem Grad ist dieses mit 46/19 der Fall. Die Blattbreite war bei der letzten Pflanze dieselbe wie bei 48/8, und die Blätter hatten auch die charakteristische dunkelgrüne Farbe, waren aber nicht ganz glatt, sondern hatten schwache Buckel. Die Spitze war wie bei *gigas* stark gedreht. Die Blüten waren größer als bei 44/11, aber kleiner als bei *gigas*. Der Pollen ziemlich reichlich.

Ebenso wie aus *gigas* Individuen hervorgehen, welche Abstufungen zwischen *gigas* und *lata* bezeichnen, so scheint es auch Individuen zu geben, welche Abstufungen zwischen

gigas und *scintillans* bilden. Von einer von *gigas* rein diskontinuierlich unterschiedenen Doppelmutante kann man also gar nicht sprechen.

Die Variabilität bei *gigas* scheint indessen nicht lediglich in den beiden erwähnten Richtungen zu gehen. In meinen Kulturen traten

Textfig. 18. Ein Individuum, das eine Abstufung zwischen *gigas* und *gigas-scintillans* bildet.

nämlich zwei Individuen auf, deren Variabilität in der Richtung zweier anderer Mutanten von *O. Lamarckiana* ging, und zwar so, daß sich das eine *nanella*, das andere *elliptica* näherte. Von Doppelmutanten [wie bei 43/9 und 44/11] kann man jedoch in diesem Falle kaum sprechen, nur gewisse Charaktere von den erwähnten Mutanten konnte man beobachten.

Das Individuum, welches gewisse *elliptica*-Eigenschaften zeigte, war 44/3 [Textfig. 19]. Die Übereinstimmung mit *O. elliptica* lag in den Blättern, welche äußerst schmal, langgestielt, etwas bucklig und graugrün waren. Gleich wie *O. elliptica* hatte es ziemlich starke Verästelung mit auswärts stehenden Ästen. Übrigens zeigte es kaum einige *gigas*-Eigenschaften. Der Stengel war schmal und rot angelaufen, die Blütenknospen hatten eine eigentümliche violettrote Farbennuance. Knospen *gigas*-ähnlich. Die Blüten waren mehr *Lamarckiana*- als

Textfig. 19. Ein schmalblättriges *gigas*-Individuum.

gigas-ähnlich, weitausgeschlagen, von einer blaßgelben Nuance und ziemlich reich an Pollen. Diese Kombination von ausgeprägten *gigas*-Knospen, *Lamarckiana*-ähnlichen Blüten und schmalem Stengel machte einen sehr eigentümlichen Eindruck.

Das *nanella*-ähnliche Individuum war 46/15 [Fig. 4, Taf. 3]. Von *O. nanella* hat es eigentlich keine anderen Eigenschaften als den Zwergwuchs. Im übrigen eine Kombination von besonderer Art. Nur 15 cm hoch. Blätter sehr eigentümlich bezüglich der Form und

Nerven. Sie waren schmal und nach der Spitze zu am breitesten. An der Basis hatten sie zwei abstehende Zipfel, in welche zwei Seitenerven fast ebenso stark wie der Hauptnerv ausliefen. Die Blüten waren klein, halbausgeschlagen, Kronenblätter ungefähr 25×42 mm. Knospen ziemlich dick mit stark pigmentierten Kelchblättern. Griffel die Staubfäden wenig überragend. Fast ganz pollensteril. Bei Selbstbestäubung wurde kein Samen erhalten.

Außer den schon erwähnten Typen, welche sich alle mehr oder weniger gewissen Mutanten von *O. Lamarckiana* anschlossen, konnten ein paar andere von fremdem Aussehen beobachtet werden. Eine

Textfig. 20. Ein abweichendes Individuum der *O. gigas*.

von diesen wurde vom Individuum 44/2 [Textfig. 20] repräsentiert. Es ist schon erwähnt worden, daß dieses Individuum in den Blüten *lata*-Eigenschaften zeigte: Die Blüten waren halboffen, die Kronenblätter runzelig, die Staubfäden steril, die Narben deformiert. Es gab aber auch besondere Eigenschaften in den Blüten. So waren die Kronenblätter oft tief zipfelig. Die Griffel kurz, so daß die Spitze der Staubbeutel die Narbe berührte. Eigentümlich war die Form der Früchte, weil sie sich gegen die Spitze nicht allmählich verengten, sondern wie abgeschnitten aussahen. Die Blätter gaben der ganzen Pflanze ein besonderes Gepräge. Sie waren kurz, aber ziemlich breit,

in dem Blattstiel sich schnell verengend, plötzlich in eine deutliche Spitze zusammenlaufend. Ferner hatten sie viele, aber sehr kleine Buckel und waren stark behaart, wodurch sie ein graues Aussehen erhielten. Sie saßen sehr dicht und nahmen in der Größe nach oben zu kontinuierlich ab.

Textfig. 21. Ein abweichendes *gigas*-Individuum.

Mit diesem Individuum stimmte in allen beschriebenen Eigenschaften 46/8 überein. Beide waren kleinwüchsig und bildeten also auch in dieser Hinsicht einen gemeinsamen Typus.

Diesem Typus schlossen sich in bezug auf die Blattmerkmale einige Individuen an, für welche 46/9 ein Repräsentant ist [Textfig. 21]. In den Blüten stimmten sie aber nicht mit dem Typus überein, denn dieselben waren groß und fertil. Sie bildeten einige Übergangsformen zwischen dem erwähnten Typus und der *gigas*.

Schließlich will ich zwei Individuen erwähnen, welche eigentümliche Kombinationen bildeten. Das eine, 46/14, hatte gar keine Nebestengel [Textfig. 22 (links); des Vergleichs halber ist das Individuum mit einer verzweigten *gigas* photographiert], und der Hauptstengel erhob sich mit seinen dichten, hängenden Blättern gerade und starr wie ein Turm. Die Blätter waren kurz und äußerst stark bucklig. Die Hauptinfloreszenz, welche bei *gigas* die Kandelaberäste wenig überragt, war hier sehr lang, fast ebenso lang wie der ganze Stengel

Textfig. 22. Rechts eine „normale“ *gigas*-Pflanze, links ein abweichendes Individuum.

unterhalb der schwach entwickelten Kandelaberäste. Seitenäste fehlten. — Das andere, 45/7, war ein eigentümlicher Typus, und zwar durch seine Stengelblätter, welche am unteren Teil des Stengels sehr lang waren, nach oben allmählich ganz kontinuierlich kleiner wurden, wodurch die Pflanze ein pyramidales Aussehen erhielt [Textfig. 23]. Was die Blätter sonst anbetrifft, so waren sie schmal und von einer eigentümlichen dunkelgrünen Farbe und hatten eine stark gedrehte Spitze. Der Stengel war schmal und das Aussehen der ganzen Pflanze erinnerte

fast gar nicht an *gigas*. Die Blüten waren kleiner als bei *gigas* und von einer ganz frappant blaßgelben Nuance.

Aus den angeführten Tatsachen dürfte sehr deutlich hervorgehen, daß *O. gigas* als eine konstante Elementarart schwerlich betrachtet werden kann. Wäre dieses der Fall, so würden alle die Varianten und Variantentypen, die ich hier beschrieben habe, und über welche man durch Textfig. 13—23, Fig. 1—5, Taf. 3 und Fig. 1, Taf. 5 einen Überblick bekommt, reine Somationserscheinungen sein. Die Variation ist indessen allzu vielseitig und gilt allzu wesentlichen Eigenschaften, um so erklärt zu werden. Und ferner scheint sie nicht rein regellos zu sein, sondern in der Richtung auf andere Mutanten von *O. Lamarckiana* zu zu gehen, eine Tatsache, welche dafür spricht, daß sie von genotypischer Natur ist. Es sieht so aus, als ob diese reiche Variation zum großen Teil darauf beruht, daß die Zwischenkombinationen, welche bei *O. Lamarckiana* zwischen Stammform und Mutante liegen und welche bei jener sich nicht im äußeren Aussehen verraten, im Zusammenhang mit der *gigas*-Kombination hervortreten. Der Rekombinationsprozeß, welcher bei der *gigas* vor sich geht und in extremen Fällen Doppelmутanten mit den Eigenschaften von *gigas* + einer anderen Mutante von *O. Lamarckiana* hervorruft, ist auch in seinen Abstufungen morphologisch wahrnehmbar, während er bei *O. Lamarckiana* kryptomer ist.

Die angeführten Beobachtungen zeigen, daß ein analoger „Mutationsprozeß“ ebensowohl innerhalb der DE VRIESschen *O. gigas* als innerhalb der *O. Lamarckiana* vorgeht. Aber gerade zu der Frage von der Entstehung des Riesentypus liefern sie keinen Beitrag. Ich gehe deswegen in eine Auseinandersetzung der Riesenkombination über, welche ich in meinen Kulturen erhalten habe und welche ich Komb. 7 nenne. Dieselbe ist nämlich in mehrfacher Hinsicht von Bedeutung für die Erklärung der Rieseneigenschaften.

Die Variabilität der Komb. 7 in meinen Kulturen 1909—1910.

Über das Entstehen dieser Kombination und die wichtigsten Merkmale derselben habe ich schon berichtet und auch erwähnt, daß sie in F_1 konstant ausfiel. Wenigstens galt die Variation in F_1 nur quantitativen Eigenschaften, denn habituell waren sowohl Rosetten als ausgewachsene Pflanzen einander gleich. Es ist jedoch möglich, daß die Einheitlichkeit des Typus nur darauf beruhte, daß die Anzahl

aufgezogener Individuen so klein war. [Nur acht Pflanzen.] Jedenfalls gab es in der F_2 -Generation, die ich 1909—1910 aufzog, obschon die Individuenanzahl nur ein wenig größer war als in F_1 , eine auffallende Variation.

Diese äußerte sich teils in der Habitusänderung zweier Pflanzen, teils in höchst bedeutenden Differenzen hinsichtlich quantitativer Eigenschaften.

Einen habituell veränderten Typus repräsentierte ein Individuum, Komb. 7/4. Dieses zeigte nur wenige Komb. 7 auszeichnende Eigenschaften. Im Gegensatz zu anderen Individuen hatte es an der Basis keine Äste, am Stamme aber sehr viele. Dieselben waren ziemlich brüchig. Die Blätter zeigten sich ziemlich schmal, ein wenig bucklig und graugrün. Die Knospen waren sehr stark pigmentiert, braunrot mit acht äußerst schmalen grünen Streifen, und hatten anfangs eine eigentümliche rotviolette Farbe. Auch das Hypanthium war schwach rotgestreift und wurde beim Verwelken stark rot. Ebenso war der Stengel stark rot angelaufen. In allen diesen Eigenschaften stimmte dieses Individuum mit *O. rubrinervis* überein. Die Riesenmerkmale waren im ganzen vegetativen System fast verschwunden. Nur in den Blüten traten sie deutlich hervor. Die Kronenblätter hatten die normale Größe von Komb. 7, und die Narben waren von demselben Typus als bei dieser. Die Blüten wurden beim Verwelken weiß und nicht rot, wie DE VRIES es als charakteristisch für *O. rubrinervis* angibt. Die Pflanze war also eine *rubrinervis*-Kombination mit gewissen Eigenschaften von Komb. 7.

Textfig. 23. Eine stark abweichende *O. gigas* von pyramidalem Aussehen.

Die andere stark abweichende Pflanze, Komb. 7/5, unterschied sich vom Typus dadurch, daß der äußerst kräftige Hauptstengel mit seinen ungewöhnlich großen, breiten, dicken Blättern nicht eine einzige Blüte trug, sondern die Knospen fielen schon in frühem Stadium ab. Die Infloreszenzäste waren zahlreich, trugen aber, wie schon oben gesagt, nur Brakteen, wodurch die Pflanze ein äußerst eigentümliches Aussehen erhielt. Im Hochsommer begann indessen die Pflanze an der Basis kräftige Äste zu treiben, welche von für Komb. 7

normalem Aussehen waren und auch normale Knospen und Blüten trugen. Es sah fast aus, als ob man mit zwei verschiedenen in einander gegossenen Pflanzen zu tun hätte: einerseits der große kräftige Hauptstengel mit kolossalen Blättern, aber ohne eine einzige Blüte auf den zahlreichen Infloreszenzästen, andererseits die reich blühenden Nebestengel mit Blüten und Blättern von demselben Aussehen wie Komb. 7. Hinsichtlich der Blütenarmut des Hauptstengels erinnert das Individuum an eine von DE VRIES' Artanfängen, und zwar *O. fatua*, welche im Laufe des Sommers auch Infloreszenzen mit nur Brakteen, ohne Blüten, hervorbrachte und erst zum Herbst an der Spitze der Infloreszenzäste Blüten entwickelte. Sonst scheint *O. fatua* von einem ganz anderen Typus als Komb. 7/5 gewesen zu sein: hoch, stark verästelt und ohne Rieseneigenschaften.

Die übrigen Individuen repräsentierten einen einheitlichen Typus mit den auf Seite 133—135 beschriebenen Eigenschaften. Zwei Individuen wichen jedoch auf den ersten Blick nicht unbedeutend dadurch ab, daß die Spitze des Hauptstengels während des Winters erfroren war, wodurch der Hauptstengel kurz wurde und durch einen stark ausgewachsenen Seitenast vertreten wurde. Als Folge dieses Zurücktretens des Hauptstengels zeigte sich eine starke Vermehrung der Nebestengel und eine Verminderung der Blütengröße. Daß diese Eigenschaften jedoch nur Somationserscheinungen waren, zeigte die Nachkommenschaft 1911, welcher es an diesen Eigenschaften fehlte und welche sich Komb. 7 habituell vollkommen anschloß.

Ein Individuum zeigte sich an der Spitze gebändert und hatte unten am Stengel Aszidienbildungen [Komb. 7/2].

In bezug auf die Länge der Knospen und der Griffel lagen ziemlich deutlich ausgeprägte quantitative Differenzen vor. Der Unterschied in bezug auf die Knospenlänge fiel besonders zwischen Komb. 7/6 und Komb. 7/8 in die Augen. Bei dieser war die Durchschnittslänge der Knospen 65,7 mm, bei jener 73,3 mm. Die Früchte waren bei Komb. 7/8 um ein wenig kürzer als bei Komb. 7/6, aber von derselben Form. Komb. 7/3 zeigte dagegen nicht nur höchst bedeutend kürzere, sondern auch hinsichtlich der Form stark abweichende Früchte, welche in schlagender Weise an *O. gigas* erinnerten. Sie waren dick, tonnenförmig, nicht Kegel-ähnlich wie bei Komb. 7. [Textfig. 24 zeigt die Früchte der Komb. 7/6, Textfig. 25 die der Komb. 7/3, Textfig. 26 die der *gigas*.]

Für das nähere Studium sowohl von den Habitusänderungen, als auch von den quantitativen Differenzen wurde mit den Individuen

1, 2, 3, 4, 5, 6 und 8 Selbstbestäubung vollzogen. Eine ziemlich große Anzahl von Samen wurde von jedem gewonnen, und aus denselben 1911 sowohl Rosetten als blühende Pflanzen aufgezogen. Im

Textfig. 24. Früchte
der Komb. 7/6.

Textfig. 25. Früchte
der Komb. 7/3.

Textfig. 26. Früchte
der *O. gigas*.

folgenden nenne ich die Nachkommenschaft jedes Individuums bei ihrer Stammbuchnummer. Die Nachkommenschaft des Individuums 1 = Nr. 30, von 2 = Nr. 29, von 3 = Nr. 32, von 4 = Nr. 57, von 6 = Nr. 22, von 8 = Nr. 25.

Die Rotnervigkeit innerhalb der Komb. 7 und die Wirkung des betreffenden Faktors auf den Riesentypus.

Bevor ich auf eine Behandlung der Vererbungsverhältnisse der Eigenschaften der erwähnten Linien eingehe, werde ich eine Eigenschaft berühren, welche für alle Linien gemeinsam ist, und zwar die Rotnervigkeit.

Durch die Rotnervigkeit unterschied sich Komb. 7 scharf von *O. gigas*, und diese Eigenschaft war bei allen Pflanzen in sowohl F_1 als F_2 vorhanden. In F_3 zeigte es sich indessen, daß sämtliche 6 erwähnte Linien weißnervige Individuen abspalteten. Sie waren also sämtlich, wie die vorher erwähnten rotnervigen *Lamarckiana*-Linien heterozygotisch. Die Tatsache, daß die Weißnervigkeit sich nicht schon früher (in F_1 und F_2) zeigte, läßt sich dadurch erklären, daß diese Generation nur eine kleine Anzahl Individuen umfaßten [8 bzw. 10]. Hierzu kommt noch der Umstand, daß die weißnervigen Pflanzen bedeutend weniger als 25 Prozent der Individuenanzahl einer Linie betrug. Die Spaltung ist also kein einfaches Mendeln, und die Rotnervigkeit mit Sicherheit keine einfache Eigenschaft. Rot- und weißnervige Individuen waren in folgender Weise auf den verschiedenen Linien verteilt¹⁾.

Nummer der Linie	Anzahl rotnerv. Ind.	Anzahl weißn. Ind.	Theoretisch berechnete Verhältnisse	Spaltungs-schemata
22	70	1	69,8906 : 1,1094	63 : 1
25	38	3	38,4375 : 2,5625	15 : 1
29	46	3	45,9375 : 3,0625	15 : 1
30	56	3	55,3125 : 3,6875	15 : 1
32	17	4	15,75 : 5,25	3 : 1
57	24	1	23,4375 : 1,5625	15 : 1

Wie man aus den erwähnten Zahlenverhältnissen ersieht, kann nur bei Nr. 32 von einfachem Mendeln die Rede sein. Indessen scheinen sich die Zahlen denjenigen zu nähern, welche man erwarten könnte, wenn die Rotnervigkeit von zwei oder drei selbständig spaltenden Faktoren bedingt wäre, von welchen ein jeder für sich imstande wäre, rote Nervenfarbe zu erzeugen. Hätten wir zwei solche kumulative Faktoren, so würde man die Spaltung von 15:1 erwarten, und die Zahlenverhältnisse für die Linien 25, 29, 30 und 57 stimmen hiermit ziemlich gut überein. Hätten wir drei kumulative Farbfaktoren, so würde man das Zahlenverhältnis von 63:1 erhalten, und dieses scheint in der Linie 22 repräsentiert zu sein. Die Nervenfarbe scheint bei Komb. 7 dieselbe Komplikation zu zeigen, welche NILSSON-EHLE für die Kornfarbe bei Weizen nachgewiesen hat, wo gerade die rote Kornfarbe von ein, zwei oder drei selbständigen, kumulativen Einheiten bedingt ist, ein

¹⁾ Nicht nur die blühenden Pflanzen, sondern auch eine große Anzahl Rosetten konnten beim Studium dieser Eigenschaft mitgenommen werden, denn schon bei den ausgewachsenen Rosetten ist die Eigenschaft stark ausgeprägt.

Umstand, welcher durch eine eingehende Analyse von F_3 außer allen Zweifel gestellt worden ist. Die Annahme kumulativer Farbeinheiten scheint mir am besten die Komplikation zu erklären, welche in bezug auf die Eigenschaft der Nervenfarbe bei Komb. 7 hervortritt.

Schon für die Linie 5 von *O. Lamarckiana* wurde die Annahme gemacht, daß wir es hier mit zwei Faktoren für Rotnervigkeit zu tun

Textfig. 27. Rechts ein rotnerviges Individuum der Komb. 7, links eine weißnervige Abspaltung.

haben. Diese Versuche scheinen eine solche Annahme noch wahrscheinlicher zu machen.

Die erwähnte Abspaltung weißnerviger Individuen aus der rotnervigen Komb. 7 ist indessen aus einem ganz anderen Gesichtspunkte von Interesse. Dieselbe liefert nämlich auch dafür einen Beleg, daß die Rotnervigkeit für das ganze Habitusbild der Kombination eine große Bedeutung hat. Schon für *O. Lamarckiana* wurde

erwähnt, daß die rot- und weißnervigen Individuen etwas verschiedene Typen bildeten. Noch frappanter ist dieses innerhalb der Komb. 7. Die weißnervigen Individuen, von denen zwei 1911 blühten, waren nämlich habituell mehr DE VRIES *O. gigas* als Komb. 7 ähnlich. In Textfig. 27 sind eine weißnervige Abspaltung der Linie 25, 25/29, (links) und ein nebenan wachsendes rotnerviges Individuum von derselben Linie, 25/28, (rechts) abgebildet, und Textfig. 28 zeigt ein weißnerviges Individuum der Linie 57, 57/20. Besonders in die Augen fallend ist, daß die starken Nebstengel des rotnervigen Individuums bei der weißnervigen Abspaltung unterdrückt worden ist, wie dies auch bei *O. gigas* der Fall ist. Diese Beeinflussung des Faktors für Rotnervigkeit auf die Verästelungseigenschaften der Riesenkombinationen ist um so viel eigentümlicher, als sie sich beim *Lamarckiana*-Typus nicht geltend macht: sowohl rot- als weißnervige Individuen von *O. Lamarckiana* sind gleich stark verästelt. Das Verhältnis illustriert also die Tatsache, daß die Wirkung eines bestimmten Faktors auf ein habituelles Merkmal innerhalb verschiedener Typen (je nach dem Grundkomplex von Eigenschaften) verschieden ausfallen kann. Indessen, die Unterdrückung der Nebstengel war nicht die einzige *gigas*-Eigenschaft, welche sich beim Verlust der Rotnervigkeit zeigte. Noch andere tauchten auf, wie die ins Blaugrüne verschwommene Blattfarbe, die dickeren, kürzeren, blässereren Knospen, die kleineren, mehr schalenförmigen Blüten [vgl. Textfig. 27, links]. Mit einem Wort, das ganze Habitusbild der Pflanze war wie verändert. Komb. 7 hatte durch den Verlust des Faktors für Rotnervigkeit größere Ähnlichkeit mit DE VRIES *O. gigas* als mit ihren rotnervigen Schwesterindividuen erhalten. Freilich war die weißnervige Abspaltungsform noch keine vollständige *gigas*. Dazu hatte sie noch zu lange Stengelglieder [zu spärliche Blätter], zu lange Griffel und Früchte, aber eingesprengt in einer *gigas*-Kultur würde sie in der großen Variabilität, welche hier herrscht, kaum ohne eingehende Prüfung bemerkt werden. Wenn auch keine vollständige *gigas*, ist sie doch derselben zum Verwechseln ähnlich, auf jeden Fall würde keiner, dem ihre Abstammung unbekannt ist, sie aus Komb. 7 ableiten wollen. Diese durchgreifende Umgestaltung von Komb. 7, durch den Verlust eines einzigen Faktors, zeigt, daß ein einziger Faktor innerhalb eines gewissen Kombinationstypus eine vollständige Habitusänderung verursachen kann¹⁾. In diesem

¹⁾ Allerdings haben wir mehrere kumulative Faktoren für Rotnervigkeit, aber die Individuen, welche nur einen solchen Faktor haben, sind habituell vom selben

Falle indessen beruht die Habitusänderung auf dem Entstehen der reinen „absence“-Kombination [d. h. Abspaltung aller Faktoren für Nervenfarbe]. Sie kann also weder als

Textfig. 28. Eine weißnervige, sehr *gigas*-ähnliche Abspaltung der Komb. 7.

eine progressive noch als eine retrogressive Mutation bezeichnet werden, wenigstens nicht, wenn man in diesen Begriff den Sinn hineinlegt, daß die entstandene Variante

Typus als die, welche mehrere enthalten. Die Grenze zwischen den beiden habituell verschiedenen Typen wird also: Vorhandensein eines Faktors einerseits, Fehlen aller Faktoren andererseits.

spontaner Natur gewesen wäre, sondern wir haben hier ganz einfach die Erscheinung einer neuen Kombination.

Der Unterschied zwischen den beiden Riesentypen Komb. 7 und *O. gigas* scheint also im Vorhandensein oder Fehlen desjenigen Faktors zu liegen, welcher die Rotfärbung der Blattnerven bedingt, und welcher also eine tiefgehende korrelative Beeinflussung besitzen muß. Wenigstens ist es dieser Faktor, welcher die morphologisch große Veränderung bewirkt. Komb. 7 ist also im eigentlichen Sinne bereits eine *gigas*, in welcher aber die Rieseneigenschaften in ihrer extremen Form nicht hervortreten können, bevor der Faktor für Rotnervigkeit verschwunden ist. Dieser wirkt also gerade denjenigen Faktoren entgegen, welche das Zusammendrängen, die Verkürzung aller Organenteile von *gigas*, bewirken, ist also ein die speziellen Rieseneigenschaften hemmender Faktor, unterdrückt aber dieselben nicht gänzlich, denn Komb. 7 unterscheidet sich dennoch scharf von *O. Lamarckiana*.

Analyse des Riesentypus.

Die Frage des Entstehens der Rieseneigenschaften selber wird aber durch meine Untersuchungen über die Rotnervigkeit nicht näher berührt. Da indessen in den Kulturen 1910 zwischen verschiedenen Individuen in der Länge der Knospen und der Früchte quantitative Differenzen vorhanden waren und ich schon die Vermutung aufgeworfen habe, daß die Rieseneigenschaften auf diesem Wege aufgebaut worden sind, so habe ich die Nachkommenschaft der hinsichtlich der Knospen und Früchte differenten Individuen einem eingehenden Studium unterworfen, um zu sehen, ob hier eine erbliche graduelle Variation vorliege.

Die Knospenlänge betrug bei Komb. 7/6 und Komb. 7/8 73,3 mm bzw. 65,7 mm. In welcher Weise die Variabilität sich in der 1911 blühenden Nachkommenschaft äußerte, zeigt uns die Tabelle Ia.

Wie man sieht, ist die Differenz in der Knospenlänge der Linien 25 und 22 ungefähr dieselbe als bei den Elternindividuen, woraus hervorgeht, daß wir es hier mit erblichen Eigenschaften zu tun haben. Die beiden Linien transgredieren nicht einmal. Bemerkenswert für Nr. 25 sind die drei extremen Minusvarianten, deren Durchschnittslänge ebenso stark von der der übrigen Individuen als die Durchschnittslänge der Nr. 25 von der der Nr. 22 abweicht.

Was die Griffellänge angeht, so wurden bei den Individuen von 1910 keine Messungen gemacht. Daß Komb. 7/2 kürzere Griffel

Tabelle I.
Knospenlänge, Griffellänge und Fruchtlänge in mm bei den Individuen der verschiedenen Linien
von Komb. 7.

a) Knospenlänge																																	
	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69							
Komb. 7/25 . .	1	1	—	—	1	—	—	1	1	3	2	2	2	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—							
Komb. 7/22 . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	2	3	—	—	—	—	—	—	1							

b) Griffellänge																																
	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98		
Komb. 7/22 . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	1	1	—	—	—	1		
Komb. 7/29 . .	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	4	—	1	—	—	4	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Komb. 7/32 . .	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	1	1	—	1	—	1	1	—	—	—	—	—		

c) Fruchtlänge																																					
	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39																		
Komb. 7/22 . .	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	1	1	2	2	—	—	1	—	—																		
Komb. 7/25 . .	—	—	—	—	1	—	—	—	2	1	2	—	2	1	1	1	1	—	1																		
Komb. 7/29 . .	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	3	3	—	1	—	1	—	—																		
Komb. 7/32 . .	1	2	1	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—																		

als Komb. 7/6 und Komb. 7/8 gehabt hat, scheint indessen sehr wahrscheinlich, und zwar nach einer Notiz von mir, wonach sich die Narben bei den letzteren im Knospenstadium oberhalb der Kronenblätter befänden und daher, sobald die Kelchblätter an der Spitze bersten, hinausragen und sich oberhalb der noch eingerollten Kronenblätter sternförmig ausbreiten würden. Die Narben bei Komb. 7/2 waren dagegen innerhalb der Krone eingeschlossen. Bei den Abkömmlingen von Komb. 7/6 und Komb. 7/2, welche 1911 die Linien Nr. 22 und Nr. 29 bildeten, wie auch bei denjenigen von Nr. 32 [abstammend von Komb. 7/3], wurde die Griffellänge gemessen, und die Ergebnisse sind in der Tabelle Ib zusammengestellt. Aus derselben geht hervor, daß die durchschnittliche Griffellänge für Nr. 22 und 29 um 10 mm differiert [92,33 für Nr. 22, 82,33 für Nr. 29]. Zweifellos gibt es also erbliche Differenzen bezüglich der Griffellänge. Nr. 32 schließt sich Nr. 22 am nächsten an. Innerhalb Nr. 29 scheinen die Individuen sich auf zwei verschiedene Gruppen zu verteilen mit einem Längenunterschied von 5 mm. Sowohl bei Nr. 29 wie bei Nr. 32 findet sich eine extreme Minusvariante, wodurch eine Annäherung an die Griffellänge der *O. brevistylis* stattfindet.

Schließlich wurde auch die Fruchtlänge bei Nr. 22, 25, 29 und 32 gemessen. Die Mutterpflanze von 32 [Komb. 7/3] differierte stark von Komb. 7/6 und Komb. 7/8, nicht nur hinsichtlich der Fruchtlänge, sondern auch hinsichtlich der Fruchtform, welche sehr deutlich an *O. gigas* erinnerte [vgl. Textfig. 24, 25 und 26]. Tabelle Ic stellt die Variation der vier Linien dar.

Wie man sieht, ist Nr. 32 durch ihre extrem kurzen Früchte von den übrigen Linien scharf unterschieden. Gleich wie die Mutterpflanze wichen sämtliche Individuen der Linie auch hinsichtlich der *gigas*-ähnlichen Früchte von den übrigen Linien ab.

Die Linien Nr. 22, 25 und 29 zeigen keine Differenzen bezüglich der Fruchtlänge, sondern scheinen sich an derselben Durchschnittslänge zu halten. Bemerkenswert ist indessen, daß innerhalb von Komb. 7 die Somationsvariation wegen der späten Blüte bei den Früchten stark hervortrat¹⁾. Wie ich vorher betreffs *O. Lamarckiana* erwähnt habe (S. 104), nimmt bei spätem Fruchtansatz die Länge der Früchte höchst bedeutend zu, und es ist ja möglich, daß kleinere

¹⁾ Durch die Beeinflussung der Somationsvariation waren die Früchte bei Nr. 22, 25 und 29 länger als bei den *Lamarckiana*-Pflanzen, welche am frühesten erblüht waren, obschon sie genotypisch kürzer sind, eine Tatsache, welche die zweijährige Kultur 1910 zeigte.

vorhandene Differenzen dabei ausgeglichen werden und nur extreme Differenzen sich geltend machen können.

Meine Studien über quantitative Eigenschaften bei Komb. 7 bezüglich der Länge der Knospen, der Griffel und der Früchte sprechen also entschieden für eine erbliche Variation in bezug auf diese Eigenschaften.

Man kann aber noch einen Schritt weiter gehen und fragen: zeigen diese quantitativen Eigenschaften in verschiedenen Teilen der Pflanze eine korrelative Erblichkeit? oder, was dieselbe Frage ist: sind sie durch dieselben Vererbungsfaktoren verursacht worden? Ist eine Plusvariation der Knospen- und Griffellänge immer mit einer Plusvariation der Fruchtlänge verbunden? Ein Blick auf die Tabellen Ia, Ib und Ic zeigt, daß dies nicht der Fall ist. Nr. 25, welche extrem kurze Früchte hat, hat Griffel, die ebenso lang sind wie die der übrigen Linien, Nr. 29, welche extrem kurze Griffel hat, hat Früchte von ungefähr derselben Länge wie die von Nr. 22 und 25, und Nr. 22 und 25 differieren bezüglich der Knospen-, aber nicht der Fruchtlänge. Wir bekommen also die Kombinationen: kurze Früchte—lange Griffel, lange Früchte—kurze Griffel, lange Früchte—lange Griffel, lange Knospen—lange Früchte, kurze Knospen—lange Früchte. Dieses zeigt, daß die quantitativen Plus-Minus-Differenzen in den verschiedenen Linien verschieden kombiniert sind, und daß sie also voneinander unabhängig sind. Die Blüteneigenschaften werden also bei einem gewissen Individuum nicht von einem Faktor mit korrelativem Einfluß auf alle Organe der Blüte, sondern von mehreren selbständigen Faktoren hervorgerufen.

Es ist bei der Behandlung der Variabilität von *O. Lamarckiana* bemerkt worden, daß eine Eigenschaft wie die Fruchtlänge in korrelativem Zusammenhang mit dem Faktor für Rotnervigkeit steht. Man würde dann auch erwarten, daß dieser Faktor die Fruchtlänge bei Komb. 7 beeinflussen würde. Daß er dieses auch gewissermaßen tat, zeigt teils die Tatsache, daß die Linie 32, für welche nur ein Faktor angenommen wurde, die kürzesten Früchte hat, teils die, daß das Individuum 25/29, welches weißnervig war, relativ kurze Früchte hatte. Daß dieser Faktor jedoch nicht der einzige ist, welcher hier einwirkt, geht daraus deutlich hervor, daß alle erblühenden rotnervigen Individuen innerhalb Nr. 32 kürzere Früchte als das genannte weißnervige Individuum 25/29 zeigten; und auch innerhalb Nr. 25 gab es zwei rotnervige Individuen, von denen eines ebenso lange, das andere

bedeutend kürzere Früchte als das Individuum 25/29 hatte. *Gigas*-Form hatten nur die Früchte bei der Linie 32, nicht die kurzfrüchtigen Individuen aus der Linie 25. Das Individuum 25/29 hatte also keine *gigas*-förmigen Früchte, obschon dasselbe, infolge der Abspaltung des Faktors für Rotnervigkeit *gigas* habituell mehr ähnelte als die Individuen der Linie 32. Diese Tatsachen zeigen, daß der Faktor für Rotnervigkeit, wenn auch nicht ohne Einfluß auf die Länge und Form der Früchte, doch nicht der einzige ist, welcher dieselbe bestimmt, sondern, daß auch quantitative die Größe bedingende Faktoren sich geltend machen.

Bisher habe ich nur die bereits festgestellten erblichen Differenzen innerhalb von Komb. 7 behandelt. Betrachtet man indessen Komb. 7

Textfig. 29. Eine kurz- und breitblättrige Rosette der Komb. 7.

als Durchschnittstypus, so findet man eine reiche Variation auch in bezug auf andere Eigenschaften. Dieselbe war ganz wie bei *O. gigas* besonders hinsichtlich der Form der Rosettenblätter sehr in die Augen fallend. Um eine Übersicht über diese Variation zu geben, habe ich einige Rosetten auch aus Komb. 7 photographiert. Textfig. 29—34 und Fig. 2, Taf. 5 zeigen dieselben. Wie man sieht, treten innerhalb von Komb. 7 wie innerhalb von *gigas* schmalblättrige Individuen auf, welche sich, wie z. B. die in Fig. 2, Taf. 5 und Textfig. 33 abgebildeten Rosetten, *elliptica* nähern, obschon sie hinsichtlich der Blattform doch unter sich sehr unähnlich sind. Zwischen diesen extrem schmalen und den typisch breitblättrigen Individuen (Textfig. 29 und 30) gibt es, wie Textfig. 31, 32 und 34 zeigen, verschiedene Gradationen. Die Variation bezieht sich in gewissen Fällen nicht nur auf die Breite,

Textfig. 30. Eine breitblättrige Rosette der Komb. 7, die den gewöhnlichen Rosettentypus der Kombination repräsentiert.

Textfig. 31. Eine ziemlich breitblättrige Abstufung zwischen den breit- und schmalblättrigen Rosetten der Komb. 7.

sondern auch auf die Länge der Blätter, wie Textfig. 29 und Fig. 2, Taf. 5 als Extreme zeigen. — Innerhalb der Komb. 7 und der *O. gigas* gibt es fast ganz übereinstimmende Rosettenformen, wie Fig. 1 und 2, Taf. 5 zeigen.

Auch unter den blühenden Individuen gab es abweichende Typen. So trat z. B. innerhalb der Linie 29 ein Individuum auf, welches durch seine eigentümlich pyramidenförmige Gestalt an die vorher erwähnte *gigas*-Variante 45/7 erinnerte [vgl. Textfig. 23]. Die schmalblättrigen Individuen und der eben genannte *pyramidalis*-Typus

Textfig. 32. Eine ziemlich schmalblättrige Abstufung zwischen den breit- und schmalblättrigen Rosetten der Komb. 7.

waren jedoch die einzigen, welche als Parallelerscheinungen zu den Variationstypen von *O. gigas* betrachtet werden konnten. Für all die zahlreichen Varianten, welche uns bei *gigas* in *gigas-lata* und *gigas-scintillans* und die Gradationen zwischen diesen und dem normalen *gigas*-Typus begegnen, gab es bei Komb. 7 keine einzige Parallele. Von 63 untersuchten Pflanzen waren alle reich an Pollen, keine einzige zeigte die Sterilität von *lata* oder die partielle Sterilität von *scintillans*. Auch keine der anderen *lata*- oder *scintillans*-Eigenschaften traten hervor. Allerdings zeigte sich bei gewissen

Textfig. 33. Eine extrem schmal- und spitzblättrige Rosette der Komb. 7.

Textfig. 34. Eine Rosette der Komb. 7 mit sehr langen Blattstielen und kurzen Spreiten.

Individuen die Schmalblättrigkeit, welche eine *scintillans*-Eigenschaft ist, aber hinsichtlich der übrigen Blatteigenschaften näherten sich diese Individuen nicht *scintillans*, sondern entweder der *elliptica* oder der *rubrinervis*, die ja auch schmalblättrig sind. Komb. 7 scheint also für den Riesentypus die Annahme zu bestätigen, welche ich für den *Lamarckiana*-Typus gemacht habe, daß sich nämlich beim Vorhandensein des Faktors für Rotnervigkeit die Eigenschaften von *lata* und *scintillans* nicht geltend machen können. Erst in einer weißnervigen *Lamarckiana*-Linie können *lata* und *scintillans* entstehen, und erst aus einer weißnervigen Riesenkombination können *gigas-lata* und *gigas-scintillans* gebildet werden.

Von Interesse ist auch, wie sich *rubrinervis*-Eigenschaften in Verbindung mit *gigas*-Typus verhielten. Aus Komb. 7 ging, wie erwähnt, 1910 ein Individuum [Komb. 7/4] hervor, welches der *O. rubrinervis* stark ähnelte, jedoch noch mit gewissen Rieseneigenschaften behaftet war. Aus demselben wurden 1911 22 blühende Abkömmlinge gezogen [sie bilden die Linie 57]. Diese *rubrinervis-gigas* zeigte sich indessen im Unterschied zu DE VRIES' *rubrinervis* aus *Lamarckiana* und meiner *rubrinervis*-ähnlichen Komb. 6 [S. 128] nicht konstant, sondern gab zum größten Teil Individuen vom normalen Aussehen der Komb. 7 wieder. Die *rubrinervis*-Eigenschaften scheinen also in der Verbindung mit den Rieseneigenschaften keine konstante Kombination zu bilden. Diejenigen Individuen der Abkömmlinge, welche *rubrinervis*-Eigenschaften aufwiesen, zeigten dieselben nicht korrelativ, d. h. nicht in allen Teilen der Pflanze. Ein Individuum stimmte betreffs Blätter, Früchte und Verästelung mit *rubrinervis* überein, war aber extrem pigmentarm. In seiner ungemein langen Hauptinfloreszenz zeigte es außerdem eine eigentümliche Eigenschaft, die eine Annäherung an *O. leptocarpa* bezeichnet [Textfig. 35]. Ein anderes dagegen hatte besonders ausgeprägte *rubrinervis*-Pigmentierung und ebenso erinnerten seine Blätter an *rubrinervis*; es hatte aber an der Basis kräftige Nebestengel. Diese waren die einzigen blühenden Individuen mit *rubrinervis*-Eigenschaften, diese aber schon zeigten die *rubrinervis*-Eigenschaften zerstreut, und keines stimmte mit der Mutterpflanze überein. Es sieht also aus, als ob die *rubrinervis*-Eigenschaften voneinander unabhängig wären und jede für sich in Kombination mit den Rieseneigenschaften und dem Faktor für Rotnervigkeit auftreten könnte, so daß hier dieselbe Erscheinung vorläge wie in dem oben beschriebenen Falle, wo die *lata*- und *scintillans*-Eigenschaften beim

Fehlen vom Faktor für Rotnervigkeit jede für sich zusammen mit den Rieseneigenschaften auftraten. Das Verhältnis der *rubrinervis*-Eigenschaften innerhalb von Komb. 7 sowie das der *lata*- und *scintillans*-Eigenschaften innerhalb von *O. gigas* sprechen dafür, daß der dem Aussehen nach feste Komplex von Eigenschaften, welchen gewisse Mutanten von *O. Lamarckiana* zeigen, doch nicht vom Auftreten einer einzigen progressiven Elementareigenschaft verursacht worden ist, sondern von dem zufälligen Zusammentreffen mehrerer Vererbungsfaktoren, welche erst dann, wenn sie **alle** zusammentreffen eine Mutante innerhalb des *Lamarckiana*-Typus erzeugen, aber auch **einzelnen** innerhalb des Riesentypus deutlich zum Ausdruck kommen, so daß bereits die partiellen Mutanten sichtbar werden. Die Folge davon ist, daß der *Lamarckiana*-Typus wenig variabel wird, daß die extremen Kombinationen desselben dagegen vom Durchschnittstypus der Art stark abweichen, daß der Riesentypus dagegen höchst variabel wird, daß aber seine extremen Varianten, welche augenscheinlich genetisch auf dieselbe Weise wie die innerhalb des *Lamarckiana*-Typus gebildet werden und Parallelerscheinungen zu den Mutanten derselben sind, durch mehrere Übergangsformen mit dem „normalen“ *gigas*-Typus verbunden sind.

Textfig. 35. Eine abweichende Form der Komb. 7/4 mit ungemein langer Hauptinfloreszens.

Es macht also den Eindruck, als ob die *gigas*-Kombination von ganz anderer Natur als alle übrigen Mutantenkombinationen wäre, gleichsam eine neue Grundlage, auf der sich derselbe Variabilitätsprozeß wie der innerhalb der *O. Lamarckiana* wiederholt. Und einige soeben angeführte Tatsachen scheinen mir dafür zu sprechen, daß die Rieseneigenschaften, durch eine Kumulation von quantitativen Faktoren für Größe und Form, auf verschiedenen Individuen der Stammart verteilt, aufgebaut worden sind. Hierfür scheinen speziell folgende Gründe zu sprechen: Erstens gibt es nämlich wie erwähnt partielle aus der *Lamarckiana* hervorgegangene *gigas*-Mutanten, welche verschiedene Gradationen von Riesenhabitus bilden. Die von der *Lamarckiana* am wenigsten abweichende ist Komb. 8 [Textfig. 11, rechts]. Schon Komb. 7 nähert sich *gigas* mehr [Textfig. 27, rechts], und noch mehr die weißnervigen Abspaltungen von Komb. 7 [Textfig. 27, links und Textfig. 28], von welchen zu der „typischen“ *gigas* nur noch ein kleiner Schritt ist [Fig. 9, Taf. II]. Zweitens zeigt ein näheres Studium der Nachkommenschaft der Komb. 7, daß erbliche Differenzen in bezug auf rein quantitative Eigenschaften vorliegen, so daß wir es hier nicht mit einer Kombination zu tun haben, welche in allen den die Rieseneigenschaften aufbauenden Einheiten konstant ist. Endlich zeigt das Studium dieser quantitativen Differenzen in den verschiedenen Teilen der Pflanze, daß diese Kumulation keine einfache Häufung von in allen Teilen der Pflanze korrelativ wirkenden Größeneinheiten ist, sondern daß innerhalb der verschiedenen Teile der Pflanze Reihen von selbständig spaltenden quantitativen Einheiten vorliegen. — Alles dieses deutet darauf hin, daß der *gigas*-Typus von sehr zusammengesetzter Beschaffenheit ist, und daß sein Bestehen durch Komplexe von quantitativen Einheiten bedingt ist, welche in den verschiedenen Teilen der Pflanze je eine *gigas*-Eigenschaft erzeugen. *Gigas*-Habitus wird dann gebildet, wenn eine bestimmte Anzahl solcher quantitativer Einheitskomplexe zufällig zusammentreffen. Dieses Verhältnis würde man in folgender Weise schematisch demonstrieren können. Gesetzt den Fall, daß die Größeneinheiten ABCD nötig sind, um in allen Teilen der Pflanze *gigas*-Eigenschaften zu erzeugen. Die verschiedenen Buchstaben bezeichnen Einheiten, welche in verschiedenen Organen der Pflanze wirksam sind. Treffen diese Eigenschaften zusammen, so würde ein Individuum mit schwach ausgeprägten *gigas*-Eigenschaften entstehen. Um nun eine mehr ausgeprägte *gigas* zu erhalten, würde nicht nur das Zusammentreffen dieser in verschiedenen Organen wirk-

samen Größeneinheiten nötig sein, sondern auch eine Kumulation innerhalb jeder Einheit, so daß man $A_1A_2B_1B_2C_1C_2D_1D_2$, $A_1A_2A_3B_1B_2B_3C_1C_2C_3D_1D_2D_3$ usw. erhalten würde. Nun ist es aber unwahrscheinlich, daß in einem solchen Falle diese Kombination als homozygotisch realisiert wird, sondern man muß annehmen, daß sie als stark heterozygotisch entsteht. Darin würde also auch die Erklärung der innerhalb eines *gigas*-Typus vorhandenen großen quantitativen erblichen Variation liegen. — Da eine große Anzahl Einheiten erforderlich ist, um einen habituell gut ausgezeichneten *gigas*-Typus zu erzeugen, ist es zu erwarten, daß derselbe nur sehr selten entsteht, und die experimentellen Tatsachen von DE VRIES stimmen hiermit vollkommen überein. In seiner Hauptkultur von ungefähr 50000 Individuen ist aus *O. Lamarckiana* nur ein einziges Mal der *gigas*-Typus hervorgegangen¹⁾ und in den großen Kulturen von MAC DOUGAL auch nur einmal aus dieser Spezies. SCHOUTEN fand ihn, in einer aus gekauftem Samen gewonnenen Kultur, in drei Exemplaren, also in einem abweichenden Verhältnis, hier war ja aber auch die Abstammung unbekannt.

Eine Konsequenz der obigen Erklärung des Entstehens von *O. gigas* ist natürlich die, daß auch Individuen mit der Kombination A_1A_2 oder $A_1A_2A_3$ oder A_1A_2B usw. entstehen können. Wie werden sich denn diese zeigen? Erhalten wir nicht durch diese einen rein sukzessiven Übergang zwischen *O. Lamarckiana* und *gigas*? Dies kann natürlich eintreffen, braucht aber nicht immer der Fall sein, denn bei derartigen Kombinationen werden wir zwar in einem gewissen Pflanzenteil eine *gigas*-Eigenschaft, z. B. große Blüten, in den anderen dagegen *Lamarckiana*-Eigenschaften haben. Habitusveränderung erhalten wir also nicht, und die Vergrößerung der Blüte z. B. wird nur als eine fluktuierende Variation merkbar sein, welche in einer umfangreichen Kultur der Beobachtung vollkommen entgehen würde.

Meiner Meinung nach kann man also nicht mit DE VRIES annehmen, daß *O. gigas* durch eine progressive Mutation entstanden ist, die darin besteht, daß eine neue Elementareigenschaft, welche alle Teile der Pflanze korrelativ beeinflußt, auftritt. Gegen eine solche Annahme spricht teils der Umstand, daß wir zwischen *Lamarckiana* und dem extremen *gigas*-Typus mehrere Gradationen haben, welche kleinere Habitusveränderungen bezeichnen, teils der, daß wir zwischen

¹⁾ Daneben einmal aus der Mutante *sublinearis* und einmal aus der Kreuzung *lata* $\times$ *hirtella*.

diesen verschiedenen *gigas*-Typen eine quantitative vererbliche Variation haben, welche nicht für verschiedene Organe der Pflanze korrelativ ist. Diese Tatsachen lassen sich aber durch die Annahme erklären, daß der *gigas*-Typus durch eine Plus-Addition von quantitativen und kumulativen Einheiten entstanden ist; welche erst in verschiedenen Organen *gigas*-Eigenschaften, aber nicht den *gigas*-Habitus aufbauen. Wenn dann diese Plus-Komplexe zufällig zusammentreffen, so entsteht die Habitusveränderung, die Mutante. Der *gigas*-Typus wäre also als eine extreme und zusammengesetzte Plus-Kombination von Faktoren für Größe und Form zu betrachten.

Durch diese Annahme werden auch einige Schwierigkeiten beseitigt, zu welchen die Anschauung von DE VRIES über das Entstehen der *O. gigas* und das Ergebnis bei der Bastardierung zwischen demselben und der Stammart führen. DE VRIES ist der Ansicht, daß die Mutanten im allgemeinen als Bastarde hervorgehen, weil es sehr unwahrscheinlich ist, daß zwei mutierte Gameten zusammentreffen. Da es sich indessen in den Versuchen von DE VRIES gezeigt hat, daß eine Kreuzung zwischen Mutante und Stammart im allgemeinen bereits in F_1 wieder Mutante und Stammart geben [so bei *lata* $\times$ *Lamarckiana* und *nanella* $\times$ *Lamarckiana*], erscheint also die Mutante schon hier. Anders fällt die Sache in der Kreuzung von *Lamarckiana* $\times$ *gigas*. DE VRIES hat gefunden, daß diese einen intermediären Bastard liefert, welcher dann konstant wird. Was wird nun geschehen, wenn wir daraus die Konsequenzen ziehen? Da *gigas* aus *Lamarckiana* gebildet worden ist, so würde der Gamet, welcher die *gigas*-Eigenschaft enthält [wollen wir ihn G nennen], auf Befruchtung mit einem *Lamarckiana*-Gamet [wir nennen ihn L] angewiesen sein, denn eine Befruchtung mit einem anderen *gigas*-Gamet ist ja, da *gigas* im Verhältnis von 1:50000 hervorgeht, vollkommen undenkbar. Das Resultat wird ein Bastard $L \times G$, welcher DE VRIES *O. gigas* darstellt. Die Konsequenz aus der Annahme von DE VRIES wird also die, daß nie eine Pflanze mit reinen *gigas*-Eigenschaften erhalten werden kann; die Mutante geht als Bastard hervor, und der Bastard *gigas* $\times$ *Lamarckiana* ist konstant.

Wird nun diese *gigas* (welche ja doch *gigas* $\times$ *Lamarckiana* ist) mit *Lamarckiana* gekreuzt, so würden wir $L \times [L \times G]$ erhalten. Dieser Bastard wird, nach DE VRIES, *gigas* ganz (202a, S. 420) oder zum Verwechseln (212, S. 757) ähnlich. Und doch enthält er *Lamarckiana*-Eigenschaften in doppelter Menge. Ferner scheint diese Tatsache

nicht mit DE VRIES' Auffassung übereinzustimmen, daß phylogenetisch ältere Eigenschaften dominieren. Die Schwierigkeiten, zu welchen die Konsequenzen aus dem Entstehen von *O. gigas* als Bastard einerseits und der Konstanz des Bastards *gigas* $\times$ *Lamarckiana* andererseits führen, scheint DE VRIES übersehen zu haben.

Nehmen wir meine Erklärung von dem Entstehen des *gigas*-Typus als richtig an, so vermeidet man diese Schwierigkeiten. *Gigas* geht als eine Kombination verschiedener Eigenschaften hervor, welche gerade durch ihr Zusammentreffen den Typus synthetisch bilden.

Individuen, jedes mit seinen *gigas*-Eigenschaften, aber nicht vom *gigas*-Habitus, liefern gewisse Gameten von z. B. folgender Konstitution: $A_1A_2B_1B_2C_1C_2d_1d_2$ und $a_1a_2b_1b_2c_1c_2D_1D_2$. Überläßt man die beiden Individuen ungewollter Befruchtung untereinander, so ist es immerhin wahrscheinlich, daß zwei der obigen Gameten zusammentreffen, und dann entsteht ganz plötzlich der *gigas*-Typus. Er entsteht also in diesem Falle nicht als ein Bastard, sondern als eine synthetische Plus-Kombination. Wenn man diese Annahme macht, wird man dazu nicht gezwungen, eine neugebildete Art als einen konstanten Bastard zu betrachten, was immerhin sehr mißlich ist, da ja die experimentelle Forschung immer mehr die Auffassung zu bestätigen scheint, daß es überhaupt keine konstanten Bastarde gibt. Meine Annahme erklärt ferner, warum der *gigas*-Typus bei der Kreuzung mit *O. Lamarckiana* dominiert. *Gigas* enthält ja nämlich mehr positive Einheiten als *O. Lamarckiana*, und wenn diese auch im heterozygotischen Stadium über das Fehlen dieser Einheiten vollständig oder fast vollständig dominieren, so ist es nicht merkwürdig, daß der Bastard *gigas* $\times$ *Lamarckiana*, wie DE VRIES sagt, *gigas* ganz oder zum Verwechseln ähnlich wird.

DE VRIES hat auch vom Bastard *gigas* $\times$ *Lamarckiana* und von der reziproken Kreuzung die F_2 -Generation erhalten. Er sagt von dieser, daß sie konstant-intermediär wird. Auch dieses findet in meiner Annahme des Entstehens des *gigas*-Typus seine Erklärung, wird aber im Sinne DE VRIES' nur dem Scheine nach richtig. Bei quantitativer erblicher Variation, wo es sich um mehrere kumulative Einheiten für eine Eigenschaft handelt, müssen nämlich, wie LANG auf Grund der Untersuchungen von NILSSON-EHLE hervorgehoben hat, und wie TINE TAMMES später bei ihren Flachskreuzungen mit konkreten Beispielen gezeigt hat, die intermediären Kombinationen in ungeheuerem Übergewicht auftreten. Schon bei der Annahme dreier Einheiten für die Zunahme der Stärke des Stengels, deren jede für

sich eine Zunahme von 1 mm erzeugte, müssen wir, wie LANG zeigt, sieben meßbar verschiedene Formen (Gradationen) in folgender Anzahl¹⁾ erhalten:

Gradation	1 . . . 1
"	2 . . . 6
"	3 . . . 15
"	4 . . . 20
"	5 . . . 15
"	6 . . . 6
"	7 . . . 1

Bei 6 Einheiten erhielt man 13 verschiedene Formen in folgender Anzahl:

Gradation	1 . . . 1
"	2 . . . 12
"	3 . . . 66
"	4 . . . 220
"	5 . . . 495
"	6 . . . 792
"	7 . . . 924
"	8 . . . 792
"	9 . . . 495
"	10 . . . 220
"	11 . . . 66
"	12 . . . 12
"	13 . . . 1

Daß also ein Bastard zweier quantitativ verschiedener Arten den Eindruck einer konstant intermediären Form mit wenig fluktuierender Variabilität macht, ist ja ganz klar, weil die Extreme den intermediären Formen gegenüber ganz verschwunden sind und erst in sehr großen Kulturen entstehen.

Meine Erklärung der Natur des *gigas*-Typus stimmt also auch mit dem Verhältnis des Bastards *gigas* $\times$ *Lamarckiana* in F_2 gut überein. Das von DE VRIES in seinen Kulturen unter 224 und 58 Individuen beobachtete Verhältnis, daß F_2 intermediär ist, kommt

¹⁾ Die Anzahl der meßbar verschiedenen Formen erhielt man gemäß der Formel $2n + 1$, weil, da die Einheiten dieselbe Wirkung haben, nur die Anzahl von Einheiten der Gametenkombinationen die Größe des Organs bestimmt. Wir können also bei 3 Einheiten nur diejenigen Formen unterscheiden, welche 6, 5, 4, 3, 2, 1 oder keine von diesen Einheiten zeigen, z. B.

1) $\begin{Bmatrix} ABC \\ ABC \end{Bmatrix}$ 2) $\begin{Bmatrix} ABC \\ ABc \end{Bmatrix}$ 3) $\begin{Bmatrix} ABC \\ Abc \end{Bmatrix}$ 4) $\begin{Bmatrix} ABC \\ abc \end{Bmatrix}$ 5) $\begin{Bmatrix} ABc \\ abc \end{Bmatrix}$ 6) $\begin{Bmatrix} Abc \\ abc \end{Bmatrix}$ 7) $\begin{Bmatrix} abc \\ abc \end{Bmatrix}$
 aber $\begin{Bmatrix} ABc \\ ABc \end{Bmatrix}$ gibt dieselbe Größeform wie $\begin{Bmatrix} ABC \\ Abc \end{Bmatrix}$; $\begin{Bmatrix} ABc \\ Abc \end{Bmatrix}$ dieselbe wie $\begin{Bmatrix} ABC \\ abc \end{Bmatrix}$ usw.

nicht mit meiner Annahme in Widerspruch, daß eine Spaltung von quantitativer Natur eingetreten ist. Tritt aber eine Spaltung ein, so ist es auch klar, daß bei fortgesetztem Anbau allmählich extreme Typen ausgesondert werden; der Bastard ist also nicht konstant intermediär.

Meine Annahme scheint also sowohl das plötzliche Auftreten des *gigas*-Typus als die langsame Auflösung desselben bei Bastardierung mit der Stammform zu erklären, also sowohl die Natur der Mutation als die Tatsache, daß die Mutante mit *O. Lamarckiana* eine konstante Bastardrasse zu bilden scheint. Da diese Annahme in völliger Übereinstimmung mit für andere Pflanzen bekannten Tatsachen steht, hat sie den Vorteil, dem Schein nach einzig darstehende Erscheinungen unter allgemeine Gesichtspunkte und Variationsgesetze einzuordnen.

Abweichende, nicht erbliche Formen innerhalb der Komb. 7.

Von Komb. 7 wurden zwei abweichende Individuen erhalten, nämlich Komb. 7/2 und Komb. 7/5, welche ich auf S. 161 und 162 beschrieben habe, aber deren Nachkommenschaft ich absichtlich gesondert für sich behandle, weil es sich hier um eine nicht erbliche Variation zu handeln scheint.

Komb. 7/2 war im oberen Teile des Stengels verädert und hatte im unteren Teile desselben Aszidenbildungen. Diese beiden Monstrositäten hat auch DE VRIES zusammen auftretend gefunden, und er betrachtet Individuen, welche sich durch diese Eigenschaften auszeichnen, als partielle Mutanten und also auch die Eigenschaft als erblich, wenn auch im allgemeinen latent. Von den zwölf blühenden Individuen der Nachkommenschaft von Komb. 7/2 zeigte kein einziges weder Fasziation noch Aszidenbildung. Die Erbllichkeit der Eigenschaft deshalb zu leugnen, wäre wohl übereilt, möglich ist ja, daß sie von äußeren Verhältnissen stark abhängig ist wie z. B. DE VRIES für die Polycephalie bei *Papaver* gezeigt hat; und die Nachkommenschaft 1911 wuchs unter schlechteren Nahrungsverhältnissen als die Mutterpflanze auf. Die Möglichkeit indessen scheint mir doch nicht ausgeschlossen, daß die Erscheinung — wie nach ALICE KNOX (99) verschiedene Fasziationserscheinungen gerade bei *Oenothera* — nicht vererbt wird, sondern auf Infektion beruht. Da aber die monströsen Teile der Mutterpflanze nicht untersucht wurden, kann ich keine direkten Beweise für diese Ansicht liefern.

Das jedoch höchst eigentümliche Typen entstehen können, die ihrer Natur nach als infektiösen Ursprungs betrachtet werden müssen,

zeigt Komb. 7/5 [vgl. S. 161 u. 162]. Schon der Umstand, daß von dem in den vegetativen Charakteren stark abweichenden und blütenlosen Hauptstengel zum Herbst vollkommen normale und blühende Äste an der Basis hervorsprossen, deutet an, daß das veränderte Aussehen in Zusammenhang mit irgendeiner Veränderung des Soma steht, welche in gewissen Fällen zurücktreten kann. Um diese Verhältnisse näher zu studieren, isolierte ich einerseits zwei Rosetten, welche an der Basis der Pflanze saßen und noch keine Stengel angesetzt hatten, unterzog andererseits ein paar Blüten kontrollierter Selbstbestäubung. Die isolierten Rosetten überlebten den Winter und lieferten beide 1911 entwickelte Pflanzen. Die eine war vollkommen von demselben Aussehen wie der Hauptstengel der Komb. 7/5, d. h. sie entwickelte keine einzige Blüte, sondern nur Infloreszenzen mit Brakteen, die andere zeigte das Aussehen der Nebestengel, d. h. lieferte einen reich blühenden Stengel. Vegetative Ableger der Pflanze können sich also entweder wie der Hauptstengel oder wie die Nebestengel entwickeln. Von der Nachkommenschaft aus kontrollierter Selbstbestäubung blühten 1911 fünf Exemplare, welche sich alle vollkommen normal zeigten, d. h. hinsichtlich der Wachstumsweise und der Blüten den Individuen anderer Linien von Komb. 7 vollkommen glichen.

Die angeführten Tatsachen, nämlich, daß das Mutterindividuum in gewissen Teilen einen Typus, in anderen einen anderen darstellt, daß diese beiden Typen bei vegetativer Fortpflanzung erhalten werden können und daß aus Samen aufgezoogene Individuen nur den normalen Typus geben, scheinen mir stark dafür zu sprechen, daß wir es hier mit einer infektiösen Erscheinung zu tun haben. Wahrscheinlich handelt es sich hier wohl um irgendeine Pilzinfektion. Anatomische Untersuchungen wurden indessen nicht vorgenommen¹⁾.

Ein ähnliches Verhältnis hat DE VRIES für *O. Lamarckiana* beobachtet. Bei dieser traten vereinzelte schmalblättrige Rosetten mit asymmetrischen Blättern auf, welche Pflanzen gaben, die früher oder später auf das normale *Lamarckiana*-Aussehen zurückgingen.

¹⁾ Eine Komb. 7/5 ähnliche, in zwei vegetative Systeme geteilte Form hat GÄGER (46) von *O. biennis* erhalten. Da sie aus einem Individuum hervorging, das einer Bestrahlung mit Radium ausgesetzt worden war, hält er dieselbe für eine durch dieses Agens ausgelöste Mutante. Da sie indessen nicht samenbeständig war, ebenso wenig wie die von mir erhaltene Form, erscheint dieses höchst unwahrscheinlich. Es ist wohl eher anzunehmen, daß es sich um eine Infektionserscheinung handelt. — Jedenfalls kann eine ähnliche Form auch ohne Radiumeinwirkung, wie Komb. 7/5 zeigt, entstehen.

Daß veränderte Typen durch eine Pilzinfektion, welche auch im äußeren Aussehen der Blätter durch Gelbfleckigkeit wahrnehmbar ist, entstehen können, dies zeigten einige Rosetten aus den Linien 22 und 29. Diese Rosetten hatten nämlich ziemlich unregelmäßig geformte, im allgemeinen schmale Blätter und setzten schnell einen Stengel an, welcher ungemein kleine Blüten trug, worauf die ganze Rosette schnell verwelkte. Hier ist es ganz deutlich, daß wir es mit einem pathologischen Prozeß zu tun haben.

Daß auch die Mutante *O. nanella* ein infektiöser Typus sei, nimmt ZEIJLSTRA (227, 228) an, da in den Zellen des untersuchten Materials eine reichliche Anhäufung von Bakterien konstatiert wurde. Diese Erklärung kann jedoch kaum als befriedigend angesehen werden, da ja *O. nanella* samenbeständig ist, mit der Stammart Mutationskreuzungen von derselben Natur wie z. B. die von *O. lata* gibt, und bei Kreuzung mit *O. rubrinervis* in Zahlenverhältnissen, welche sich den MENDELschen nähern, spaltet. Möglich ist ja, daß das Auftreten von Bakterien nur eine sekundäre Erscheinung ist, und daß *nanella* als ein schwächerer Typus mehr der Infektion ausgesetzt ist als die Mutterart.

III. Artkreuzungen.

Im Laufe dieses Jahres habe ich in meinen Kulturen auch die Bastarde von *O. Lamarckiana* $\times$ *biennis* und *O. Lamarckiana* $\times$ *gigas* gezüchtet. Ich will daher auch diese in den Kreis meiner Betrachtungen ziehen.

Die Bastardierung zwischen *O. Lamarckiana* ♀ und *biennis* ♂ nahm ich 1909 vor, und aus dem gewonnenen Samen erhielt ich schon im Laufe des folgenden Jahres blühende Pflanzen. Diese repräsentierten sowohl vegetativ als in bezug auf die Blüten Übergangsformen zwischen den Eltern. Die Blüten näherten sich jedoch bezüglich der Größe bedeutend mehr *biennis* als *Lamarckiana*, und auch die Längenverhältnisse zwischen Griffel und Staubfäden stimmten mit denen von *biennis* überein: die Staubfäden umschlossen nämlich im Knospenstadium die Narbe. Der Vater war — wie es stets bei *O. biennis* der Fall zu sein scheint — rotnervig, die Mutter (*Lamarckiana*) weißnervig. Der Bastard wurde rotnervig. Da die Kreuzung mehr Übereinstimmung mit *biennis* als mit *Lamarckiana* zeigte, war sie also stark patroklin.

Von F_2 hatte ich 1911 sechs Individuen. Fünf von diesen stimmten wenigstens zum größten Teil mit den F_1 -Individuen über-

ein, eines dagegen wich in bezug auf die Größe der Blüten von den anderen bedeutend ab. Tafel 4 illustriert dieses, indem sie den Blütenstand dieses Individuums zusammen mit einem Individuum von der durchschnittlichen Blütengröße der F_2 -Pflanzen zeigt. Die Blüten des betreffenden Individuums sind so groß, daß sie sich mehr denen der *Lamarckiana* als denen der Schwesterpflanzen und der F_1 -Generation nähern. Eigentümlich war es auch, daß dieser Unterschied der Blütengröße gegen Ende der Entwicklungsperiode nicht ausgeglichen wurde, sondern vielmehr zunahm. Es machte den Eindruck, als ob das Zurückgehen der Blütengröße (Erbe von *biennis*) Hand in Hand mit dem Zurückdrängen der Vitalität der Pflanze eine Schwächung erführe. Es scheint mir fast unmöglich, diese frappant große Abweichung als eine Somationsvariation zu betrachten. Denn die Somationsvariation bewegt sich innerhalb von *biennis* und *Lamarckiana* bei gleichzeitig blühenden und denselben Raumverhältnissen ausgesetzten Exemplaren in weit engeren Grenzen. Ich glaube daher, daß wir es bei F_2 mit einer Spaltung der Blütengröße zu tun haben. Auch die Längenverhältnisse zwischen Staubfäden und Griffeln waren bei dem betreffenden abweichenden Individuum zugunsten der *Lamarckiana* verschoben.

Die hier erwähnte Kreuzung ist sowohl von DE VRIES als MAC DOUGAL gemacht und beschrieben worden. DE VRIES sagt [202 a, S. 31], daß F_1 so stark patrokin ist, daß sie *biennis* zum Verwechseln ähnlich ist. Sein Bastard näherte sich also dem Vater noch mehr als der meinige. Ein stark abweichendes Resultat hat MAC DOUGAL bekommen (134). Er erhielt nämlich schon in F_1 auf 33 Individuen vier deutlich verschiedene, nicht transgredierende Typen, welche sogar bereits im Rosettenstadium unterschieden werden konnten.

Die Versuche von MAC DOUGAL stimmen also nicht in F_1 mit denen von DE VRIES überein, und aus den meinigen scheint es hervorzugehen, daß F_2 nicht einheitlich ist, sondern daß hier eine Spaltung vorliegt. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß dieser Umstand eine Auffassung, welche die Kreuzung *Lamarckiana* $\times$ *biennis* als einen konstanten Bastard hinstellt, sehr abenteuerlich macht.

Was die Kreuzung *O. biennis* ♀ $\times$ *Lamarckiana* ♂ (oder eine Mutante der letzteren), also die reziproke Kreuzung zu der von mir ausgeführten, betrifft, so hat HONING beim Studium der in derselben auftretenden *laeta*- und *velutina*-Typen mehrere Tatsachen konstatiert, die dafür sprechen, daß man auch hier mit komplizierteren Verhältnissen zu tun hat, als DE VRIES annimmt. So fand HONING, daß

der aus *biennis* $\times$ *rubrinervis* entstandene *laeta*-Typus sich nicht in den folgenden Generationen konstant verhielt, sondern daß die erste, dritte und vierte Generation so verschieden waren, daß „kein aufmerksamer Beobachter sie verwechseln konnte“. Die *rubrinervis*-Eigenschaften traten in verstärktem Grade auf; die Pflanzen der dritten Generation hatten schmalere Blätter als *rubrinervis*, diejenigen der vierten Generation brüchigere Zweige. In der dritten Generation „war von der Mutterpflanze *O. biennis* nicht mehr herauszufinden“, und die Pflanzen der vierten Generation „sahen nicht mehr wie *laeta* aus“.

Auch konnte HONING das von DE VRIES konstatierte Verhältnis, daß *laeta* und *velutina* in gleicher Anzahl auftreten, nicht bestätigen.

Auch in bezug auf andere Spezieskreuzungen innerhalb *Oenothera* scheint mir die Auffassung von DE VRIES nicht den Tatsachen zu entsprechen. So berichtet z. B. BAUR [8, S. 219], daß er bei der Kreuzung von wild wachsenden Individuen der *O. biennis* und *O. muricata* unter einer großen Anzahl von aufgezogenen Individuen keine einheitliche F_2 erhielt, während DE VRIES denselben Bastard in vier Generationen konstant gefunden hat.

Es ist also wohl unzweifelhaft, daß die Auffassung von DE VRIES, die Speziesbastarden innerhalb *Oenothera* seien konstant, zum mindestens keine allgemeine Gültigkeit besitzt. Es ist im Gegenteil möglich, daß die von DE VRIES verfochtene Konstanz nur eine Durchschnittskonstanz ist, aus dem Grunde nämlich, weil die Differenzen zwischen den Arten zum größten Teil quantitativer Natur sind, weshalb auch die Spaltung eine rein graduelle wird.

Seitdem TINE TAMMES in ihren Untersuchungen über Flachbastarde nachgewiesen hat, daß die Variationskurve der Bastardindividuen in den folgenden Generationen sich erweitert, so daß einzelne Individuen sogar die Elterntypen repräsentieren können, — eine Tatsache, welche unter Annahme intermediärer Vererbung unbegreiflich wäre —, seitdem läßt sich eine solche Auffassung nicht mehr kurzerhand zurückweisen, wie dieses GROSS getan hat.

Ist es nun so, daß die Bastarde *Lamarckiana* $\times$ *biennis* und *muricata* $\times$ *biennis* wirklich spalten, so haben auch nicht die Resultate, welche DE VRIES bei seinen letzten Versuchen über doppelreziproke Bastarde erhalten hat, allgemeine Gültigkeit. DE VRIES hat zu zeigen versucht, daß bei einer Kreuzung zwischen zwei reziproken Bastarden, wie z. B. [*muricata* ♀ $\times$ *biennis* ♂] ♀ $\times$ [*biennis* ♀ $\times$ *muricata* ♂] ♂ das „zentrale“ der Großeltern ausgeschaltet wird, in diesem Falle also *biennis*. Aus der obigen Kreuzung erhielt er nämlich nur reine

muricata und die entgegengesetzte, d. h. [*biennis* ♀ × *muricata* ♂] ♀ × [*muricata* ♀ × *biennis* ♂] ♂ gab *biennis* wieder. Diese Versuche, meint DE VRIES, zeigen, daß die Eigenschaften des Großvaters nicht durch die Mutter und diejenige der Großmutter nicht durch den Vater auf die Enkel vererbt werden können. Indessen betont DE VRIES selbst, dies sei nicht für alle Eigenschaften gültig. Er sagt ferner, daß nur ein gewisses Eizellenbild und ein gewisses Pollenbild der Arten vererbt wird. Gilt es aber nicht für alle Eigenschaften, so wird man wohl auch nicht die reinen Stammeltern wieder erhalten, und damit kompliziert sich ja die Sache mehr, als DE VRIES mit seinem Schema angibt. Und spalten schon die einfachen Bastarde, so können selbstverständlich auch nicht die Doppelbastarde einheitlich und den Eltern gleich werden¹⁾.

Auch den Bastard *gigas* × *Lamarckiana* habe ich in meinen Kulturen aufgezogen, vorläufig nur in F₁. Ich habe schon oben (S. 180—181) die diesbezüglichen Versuche von DE VRIES erwähnt. Er fand die Kreuzung in F₁ fast ganz *gigas*-ähnlich, von dieser ohne eingehenderem Vergleich kaum unterschiedlich. Ohne Zweifel hat DE VRIES bei der Bastardierung eine weißnervige *Lamarckiana* angewandt; daß dann die speziellen *gigas*-Eigenschaften dominieren, ist ja zu erwarten, weil sie denen von *Lamarckiana* gegenüber positiv sind. Mein *gigas*-Bastard ist indessen von besonderem Interesse, weil er zeigt, daß der Bastard sehr verschieden ausfallen kann, je nach der Beschaffenheit der *Lamarckiana*-Pflanze, mit welcher die Kreuzung gemacht wird. Ich wandte als Vaterpflanze eine rotnervige *Lamarckiana* an, also eine, welche einen bei *gigas* fehlenden Faktor enthielt. Es

¹⁾ GIGLIO-TOS hat, schon bevor DE VRIES diese Resultate veröffentlichte, einige „rationelle Hybridengesetze“ aufgestellt, nach welchen Artbastarde von intermediärer Vererbung charakterisiert würden und reziproke Kreuzungen unter den Bastarden zu einem der beiden Elterntypen zurückkehren würden. Eine glänzende Bestätigung dieser Hybridengesetze findet er gerade in den referierten *Oenothera*-Versuchen von DE VRIES, da aber dieselben nicht einwandfrei sind, und außerdem verschiedene Tatsachen vorliegen, welche auch bei den Artbastarden unbestreitbar Spaltung zeigen*), dürften diese Hybridengesetze sehr fraglich sein. GIGLIO-TOS meint, daß aus dem Barstarde *O. biennis* × *muricata* in F₂ die Spaltung 3 : 1 entstehen sollte, und daß die beiden Elterntypen wieder rein hervorgehen sollten, falls MENDEL-Vererbung vorläge. Da aber alle bis jetzt analysierte Artkreuzungen gezeigt haben, daß auch nahe verwandte Arten in einer beträchtlichen Anzahl von quantitativen und qualitativen Erbeinheiten differieren, ist es wohl voreilig, für eine derartige Kreuzung monohybride Spaltung vorauszusetzen, und, wenn eine solche nicht eintritt, zu behaupten, daß es sich um MENDEL-Vererbung nicht handelt.

*) Siehe betreffs dieser Frage BAURS ausführliche Erörterung (8, Vorlesung XII).

zeigte sich, daß dieser dominant war, der Bastard wurde rotnervig und dadurch von *gigas* scharf unterschieden. Aber nicht genug damit. Das Einführen des Farbenfaktors hatte auch auf die Verästelung [welche bei *gigas* stark unterdrückt ist] Einfluß, so daß der Bastard gänzlich den Verästelungstypus von *Lamarckiana* bekam, d. h. viele

Textfig. 36. Der Bastard *gigas* $\times$ *Lamarckiana*.

und kräftige Nebenäste hatte. Daneben wurden auch die speziellen *gigas*-Eigenschaften unterdrückt, so daß er in bezug auf diese zwischen den Eltern intermediär wurde. Die Folge dieser Veränderungen war, daß der Bastard *gigas* $\times$ *Lamarckiana* (rotnervig) auf eine schlagende Weise Komb. 7 ähnlich wurde [vgl. Textfig. 36 und Text-

fig. 27, rechts]. Es ist vorher erwähnt [S. 164], daß Komb. 7 gewisse weißnervige Individuen abspaltet und daß diese *gigas* sehr ähnlich wurden. Hier haben wir den umgekehrten Prozeß. Wir führten durch Kreuzung mit einer rotnervigen *Lamarckiana* den Faktor für Rotnervigkeit in *gigas* ein, und erhielten den für Komb. 7 charakteristischen Typus. Derselbe Kombinationstypus kann also sowohl als eine direkte Mutante aus *Lamarckiana*, als auch als ein Bastard erhalten werden, ein Umstand, welcher noch mehr für die Auffassung spricht, daß die Mutation eine Neukombinationserscheinung ist.

Schließlich will ich einige Dominanzverhältnisse in bezug auf die Größe der Blütenkrone, welche ich bei den Barstarden Komb. 7 $\times$ *biennis* und *Lamarckiana* $\times$ Komb. 7 beobachtet habe, erwähnen. Komb. 7 ist von allen die großblütigste. Die Länge der Kronenblätter ist bei derselben, wenn die Pflanzen frei wachsen, in einjährigen Kulturen 50—55 mm, in zweijährigen bis 65—70 mm. Zwischen Komb. 7 und *Lamarckiana* gibt es bezüglich der Blütengröße einen bedeutenden Unterschied, und doch ist meine *Lamarckiana*-Rasse verhältnismäßig großblütig. Die Länge der Kronblätter derselben ist nämlich in einjährigen Kulturen 40—50 mm, in zweijährigen 55 bis 60 mm. Der von mir gezüchtete *biennis*-Typus gehörte einer kleinblütigen Rasse an, nicht der großblütigen „europäischen *biennis*“. Die Kronblätter desselben wurden nicht gemessen, doch überstieg ihre Länge sicher nicht 20 mm.

Bei der Kreuzung von *Lamarckiana* $\times$ Komb. 7, wo beide Eltern großblütig waren und der eine ein Abkömmling von dem anderen, zeigte es sich, daß die großen Blüten fast vollständig dominierten. F_1 hatte Blüten, die fast ebenso groß wie die von Komb. 7 waren. Als aber dasselbe großblütige Individuum von Komb. 7 mit *biennis* gekreuzt wurde, kehrte sich das Dominanzverhältnis völlig um: die kleinen Blüten von *biennis* dominierten fast vollständig über Komb. 7. Über *Lamarckiana* dominieren sie ja auch, wie bei der Besprechung der Kreuzung von *Lamarckiana* $\times$ *biennis* erwähnt wurde. Gesetzt, daß die Dominanz ein Ausdruck des Vorhandenseins der größten Anzahl positiver Einheiten ist — was bei einer quantitativen Variation wohl am nächsten liegt —, so würde der Umstand, daß die größeren Blüten von Komb. 7 über die von *Lamarckiana* dominieren, gut mit der für den Riesentypus gemachten Annahme übereinstimmen, daß derselbe von einer Kumulation positiver Größeneinheiten aufgebaut wird. Daß die Kleinblütigkeit bei *O. biennis* auf Fehlen positiver

Größeneinheiten beruht, kann man dagegen nicht annehmen, da sie ja über die beiden großblütigen Typen dominiert. Wir haben es offenbar hier mit ein oder mehreren Einheiten zu tun, welche einen sichtbaren Einfluß der positiven Einheiten verhindern, also mit solchen Einheiten, welche als Hemmungsfaktoren bezeichnet werden.

Nach all dem zu urteilen, würde also die unansehnliche *O. biennis* in bezug auf die Blütengröße positive (wenn auch hemmend wirkende) Einheiten enthalten, welche den prangenden stattlichen *Lamarckiana* und Komb. 7 fehlten. Dies ist wieder eines zu den vielen in den letzten Jahren gefundenen Beispielen, daß eine reichere morphologische Differenzierung nicht immer Hand in Hand mit dem Vorhandensein einer größeren Anzahl positiver Einheiten geht. Dieses hat HAGEDOORN in einer anregenden Abhandlung besonders betont, und NILSSON-EHLE hat mit vollkommen bindenden Beweisen festgestellt, daß die *Avena fatua*-Charaktere, welche sich morphologisch betrachtet aus *Avena sativa* progressiv entwickeln, auf dem Fehlen eines Faktors beruhen, welcher bei seinem Vorhandensein eine größere Differenzierung (in morphologischer Hinsicht) hindert.

Hiermit habe ich die Mitteilungen über meine eigenen Versuche und Beobachtungen der Variabilität bei *O. Lamarckiana* und ihren von mir beobachteten Mutanten beendet. Die daraus zu ziehenden Konsequenzen sind die, daß *O. Lamarckiana* bei eingehender hybridologischer Analyse und strengem Festhalten reiner Linien keine andersgeartete Variabilität besitzt, als andere allogame Pflanzen.

Da dieser Schluß ein ganz anderer ist als der, welcher DE VRIES aus seinen Versuchen gezogen hat, gehe ich auf eine kritische Prüfung derselben über, um zu untersuchen, ob nicht die Ergebnisse, welche er erhalten hat, eine andere Erklärung als die von DE VRIES gegebene gestatten.

IV. Kritik der Versuche von DE VRIES.

Einwendungen gegen die von DE VRIES benutzte experimentelle Methode.

Zuerst will ich meine Anmerkungen gegen seine experimentelle Anordnung zusammenfassen.

Wie vorher hervorgehoben ist, hat er die erbliche Variation, welche wir innerhalb *O. Lamarckiana* haben, übersehen, und

die Stammpflanze der Mutanten als eine Elementarart mit bloßer Somationsvariation betrachtet. Nicht einmal, wenn er von einem Individuum ausgegangen wäre, wären seine Versuche beweisend, denn dieses Individuum könnte in bezug auf eine oder mehrere Eigenschaften heterozygotisch gewesen sein, ja müßte es gewesen sein, weil *O. Lamarckiana* ein obligatorischer Kreuzbefruchter ist, weshalb es fast undenkbar ist, ein Individuum zu erhalten, welches in bezug auf alle Eigenschaften homozygotisch (konstant) ist. Nun ist er indessen in einer Kultur von neun Individuen [*Lamarckiana*-Familie, 202, S. 157], in einer anderen von einer unbestimmten Anzahl [*laevifolia*-Familie, S. 192], in einer dritten von fünf [*lata*-Familie I, S. 202] und in einer vierten von zwei [*lata*-Familie II, S. 204] ausgegangen. In seinen anderen Kulturen ist die Abstammung überhaupt gar keiner Kontrolle unterzogen worden. Für Selbstbestäubung ist zwar in den zur Aussaat erlesenen Pflanzen gesorgt worden, aber die Nachkommenschaft derselben scheint er nicht gesondert gehalten zu haben. In keinem Falle hat also DE VRIES Reinkultur angewandt.

Eine andere wichtige Bemerkung, die man machen kann, ist die, daß DE VRIES in den Kulturen die Mutanten aufgesucht hat. Bei einer solchen Methode ist es ja ganz klar, daß nur die extremen Varianten beobachtet werden, ganz besonders dann, wenn man Kulturen von zehn- und fünfzehntausend Individuen zu durchmustern hat, denn auf diese Anzahl sind die von DE VRIES in gewissen Jahren gestiegen. Daß in einer solchen Kultur partielle Mutanten und jede quantitative, erbliche Variation verschwinden muß, ist selbstverständlich. Da es aber eine Tatsache ist, daß bei quantitativer erblicher Variation gerade die extremsten Typen die sichersten Homozygoten sind, so ist es auch klar, daß eine solche Auslese wie die von DE VRIES die konstanten [oder annähernd konstanten] Formen gibt. In den Kulturen der letzten Jahre fand die Auslese der Mutanten schon im frühen Rosettenstadium statt, und selbstverständlich war dann die Aussicht noch größer, andere Charaktere als die stark ausgeprägten, die in einem gewissen Typus korrelativ verbundenen, zu übersehen. Durch dieses Heraussuchen der extremen Typen und ein nur auf dieselben sich beschränkendes Studium ging indessen die Kontinuität des Studiums verloren. Daß dann auch neue Formen fix und fertig da stehen, ist nicht weiter merkwürdig, und daß ihre Entstehungsweise unerklärlich ist, ist ganz natürlich, wenn man nicht danach geforscht hat, sondern blind der Tatsache nachgegangen ist, daß sie entstehen können.

Ich gehe zu einer Untersuchung der experimentellen Ergebnisse von DE VRIES über.

Die neuen Eigenschaften der Mutanten sind von quantitativer Natur.

Bei einem vergleichenden Studium der Beschreibungen der Mutanten fallen einem mehrere Tatsachen auf, welche eine Andeutung davon geben, daß die Mutanten gar nichts anderes als Neukombinationen, Verstärkungen oder Schwächungen schon in *Lamarckiana* vorhandener Eigenschaften sind. Folgendes Schema, welches ich nach den Beschreibungen der Mutanten von DE VRIES und seinen analytischen Tabellen¹⁾ zusammengestellt habe, dürfte für verschiedene Eigenschaften dieses zeigen. [Nur die Mutanten, wo diese oder jene Eigenschaft in extremem Grad aufgetreten ist, sind erwähnt worden, und je extremer die Variante in bezug auf die betreffende Eigenschaft ist, desto näher ist sie der Plus- oder Minusseite gestellt worden. Wenn die Differenz auch bei *O. Lamarckiana* beobachtet worden ist, ist diese auf beiden Seiten angeführt worden.]

Eigenschaft.	
Plusvarianten	Minusvarianten
Stärke des Stengels.	
<i>gigas</i>	<i>nanella</i>
Buckel an den Blättern.	
<i>lata, gigas, albida, Lamarckiana</i>	<i>Lamarckiana, laevifolia, scintillans</i>
Farbe der Blattfläche.	
<i>gigas, scintillans, Lamarckiana</i>	<i>Lamarckiana, rubrinervis, albida</i>
Farbe der Blattnerven.	
<i>rubrinervis, Lamarckiana</i>	<i>Lamarckiana, gigas, lata, scintillans</i>
Rosettenverästelung.	
<i>oblonga</i>	<i>gigas, rubrinervis</i>
Stengelverästelung.	
<i>rubrinervis, scintillans</i>	<i>gigas, oblonga</i>
Pigmentierung (an Stengel und Knospen).	
<i>rubrinervis</i>	<i>gigas, lata</i>

¹⁾ Die analytischen Tabellen von DE VRIES (202, S. 322—326) geben uns einen sehr guten Einblick in diese Variabilität, und man bekommt aus denselben ebenso bestimmt die Auffassung, daß es sich bei der Mutation um Neukombinationserscheinungen handelt, wie man aus den Beschreibungen der einzelnen Mutanten die Überzeugung gewinnt, daß sie Typen von besonderer Art sind.

Eigenschaft.

Plusvarianten	Minusvarianten
Dicke der Blütenknospen.	
<i>gigas, lata</i>	
Blütengröße.	
<i>gigas</i>	<i>oblonga, sublinearis, scintillans</i>
Pollenmenge.	
	<i>gigas, scintillans, elliptica, lata</i>
Fruchtlänge.	
<i>leptocarpa, elliptica, sublinearis</i>	<i>gigas, lata, scintillans, oblonga</i>

Kaum eine einzige Eigenschaft dürfte man finden, welche mehr als graduell eine Mutante von einer oder mehreren anderen unterscheidet. Allerdings handelt es sich hier nur um Eigenschaften, welche schon bei *O. Lamarckiana* in mehr oder weniger ausgeprägtem Grade beobachtet werden können (also auch nicht morphologisch neue Eigenschaften). Wenn auch dem Scheine nach neue Eigenschaften bei den Mutanten auftraten, bewies das nichts gegen die Annahme, daß die Mutanten Neukombinationen von schon in der Stammart vorhandenen Einheiten sind. Denn wie viele Beispiele überraschender Resultate in bezug auf das Entstehen neuer Eigenschaften bei Bastardierung zwischen Formen mit dem Scheine nach denselben Eigenschaften haben die MENDELschen Forschungen der letzten Jahre geliefert! [Rotblütigkeit aus zwei Weißblütigen, Haarigkeit aus zwei Glatten usw.]

LOTSY faßt seine Erörterung über die Natur der Mutanten in folgender Weise zusammen [116, S. 248]: „Für die Auffassung der Mutanten als analytische Varietäten, d. h. also für die Auffassung, daß *O. Lamarckiana* ein Bastard sei, spricht:

1. Die unbekannte Herkunft dieser Pflanze und die partielle Sterilität ihres Pollens und ihrer Eichen. 2. Wenn wir annehmen, daß DE VRIES die in F_1 der Mutationskreuzungen auftretenden Formen mit Recht als Bastarde betrachtet, daß man zwischen den Bastard-*Lamarckiana* und der von DE VRIES kultivierten *Lamarckiana* nicht unterscheiden kann.

Dagegen spricht: daß wir keine *Oenothera*-Art kennen, welche die Eigenschaften aller Mutanten in sich vereinigt, und deren Kreuzung mit einer anderen Art also die *O. Lamarckiana* liefern könnte.

Dieses Argument wiegt aber nicht schwer, denn einer der beiden Eltern von *Lamarckiana* könnte einen zusammengesetzten Allelomorph,

welcher in Hypallelomorphs auseinanderfällt, besessen haben, so daß die Mutanten je einen oder einige wenige Hypallelomorphs [im letzteren Falle zu einem weniger komplizierten, aber doch zusammengesetzten vereinigt] enthalten.

Summa Summarum bleibt also für einen einwandfreien Nachweis der Mutanten zu beweisen, daß *O. Lamarckiana* kein Barstard ist.“

Ich meine, daß die auf verschiedene Formen von *O. Lamarckiana* verteilten Eigenschaften völlig genügen, um das Mutationsphänomen zu erklären, unabhängig davon, ob *O. Lamarckiana* ein Bastard ist oder nicht ist. Dieses ist nicht vom größten Gewicht, von noch größerer Bedeutung ist, daß wir innerhalb der Art Differenzen haben. In bezug auf die Natur der Mutanten haben aber ohne Zweifel BATESON und LORTSY mit der Behauptung recht, sie seien analytische (und teilweise auch syntetische) Variationen.

Die Konstanz der Mutanten.

Schon vorher habe ich darauf hingewiesen, daß die Mutanten als extreme Kombinationen auch als homozygotisch zu erwarten sind, wenigstens in bezug auf die meisten Eigenschaften. Daß sie es jedoch nicht in bezug auf alle Eigenschaften sind, das zeigt der Umstand, daß gewisse wieder die Stammart geben, andere dagegen andere Mutanten. *Leptocarpa* gibt *nanella*; *nanella* gibt *oblonga*; *oblonga* gibt *albida*, *elliptica* und *rubrinervis*; *scintillans* gibt *Lamarckiana*, *lata*, *nanella* und *oblonga*; *sublinearis* gibt *Lamarckiana*, *lata*, *nanella*, *oblonga*, *albida*, *subovata* und *gigas*. Dieses scheint zu zeigen, daß die Mutanten nicht in allen Eigenschaften konstant sind, sondern spalten. Einige sind in so vielen Einheiten homozygotisch (konstant), daß *Lamarckiana* nicht realisiert werden kann, andere dagegen sind stärker heterozygotisch und können wieder die Stammform geben. Besonders wichtig scheint mir das zu sein, das *scintillans* nur einen gewissen Formenkreis geben kann: *Lamarckiana*, *oblonga*, *lata* und *nanella*, und annäherungsweise in demselben Prozentsatz in aufeinander folgenden Generationen (202, S. 277). Hier haben wir eine deutliche parallele Erscheinung zu der analytischen Variation durch Mendelspaltung. Mit der Produktion einer gewissen Anzahl Formen ist die Variation erschöpft, und diese Formen erhält man in einem gewissen bestimmten Prozentsatz. *Scintillans* scheint also ein stetiges Heterozygotstadium zu repräsentieren, und eine konstante *scintillans*-Individuum hat DE VRIES auch nicht gefunden. — Verschiedene Kulturen lieferten in

verschiedenem Prozentsatz *scintillans*, was nicht merkwürdig ist, da sie aus ganz verschiedenen Pflanzen hervorgegangen sind, und also von verschiedenen, wenn auch morphologisch nicht stärker differierenden Kombinationen von Erbeinheiten sein konnten. Diese aus verschiedenem Ausgangsmaterial erhaltenen *scintillans* lieferten in sehr verschiedenen Prozentsätzen (6—60%) *Lamarckiana*. — Die von *scintillans* abstammenden *Lamarckiana*-Individuen waren im Sinne von DE VRIES konstant, d. h. gaben nicht wieder *scintillans*, lieferten aber dieselbe Mutantenreihe als *scintillans*, d. h. *lata*, *oblonga* und *nanella* (und daneben auch *rubrinervis* und *albida*). Diese *Lamarckiana*-Individuen hatten also eine Neigung, dieselben Formen wie *scintillans* zu bilden, d. h. enthielten immer noch die Einheiten, deren Zusammentreffen die Bildung der erwähnten Mutanten hervorrufen muß.

Die Mutabilität in den verschiedenen Kulturen.

DE VRIES ging in den verschiedenen Kulturen von verschiedenen Individuen aus, und man würde also erwarten, daß gewisse Kombinationen in der einen, aber nicht in der anderen Kultur realisiert werden könnten, während einige der gewöhnlicheren Kombinationen in allen Kulturen stattfinden müßten. Je geringer die Anzahl der Ausgangspflanzen einer Kultur, desto knapper sollte die gelieferte Formenreihe werden.

Um zu sehen, ob es sich so verhält, habe ich die Hauptkulturen von DE VRIES in Tabelle II (S. 198 u. 199) zusammengestellt.

Wie man aus dieser Tabelle ersieht, hat die erste Kultur [die *Lamarckiana*-Familie I] die größte Anzahl Mutanten, und zwar alle die von DE VRIES beschriebenen gegeben. Diese war auch die größte (zirka 50 000 Individuen), und die Anzahl der Ausgangspflanzen betrug neun. In der *Lamarckiana*-Familie II, welche zirka 10 000 Individuen umfaßte, war die Anzahl der Mutanten um fünf geringer und auch die Anzahl der Ausgangspflanzen war eine geringere, — sie betrug nämlich nur sechs. Man könnte ja annehmen, daß dieses darauf beruht, daß die Kultur kleiner als die vorangehende war, dann muß man jedoch einwenden, daß in späteren bedeutend kleineren Kulturen diese fehlenden Mutanten entstanden sind, weshalb es wahrscheinlicher ist, daß die Möglichkeit des Realisierens derselben in denjenigen *Lamarckiana*-Individuen nicht vorhanden war, welche das Ausgangsmaterial dieser Kultur bildeten und welche von einer geringeren Anzahl als die der *Lamarckiana*-Familie I waren.

Betrachten wir nun den *Lamarckiana*-Zweig, welcher zu der *laevifolia*-Familie gehört [und welcher aus *laevifolia* nach freier Befruchtung mit *Lamarckiana* hervorgegangen ist], so finden wir die Anzahl der Mutanten weiter reduziert, und ferner ist bemerkenswert, daß eine der selteneren (*spathulata*), die es in der *Lamarckiana*-Familie II nicht gab, erhalten wurde¹⁾. [Dieser Zweig wurde aber nur während eines Jahres beobachtet.] Der *laevifolia*-Zweig dieser Familie gibt nur drei Mutanten und der *rubrinervis*-Zweig nur zwei.

Ein großes Interesse bietet ein Vergleich zwischen den beiden *lata*-Familien. Die *lata*-Familie I gibt neun Mutanten, die *lata*-Familie II nur drei. Da *lata* rein ♀ ist, ist sie mit *Lamarckiana* bestäubt worden. In der Familie I wurden fünf *lata*-Pflanzen mit Pollen von — wie es scheint — mehreren *Lamarckiana*-Pflanzen bestäubt²⁾. In der Familie II wurden zwei *lata*-Pflanzen mit Pollen von wenigstens nicht mehr als drei *Lamarckiana*-Pflanzen bestäubt [weil DE VRIES in dem Jahre, wo die Kreuzung ausgeführt wurde, in seinem Garten nicht mehr als drei *Lamarckiana*-Individuen hatte; 202, S. 201]. Es sieht also aus, als ob das Mutationsprozent mit der Annäherung der Versuche an die Reinkultur höchst bedeutend sinke, und dies ist ein Schluß, wozu einen alle oben beschriebenen Versuche von DE VRIES zwingen. Sie weisen also in dieselbe Richtung wie meine Reinzüchtungsversuche, nämlich daß man beim Ausgang von nur einem Individuum eine begrenzte Anzahl von Mutanten und einigermaßen verschiedene Formenreihen für verschiedene Ausgangsindividuen erhält.

Daß die Mutanten, wie DE VRIES hervorhebt (202, S. 209), weniger als *O. Lamarckiana* mutieren, ist ganz natürlich, wenn sie, wie ich angenommen habe, Kombinationsformen sind, wo eine größere Anzahl differierender Einheiten von *Lamarckiana* gebunden worden sind, wenn ich mich so ausdrücken darf, d. h. ins Homozygotenstadium eingetreten sind.

Das Mutationsprozent.

Wäre die Auffassung richtig, daß die Mutanten Neukombinationen von bereits in *Lamarckiana* vorhandenen Einheiten sind, analytische

¹⁾ Es sieht aus, als ob *O. albida* und *O. oblonga* in dieser Familie fehlten. Daß sie nicht erwähnt werden, beruht aber darauf, daß während der Jahre, wo diese Familie beobachtet wurde, keine Notizen über sie gemacht wurden.

²⁾ DE VRIES sagt hiervon [202, S. 196]: „Ich ließ sie 1887 von den Nachtkerzen-Pflanzen befruchten, welche aus derselben Samenprobe entstanden waren.“

Tabell

Die Häufigkeit der Mutanten in den verschiedenen

	<i>gigas</i>	<i>albida</i>	<i>oblonga</i>	<i>rubrinervis</i>	<i>nanella</i>
Die <i>Lamarckiana</i> -Fam. I	1	56	350	32	158
Die <i>Lamarckiana</i> -Fam. II	—	256	123	9	146
<i>Lam.</i> -Zweig der <i>Lævifolia</i> -Fam. . . .	—	—	—	2	12
<i>Lævif.</i> -Zweig der <i>Lævifolia</i> -Fam. . . .	—	—	—	2	2
<i>Rubrinerv.</i> -Zweig der <i>Lævifolia</i> -Fam. .	—	—	—	—	—
<i>Lata</i> -Fam. I	—	42	7	3	3
<i>Lata</i> Fam. II	—	—	—	—	—

Varietäten sind, so würde man erwarten, daß sie in verschiedenen Prozentsätzen hervorgingen; einige würden gewöhnlicher, andere seltener sein, denn so ist es gerade der Fall bei der analytischen Variation. DE VRIES' Versuche scheinen eine solche Annahme vollkommen zu bestätigen, und er hebt selber diesen Wechsel in der Prozentzahl der Mutanten hervor. So sagt er (202, S. 240): „Die Beobachtungen erstrecken sich nur über sechs Jahre (1895—1900), einen vermutlichen kleinen Abschnitt der ganzen Mutationsperiode. Dennoch scheint mir die Folgerung gestattet, daß die einzelnen neuen Arten wenigstens eine gewisse Zeit lang in konstanten und unter sich wesentlich verschiedenen Zahlenverhältnissen aus der Mutterart hervorgehen.“

Sehen wir auf das Mutationsprozent, so zeigt sich dieses auch ziemlich verschieden für die verschiedenen Mutanten. Für *oblonga* ist es 1 %, für *rubrinervis* 0,1 % und für *gigas* 0,01 %. Es ist indessen zu bemerken, daß diese Zahlen den Gesamtprozentgehalt aller Kulturen ausdrücken. Untersucht man jedoch jede Kultur für sich, so scheint das Mutationsprozent für eine Mutante innerhalb ziemlich weiter Grenzen zu schwanken, also vom Ausgangsmaterial abhängig zu sein.

O. oblonga bildet nun aber eine der Kombinationen, welche am leichtesten aus *Lamarckiana* hervorgehen. Es ist deshalb meiner Meinung nach von besonderer Bedeutung, daß in gewissen Kulturen das Vermögen, *oblonga* zu bilden, beträchtlich herabgesetzt ist. Aus den beiden *Lamarckiana*-Familien, von denen die eine ein Seitenzweig von der anderen war, ist sie, wie DE VRIES angibt, in einem Gesamtprozentatz von 1 % entstanden.

Betrachtet man aber die einzelnen Kulturen, aus denen *O. oblonga* hervorgegangen ist, so findet man, daß das Mutationsprozent sehr

II.

Familien der DE VRIESschen Kulturen.

<i>lata</i>	<i>scintillans</i>	<i>elliptica</i>	<i>leptocarpa</i>	<i>spathulata</i>	<i>sublinearis</i>	<i>subovata</i>	<i>semilata</i>
229	8	× ¹⁾	×	×	×	×	×
171	1	8	2	—	—	—	—
3	—	2	—	2	—	—	—
4	—	5	—	—	—	+	—
2	—	—	5	—	—	—	—
—	1	1	—	—	1	3	1
—	1	2	—	2	—	—	—

schwankend ist (202, S. 241). Die Mutante macht z. B. in der *Lamarckiana*-Familie I 1896 1,7 % aus, in der *Lamarckiana*-Familie II 1895 0,7 %, 1897 1,9 %, in der *lata*-Familie I 1900 0,3 %.

Es ist von nicht geringem Interesse, auch die *oblonga* in der *Lamarckiana*-Familie I zu verfolgen (202, S. 157). Wir sehen nämlich, daß der Prozentsatz ihres Vorkommens durch drei Generationen (1895—1897) hindurch ungefähr derselbe bleibt (1 %), nachher sinkt er 1898 bis zu 0,3 % und 1899 bis zu 0,06 %. Die für diese Kulturen ausgewählten Aussaatpflanzen sind unzweifelhaft solche gewesen, welche — infolge ihrer genetischen Gametenkonstitution — *oblonga* nicht in demselben Prozentsatz wie die in den vorangehenden Jahren gewählten realisieren konnten.

Die Mutante, von der die meisten Pflanzen im Laufe der ganzen Versuchszeit erhalten werden, braucht gar nicht die am häufigsten auftretende zu sein. Denn angenommen, daß eine Mutante in einer Kultur sehr häufig, in einer anderen ziemlich selten vorkommt, so fällt ja doch der Gesamtprozentsatz ihres Vorkommens ziemlich hoch aus. Eine häufig auftretende Mutante ist *O. nanella*. Sie ist in allen drei Familien und in fünf der Zweige entstanden. *Nana*-Formen haben wir ja auch — sowie *alba*-Formen aus Pflanzen mit gefärbten Blüten — in fast allen Pflanzenarten; und gleichwie die *alba*-Formen solche sind, denen eine oder mehrere Farbenkomponenten mangeln, so zeichnen die *nana*-Formen ohne Zweifel diejenigen Individuen aus, die eine oder mehrere Größenkomponenten nicht besitzen, welche zur normalen Größenausbildung als Bedienung nötig sind. Da also die *nana*-Kombination eine allgemeine Erscheinung ist, so wäre auch zu erwarten, daß sie sich bei einem großen Anbau von *Oenothera Lamarckiana*

¹⁾ Die Anzahl wird nicht angegeben, nur daß die betreffende Mutante in dieser Familie auftrat.

in fast allen Kulturen gezeigt hätte, und dies war auch in DE VRIES' Kulturen der Fall. Indes sehen wir auch aus den Resultaten von DE VRIES, daß sie in verschiedenen Kulturen in verschiedenen Prozentsätzen aufgetreten ist, von 3 % bis 0,3 % (202, S. 261). Der höchste Prozentsatz wurde in der *laevifolia*-Familie erhalten. Sowohl *nanella* als auch *laevifolia* werden von DE VRIES für retrogressive Arten angesehen, und sie bezeichnen auch, verglichen mit *Lamarckiana*, unbestreitbar Minusvarianten. Es ist deshalb nicht überraschend, daß die eine Minusvariante eine andere Minusvariante in einem Prozentsatz gibt, der größer ist als der, in welcher sie aus der Stammart entsteht. Denn die Anzahl von Eigenschaftseinheiten ist schon reduziert worden.

Auch *O. lata* und *O. albida* gehen in verschiedenen Kulturen in sehr verschiedenen Prozentsätzen hervor, von 5—0,3 % (202, S. 297) bzw. 9—0,05 % (202, S. 249).

Diese Schwankungen der Prozentsätze widersprechen jedoch keineswegs der Tatsache, daß gewisse Mutanten seltener als andere sind. So ist z. B. in den näher beschriebenen Kulturen *gigas* nur ein einziges Mal (daneben zweimal aus anderen Kulturen) und *scintillans* 14mal erhalten worden, was in diesen Kulturen 0,0013 bzw. 0,0019 % beträgt. Dieses sind aber Maximalzahlen für diese Mutanten.

Der Prozentsatz, in welchem die Mutanten hervorgehen, scheint also zu beweisen, daß gewisse Kombinationen häufiger als andere sind, andererseits aber auch, daß die gewöhnlichsten Kombinationen je nach dem Ausgangsmaterial in sehr schwankenden Prozentsätzen auftreten.

Die Mutationskreuzungen.

Schließlich will ich zu den Resultaten übergehen, welche DE VRIES in seinen Mutationskreuzungen erhalten hat.

Ist es unmöglich, sie in die Gesetze der MENDEL-Spaltung einzuordnen, und ist man berechtigt, sie als einen Kreuzungstypus besonderer Art zu behandeln, wie DE VRIES es getan hat, und wie es auch GATES tut, wenn er sie als einen besonderen Vererbungstypus aufstellt: alternative Vererbung im Gegensatz zur MENDEL-Vererbung? Ich glaube nicht. Das Ergebnis der experimentellen Versuche über Kreuzung von Mutante mit Stammart oder von verschiedenen Mutanten ist das, daß F_1 pleriotyp wird, während sie bei MENDEL-Kreuzungen monotyp sein soll: der Bastard wird nicht intermediär oder einem

der Eltern ähnlich, sondern beide Eltern gehen schon in F_1 hervor¹⁾. Ist die Annahme von DE VRIES richtig, daß die Mutanten nur in einer Eigenschaft (Einheit) von der Stammart abweichen, und besteht ferner seine Annahme zu Recht, daß die phylogenetisch ältere Form dominiert, so muß F_1 eine reine *Lamarckiana* werden und F_2 im Verhältnis von drei *Lamarckiana* zu einer Mutante spalten. Da das nicht eintritt, so meint DE VRIES, das MENDELSche Gesetz habe für Mutationskreuzungen keine Gültigkeit. Indessen ist zu bemerken, daß auch bei einfacher MENDEL-Spaltung in F_1 Pleiotypie erhalten werden kann, so daß beide zur Kreuzung benutzten Formen hervorgehen, wenn die eine derselben nicht konstant, sondern in bezug auf die alternativen Eigenschaften heterozygotisch ist. Ich selbst erhielt ja für alle selbstbestäubten Individuen in bezug auf die Rotnervigkeit schon in F_1 Spaltung. Hierin kommt also nichts der Mutationskreuzung Eigentümliches zum Ausdruck. Die Zahlenverhältnisse aber, welche in F_1 erhalten werden, sind nicht, wie es dann der Fall ist, bestimmt, sondern sehr verwechselnd. Hierin, sowie auch in der Konstanz der in F_1 erhaltenen Typen, haben wir also, wie DE VRIES hervorgehoben hat, eine Abweichung von einer monohybriden MENDEL-Kreuzung. Bei MENDEL-Spaltung ist nur der eine (der rezessive) konstant.

Mit der Annahme von nur einer differierenden Eigenschaft zwischen *O. Lamarckiana* und den Mutanten scheint es mir also nicht möglich, die Mutationskreuzungen in die gewöhnlichen Gesetze der MENDEL-Kreuzung einzuordnen. Anders stellt sich die Sache, wenn wir annehmen — was ich vorhin glaublich zu machen versucht habe —, daß die Mutanten in mehreren Einheiten von *Lamarckiana* differieren.

Gesetzt z. B., daß *O. lata* aus zwei *Lamarckiana*-Individuen mit den Einheiten $AbCd$ und $aBCd$ entstanden ist. Die Kombination $abcd$ muß dann gebildet werden. Nehmen wir nun an, daß *lata* erst dann entsteht, wenn alle diese Einheiten im Homozygotstadium zusammen treffen²⁾. Sobald eine der positiven Einheiten im Homo- oder Heterozygotstadium auftritt, haben wir also eine dem Anscheine nach kon-

¹⁾ Eine Ausnahme hiervon bildet der oben behandelte Bastard *gigas* $\times$ *Lamarckiana*.

²⁾ Ich nehme an, daß *lata* eine absence-Kombination ist, aus dem Grunde, weil sie in F_1 in einem geringeren Prozentsatz als *Lamarckiana* auftritt, weshalb es wahrscheinlich ist, daß *Lamarckiana* die positiven (= dominierenden) Einheiten enthält. Nimmt man an, daß *lata* eine presence-Kombination ist, so muß man auch annehmen, daß die absence-Eigenschaft über die presence-Eigenschaft dominiert, was eine unnötige Komplikation ist.

stante *Lamarckiana*. Die verschiedenen *Lamarckiana*-Pflanzen werden natürlich von sehr verschiedener Natur sein, heterozygotisch und homozygotisch in bezug auf ein oder mehrere Einheiten. Je nachdem nun diese homozygotische, konstante *lata* mit einer *Lamarckiana* gekreuzt wird, welche in bezug auf ein oder mehrere dieser Einheiten heterozygotisch und hinsichtlich der anderen eine absence-Kombination ist (also in den nicht heterozygotischen Einheiten *lata*-Eigenschaften hat)¹⁾, so muß man, wie es folgendes Schema zeigt, in F_1 verschiedene Zahlenverhältnisse erhalten.

1. *Lata*: aa[bbccdd]²⁾ $\times$ *Lamarckiana*: Aa[bbccdd]

Diese Kreuzung liefert folgende differente Gametenkombinationen:

$$\begin{array}{l} a \times A \text{ Lamarckiana} \\ a \times a \text{ lata} \end{array} \left\{ \begin{array}{l} \text{Das Verhältniß zwischen } \textit{Lamarckiana} \text{ und } \textit{lata} \\ 1 : 1 \end{array} \right.$$

2. *Lata*: aabb[ccdd] $\times$ *Lamarckiana*: AaBb[ccdd]

Gametenkombinationen:

$$\begin{array}{l} ab \times AB \\ ab \times Ab \\ ab \times aB \\ ab \times ab \end{array} \left\{ \begin{array}{l} \textit{Lamarckiana} \\ \textit{lata} \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} \text{Verhältniß} \\ 3 : 1 \end{array} \right.$$

3. *Lata*: aabbcc[dd] $\times$ *Lamarckiana*: AaBbCc[dd]

Gametenkombinationen:

$$\begin{array}{l} abc \times ABC \\ abc \times ABc \\ abc \times AbC \\ abc \times aBC \\ abc \times Abc \\ abc \times aBc \\ abc \times abC \\ abc \times abc \end{array} \left\{ \begin{array}{l} \textit{Lamarckiana} \\ \textit{lata} \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} \text{Verhältniß:} \\ 7 : 1 \end{array} \right.$$

4. *Lata*: aabbccdd $\times$ *Lamarckiana*: AaBbCcDd

Gametenkombinationen:

$$\begin{array}{l} abcd \times ABCD \\ abcd \times ABCd \\ abcd \times ABcD \\ abcd \times AbCD \\ abcd \times aBCD \\ abcd \times ABcd \\ abcd \times AbCd \end{array} \left\{ \begin{array}{l} \textit{Lamarckiana} \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} \text{Verhältniß} \\ 15 : 1 \end{array} \right.$$

1) Sobald *lata* mit einer *Lamarckiana* gekreuzt wird, welche in bezug auf eine einzige Einheit eine homozygotische presence-Kombination ist, muß in F_1 lauter *Lamarckiana* entstehen und also keine sichtbare Spaltung eintreten. Auf diese Verhältnisse komme ich noch später zurück (siehe S. 204).

2) Die gemeinsamen Einheiten der verschiedenen Kreuzungen sind eingeklammert. Die spaltenden Einheiten stehen außerhalb der Klammer.

abcd $\times$ AbcD	} <i>Lamarckiana</i>	} Verhältnis:
abcd $\times$ aBCd		
abcd $\times$ aBcD		
abcd $\times$ abCD		
abcd $\times$ Abcd		
abcd $\times$ aBcd		
abcd $\times$ abCd		
abcd $\times$ abcD		
abcd $\times$ abcd		
	<i>lata</i>	15:1

Eine Spaltung in verschiedenen Zahlenverhältnisse muß also in F_1 erhalten werden, mit anderen Worten, die Erbzahl¹⁾ muß schwanken. DE VRIES fand, daß sie für die Kreuzung *lata* $\times$ *Lamarckiana* zwischen 4 und 45 % schwankte, für *Lamarckiana* $\times$ *nanella* zwischen 1 und 48 %. Da im allgemeinen von jeder Kreuzung mehr als 100 Pflanzen aufgezogen wurden, ist es klar, daß „die Erbzahl“, wie DE VRIES sagt, „in viel weiteren Grenzen schwankt, als solches durch Beobachtungs- und Rechnungsfehler möglich ist“. Um diese Schwankung der Erbzahl zu erklären, hat DE VRIES einige Untersuchungen gemacht, welche zeigen, daß die Erbzahl von der individuellen Kraft der Pflanze abhängig ist. Samen aus den unteren kräftigeren Früchten gibt eine höhere Erbzahl als Samen aus den höher oben sitzenden, und eine reichlichere Pollination steigert auch die Erbzahl. Daß dieses jedoch nicht für eine befriedigende Erklärung genügt, betont er indessen ausdrücklich, wenn er sagt (202 a, S. 412): „Meine Versuche über diese höchst wichtigen, aber schwierigen Fragen reichen bei weitem zu einem endgültigen Urteil nicht aus.“

Aber gerade die befriedigende Erklärung hat er abgeschnitten, wenn er sagt (202 a, S. 405): „Die Erbzahlen der einzelnen Versuchsreihen habe ich in obiger Tabelle derart gruppiert, daß man auf den ersten Blick sieht, daß sie regellos über die verschiedenen Kreuzungen verteilt sind. Es ergibt sich daraus, daß die Erbzahl der *O. lata* unabhängig ist von der Natur des Vaters, vorausgesetzt, daß dieser eine *O. Lamarckiana* oder eine von dieser abgeleitete Art ist²⁾.“

Daß indessen die Schwankungen der Erbzahl in den verschiedenen Kreuzungen davon abhängig sind, daß die in den verschiedenen Fällen angewandten *Lamarckiana*-Individuen in bezug auf die Erbeinheiten

¹⁾ Hiermit meint DE VRIES den Prozentsatz von Mutanten, welchen die Mutationskreuzungen in F_1 liefern.

²⁾ Bei DE VRIES gesperrt gedruckt.

von verschiedener Konstitution gewesen sind, ist höchst wahrscheinlich, und hierin liegt wohl eine mögliche Erklärung der auffallend großen Schwankungen der Erbzahlen.

Ist diese Erklärung richtig, so ist es doch immerhin eigentümlich, daß DE VRIES stets in seinen Mutationskreuzungen zufällig von solchen *Lamarckiana*-Pflanzen ausgegangen ist, welche in bezug auf ein oder mehrere positive Einheiten heterozygotisch waren. Denn sobald bei der Kreuzung ein Individuum angewandt wird, welches in bezug auf nur eine einzige der positiven Einheiten homozygotisch ist, so muß in F_1 lauter *Lamarckiana* erhalten werden. Dieser Fall ist in der Tat bei einer Kreuzung von *Lamarckiana* $\times$ *nanella* eingetreten. Unter 298 F_1 -Individuen waren alle ohne Ausnahme *Lamarckiana*. Aber nur in diesem Falle. In all den zahlreichen anderen Kreuzungen von *nanella* und *lata* mit *Lamarckiana* ist in F_1 Spaltung eingetreten. Meine Annahmen erklären also wohl die Pleiotypie in F_1 und auch wie die Schwankungen möglich sind, aber nicht die Regelmäßigkeit der Pleiotypie.

Die Annahmen, die ich hier gemacht habe, gründen sich auf die Angaben von DE VRIES, daß nur Individuen von reinem Mutantentypus und reinem *Lamarckiana*-Typus die F_1 -Generationen der Mutationskreuzungen bildeten. GATES hat indessen bei derselben Kreuzung, die DE VRIES am häufigsten angebaut hat, nämlich der Kreuzung *lata* $\times$ *Lamarckiana*, andere Erfahrungen gemacht. Von den 15 Individuen, welche er in F_1 erhielt, sagt er (47, S. 83): „Ten conformed more or less completely¹⁾ to the characters of the pollen parent and four to the *lata*-type. One plant, however, differed markedly from either of these forms, and was nearly a “mosaic” hybrid¹⁾, i. e., in some characters it resembled one parent and in some characters the other parent“.

Die Spaltung in seiner kleinen Kultur zeigt, wie aus dem Obigen hervorgeht, höchst bedeutende Abweichungen von DE VRIES' Resultaten, obschon sein Versuchsmaterial von DE VRIES herstammte. Dasselbe Verhältnis findet sich bei der Mutationskreuzung *O. Lamarckiana* $\times$ *rubrinervis*. Nach DE VRIES gibt diese wieder die beiden Elterntypen, nach HONING bekommt man zwei Typen: der eine ruft den Eindruck einer *Lamarckiana* hervor, stimmt aber nicht bezüglich der Blattbreite mit „nicht gekreuzter *Lamarckiana*“ überein, der andere ist aber keine *rubrinervis*, sondern stimmt mit der Mutante *blanda* von SCHOUTEN überein.

¹⁾ Von mir gesperrt gedruckt.

Bevor weitere experimentelle Tatsachen vorliegen, ist es also unmöglich, eine volle Klarheit in den Mutationskreuzungen zu erhalten. Daß man indessen von vornherein mit der Voraussetzung an sie herangeht, sie ließen sich nicht in die Spaltungsgesetze einordnen, wie DE VRIES und GATES es tun, scheint mir nicht richtig.

Eine Konsequenz meiner Erklärung der Mutationskreuzungen ist die, daß die in F_1 erhaltenen *Lamarckiana*-Individuen nicht konstant sind, sondern wieder die Mutanten geben müssen, verschiedene Individuen in verschiedenen Prozentsätzen. Die Gametenkombination $abcd \times abcd$ muß *Lamarckiana* und Mutante im Zahlenverhältnis von 3 : 1 geben, eine Kombination $ABCD \times abcd$ im Verhältnis von 255 : 1 usw. Die Untersuchungen von DE VRIES über diesen Punkt können keinesfalls das beweisen, was er behauptet, nämlich, daß die in F_1 erhaltenen *Lamarckiana*-Individuen konstant seien. Nur 21 Individuen aus verschiedenen Kreuzungen sind untersucht worden, und ein Teil derselben spaltet einen kleinen Prozentsatz von gerade der Mutante ab, welche bei der Bastardierung angewandt worden war. Da indessen der Prozentsatz das Mutationsprozent der betreffenden Mutante nicht übertrifft, so betrachtet DE VRIES dieses Auftreten der Mutante in F_2 nicht als eine Bastardenspaltung, sondern als eine Mutation. Nur in zwei Fällen waren die *Lamarckiana*-Individuen der F_1 vollkommen konstant, und zwar gerade dann, wenn nur zwei Individuen in F_2 verfolgt und eine kleine Anzahl Pflanzen aufgezogen wurden. Wenn mehrere F_1 -Individuen untersucht und eine große Anzahl Pflanzen ihrer Nachkommenschaft aufgezogen wurden, war immer die bei der Kreuzung angewandte Mutante abgespaltet worden. Bei der Selbstbestäubung von fünf *Lamarckiana*-Individuen der F_1 -Generation aus der Kreuzung *Lamarckiana* $\times$ *nanella*, wurden in F_2 1068 Pflanzen erhalten. Fünf von diesen waren *nanella*. Bei der Selbstbestäubung von sieben Pflanzen der F_1 -Generation aus der Kreuzung *lata* $\times$ *nanella* wurden unter 1706 Individuen 12 *nanella* und eine *lata* erhalten. Man kann also nicht behaupten, daß die Untersuchungen von DE VRIES über die F_2 -Generation der *Lamarckiana*-Individuen aus Mutationskreuzungen (die gekreuzte *Lamarckiana*) zeigen, daß diese Generation konstant sei, da gerade die bei der Kreuzung angewandte Mutante abgespaltet wird¹⁾. Von großem Interesse würde eine Untersuchung der *Lamarckiana*-Individuen aus Mu-

¹⁾ ISABEL MC CRACKEN (137) hat Kreuzungen zwischen zwei diskontinuierlich verschiedenen Farbenformen von *Lina lapponica* vorgenommen, die in ihrer Nachkommenschaft an die Mutationskreuzungen frappant erinnern. Die eine Form hatte

tationskreuzungen mit extrem hohen Erbzahlen für die Mutante gewesen sein, weil die Mutante dabei wahrscheinlich in einem großen Prozentsatz hervorgegangen wäre.

Eine Frage, die in Zusammenhang mit den Mutationskreuzungen steht, ist die nach der Natur der Doppelmутanten. Aus den Kreuzungen *lata* $\times$ *nanella* und *scintillans* $\times$ *nanella* wurden in seltenen Fällen die Kombinationen *lata-nanella* und *scintillans-nanella*, d. h. Kombinationen der Eigenschaften der beiden Mutanten, erhalten. *Rubrinervis* $\times$ *nanella* gab im Unterschied zu übrigen Mutationskreuzungen F_1 monotypisch; in F_2 wurden *rubrinervis*, *nanella* und *Lamarckiana* in ziemlich schwankenden Prozentsätzen und daneben die Kombination *rubrinervis-nanella* erhalten¹⁾. Die Doppelmутanten scheinen einen neuen Beweis dafür zu liefern, daß wir es hier mit Neukombinationserscheinungen zu tun haben. Werden die Mutanten $WXyz$ und $wxYZ$ miteinander gekreuzt, so muß sowohl $WXYZ$ als auch $wxyz$ erhalten werden, also zwei neue Formen²⁾. Aus den Kreuzungen zweier Mutanten gehen sowohl *Lamarckiana* als auch die Doppelmутante als „neue Formen“ hervor, und dieses scheint mir ganz an die Fälle von Rekombination zu erinnern, welche man z. B. bei *Pisum* und *Latyrus* beobachten kann, wenn bei der Kreuzung zweier Farbenvarietäten Abkömmlinge sowohl mit der Farbe der wilden Art als auch ungefärbte entstehen. Die absence-Kombination ($wxyz$), welche eine Doppelmутante wird, muß konstant werden, da sie ja homozygotisch ist. DE VRIES hat auch gefunden, daß dies für *rubrinervis-nanella* der Fall ist.

Eine Konsequenz dieser Annahme von der Natur der Doppelmутanten ist indessen die, daß *O. Lamarckiana* nicht nur Mutanten,

schwarze, die andere schwarzfleckige Flügeldecken. In F_1 wurden beide Formen erhalten, die schwarzfleckige jedoch in überwiegender Anzahl ($3/4$ oder mehr). Es traf indessen auch ein, daß sämtliche F_1 -Individuen schwarzfleckig waren. Schwarze F_1 -Individuen ergaben bei Kreuzung nur schwarze, während schwarzfleckige F_1 -Individuen bei gegenseitiger Kreuzung nebst schwarzfleckigen auch schwarze lieferten. — Dieses Resultat scheint demjenigen Schema, das ich für die Mutationskreuzungen von *O. Lamarckiana* aufgestellt habe, nahe zu kommen, indem F_1 bisweilen monotypisch und von den F_2 -Formen nur die eine konstant war, wie man dies auch erwarten konnte.

¹⁾ Über diese Mutationskreuzung sagt LORSY (1906, S. 243): „Wie wir sehen, liegt hier keineswegs ein einfaches Mendeln vor, aber doch steckt ‚etwas Mendelndes‘ darin“.

²⁾ Ich nehme an, daß die Mutanten im Verhältnis zu *O. Lamarckiana* absence-Formen sind. Natürlich findet man indessen bei einer Mutante positive Eigenschaften, an denen es einer anderen fehlt.

sondern auch — wenn auch in seltenem Grade — Doppelmutanten erzeugen könne. Daß dies der Fall ist, hat DE VRIES tatsächlich gefunden, indem er direkt aus *O. Lamarckiana* die Doppelmutante *nanella-elliptica* erhalten hat (202, S. 266). Dieses, daß aus der *O. Lamarckiana* dasselbe Produkt erhalten werden kann wie das aus der Kreuzung zweier gewisser Mutanten sich notwendigerweise ergebende, zeigt auf eine schlagende Weise, daß bereits *Lamarckiana* die Eigenschaften enthielt, welche die Doppelmutanten zusammensetzen. Auch die Mutanten können in seiner Deszendenz Doppelmutanten erzeugen, im besonderen *nanella*-Kombinationen. So wird z. B. aus *gigas gigas-nanella*, aus *scintillans scintillans-nanella* erhalten. Ein Bastard von zweien Mutanten kann mehrere derartige Kombinationen geben. *Lata* $\times$ *nanella* hat nämlich *lata-nanella* (202 a, S. 443), *nanella-albida*, *nanella-elliptica* und *nanella-scintillans* (202, S. 266) gegeben. Auch SCHOUTEN hat derartige Doppelmutanten in neuen Kombinationen erhalten: *laevifolia-brevistylis*, *laevifolia-nanella*, *rubrinervis-brevistylis*, *rubrinervis-lata*. Eine besonders eigentümliche Kombination ist die von mir oben beschriebene *gigas 11* (1910), weil sie Eigenschaften von *gigas*, *nanella*, *brevistylis*, *scintillans*, *albida* und *lata* enthält, und Komb. 4 mit Eigenschaften von *rubrinervis*, *scintillans* und *lata*, ja sogar *biennis*.

Daß alle diese Doppelmutanten das Produkt einer Neukombination von schon in *Lamarckiana* und ihren Mutanten vorhandenen Eigenschaften sind, dürfte wohl keinem Zweifel unterliegen. Der Ansicht ist aber DE VRIES nicht. Nur *rubrinervis-nanella* hält er für ein Resultat von MENDEL-Spaltung (202 a, S. 454), alle übrigen *nanella*-Kombinationen betrachtet er als Mutanten (202, S. 265).

Die Ergebnisse, zu welchen DE VRIES bei dem Studium der Mutationskreuzungen gekommen ist, dürften sich also in die MENDELschen Spaltungsgesetze einordnen lassen, wenn auch die Spaltung von komplizierterer Natur ist. Für eine solche Auffassung hat sich bereits LORSY ausgesprochen. Er sagt als Zusammenfassung seiner Erörterung der Mutationskreuzungen (1906, S. 243): „Summa summarum beweisen meines Erachtens die Kreuzungen zwischen zwei Mutanten also nur, daß diese offenbar eine Menge latenter Merkmale kryptomer besitzen, welche bei Gametogenese und nachfolgender Kopulation zutage treten; wie man sich dies aus der Gametogenese zurechtlegen muß, ist noch unbekannt. Sie sind aber keineswegs eine Stütze für die Auffassung der Mutanten als elementare Arten¹⁾.“

¹⁾ Von LORSY gesperrt gedruckt.

Es würde also keinen prinzipiellen Unterschied zwischen Mutationskreuzungen und MENDEL-Kreuzungen geben¹⁾, ebenso wenig wie solcher zwischen konstanten und spaltenden Bastarden besteht, was ich schon vorher bei meinen Untersuchungen über den „konstanten“ Bastard *gigas* $\times$ *Lamarckiana* glaublich zu machen versucht habe. Um nach den Resultaten der Mutationskreuzungen in F_1 zu urteilen, wo *Lamarckiana* im allgemeinen dominiert (d. h. den größten Prozentsatz beträgt), sind auch die progressiven Mutanten von DE VRIES wenigstens zum Teil absence-Kombinationen²⁾ (d. h. Minuskombinationen im Verhältnis zu *Lamarckiana*). Deshalb scheint mir die Bezeichnung „progressive Mutation“ unrichtig. Für *O. gigas*, welche über *Lamarckiana* dominiert, könnte man mit Recht diese Bezeichnung anwenden, insofern als man damit eine Pluskombination meinte. Die Bezeichnungen progressive und retrogressive Mutation werden jedoch ziemlich inhaltslos, wenn sie nicht mehr das Auftreten oder Verschwinden einer Elementareigenschaft (Erbeinheit) bezeichnen sollen.

Eine Menge von Tatsachen aus den experimentellen Untersuchungen von DE VRIES scheinen also für die Richtigkeit derselben Auffassung zu sprechen, zu welcher ich in meinen Experimenten gekommen bin, und zwar, daß wir es in der Mutation bei *O. Lamarckiana* nur mit komplizierten Neukombinationserscheinungen von schon in der Stammart vorhandenen Eigenschaften zu tun haben.

Schlußbemerkungen.

Es dürfte wohl also keinem Zweifel unterliegen, daß sich die Variabilität von *O. Lamarckiana* bei einer hybridologischen Analyse der Art in dieselben allgemeinen Gesetze, welche für andere Gewächse gelten, d. h. die MENDELSchen Spaltungsgesetze, einordnen läßt. Die Variabilität, mit der wir hier zu tun haben, ist sicher nicht anderer

¹⁾ Wenn kein prinzipieller Unterschied zwischen Mutationskreuzungen und MENDEL-Kreuzungen besteht, so ist es natürlich überflüssig, für den Vererbungsmodus der ersteren die Bezeichnung alternative Vererbung — als Gegensatz zu MENDEL-Vererbung — zu gebrauchen, wie GATES sie eingeführt hat. Übrigens scheint mir der Sinn, den GATES in den Ausdruck „alternative Vererbung“ legt, durchaus nicht am Platz, da man ja unter diesem Ausdruck im allgemeinen gerade MENDEL-Vererbung versteht.

²⁾ Betreffs der Auffassung von GATES, nach welcher die Mutanten Verlust-Typen sind, siehe S. 211.

Art als die, welche durch sehr tiefgehende Analyse bei anderen Gewächsen, z. B. *Lathyrus odoratus*, *Antirrhinum majus*, *Pisum sativum*, *Matthiola*, *Mirabilis Jalapa*, *Triticum vulgare*, *Avena sativa*, *Zea Mays*, *Linum* beobachtet worden ist. Die Komplikationen, welche man bei diesen in bezug auf die Spaltung der Farbeigenschaften gefunden hat, haben sich ganz gut in die MENDEL-Spaltung einordnen lassen. Hat man eigentlich etwas anderes als ähnliche Komplikationen auch in bezug auf die Spaltung anderer Eigenschaften zu erwarten? Die MENDELSche Entdeckung, vervollständigt durch die BATESON-PUNNETT-sche „presence and absence hypothesis“, die „Versuche der reinen Linien“ von JOHANNSEN und die Prinzipien von NILSSON-EHLE in bezug auf die Natur der quantitativen erblichen Variation, gibt uns einen ganz neuen Einblick in das Problem der Variation und scheint die Schranken zwischen der diskontinuierlichen und der kontinuierlichen erblichen Variation vollständig niederzulegen. Die Tatsachen, auf welchen die Mutationstheorie aufgebaut worden ist, werden ohne Zweifel die eine nach der anderen fallen, sobald *O. Lamarckiana* einer hybridologischen Analyse nach den MENDELSchen Forschungsprinzipien unterworfen worden ist, sobald man aufgegeben hat, nach konstanten Formen zu suchen und die Aufmerksamkeit ganz und gar den Erbeinheiten und dem Zusammenspiel dieser Einheiten widmet.

Der Umstand, daß wir es bei *O. Lamarckiana* hauptsächlich mit einer quantitativen erblichen Variation zu tun haben, und daß man beim Studium der Variabilität Eigenschaften in allen Teilen der Pflanze berücksichtigt hat, hat bewirkt, daß nur extreme Kombinationen in die Augen gefallen sind, und daß die Natur der Variation rätselhaft geworden ist. Man hat gleichzeitig zu viele Eigenschaften beobachtet, um deren Ursache sehen zu können, und stand nur immer vor der vollbrachten Tatsache: dem stark abweichenden Typus. Und man hat sich damit begnügt, diese Tatsache zu konstatieren, und sein ganzes Bestreben darauf eingerichtet, zu zeigen, daß „etwas Neues“ gebildet worden ist, wie aber dies Neue gebildet worden sei, vorläufig hintangesetzt, schließlich von vornherein für selbstverständlich gehalten, daß die MENDELSche Vererbungstheorie hier keine Gültigkeit habe, sondern andere Erklärungsgründe aufgesucht werden müßten.

Von zwei *Oenothera*-Forschern, nämlich MAC DOUGAL und GATES, sind Erklärungen versucht worden, welche darauf hinauslaufen, zu zeigen, daß wir in der Mutation ein Variationsphänomen *sui generis* haben, und ich will deshalb auf eine nähere Erörterung ihrer Auffassung eingehen.

MAC DOUGAL meint, der Mutationsprozeß sei eine Reaktionserscheinung, hervorgerufen durch die Außenfaktoren oder wenigstens zum großen Teil von diesen beeinflußt (134, S. 32 und 54). Er hat deshalb auch Versuche gemacht, auf künstlichem Wege Mutanten hervorzubringen, und zwar dadurch, daß er Fruchtknoten von *O. Lamarckiana*, *O. biennis* und *Raimannia odorata* mit chemisch und osmotisch wirkenden Stoffen (Zinksulfat, Kalziumnitrat, Zuckerlösung) injizierte und Radiumbestrahlung aussetzte. Von *O. Lamarckiana* sind in dieser Weise keine neuen Mutanten erhalten worden, von *O. biennis* aber eine und von *Raimannia odorata* einige (135, S. 61—64, 132). Diese Resultate beweisen in keinem Fall aber, daß die angewandten chemischen Stoffe diese Mutabilität ausgelöst haben, da MAC DOUGAL nicht untersucht zu haben scheint, ob nicht selbstbestäubte Blüten der injizierten Individuen auch ohne vorherige Injektion dieselben Mutanten geben können. Daß es sich hier nicht um Neubildungen, verursacht durch die angewandten Agentien, handelt, scheint aus dem Grunde wahrscheinlich, weil *O. Lamarckiana*, deren Varianten am besten bekannt sind, keine neuen, sondern nur vorher bekannte Mutanten gab, aber wohl *O. biennis* und *Raimannia odorata*, deren Variabilität weniger untersucht worden ist. Ferner wurden bei der Kalziumnitratbehandlung von *Raimannia odorata* 1905, aber nicht 1906, Resultate erreicht. Es ist möglich, daß dieses einfach auf einem rein genotypischen Unterschiede zwischen dem Individuum von 1905 und dem von 1906 beruhte. Die Gametenkonstitution der im ersten Jahre untersuchten Pflanze kann an und für sich eine solche gewesen sein, daß sie eine Variante realisieren konnte, welche unmöglich aus der Gametenkonstitution des im folgenden Jahre untersuchten Individuums hervorgehen konnte. Diese Auffassung wird dadurch, daß die normalen Abkömmlinge einer 1905 injizierten Kapsel in ihrer Deszendenz Aberranten gaben, um so wahrscheinlicher.

Höchst eigentümlich ist es schließlich — und spricht nicht gerade für MAC DOUGAL's Auffassung von den Aberranten als durch die Agentien ausgelöste Mutanten —, daß so verschiedene Agentien, wie Zinksulfat, Kalziumnitrat, Zuckerlösung, durch Kupfer verunreinigtes, destilliertes Wasser und Radiumbestrahlung dieselbe Mutante auslösen sollten. Weit annehmbarer scheint es mir zu sein, daß wir es hier mit einem Prozeß zu tun haben, welcher unabhängig von den Injektionen vor sich geht und eine parallele Erscheinung zu dem Rekombinationsprozeß bei *O. Lamarckiana* bildet.

In keinem Falle beweisen also die Versuche von MAC DOUGAL, daß die injizierten Stoffe die Aberranten hervorgerufen haben, und die Tatsache, daß eine unter ihnen selbst noch in der fünften Generation alle ihre Eigentümlichkeiten besaß, lassen uns ja in keiner Weise erkennen, in welcher Weise sie gebildet wurde.

Eine andere Auffassung des Mutationsphänomens hat GATES, der eine zytologische Erklärung zu geben versucht (49, S. 27 und nachher in verschiedenen Publikationen). Er ist der Ansicht, daß die Mehrzahl der Mutanten Typen mit einer geringeren Anzahl Eigenschaften als die der Stammart sind. Diese Erscheinung denkt er indessen als eine spontane Verlustmutation, indem er meint, daß eine Keimzelle bei ihrem Entstehen statt von jedem Paar ein Chromosom zu erhalten, von einem Paare zwei Chromosomen erhält, welches zur Folge hat, daß sie von einem anderen Paar gar nichts erhält. Da er nun weiter annimmt, daß die Chromosomen qualitativ different sind (d. h. verschiedene Erbinheiten enthalten), so folgt daraus ohne weiteres, daß eine solche Keimzelle die Fähigkeit verliert, die Gruppe von Eigenschaften auszubilden, welche das verloren gegangene Chromosom enthielt. Also ist GATES der Ansicht, daß Unregelmäßigkeiten in der Verteilung der Chromosomen bei der Bildung der Keimzelle die Ursachen der Entstehung von Varianten mit einer geringeren Anzahl von Eigenschaften als die der Stammart sind. Seine Auffassung unterscheidet sich also prinzipiell von der meinigen, nach welcher keine Unregelmäßigkeiten in der Bildung der Keimzellen stattfinden, wenn die Verlustmutanten gebildet werden, sondern diese als Rezessivkombinationen durch eine Neukombination mendelnder Eigenschaften entstehen. Nur darin, daß die Mutanten Verlusttypen sind, stimmt meine Auffassung mit der seinigen überein.

O. gigas, meint jedoch GATES, ist in einer anderen Weise als die anderen Mutanten entstanden. Indes sucht er auch für ihre Entstehung eine zytologische Basis, indem er meint, daß die doppelte Anzahl von Chromosomen, welche die Art nach den Untersuchungen von LUTZ, GEERTS und ihm selbst enthält (28 statt 14 in den somatischen Zellen), die Ursache des charakteristischen Aussehens derselben ist. Der Ansicht, daß die Habitusänderung des *gigas*-Typus von einer so einfachen Veränderung als einer Verdoppelung der Anzahl der Chromosomen verursacht sein sollte, widersprechen indes nicht nur meine experimentellen Versuche, sondern auch zytologische Tatsachen. So hat GEERTS gefunden, daß der Bastard *gigas* $\times$ *Lamarckiana*, welcher in F_1 eine intermediäre Anzahl von Chromosomen

hat (in den generativen Zellen zehn bis elf Chromosomen, in den vegetativen 21), in F_2 nur 14 Chromosomen (in den vegetativen Zellen) hat, weil von den 21 Chromosomen der F_1 -Pflanzen sieben zerfallen und nur die 14 übrigen Paarung und Separierung unterzogen werden. Doch behielten die F_2 -Pflanzen, welche nichts von der verdoppelten Chromosomenanzahl übrig hatten, ihre *gigas*-Eigenschaften in gleichem Maße wie die F_1 -Pflanzen bei, was, wie GEERTS es betont hat, zeigt, daß die Erklärung der Entstehung des *gigas*-Typus von GATES nicht richtig ist¹⁾.

Wie schon erwähnt, hat GATES eine Mutante erhalten, welche in allen Eigenschaften mit *rubrinervis* übereinstimmt, abgesehen davon, daß sie stärker pigmentiert ist (*O. rubricalyx*, vgl. S. 131). Für die Entstehung dieser Form hält er eine zytologische Erklärung für nicht möglich, sondern meint, daß wir hier ein Beispiel des Auftretens einer neuen dominanten Eigenschaft im Sinne DE VRIES' haben, weil die Pigmenteigenschaft der neuen Form über die *rubrinervis*-Pigmentierung dominiert. Es ist indessen denkbar, daß wir bei verschiedenen *rubrinervis*-Pflanzen verschiedene Einheiten für Infloreszenzpigmentierung haben, gleich wie wir es bei Komb. 7 und wahrscheinlich auch bei *O. Lamarckiana* für die Pigmentierung der Blattnerven haben, und daß diese Einheiten bei Kumulation eine intensivere und mehr verbreitete Pigmentierung geben. *O. rubricalyx* ging allerdings aus einem geselbsteten Individuum hervor, aber GATES erwähnt, daß er in seinen Kulturen mehrere *rubrinervis*-Linien gehabt hat, und Kreuzung zwischen ihnen kann ja in den vorigen Generationen stattgefunden haben²⁾.

1) In seiner letzten Publikation über *O. gigas* (68) sagt jedoch GATES, daß die Verdoppelung der Chromosomenzahl vielleicht nur die primäre Veränderung bei der Entstehung des *gigas*-Typus darstellt. Auch in dieser modifizierten Form ist indessen seine Ansicht unhaltbar, da die Untersuchungen von GEERTS deutlich zeigen, daß die Verdoppelung der Chromosomenzahl gar nichts mit der habituellen Veränderung zu tun hat.

2) Daß es sich um einen Differenzpunkt zwischen *rubricalyx* und *rubrinervis* handelt, zeigt die Tatsache, daß *rubrinervis* in F_1 , F_2 und F_3 aus *rubricalyx* annähernd im Verhältnis von 1 : 3 hervorging. Die ausgespalteten *rubrinervis*-Pflanzen waren konstant. GATES meint, daß wir hier einen Fall haben, der nicht mit der MENDEL-Vererbung übereinstimmt, weil die von ihm untersuchten F_1 - und F_2 -Pflanzen von *rubricalyx* alle spalteten und nicht, wie man erwarten konnte, zu einem Drittel konstant waren (67, S. 361). Da er aber nur zwei F_1 - und drei F_2 -Pflanzen untersucht hat, so scheint mir ein solcher Schluß voreilig. Ferner scheint mir nichts für die Annahme zu sprechen, daß die „presence-absence“-Hypothese hier nicht gelten sollte, wie GATES meint. Die Spaltung geht ja ganz regelrecht, wenn man annimmt, daß *rubricalyx*

Um die Entstehung der Mutanten zu erklären, nimmt also GATES drei verschiedene Prozesse an, was zur Folge hat, daß er den Variationsvorgang als einen unregelmäßigen betrachten muß. Hiervon sagt er selbst (69, S. 602): „Mutation appears therefore, to be not a simple uniform process of splitting but to be result of a condition of instability in the germininal material which is again probably a result of previous crossing, and which leads to various types of departure from the parental race¹⁾.“

Meiner Meinung nach lassen sich die Mutanten sämtlich entweder als Plus- oder Minuskombinationen von schon in *O. Lamarckiana* vorhandenen Eigenschaften erklären. Eine „Instabilität des Keimplasmas“ braucht man nicht anzunehmen, und das ganze Mutationsphänomen dürfte unter einem gemeinsamen Gesichtspunkte: der MENDELschen Neukombination, eingeordnet werden können.

Der Umstand, daß wir es bei *O. Lamarckiana* zum größten Teil mit quantitativen Differenzen zu tun haben, ist meines Erachtens die Ursache gewesen, daß die Natur der Mutanten rätselhaft geworden ist. Hätten wir es mit qualitativen Differenzen in bezug auf eine einzige in die Augen fallende Eigenschaft, z. B. die Blütenfarbe, zu tun gehabt, so würde sicher die ganze Variation, welche sich in derartigen Veränderungen des Habitus wie die der Mutanten äußert, verdunkelt worden sein. Denn wer hätte dann daran gedacht, ob die gelbe, rosa oder rote Blüte größer als gewöhnlich sei oder von einem stärkeren Stengel getragen werde! Und wenn diese Variation beobachtet würde, wer würde wohl der Ansicht sein, daß sie von einer anderen Natur wäre als die, welche man in bezug auf die Blütenfarbe beobachtet hatte!

Es ist indessen ganz natürlich, daß alle experimentellen Versuche mit *O. Lamarckiana* während des seit der Aufstellung der Mutations-theorie vergangenen Dezenniums zum größten Teil die Richtigkeit derselben bestätigt haben. Die *Oenothera*-Forscher haben nämlich ohne Ausnahme die Methode von DE VRIES nachgeahmt: Massen-

zwei Faktoren für Infloreszenzpigmentierung, *rubrinervis* nur einen Faktor für diese Eigenschaft hat. *Rubricalyx* wäre denn als $P_1P_1P_2p_2$ aufzufassen und muß in ihrer Nachkommenschaft $P_1P_1p_2p_2$ im Verhältnis von 1:3 geben, d. h. *rubrinervis*. Daß *rubricalyx* von der Konstitution $P_1P_1P_2P_2$ (konstante *rubricalyx*) nicht erhalten werden kann, dies zu beweisen, sind, wie erwähnt, die Versuche von GATES noch gar zu unvollständig.

¹⁾ Von mir gesperrt.

anbau der Art ohne strenge Reinzucht einzelner Pflanzen durch mehrere Generationen. Die Folge davon war natürlich die, daß unter der großen Menge von Exemplaren nur die ganz extremen Typen in die Augen fielen. Theoretisch hat man vorurteilsfreier auf das Problem gesehen, und die meisten Einwände gegen die Mutationstheorie sind auch von Forschern gemacht, welche sich nicht selbst experimentell mit *Oenothera* beschäftigt haben, und welche deshalb die Variation genau so ansahen wie die der Pflanzenart, mit der sie selber experimentiert hatten.

Die von DE VRIES als Folgerung der Mutationstheorie verfochtene Ansicht, daß keine quantitative Variation erblich ist, hat ohne Zweifel viel dazu beigetragen, die Vorstellung der Diskontinuität der Variation bei *O. Lamarckiana* einzuschärfen. Durch diese Annahme wurde man von der Verpflichtung gelöst, das Ausgangsmaterial zu untersuchen, denn von vornherein hatte man ja festgesetzt, daß dieses eine Elementarart mit nur fluktuierender Somationsvariabilität wäre.

Jetzt muß man sich indessen — mit der Kenntnis, welche wir nach zwölf Jahren MENDEL-Forschung von der Natur der Variation haben — zuerst vergewissern, ob es innerhalb der zu untersuchenden Art Differenzpunkte gibt, seien sie qualitativer oder quantitativer Natur, mögen sie sich als morphologische Eigenschaften nach außen manifestieren oder nicht. Daß wir innerhalb von *O. Lamarckiana* Differenzen in bezug auf mehrere Eigenschaften haben, dürfte keinem Zweifel unterliegen, und von der Regel, daß kreuzbefruchtende Pflanzen sehr variabel sind, bildet sie keine Ausnahme.

Deshalb ist es aber keineswegs notwendig anzunehmen, daß *O. Lamarckiana* von Bastardnatur sein muß. Denn innerhalb der meisten allogamen Arten haben wir eine große Variation und können doch nicht annehmen, daß die kollektive Art (d. h. die LINNE'sche Art) ihren Ursprung aus einer Kreuzung zwischen zwei anderen bekannten Arten hat. Ich will das Beispiel einer Pflanzenart nehmen, welche in bezug auf ihre Variabilität in mancherlei Hinsicht eine parallele Erscheinung zu *O. Lamarckiana* ist, und zwar *Verbascum nigrum*. Die langen Blütenstände und die gelben Blüten geben diesem Gewächs gleich wie *O. Lamarckiana* ein einheitliches Aussehen, und bei einem rein habituellen Studium scheint es keine größere Variabilität zu haben. Dann und wann kann man indessen einen Typus sehen, welcher eine Veränderung des Habitus darstellt. So sieht man zuweilen bis in die Blütenstände hinauf stark verästelte Individuen, ferner solche, deren obere Stengelblätter äußerst dicht

zusammengedrängt sind und allmählich, je mehr sie sich der Blütenstellung nähern, in bezug auf Länge und Größe abnehmen, so daß diese am unteren Teil mit langen und großen Blättern bekleidet wird (*cuspidatum*-Form), schließlich auch weißblütige Formen und *apetala*-Formen, welche von einem höchst frappanten Aussehen sind. Diese Typen würde man natürlich mit demselben Recht als Mutanten bezeichnen können, wie man es mit den Varianten von *O. Lamarckiana* getan hat, denn sie entstehen plötzlich und sind distinkte Typen. Untersucht man indessen die übrigen auf den ersten Blick einheitlich scheinenden Individuen, so wird man bald finden, daß in allen Eigenschaften der Pflanze eine sehr starke Variabilität herrscht; Differenzen in der Höhe und Stärke des Stengels, der Verästelung, in Blattform und Blattfarbe, der Entwicklung der Blütenstände, der Ährenlänge, gedrängtem Zusammentreten der Blüten, der Kronengröße, Haarigkeit der Staubfäden usw. Ohne Zweifel haben wir es hier gleich wie bei *O. Lamarckiana* mit einer quantitativen, erblichen Variation zu tun, welche sich bei Kumulation in einer gewissen Anzahl Eigenschaften kundgibt und plötzlich im Auftreten eines distinkten Typus (Mutation) zeigt. Ich habe dieses Beispiel angeführt um zu zeigen, daß wir es innerhalb anderer kreuzbefruchtenden Pflanzenarten mit derselben Erscheinung wie bei der Mutationsfähigkeit von *O. Lamarckiana* zu tun haben, ohne daß wir deshalb sagen können, daß es sich um Bastarde handelt.

Trotz obiger Feststellungen will ich es doch nicht von der Hand weisen, daß *O. Lamarckiana* ihren Ursprung aus einer Kreuzung zwischen zwei anderen *Oenothera*-Arten haben kann. Und dieses um so weniger, weil die äußerst interessanten Bastardierungsversuche zwischen verschiedenen *Oenothera*-Arten von DAVIS uns schon ohnehin in diese Richtung zu weisen scheinen. Bei Kreuzung von *O. biennis* mit *O. grandiflora* hat er eine pleiotypische F_1 erhalten. In einer Kreuzung wurde ein Individuum erhalten, welches gleich wie bei *O. Lamarckiana* die Seitenäste längs des Stengels verteilt hatte; die beiden Eltern verästeln sich an der Rosette. In einer anderen Kreuzung wurden vier Individuen erhalten, welche in bezug auf die buckligen Blätter mit *Lamarckiana* übereinstimmten, wodurch sie von den beiden Eltern, welche glatte Blätter haben, abwichen. Die Mehrzahl der Bastarde hatte außerdem Blüten von *Lamarckiana*-Aussehen und zwei hatten Infloreszenzen und Blüten so ähnlich denen gewisser *Lamarckiana*-Individuen, daß sie in allen wesentlichen Eigenschaften mit diesen übereinstimmten. Wie man sieht, zeigen bei dieser Bastardierung die

Bastardindividuen in F_1 Eigenschaften, welche von denen der beiden Eltern abweichen und mit denen von *Lamarckiana* übereinstimmen. Diese sind zwar auf verschiedene Individuen verteilt, so daß kein *Lamarckiana*-Individuum entsteht; interessant ist aber in jedem Falle, daß *Lamarckiana*-Eigenschaften bei Bastardierung anderer *Oenothera*-Arten hervorgehen können. DAVIS hat auch F_2 von der betreffenden Kreuzung aufgezogen, und die Variabilität war hier größer als in F_1 . Er hat jedoch kein Individuum erhalten, welches mehr als die in F_1 *Lamarckiana* ähnelte. Ist es wirklich so, daß *O. Lamarckiana* als ein Produkt einer Kreuzung zwischen zwei anderen *Oenothera*-Arten¹⁾ entstanden ist, so haben wir hiermit auch die einfachste Erklärung darüber, daß es innerhalb ihrer Differenzpunkte gibt.

Mit der Erörterung des Mutationsproblems, welche ich hier vorgenommen habe, habe ich zu zeigen versucht, daß die Variabilität bei *O. Lamarckiana* nicht länger als eine Erscheinung ganz eigener Art betrachtet werden darf, d. h. daß sie keine andere als die bei anderen Pflanzenarten ist. Unterwirft man die Art einer eingehenden hybridologischen Analyse, so wird es sich sicher mehr und mehr bestätigen, daß die Erklärung der Entstehung der Mutanten, welche die Mutationstheorie nicht hat geben können, im Zusammenspiel der Erbeinheiten zu finden sei. Das, was ich in der Hauptsache gewollt habe, ist eine Wiederbelebung der kritischen Betrachtungsweise der DE VRIESschen Mutationstheorie, die JOST in folgenden Worten treffend ausgedrückt hat: „Wir haben durch DE VRIES wohl eine ‚Mutationstheorie‘, aber es fehlt noch gänzlich die Theorie der Mutation.“ Und ich habe zeigen wollen, daß die bei *O. Lamarckiana* auftretende Mutation vielleicht keiner eigenen Theorie bedarf, sondern sich zwanglos in die MENDELschen Spaltungsgesetze einreihen läßt.

Zusammenfassung.

1. Die Einwände, welche gegen die von DE VRIES aufgestellte Erklärung der Mutation von *O. Lamarckiana* ausgesprochen worden sind, nach welcher eine Anzahl von Mutanten Arten mit neuen progressiven Eigenschaften repräsentieren, haben sich hauptsächlich auf

¹⁾ GATES verwirft die Annahme, daß *O. Lamarckiana* durch eine einfache Kreuzung zweier Arten entstanden sei, und bestreitet die Richtigkeit der Erklärung von DAVIS, daß die Infloreszenzeigenschaften gewisser F_1 -Pflanzen von *grandiflora* $\times$ *biennis* *Lamarckiana*-ähnlich seien.

die Annahme gestützt, daß *O. Lamarckiana* ein Bastard sei, und die Mutanten die letzten Oszillationen einer Bastardspaltung. Meiner Meinung nach ist es für die Erklärung der Mutation von untergeordneter Bedeutung, ob die Stammart der Mutanten ein Bastard ist oder nicht; was vor allem festzustellen wäre, das ist, ob die Art einheitlich ist oder nicht; man hat also die Frage zu beantworten: Gibt es innerhalb der Art Differenzen?

2. Meine Untersuchungen über diese Frage haben gezeigt, daß *O. Lamarckiana* keine konstante Art (d. h. Elementarart) ist, wie DE VRIES behauptet, sondern daß wir innerhalb derselben, wenigstens in bezug auf Nervenfarbe, Blattfarbe, Blütenweite, Fruchtlänge, Narbenanzahl und Höhe der Pflanze Differenzen haben. Für die Differenz der Rot-Weiß-Nervigkeit wird gezeigt, daß einfache MENDEL-Spaltung mit Dominanz für Rot stattfindet.

3. Da es Differenzen gibt, und da diese gerade solchen Eigenschaften gelten, durch welche sich die Mutanten wenigstens zum Teil von der Stammart und voneinander unterscheiden, so ist es wahrscheinlich, daß wir in dem Mutationsphänomen nicht mit einer progressiven oder regressiven Artbildung, sondern mit einer Neukombination vorhandener Eigenschaften bereits in der Stammart zu tun haben, d. h. mit einer Kombinationsvariabilität innerhalb der Art.

4. Die von mir erhaltenen Mutanten sind nicht mit denen von DE VRIES identisch, sondern teils ganz neue Kombinationen, teils parallele Typen zu den seinigen. Dieses zeigt, daß ein anderes Ausgangsmaterial als das von DE VRIES auch anders beschaffene Mutanten gibt, und daß wenigstens in gewissen Fällen (z. B. für die *rubrinervis*-, *gigas*- und *lata*-Typen) nicht einzelne Mutanten, sondern Mutantengruppen erhalten werden, deren Varianten in gewissen Eigenschaften übereinstimmen, in anderen aber sich unterscheiden. Die Mutation von *O. Lamarckiana* äußert sich also nicht immer in derselben Weise, sondern ist deutlich ein Prozeß, welcher von der genotypischen Beschaffenheit des Ausgangsmaterials abhängig ist.

5. Einen Beweis der Richtigkeit dieser Ansicht habe ich auch in den Ergebnissen meiner Reinzüchtungsversuche mit rot- und weißnervigen Linien. Die Mehrzahl der Mutanten ist weißnervig, und man würde deshalb erwarten, daß diese nicht in einer konstanten rotnervigen Linie und in einer heterozygotisch rotnervigen nur in ungefähr ein Viertel so großem Prozentsatz wie in einer konstant weißnervigen Linie hervorgehen konnten. Da alle meine isolierten rotnervigen Individuen heterozygotisch waren, habe ich vorläufig nur

ihre Mutationsfähigkeit und die der Weißnervigen miteinander vergleichen können. Das zu erwartende Verhältnis zeigte sich jedoch hier sehr deutlich, indem das Mutationsprozent der weißnervigen Linien c. 10 %, das der heterozygotisch rotnervigen c. 2 %, das der vorigen also mehr als viermal größer als das der letzteren war.

6. Da die Mehrzahl der Mutanten bezüglich der die Nervenfarbe bedingenden Eigenschaft Rezessivkombinationen sind, da sie bei Kreuzung mit der Stammart rezessiv sind (d. h. schon bei der Spaltung in F_1 in einem kleineren Prozentsatz als die Stammart hervorgehen), und da sie bei Kreuzung untereinander die Stammart synthetisch aufbauen, scheint mir die Annahme nahe zu liegen, daß sie „absence“-Kombinationen (d. h. „absence“-Kombinationen in mehreren Eigenschaften) sind. Sie sind also nicht progressive oder regressive Neubildungen, entstanden durch spontanes Hinzukommen oder spontanen Verlust einer einzigen Elementareigenschaft, d. h. durch Mutation im Sinne von DE VRIES, sondern Minuskombinationen, d. h. entstanden durch Neukombination bereits in der Stammart vorhandener und auf verschiedene Individuen verteilter mendelnder Eigenschaften.

7. Hiervon bildet *O. gigas* eine Ausnahme, indem sie im Verhältnis zum Durchschnittstypus der Stammart eine komplizierte Pluskombination von Größen- und Formeneigenschaften zu sein scheint. Hierfür sprechen folgende Gründe:

in meinen Kulturen habe ich vier verschiedene *gigas*-Typen gehabt, welche verschiedene Stadien von *gigas*-Habitus darstellen;

innerhalb eines dieser Typen sind verschiedene Linien isoliert worden, welche verschiedene Gradationen in bezug auf die *gigas*-Eigenschaften eines gewissen Organes darstellen;

die *gigas*-Eigenschaften in verschiedenen Organen zeigen keine korrelative Vererbung, sind also nicht von ein und demselben Vererbungsfaktor abhängig, sondern voneinander unabhängig.

Meiner Meinung nach würden diese Tatsachen ihre Erklärung am besten durch die Annahme erhalten, daß eine *gigas*-Eigenschaft in einem gewissen Pflanzenteil durch das Zusammentreffen gewisser quantitativer und kumulativer Größeneinheiten erzeugt wird, und daß der *gigas*-Habitus erst beim Zusammentreffen dieser Komplexe entsteht. Das seltene Vorkommen des *gigas*-Typus, die große Variabilität desselben und der Umstand, daß er mit der Stammart einen konstanten Bastard zu bilden scheint, alles das bekommt auch durch diese Auffassung seine Erklärung.

8. *O. gigas* von DE VRIES ist keine einheitliche Art, sondern zeigt eine große Variation, ist also nur ein anderer Durchschnittstypus als *O. Lamarckiana*. Diese Variation geht teilweise in derselben Richtung wie die innerhalb von *O. Lamarckiana*, d. h. resultiert in die Bildung derselben Mutanten als die innerhalb dieser. Die Eigenschaften dieser Mutanten werden hier mit den *gigas*-Eigenschaften kombiniert und also wird aus *O. gigas* z. B. *gigas-lata* und *gigas-scintillans* gebildet. Diese Doppelmutanten sind indessen nicht von *O. gigas* diskontinuierlich getrennt, sondern man hat verschiedene Abstufungen zwischen ihnen und *O. gigas*, während die entsprechenden Mutanten *lata* und *scintillans* von *O. Lamarckiana* diskontinuierlich getrennt sind. Diese Verschiedenheit im Mutationsprozeß innerhalb von *O. Lamarckiana* und des *gigas*-Typus bekommt wohl am besten ihre Erklärung durch die Annahme, daß der Kombinationsprozeß, welcher die Entstehung der Mutanten hervorruft, in allen beiden Fällen derselbe ist, daß er aber innerhalb des *gigas*-Typus morphologisch sichtbar vor sich geht, so daß partielle Mutanten beobachtet werden können, während er innerhalb des *Lamarckiana*-Typus kryptomer mit nur sichtbarem Schlußresultat vor sich geht. Morphologisch ist der Prozeß verschieden, nicht aber physiologisch und genetisch.

9. Das Auftreten partieller Mutanten innerhalb des *gigas*-Typus zeigt, daß die Mutanten nicht durch Hinzukommen oder Latenz einer einzigen Eigenschaft mit korrelativer Wirkung in allen Teilen der Pflanze (wie DE VRIES meint), sondern durch ein zufälliges Zusammenreffen mehrerer Eigenschaften entstehen. Erst wenn alle diese Eigenschaften zusammentreffen, erhalten wir innerhalb des *Lamarckiana*-Typus eine Mutante, was natürlich dann den Eindruck einer korrelativen Vererbung geben kann.

10. Mit dieser Annahme für die Entstehung der Mutanten erhält man auch eine Erklärung der eigentümlichen Verhältnisse, welche die Mutationskreuzungen zeigen. Sowohl die schon in F_1 eintretende Spaltung, als auch die schwankenden Zahlenverhältnisse, in welchen Mutante und Stammart entstehen, werden uns nämlich dadurch verständlich.

11. Das wir es andererseits bei *O. Lamarckiana* mit Eigenschaften korrelativer Beeinflussung mehrerer der Organe der Pflanze zu tun haben, das zeigt die Eigenschaft der Rotnervigkeit. Diese beeinflußt nicht nur die Farbe der Blattnerven, sondern auch die Farbe, die Buckligkeit und die Größe der Blätter und die Länge der Früchte.

Schon innerhalb von *O. Lamarckiana* — also innerhalb der Stammart — haben wir eine diffus wirkende Eigenschaft, so wie sie nach DE VRIES für eine neue progressive Mutante charakteristisch sein sollte.

12. Innerhalb des Riesentypus wirkt das Vorhandensein der die Rotnervigkeit bedingenden Eigenschaft als eine Hemmung auf die Entwicklung der Rieseneigenschaften. Eine von mir aus *O. Lamarckiana* erhaltene unverkennbare Riesenkombination (Komb. 7) ist aus dem Grunde, weil sie rotnervig ist, eine Gradation zwischen *O. Lamarckiana* und *O. gigas*. Sie ist indessen heterozygotisch rotnervig und spaltet deshalb einen kleinen Prozentsatz weißnerviger Individuen ab, die der *O. gigas* sehr ähnlich werden. Daß es das Vorhandensein oder Fehlen des Faktors für Rotnervigkeit ist, was die Veränderung des Typus bedingt, kann man aus einer Kreuzung von *O. gigas* mit einer rotnervigen *O. Lamarckiana* ersehen. Dadurch wird die die Rotnervigkeit bedingende Eigenschaft auch eine Eigenschaft des Bastardes, und dieser muß dann denselben Typus aufweisen wie die von mir aus *O. Lamarckiana* erhaltene rotnervige Riesenmutante (Komb. 7). So geschah es auch tatsächlich in meinen Versuchen.

13. Das Studium der die Nervenfarbe von Komb. 7 bedingenden Eigenschaft hat gezeigt, daß diese keine einheitliche ist, sondern sich aus mehreren einzelnen Faktoren zusammensetzt. Die Spaltung in bezug auf die Nervenfarbe innerhalb von Komb. 7 verläuft nach Zahlenverhältnissen, welche sich nahe an die anschließen, welche man erwarten könnte, wenn 1, 2 oder 3 voneinander unabhängige Faktoren der Nervenfarbe vorliegen würden, die jeder für sich die Nervenfarbe hervorrufen könnten. Verschiedene Linien näherten sich stark den Zahlenverhältnissen von 1:3, 1:15 und 1:63. Auch innerhalb einer Linie der *O. Lamarckiana* scheint sich das Zahlenverhältnis in bezug auf die Spaltung der Nervenfarbe mehr 1:15 als 1:3 zu nähern.

14. Es hat sich gezeigt, daß in den Fällen, wo ich die Wirkung eines bestimmten Faktors (d. h. wo es sich um eine qualitative Differenz handelte) habe verfolgen können, daß das Vorhandensein oder das Fehlen desselben die Mutationsfähigkeit beeinflusste, und zwar im MENDELschen Sinne. Das Studium der Variation der *O. Lamarckiana* sollte daher meiner Meinung nach nicht auf die extremen Formen beschränkt werden, sondern anschließend an andere derartige Untersuchungen anderer Pflanzenarten mehr auf eine hybridologische Analyse der Erbeinheiten der Art und das Zusammenspiel dieser Erbeinheiten hinauslaufen; denn erst hierdurch läßt sich volle Klarheit der Variation der Pflanze gewinnen. Eine derartige Untersuchung

wird aber dadurch sehr erschwert, daß wir es innerhalb von *O. Lamarckiana* zum größten Teil mit quantitativen Differenzen zu tun haben. Außerdem ist die Art ausgeprägt allogam, wodurch die Eigenschaften derselben natürlich stark durcheinander gekreuzt sind. Nur durch strenge Reinkultur, Isolierung und fortgesetzte Auslese läßt es sich deshalb erreichen, zu den Linien zu gelangen, deren Mutation so herabgesetzt ist, daß sie sich im Hervorbringen einer bestimmten Anzahl von Mutanten äußert, oder welche schließlich, wenn man an eine homozygotische „presence“-Kombination aller der Eigenschaften, deren „absence“-Stadien die Mutanten hervorrufen, gelangt ist, ganz und gar ihre Mutation einstellen.

Für die Übersetzung meines Manuskripts sage ich meinem Freunde, Fil. Kand. JOHAN CEDERBERG, meinen herzlichsten Dank.

Literatur.

Außer denjenigen Arbeiten, welche die Variation bei *Oenothera Lamarckiana* behandeln, habe ich hier versucht, diejenige Literatur zusammenzustellen, in der die Mutationsfrage relativ ausführlich diskutiert und eine bestimmte Stellung zu den Ansichten von DE VRIES genommen wird, oder wo experimentelle Beiträge zur Mutationsfrage geliefert werden. Arbeiten, welche die Versuche und Ansichten von DE VRIES nur referieren, sind hier nicht aufgenommen, auch nicht die zahlreichen Arbeiten, welche in der Natur gefundene Mutanten behandeln.

1. ANDREWS, F. M. Twin hybrids (*leta* and *velutina*) and their anatomical distinctions. — Bot. Gazette **50** (1910), p. 193—201.
2. ARNIM-SCHLAGENTHIN, GRAF. Der Kampf ums Dasein und züchterische Erfahrung. Berlin 1909.
3. BAILEY, CH. De Lamarck's evening primrose [*Oenothera Lamarckiana*] on the sandhills of St. Anne's-on-the-See, North Lancashire. — Address ann. meet. Manchester Field Club 1907. 28 pp., 6 tab.
4. BAILEY, L. H. Some recent ideas on the evolution of plants. — Science N. S. **17** (1903), p. 441—454.
5. BARBER, M. A. On heredity in certain microorganisms. — Kansas University, Science Bull. **4** (1907), p. 3—48, 4 tab.
6. BATESON, W. Mendel's principles of heredity. Cambridge 1909.
7. — and SAUNDERS, E. R. Reports to the Evolution Committee of the Roy. Soc. Rep. I. London 1902.

8. BAUR, ERWIN. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1911.
9. BILLINGS, E. and LEE, F. S. Mutation in the evening primrose, *Oenothera biennis* (L.) Scop. — Proceed. Soc. Exp. Biol. Med. **3** (1906), p. 15.
10. BLARINGHEM, L. L'origin des espèces. Selection et mutation. — Rev. des Idées **23** (1905). 26 pp.
11. — La variation des formes végétales. — Rev. gén. de Bot. **20** (1908), p. 49—67.
12. — Mutation et traumatismes. Études sur l'évolution des formes végétales. Paris 1908.
13. — Les transformations brusques des êtres vivants. Paris 1911.
14. BOULENGER, G. A. On the variations of the evening primrose (*Oenothera biennis* L.). — Journ. of Botany **45** (1907), p. 353—363.
15. BUEKERS, P. G. Darwin en de Vries, of mutatie — en teeltkeustheorie. — Album d. Natuur 1906, p. 1—26.
16. — Die Abstammungslehre. Eine gemeinverständliche Darstellung und kritische Übersicht der verschiedenen Theorien mit besonderer Berücksichtigung der Mutationstheorie. Leipzig 1909.
17. BURK, A. Mutation bei einem der Koligruppe verwandten Bakterium. — Arch. f. Hygiene **65** (1908), p. 235—243.
18. BURRI, R. Über scheinbare Neuerwerbung eines bestimmten Gärvermögens durch Bakterien der Koligruppe. — Centralbl. f. Bacteriologie, II. Abt., **28** (1910), p. 321—345.
19. — Zur Frage der „Mutationen“ bei Bakterien der Koligruppe. — Centralbl. f. Bacteriologie, I Abt., **54** (1910), p. 210—216.
20. CALKINS, GARY N. Paramecium aurelia and mutation. — Science N. S. **23** (1906), p. 664.
21. CANESTRINI, A. Variazioni e mutationi nel regno vegetale. — Atti Acc. Agiati **16** (1910), p. 75—93.
22. CASTLE, W. E. The mutation theory of organic evolution, from the standpoint of animal breeding. — Science N. S. **21** (1905), p. 521—524.
23. — On a case of reversion induced by crossbreeding and its fixation. — Science N. S. **25** (1907), p. 151—153.
24. CATTANEO, G. Sull' applicabilità alla zoologia della teoria delle mutazioni periodiche. — Monitore zool. ital. **20** (1909), p. 84—88.
25. CONKLIN, E. G. The mutation theory from the standpoint of cytology. — Science N. S. **21** (1905), p. 524—529.
26. COOK, O. F. The mendelian inheritance of mutations. — Science N. S. **28** (1908), p. 86—88.
27. — Methods and causes of evolution. — U. S. Dep. of Agriculture, Bureau of Plant Industr., Bull. **136** (1908). 35 pp.
28. CORRENS, C. Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Arten auf botanischem Gebiet. — Arch. f. Rass.- u. Gesellsch.-Biol. **1** (1904), p. 27—52.
29. CUÉNOT, M. L. Les idées nouvelles sur l'origine des espèces par mutation. — Rev. gén. des Sciences **19** (1908), p. 860—871.
30. — Recherches sur l'hybridation. — Proc. of the Seventh Int. Zool. Congr. 1907. Adv. print 1909, p. 45—56.
31. DAVENPORT, CHAS. B. Evolution without mutation. — Journ. of Exp. Zool. **2** (1905), p. 137—143.
32. — The mutation theory in animal evolution. — Science N. S. **24** (1906), p. 556—558.

33. DAVENPORT, CHAS. B. Inheritance in poultry. — Publications of the Carnegie Inst. of Washington, No 52 (1906). 103 pp., 17 tab.
34. DAVENPORT, CHAS. B. and G. C. Heredity of skin pigmentation in man. — — Americ. Naturalist **44** (1910), p. 641—672, 705—731.
- DAVIS, B. M. Cytological studies on *Oenothera*.
35. I. Pollen development of *Oenothera grandiflora*. — Annals of Botany **23** (1909), p. 551—571, 2 tab.
36. II. The reduction divisions of *Oenothera biennis*. — Ibidem **24** (1910), p. 631—651, 2 tab.
37. III. A comparison of the reduction divisions of *Oenothera Lamarckiana* and *O. gigas*. — Ibidem **25** (1911), p. 941—974, 2 tab.
- Genetical studies on *Oenothera*.
38. I. Notes on the behavior of certain hybrids of *Oenothera* in the first generation. — Americ. Naturalist **44** (1910), p. 108—115.
39. II. Some hybrids of *Oenothera biennis* and *O. grandiflora* that resemble *O. Lamarckiana*. — Ibidem **45** (1911), p. 193—233.
- 39a. DETTO, CARL. Über das logische Wesen der Deszendenztheorie und die Untersuchungen von Hugo de Vries. — Naturw. Wochenschrift **17** (1902), p. 229—233, 241—247, 255—258.
- 39b. DRUDE, O. Kulturversuche über Variationen und Mutationen. — Verhandl. Gesellsch. d. Naturf., Leipzig, **75** (1904), p. 192—195.
40. DWIGHT, T. Mutations. — Science N. S. **21** (1905), p. 529—531.
41. EAST, E. M. A mendelian interpretation of variation that is apparently continuous. — Americ. Naturalist **44** (1910), p. 65—82.
- EHLE, NILSSON-. — Siehe Nilsson-Ehle.
42. FOCKE, W. O. Betrachtungen und Erfahrungen über Variation und Artbildung. — Abh. d. Naturw. Ver. Bremen 1907, p. 68—87.
43. FRANCÉ, R. H. Der heutige Stand der Mutationslehre. — Zeitschr. f. d. Ausbau d. Entwicklungslehre **1** (1907), p. 53—59.
44. FRUWIRTH, C. Spaltungen bei Folgen von Bastardierung und von spontaner Variabilität. — Arch. f. Rassen- u. Gesellsch.-Biol. **6** (1909), p. 433—469.
45. GAGER, C. STUART. De Vries and his critics. — Science N. S. **24** (1906), p. 81—89.
46. — Cryptomeric inheritance in *Onagra*. — Bull. Torrey Bot. Club **38** (1911), p. 461—471, 1 tab.
47. GATES, R. R. Pollen development in hybrids of *Oenothera lata* × *Oenothera Lamarckiana*, and its relation to mutation. — Bot. Gazette **43** (1907), p. 81—115, 3 tab.
48. — Hybridization and germ cells of *Oenothera* mutants. — Ibidem **44** (1907), p. 1—21.
49. — A study of reduction in *Oenothera rubrinervis*. — Ibidem **46** (1908), p. 1—34, 3 tab.
50. — A preliminary account of studies on the variability of a unit character in *Oenothera*. — Science N. S. **27** (1908), p. 209.
51. — The chromosomes of *Oenothera*. — Ibidem, p. 193—195.
52. — Further studies on the chromosomes of *Oenothera*. — Ibidem, p. 335.
53. — Further studies on oenotheran cytology. — Ibidem **29** (1909), p. 269.
54. — Some variations and hybrids of *Oenothera*. — Ibidem, p. 906—907.
55. — Apogamy in *Oenothera*. — Ibidem **30** (1909), p. 691—694.

56. GATES, R R. Studies of inheritance in the evening primrose. — Chicago Medical Recorder 1909. 6 pp.
57. — An analytical key to some of the segregates of *Oenothera*. — Missouri Bot. Garden, Rep. 20 (1909), p. 123—137.
58. — The stature and chromosomes of *Oenothera gigas*, de Vries. — Arch. f. Zellforschung 3 (1909), p. 525—552, 2 tab.
59. — The behavior of the chromosomes in *Oenothera lata* $\times$ *gigas*. — Bot. Gazette 48 (1909), p. 179—199, 3 tab.
60. — Some effects of tropical conditions on the development of certain english *Oenotheras*. — Rep. British Ass. Adv. Sc. 1909, Winnipeg 1910, p. 677—678.
61. — Abnormalities in *Oenothera*. — Missouri Bot. Garden, Rep. 21 (1910), p. 175—184, 3 tab.
62. — The chromosomes of *Oenothera* mutants and hybrids. — Advance print from the Proceed. of the Seventh Int. Zoölogic. Congr. 1907. Cambridge (Mass.) 1910. 4 pp.
63. — The material basis of mendelian phenomena. — Americ. Naturalist 44 (1910), p. 203—213.
64. — The earliest description of *Oenothera Lamarckiana*. — Science N. S. 31 (1910), p. 425—426.
65. — Early historico-botanical records of the *Oenotheras*. — Proc. Iowa Akad. Science 1910, p. 85—124, 6 tab.
66. — The mode of chromosome reduction. — Bot. Gazette 51 (1911), p. 321—344.
67. — Studies of the variability and heritability of pigmentation in *Oenothera*. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre 4 (1911), p. 337—342, 1 tab.
68. — Pollen formation in *Oenothera gigas*. — Annals of Botany 25 (1911), p. 909—940, 4 tab.
69. — Mutation in *Oenothera*. — Americ. Naturalist 45 (1911), p. 577—606.
70. — An onagraceous stem without internodes. — The New Phytologist 11 (1912), p. 50—53, 2 tab.
71. GEERTS, J. M. Über die Zahl der Chromosomen von *Oenothera Lamarckiana*. — Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. 25 (1908), p. 191.
72. — Beiträge zur Kenntnis der zytologischen Entwicklung von *Oenothera Lamarckiana*. — Ibidem 26a (1908), p. 608—614.
73. — Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. — Recueil Trav. Bot. Néerlandais 5 (1909), p. 93—208, 18 tab.
74. — Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *Oenothera gigas*. — Ber. d. Deut. Bot. Gesellsch. 29 (1911), p. 160—166, 1 tab.
75. GIGLIO-TOS, ERMANNO. Il vero nodo della questione nel problema dell' origine della specie. L'Autosoteria. — Arch. f. Entwicklungsmechanik 30, II (1910), p. 53—80.
76. — Les problèmes de la vie. IV^e Partie. La variation et l'origine des espèces. Cagliari 1910.
77. — Les dernières expériences du Prof. de Vries et l'éclatante confirmation de mes lois rationnelles de l'hybridisme. — Biol. Centralbl. 31 (1911), p. 417—425.
78. GOLDSCHMIDT, R. Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig 1911.
79. GROSS, J. Über einige Beziehungen zwischen Vererbung und Variation. — Biol. Centralbl. 26 (1906), p. 395—426, 508—524, 545—565.

80. GROSS, J. Über Vererbung und Artbildung. — Ibidem **31** (1911), p. 161—177, 193—214.
81. HAGEDOORN, A. L. Origin of two new retrogressive varieties by one mutation. — Univ. California Public. in Physiol. **3** (1908), p. 87—90.
82. — Autokatalytical substances the determinants for the inheritable characters. Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen, herausgegeben von Wilhelm Roux. Heft 12, 35 pp. Leipzig 1911.
83. HANSEN, E. CH. Oberhefe und Unterhefe. — Centralbl. f. Bacteriologie, II Abt., **18** (1907), p. 577—586.
84. HENSLOW, G. The mutation theory: a criticism. — Journ. Roy. Hort. Society **36** (1910), p. 144—148.
85. HERIBERT-NILSSON, N. *Oenothera gigas* framgångs som mutation i Sverige. — Botaniska Notiser 1909, p. 97—99.
86. — Pollenslangarnas tillväxthastighet hos *Oenothera Lamarckiana* och *gigas*. — Ibidem 1911, p. 19—28.
87. HILL, E. J. *Oenothera Lamarckiana*: its early cultivation and description. — Bot. Gazette **51** (1911), p. 136—140.
88. HOLMES, S. J. The categories of variation. — Americ. Naturalist **43** (1909), p. 257—285.
89. HONING, J. A. Die Doppelnatur der *Oenothera Lamarckiana*. — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre **4** (1911), p. 227—278.
90. — Untersuchungen an *Oenothera*-Früchten und -Samen. — Recueil Trav. Bot. Néerlandais **8** (1911), p. 65—96.
91. JOHANNSEN, W. Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena 1903.
92. — Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena 1909.
93. — Om nogle Mutationer i rene Linier. — Biologiske Arbejder tilegnede Eug. Warming, 1911, p. 127—138.
94. JORDAN, D. S. Discontinuous variation and pedigree culture. — Science N. S. **24** (1906), p. 399—400.
95. JOST, L. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904. (Vorlesung 30.)
96. KELLER, C. Die Mutationstheorie von de Vries im Lichte der Haustiergeschichte. — Arch. f. Rassen- u. Gesellsch.-Biol. **2** (1905), p. 1—19.
97. KLEBS, G. Über Variationen der Blüten. — Jahrb. f. wiss. Bot. **42** (1906), p. 155—320.
98. — Studien über Variation. — Arch. f. Entwicklungsmechanik **24** (1907), p. 29—113.
99. KNOX, ALICE A. The induction, development and heritability of fasciations. — Carnegie Inst. of Washington Publ. No 98.
100. KORSCHINSKY, S. Heterogenensis and Evolution. — Flora, Ergänzungsband **89** (1901), p. 240—363.
101. KOVALENKO, A. Studien über sogenannte Mutationerscheinungen bei Bakterien unter besonderer Berücksichtigung der Einzelkultur. — Arch. f. Hygiene **66** (1910), p. 277—290.
102. KRÄMER, H. Mutationslehre und Tierzucht. — Jahrb. f. wiss. u. prakt. Tierzucht **2** (1907), p. 20—31.
103. KRASĀN, F. Die Hauptresultate meiner 20-jährigen Kulturversuche. — Flora **98** (1908), p. 389—406.

104. LANG, ARNOLD. Über Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätenbildung von *Helix hortensis* Müller und *Helix nemoralis* L. — Festschrift zum 70. Geburtstag von Ernst Haeckel, p. 439—506. Jena 1904.
105. — Über die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unsern Hain- und Gartenschnecken. — Verh. d. Schweizer. Naturf. Gesellsch. in Luzern 1905, p. 209—254, 3 tab. Luzern 1906.
106. — Die Erbliehkeitsverhältnisse der Ohrlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre **4** (1910), p. 1—23.
107. LECLERC DU SABLON, M. Sur la théorie des mutations périodiques. — Comptes Rendus Acad. des Scienc. de Paris, **151** (1910), p. 330—332.
108. — De la nature hybride de l'*Oenothera* de Lamarck. — Rev. gen. de Bot. **22** (1910), p. 266—276.
- LIDFORSS, B. Studier öfver artbildningen inom släktet *Rubus*.
109. I. — Arkiv för Botanik, utgifvet af K. Svenska Vetenskapsakademien, **4** (1905), No 6. 41 pp.
110. II. — Ibidem **6** (1907), No 16. 43 pp., 16 tab.
111. — Über das Studium polymorpher Gattungen. — Botaniska Notiser 1907, p. 241—261.
112. LOCK, R. H. Recent progress in the study of variation, heredity, and evolution. London 1909.
113. LODEWIJKS jr., J. A. Vegetative vermenigvuldiging van *Oenothera*'s. Inaug.-Diss. Amsterdam 1908. 113 pp.
114. LOEB, JACQUES. Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906. (Schlußbemerkungen.)
- LOTSY, J. P. Vorlesungen über Deszendenztheorie.
115. I. Jena 1906.
116. II. Jena 1908.
117. LUTZ, ANNE M. A preliminary note on the chromosomes of *Oenothera Lamarckiana* and one of its mutants, *O. gigas*. — Science N. S. **26** (1907), p. 151—152.
118. — Chromosomes of the somatic cells of the *Oenotheras*. — Ibidem **27** (1908), p. 335.
119. — Notes of the first generation hybrid of *Oenothera lata* ♀ × *O. gigas* ♂. — Ibidem **29** (1909), p. 263—267.
120. MAC CURDY, HANSFORD and CASTLE, W. E. Selection and cross-breeding in relation to the inheritance of coat-pigments and coat-patterns in rats and guinea-pigs. — Carnegie Inst. of Washington, Publication No 70 (1906), 50 pp., 2 tab.
121. MAC DOUGAL, D. T. Mutations in plants. — Americ. Naturalist **37** (1903), p. 737—770.
122. — Discontinuous variation and the origin of species. — Science N. S. **21** (1905), p. 540—543.
123. — Mutation im Pflanzenreiche. — Naturw. Wochenschr. **19** (1904), p. 945—952.
124. — The evolution of plants by mutation. — Lecture before the Barnard Bot. Club, New York, Dec. 18, 1905. Chicago 1905.
125. — Studies in organic evolution. — Journ. New York Bot. Garden **6** (1905), p. 26—36.

126. MAC DOUGAL, D. T. Discontinuous variation in pedigree-cultures. — Pop. Sci. M'thly **69** (1906), p. 207—225.
127. — Discontinuous variation. — Science N. S. **24** (1906), p. 730—731.
128. — The induction of new species. — Ibidem **23** (1906), p. 422.
129. — Heredity and the origin of species. — The Monist **16** (1906), p. 32—64.
130. — Heredity and environic forces. — Science N. S. **27** (1908), p. 121—128.
131. — Heredity and the origin of species. — Smithsonian Report for 1908, p. 505—523, 1 tab. Washington 1909.
132. — Alterations in heredity induced by ovarial treatments. — Bot. Gazette **51** (1911), p. 241—257, 3 tab.
133. — Organic response. — Americ. Naturalist **45** (1911), p. 5—40.
134. MAC DOUGAL, D. T., VAIL, A. M., SHULL, G. H., and SMALL, J. K. Mutants and hybrids of the *Oenotheras*. — Carnegie Inst. of Washington, Publication No 24 (1905). 57 pp., 22 tab.
135. MAC DOUGAL, D. T., VAIL, A. M., SHULL, G. H. Mutations, variations, and relationships of the *Oenotheras*. — Ibidem Publication No 81 (1907). 92 pp., 22 tab.
136. MASSINI, R. Über einen in biologischer Beziehung interessanten Kolistam (*Bacterium coli mutabile*). — Arch. f. Hygiene **61** (1907), p. 250—292.
137. MC. CRACKEN, Isabel. A study of the inheritance of dichromatism in *Lina lapponica*. — Journ. of Exp. Zool. **2** (1905), p. 117—136.
138. — Occurrence of a sport in *Melasoma (Lina) scripta* and its behavior in heredity. — Ibidem **4** (1907), p. 221—238, 1 tab.
139. MEHELY, LAJOS. De Vries fajkaletkezési elméletének kritikája (Kritik der Mutationstheorie von de Vries). — Potfüzetek a Természettudományi Közlönyhöz **39** (1907), p. 1—28.
140. MERRIAM, C. HART. Is mutation a factor in the evolution of the higher vertebrates? — Science N. S. **23** (1906), p. 241—257.
141. METCALF, M. MAYNARD. Determinate mutation. — Science N. S. **21** (1905), p. 355—356.
142. — An outline of the theory of organic evolution; with a description of some of the phenomena wich it explains. New York 1906.
143. MORGAN, TH. H. Evolution and adaption. New York 1903.
144. — Experimentelle Zoologie. Leipzig 1909.
145. — The origin of five mutations in eye color in *Drosophila* and their modes of inheritance. — Science N. S. **33** (1911), p. 534—536.
146. — The origin of nine wing mutations in *Drosophila*. — Ibidem, p. 496—499.
147. MÜLLER, R. Biologie und Tierzucht. Stuttgart 1905.
148. MÜLLER, REINER. Über mutationsartige Vorgänge bei Typhus-, Paratyphus und verwandten Bakterien. — Centralbl. f. Bacteriologie, I Abt., **42** (1908), p. 57—58.
149. — Mutationen bei Typhus- und Ruhrbakterien. Mutation als spezifisches Kulturmerkmal. — Ibidem **58** (1911), p. 97—106, 2 tab.
- NILSSON, HERIBERT. Siehe Heribert-Nilsson.
150. NILSSON, N. HJALMAR. Ytterligare viktiga framsteg i Svalöfs förädlingsmetod. Sveriges Utsädesförenings Tidskrift **12** (1902), p. 173—182.
151. — De elementära arternas betydelse för växtförädligen. — Ibidem **17** (1907), p. 197—208.
- NILSSON-EHLE, H. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen.

152. I. Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Afd. 2. Bd. 5, No 2. 122 pp. — Auch Diss., Lund 1909.
- 152a. II. Ibidem Bd. 7., No 6 (1911). 84 pp.
153. — Über Fälle spontanen Wegfallens eines Hemmungsfaktors beim Hafer. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre **5** (1911), p. 1—37, 1 tab.
154. — Spontanes Wegfallen eines Farbenfaktors beim Hafer. — Verhandl. des Naturf. Vereins in Brünn **49** (1911). 18 pp.
155. NUSSBAUM, M. Mutationserscheinungen bei Tieren. Bonn 1906.
156. ORTMANN, A. E. The fallacy of the mutation theory. — Science N. S. **23** (1906), p. 746—748.
157. — Facts and theories in evolution. — Ibidem p. 947—952.
158. — The mutation theory again. — Ibidem **24** (1906), p. 214—217.
159. — Facts and interpretations in the mutation theory. — Ibidem **25** (1907), p. 185—190.
160. OSBORN, H. FAIRFIELD. Evolution as it appears to the paleontologist. — Science N. S. **26** (1907), p. 744—748.
161. OSWALD, F. The sudden origin of new types. — Science Progress **5** (1911), p. 396—430.
162. PETER, KARL. Neue experimentelle Untersuchungen über die Größe der Variabilität und ihre biologische Bedeutung. — Arch. f. Entwicklungsmechanik **31** (1911), p. 680—804.
163. PETERSEN, W. Über beginnende Artdifferenz. — Arch. f. Rassen- u. Gesellsch.-Biol. **2** (1905), p. 641—662.
164. PILGER, R. Mutationstheorie. — Verhandl. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg **43** (1902), p. 133—140.
165. PLATE, L. Über die Bedeutung des Darwinschen Selektionsprinzips und Probleme der Artbildung. Leipzig 1903.
166. — Die Mutationstheorie im Lichte zoologischer Tatsachen. — Compte rendu des séances du VI Congrès intern. zool. Berne 1904, p. 203—212. Genève 1905.
167. — Darwinismus kontra Mutationstheorie. — Arch. f. Rassen- u. Gesellsch.-Biol. **3** (1906), p. 183—200.
168. — Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. — Leipzig 1908.
169. POLLOCK, JAMES B. Some physiological variations of plants, and their general significance. — Science N. S. **25** (1907), p. 881—889.
170. PORSCH, O. Die Blütenmutationen der Orchideen als Ausgangspunkt ihrer Art- und Gattungsentstehung. — Verh. d. Zool.-Bot. Gesellsch. **55** (1905), p. 325—331.
171. — Die deszendenztheoretische Bedeutung sprunghafter Blütenvariationen und korrelativer Abänderung für die Orchideenflora Südbrasiiliens. Ein Beitrag zum Problem der Artentstehung. — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre **1** (1908), p. 69—121, 195—238, 352—376.
172. POULTON, E. B. Mutation, mendelism and natural selection. Essays of evolution 1889—1907. Oxford 1908.
173. PROCHASKA, L. Mutationstheorie und Tierzucht. — Monatsh. f. Landwirtsch. **6** (1909), p. 195—199.
174. PUNNETT, R. C. Mendelism. London 1911.
175. ROSEN, F. Die Entstehung der elementaren Arten von *Erophila verna*. — Beitr. zur Biol. d. Pflanzen **10** (1911), p. 379—421, 4 tab.

176. SAUNDERS, E. R. On inheritance of a mutation in the common foxglove (*Digitalis purpurea*). — The New Phytologist **10** (1911), p. 49—63, 1 tab.
177. SCHIMKEWITSCH, M. Die Mutationslehre und die Zukunft der Menschheit. — Biol. Centralbl. **26** (1906), p. 37—46, 65—76, 97—115.
178. SCHOUTEN, A. R. Mutabilität en Variabilität. Inaug. Diss. Amsterdam 1908. 193 pp., 48 tab.
179. SCHRÖDER, CHR. Die Zeichnungsvariabilität von *Abraxas grossulariata* L. (Lep.), gleichzeitig ein Beitrag zur Descendenztheorie. — Allg. Zeitschr. f. Entomologie **8** (1903), p. 105—119, 145—157, 177—192, 228—233.
180. — Kritische Beiträge zur Mutations-, Selektions- und zur Theorie der Zeichnungsphylogenie bei den Lepidopteren. I. Zur Mutationstheorie. — Ibidem **9** (1904), p. 215—223.
181. SHULL, G. HARRISON. Importance of the mutation theory in practical breeding. — Proceed. Americ. Breeders' Association **3** (1907), p. 60—67.
182. — Elementary species and hybrids of *Bursa*. — Science N. S. **25** (1907), p. 590—591.
183. SOLMS-LAUBACH, H. GRAF ZU. Die leitenden Gesichtspunkte einer allgemeinen Pflanzengeographie in kurzer Darstellung. Leipzig 1905.
184. SORGO, J. und SUESS, E. Über Versuche mit Tuberkelbazillenstämmen menschlicher Herkunft in Schlangen und Blindschleichen und über Mutationen menschlicher Tuberkelbazillen. — Centralbl. f. Bacteriologie, I. Abt., **43** (1907), p. 422—432, 529—547.
185. SPILLMANN, W. J. The artificial production of mutants — a suggestion. — Science N. S. **26** (1907), p. 479.
186. — The origin of varieties in domesticated species. — Ibidem **28** (1908), p. 252—254.
187. — Mendelian phenomena without de Vriesian theory. — Americ. Naturalist **44** (1910), p. 214—228.
188. STANDFUSS, M. Die Resultate dreißigjähriger Experimente mit Bezug auf Artbildung und Umgestaltung in der Tierwelt. — Verh. d. Schweizer. Naturf. Gesellsch. in Luzern 1905, p. 263—286. Luzern 1906.
189. — Die alternative oder discontinuierliche Vererbung und ihre Veranschaulichung an den Ergebnissen von Zuchtexperimenten mit *Agria tau* und deren Mutationen. — Deutsch. entom. Nationalbibliothek **1** (1910).
190. STONES, WITMER. Certain plant "species" in their relation to the mutation theory. — Science N. S. **23** (1906), p. 701—702.
SUESS, E. Siehe SORGO, J. und SUESS, E.
191. TAMMES, TINE. Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. — Recueil Trav. Bot. Néerlandais **8** (1911), p. 201—288, 3 tab.
192. TIMPE, H. Der Geltungsbereich der Mutationstheorie und die Einwände der Biometrika. — Verh. des Naturw. Vereins in Hamburg 1906, 3, Folge XIV, p. 149—182.
193. TISCHLER, G. Neuere Arbeiten über *Oenothera* (Sammelreferat). — Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre **5** (1911), p. 324—330.
194. TOWER, W. L. An investigation of evolution in chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa*. — Carnegie Inst. of Washington, Publ. No. 48 (1906), 320 pp.
195. — The determination of dominance and the modification of behavior in alternative (mendelian) inheritance, by conditions surrounding or incident upon the germ cells at fertilization. — Biol. Bull. **18** (1910), p. 285—352, 8 tab.
A correction and addendum ibidem **20** (1911), p. 67—69.

196. TOYAMA, K. A sport of the silk-worm, *Bombyx Mori* L., and its hereditary behavior. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre **1** (1909), p. 179—188.
197. TSCHERMAK, E. VON. Die Theorie der Kryptomerie und des Kryptohybridismus. — Beih. z. Bot. Centralbl. **16** (1904), p. 11—35.
198. — Über Bildung neuer Formen durch Kreuzung. — Résultats scientif. du Congr. Int. Bot. Vienne 1905, p. 323—330. Jena 1906.
199. — Die Kreuzungszüchtung des Getreides und die Frage nach den Ursachen der Mutation. — Monatshefte für Landwirtschaft 1908, p. 24—31.
200. VAUGHAN, T. WAYLAND. The work of Hugo de Vries and its importance in the study of problem of evolution. — Science N. S. **23** (1906), p. 681—691.
201. VERNON, H. M. Variation in animals and plants. London 1903.
202. VRIES, Hugo de. Die Mutationstheorie. I. Leipzig 1901.
- 202a. II. Leipzig 1903.
203. — My primrose experiment. — The Independent 1902, p. 2285—2287.
204. — Anwendung der Mutationslehre auf die Bastardierungsgesetze. — Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. **21** (1903), p. 75—82.
205. — The evidence of evolution. — Smithsonian Report for 1904, p. 389—396.
206. — Über die Dauer der Mutationsperiode bei *Oenothera Lamarckiana*. — Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. **23** (1905), p. 382—387.
207. — Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Berlin 1906.
208. — On twin hybrids. — Bot. Gazette **44** (1907), p. 401—407.
209. — Plant breeding. Chicago 1907.
210. — Evolution and mutation. — The Monist **17** (1907), p. 6—22.
211. — Über die Zwillingsbastarde von *Oenothera nanella*. — Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. **26a** (1908), p. 667—676.
212. — Bastarde von *Oenothera gigas*. — Ibidem p. 754—762.
213. — Soorten en Bastaarden. — Album d. Natuur 1908, p. 81—87.
214. — On triple hybrids. — Bot. Gazette **47** (1909), p. 1—8.
215. — Über doppeltreziproke Bastarde von *Oenothera biennis* L. und *O. muricata* L. — Biol. Centralbl. **31** (1911), p. 97—104.
216. WEISMANN, A. Vorträge über Deszendenztheorie. I und II. Jena 1904.
217. WELDON, W. F. R. Professor de Vries on the origin of species. — Biometrika **1** (1902), p. 365—374.
218. WETTSTEIN, R. VON. Welche Bedeutung besitzt die Individualzüchtung für die Schaffung neuer und wertvoller Formen? — Österreich. bot. Zeitschr. **57** (1907), p. 231—235.
219. — Über sprungweise Zunahme der Fertilität bei Bastarden. — Wiesner-Festschrift (1908), p. 368—378.
220. WHEELER, W. M. Ethology and the mutation theory. — Science N. S. **21** (1905), p. 535—539.
221. WHITE, Ch. A. The saltatory origin of species. — Bull. Torrey Bot. Club **29** (1902), p. 511—522.
222. — Aggregate atavic mutations of the tomato. — Science N. S. **17** (1903), p. 76—78.
223. — Aggregate mutation in *Gossypium*. — Ibidem **27** (1908), p. 193.
224. WILLIS, J. C. Some evidence against the theory of the origin of species by infinitesimal variations, and in favour of origin by mutation. — Annals of the Roy. Bot. Gardens, Peradeniya **4** (1907), p. 1—15.

225. WILLIS, J. C. Further evidence against the origin of species by infinitesimal variations. — Ibidem, p. 17—19.
226. WOLF, FRANZ. Über Modifikationen und experimentell ausgelöste Mutationen von *Bacillus prodigiosus* und anderen Schizophyten. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre **2** (1909), p. 90—132.
227. ZEIJLSTRA, H. *Oenothera nanella* de Vries, eine krankhafte Pflanzenart. — Biol. Centralbl. **31** (1911), p. 129—138.
228. — On the cause of dimorphism in *Oenothera nanella*. — Proc. Kon. Akad. van Wetensch. Amsterdam **13** (1911), p. 680, 1 tab.
229. ZIEGLER, H. E. Die Vererbungslehre in der Biologie. Jena 1905.

Tafelerklärung.

Tafel 3.

- Fig. 1. Blühende Pflanze der *O. gigas* DE VRIES. Blätter fast abstehend.
- Fig. 2. *Gigas*-Pflanze mit stark hängenden Blättern.
- Fig. 3. Die Doppelmutante *gigas-lata*.
- Fig. 4. Zwerg-Individuum der *O. gigas*.
- Fig. 5. Eine breit- und eine schmalblättrige Rosette der *O. gigas*, nebeneinander wachsend.
- Fig. 6. Der Zuchtgarten 1911. Links Bestand der *O. Lamarckiana*, rechts Bestand der *O. gigas*.

Tafel 4.

Zwei F_2 -Individuen verschiedener Blütengröße der Kreuzung *O. Lamarckiana* $\times$ *O. biennis*.

Tafel 5.

- Fig. 1. Stark lang- und schmalblättrige Rosette der *O. gigas* DE VRIES.
- Fig. 2. Stark lang- und schmalblättrige Rosette der Komb. 7.
-

HERIBERT-NILSSON: *Oenothera*

I

2