

Badische Landesbibliothek Karlsruhe

Digitale Sammlung der Badischen Landesbibliothek Karlsruhe

Die Bildung der Erdalkaliperoxyde

Engler, Carl

Heidelberg, 1910

Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von Sempervivum

[urn:nbn:de:bsz:31-289891](https://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:bsz:31-289891)

Sitzungsberichte
der Heidelberger Akademie der Wissenschaften
Stiftung Heinrich Lanz
Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse

=====
Jahrgang 1909. 5. Abhandlung.
=====

Über die Nachkommen künstlich
veränderter Blüten von *Sempervivum*

von

GEORG KLEBS

in Heidelberg

Mit einer Tafel

Eingegangen am 13. November 1909



Heidelberg 1909

Carl Winter's Universitätsbuchhandlung

Verlags-Nr. 397.

Über die Nacht derer Kinder
in der Nacht von dem
Jahre 1800



In früheren Arbeiten suchte ich auf experimentellem Wege das Problem von der Variation der Pflanzen anzugreifen, das seit den Werken DARWINS das lebhafteste Interesse der modernen Forschung erregt hat. Die Methode bestand darin, bestimmte Pflanzen unter möglichst verschiedenartige äußere Bedingungen zu bringen, um ihren gesamten Entwicklungsgang oder die Gestaltung einzelner Organe weitgehend zu verändern. Zunächst führten die Untersuchungen an Algen und Pilzen, die sich ausgezeichnet dazu eignen, künstliche Variationen ihrer Entwicklung hervorzurufen, zu dem Gedanken, daß die in der freien Natur vorhandenen Entwicklungsformen einer Spezies nicht den gesamten Umfang der in ihrer Struktur liegenden Entwicklungsmöglichkeiten ausmachen. Vielmehr kommen unter diesen nur solche zur Verwirklichung, welche den gegebenen Außenbedingungen entsprechen. Nun weisen manche auffallende Abweichungen bei Blütenpflanzen darauf hin, daß in der freien Natur, noch viel häufiger in der Gartenkultur, durch besondere Kombinationen der Außenbedingungen manche der Regel nach schlummernden Potenzen der Spezies sichtbar gemacht werden können. Jedenfalls erhebt sich die fundamentale Aufgabe, die Variationsmöglichkeiten einer Spezies im weitesten Umfange durch Experimente zur Entfaltung zu bringen. Das, was wir Konstanz der Spezies nennen, ruht auf der Tatsache, daß diese Spezies unter gewissen, sich gleichbleibenden Außenbedingungen auch stets die gleichen Formen und sonstigen Lebensreaktionen darbietet; auf Veränderung der Bedingungen reagiert sie mit ihren Variationen. Nur die Rücksicht auf dieses Verhältnis zur Außenwelt gibt uns die Mittel in die Hand, nahverwandte, äußerlich kaum unterscheidbare Pflanzen als gesonderte systematische Einheiten zu erkennen, sobald sie sich unter gleichen Bedingungen verschieden verhalten.

Konstanz und Variation — anscheinend sich direkt widersprechende Erscheinungen — sind eben nur Seiten des gleichen Grundphänomens: der tatsächlichen Abhängigkeit des gegebenen komplizierten Systems der lebenden Zelle von den Faktoren der Außenwelt. Je konstanter wir bestimmte Kombinationen der Außenbedingungen längere Zeit hindurch erhalten können, was allerdings nur bei Bakterien und Pilzen einigermaßen durchführbar ist, um so konstanter bleiben auch die entsprechenden Formen. Durch die Mannigfaltigkeit der Kombinationen erschließen wir den ganzen Bereich der Variationen, deren Grenzen theoretisch durch die Struktur der Spezies gegeben sind, praktisch, das heißt für das Experiment, stets als offen bezeichnet werden müssen. Auf Grund der gesetzmäßigen Abhängigkeit von der Außenwelt kann man die pflanzlichen Organismen vergleichen mit polymorphen, anorganischen Substanzen, die verschiedene Aggregatzustände (gasförmig, flüssig, fest) und innerhalb des festen Zustandes die mannigfachsten Kristallformen zeigen. Jeder dieser Zustände, jede dieser Formen ist das notwendige Resultat der Wirkung ganz bestimmter Kombinationen der Außenbedingungen auf eine gegebene Substanz. Dieser Vergleich soll in keiner Weise als Erklärungsprinzip gelten, sondern nur den leitenden Gedanken ausdrücken, der auf den richtigen Forschungsweg in das anscheinend undurchdringliche Problem der Entwicklung hindeutet, mag man auch über die innersten Gründe des Lebens denken wie man wolle.

Die Ziele und Wege der vorhin angedeuteten Aufgabe müssen noch etwas genauer gekennzeichnet werden, da sie von verschiedenen Seiten in Angriff genommen werden können.

In dem einfachsten Falle geht man von einem, und zwar ganz beliebigen Individuum aus, das rein vegetativ vermehrt wird. Auf keinem andern Wege kann man ein so gleichartiges Versuchsmaterial gewinnen, das zum Ausgangspunkte der Variationsstudien dient. Jedenfalls handelt es sich darum, durch möglichste Variation der Außenbedingungen die weitgehendste Variation aller Merkmale, nach Zahl, Maß, Intensitätsgrad und Form festzustellen. Auf diesem Wege läßt sich auch am einfachsten und klarsten der Zusammenhang von Variation und Außenwelt erkennen.

Der weitere Schritt ist durch die Anwendung der geschlechtlichen Fortpflanzung gegeben, die bei manchen Pflanzen das

einziges Mittel zur Vermehrung ist. Wendet man strenge Selbstbefruchtung bei einem nicht bastardierten Individuum an, so deckt sich im wesentlichen die Aufgabe mit der vorhin erwähnten, weil zunächst vorauszusetzen ist, daß die beiden Geschlechtszellen nicht bloß die gleichen Potenzen besitzen, sondern auch eine relativ gleichartige innere Beschaffenheit vom Mutterindividuum erhalten haben. Indessen liegt das Problem hier verwickelter vor. Leider fehlt bisher eine vergleichende Untersuchung über den Einfluß rein vegetativer und sexueller Fortpflanzung des gleichen Individuums auf die Variation der Nachkommen. Unterschiede sind möglich, ja wahrscheinlich, weil sowohl bei der Entstehung der Geschlechtszellen (z. B. der Reduktionsteilung), wie bei ihrer Vereinigung Ungleichheiten hervortreten können, die auf die Nachkommen Einfluß haben. Hier öffnet sich gerade eine neue Seite der Variationslehre, indem man das Mutterindividuum künstlich verändert und dadurch Veränderungen der Geschlechtszellen hervorzurufen sucht, um auf diesem Wege neue eigenartige Umgestaltungen der Nachkommen zu bewirken.

Man müßte nun weitergehen und die Geschlechtszellen zweier Individuen herbeiführen, die zwar von gleicher Abstammung sind, aber unter möglichst verschiedenen Bedingungen aufgewachsen sind, so daß eine verschiedenartige Beschaffenheit der Geschlechtszellen vorauszusetzen ist. Die Bedeutung solcher Kreuzungen für die Variationen ist bisher noch kaum erforscht worden. Um so besser untersucht sind in neuester Zeit die echten Bastardierungen zweier verschiedener systematischer Einheiten, seien es Rassen, Varietäten, Arten oder Gattungen. Allerdings beschränken sich diese Untersuchungen auf die Feststellung der zum Teil sehr verwickelten MENDEL'schen Spaltungsregeln (vgl. darüber das ausführliche Werk von BATESON 1909, ebenso von JOHANNSEN 1909). Dagegen fehlen noch alle Untersuchungen über die künstliche Variation der Bastarde, seien es solche der ersten oder der nächsten Generationen, und ebensowenig ist bisher geprüft worden, ob nicht durch Beeinflussung der zu bastardierenden Eltern eine Änderung der dominierenden, resp. rezessiven Merkmale, und weiterhin eine Änderung der Spaltungsregeln erreichbar wäre.

Meine früheren Untersuchungen an *Sempervivum*arten bezogen sich nur auf den relativ einfachsten Teil der Aufgabe, die Variationen an den rein vegetativ vermehrten Rosetten hervorzu-

rufen. An dieser Stelle interessieren nur die künstlich veranlaßten Änderungen der Blütenorgane, die bekanntlich als relativ konstanteste Merkmale die wichtigste Rolle in der Systematik spielen. Besonders ausführlich wurde *Sempervivum Funkii* behandelt, das nach den Untersuchungen WETTSTEINS (1908, S. 372) wahrscheinlich ein Bastard ist. Indessen haben die von mir erreichten Veränderungen nichts mit der Bastardierung zu tun, da andere reine Arten (überhaupt die Mehrzahl der Untergattung *Eusempervivum*) in entsprechender Weise reagierten. Vor allem traten sehr starke Blütenvariationen bei *Sempervivum Mettenianum* auf, das nach der freundlichen Bestimmung von WETTSTEIN vollkommen übereinstimmt mit der guten Spezies *acuminatum*, einer in den österreichischen Alpen verbreiteten Pflanze. Die Figur 1 (s. S. 16) gibt ein typisches Bild der blühenden Pflanze wieder.

Die Versuche wurden so ausgeführt, daß ich Rosetten vorher besonders kultivierte und sie zur Bildung der gestreckten Infloreszenz kommen ließ, die an ihrem Ende eine Anzahl von Zweigen (sogenannte Wickel) zu tragen pflegt. Die daran entstehenden Blüten (die archegebenen) wurden untersucht. Bevor aber sämtliche Blüten zur Entfaltung kamen, wurden die Wickel abgeschnitten. Infolgedessen entwickelten sich nur kleine Blütenzweige oder einzelne Blüten aus den Achseln der normalerweise sterilen Blätter der Achse. Das Resultat war, daß eine Fülle der mannigfachsten Veränderungen solcher (neogener) Blüten zutage trat. Überhaupt die Mehrzahl der sonst an Phanerogamen beobachteten Anomalien ließ sich jetzt nachweisen.

Für die richtige Beurteilung der Resultate sind zwei wesentliche Punkte zu beachten. Einmal waren bisher bei keiner *Sempervivum*art trotz der großen Individuenzahl in der freien Natur oder in der Kultur die meisten dieser Blütenanomalien bekannt, abgesehen von kleinen Änderungen in der Zahl und Stellung der Blütenteile und der Zwischenformen von Staub- und Fruchtblättern, wie sie regelmäßig bei der Kulturrasse von *S. tectorum* auftreten. Noch wichtiger ist es aber, daß die Anomalien von Individuen erzeugt wurden, die zuerst typische Blüten hervorgebracht hatten. Folglich muß daran festgehalten werden, daß weder die benutzten Arten im allgemeinen eine nachweisbare Disposition zur Erzeugung von Anomalien besitzen, noch die benutzten Individuen eine solche besessen haben.

Die Kulturmethode beruhten auf den Erfahrungen und daran

sich knüpfenden Überlegungen, die sich aus den Versuchen an Algen und Pilzen zuerst ergeben hatten. Rein theoretisch mußte man voraussetzen, was die Erfahrung auch bestätigte, daß die in den Zellen waltenden inneren Bedingungen für die Blütenbildung anders beschaffen sein müssen, als für das vegetative Wachstum, wie es sich bei *Sempervivum* in der Bildung und dem Wachstum der Blattrosetten zeigt. Vor allem ließ sich nachweisen, daß die besonderen inneren Bedingungen für jeden der beiden Lebensprozesse im notwendigen Zusammenhang mit bestimmten äußeren Bedingungen stehen, deren Kenntnis es ermöglicht, im Versuch über Eintreten oder Nichteintreten zu entscheiden. Die Erwartung, daß jeder der Lebensprozesse durch qualitativ verschiedene äußere Bedingungen erregt würde, konnte durch die Erfahrung nicht bestätigt werden. Soweit sich bei den Anfängen unserer Kenntnisse bisher beurteilen läßt, sind es immer die gleichen Faktoren der Außenwelt, die beide Prozesse erregen. Der wesentliche Unterschied liegt in den quantitativ verschiedenen Verhältnissen der betreffenden Faktoren. Um nur ein Beispiel zu nehmen, entscheidet die Höhe der Temperatur im geeigneten Moment darüber, ob die Rosette blühen soll oder nicht. Eine blühreife Rosette (aber noch ohne Blütenanlagen) wird von Mitte März bis Mitte April durch Kultur im Dunkeln bei einer konstanten Temperatur von 26° wieder in den vegetativen Zustand versetzt, während eine entsprechende Rosette im Dunkeln bei 15° ihren Blütenstand später entfaltet.

Solche Einflüsse der Temperatur wie auch die anderer Faktoren, Licht, Feuchtigkeit usw., sind aber nur deshalb entscheidend, weil sie durch Änderungen der Ernährung die inneren Bedingungen verändern. Die Experimente bei einfachen Algen wie bei den Blütenpflanzen führen zu der Anschauung, die aber nur den Wert einer Arbeitshypothese¹⁾ hat, daß für die Bildung der Geschlechtsorgane im Vergleich zu dem vegetativen Wachstum eine Anhäufung gewisser organischer Stoffe, besonders der Kohlehydrate, wie Zucker, Stärke, nötig erscheint. Dabei kommt es

¹⁾ Mir lag es immer und liegt es auch heute fern, mit dieser Hypothese auf einmal die Blütenbildung in allen Fällen zu erklären. Ich verkenne durchaus nicht, die Richtigkeit der Einwände, die Jost (1908, S. 445) dagegen anführt, da in der Tat das Problem bei den Blütenpflanzen viel komplizierter ist als bei den Algen. Indessen hat die Hypothese den großen Vorteil, daß sie geprüft werden kann, mag sie auch später verändert oder ganz verlassen werden.

weniger auf die absolute Menge an, da selbst sehr kleine Individuen zur Fortpflanzung kommen, als vielmehr auf die Konzentration der Stoffe. Aber auch sie allein ist nicht entscheidend, da sie in weiten Grenzen schwanken kann. In erster Linie maßgebend erscheint das Konzentrationsverhältnis der im Licht erzeugten Substanzen (Kohlehydrate) zu den vom Boden aufgenommenen gelösten Salzen. Unter diesen kommt, wie HUGO FISCHER (1905), LOEW (1905) und besonders BENECKE auf Grund von Experimenten (1906, 1908) mit Recht hervorgehoben haben, den stickstoffhaltigen Salzen eine Hauptbedeutung zu, da von ihnen die Bildung der Eiweißkörper, der neben Kohlehydraten wichtigsten Substanzen, abhängt. Um eine bestimmtere Vorstellung von dem Sachverhalt zu geben, will ich hier kurz einige Untersuchungen mitteilen, die unter meiner Leitung von Frl. WIEGAND über die chemische Zusammensetzung blühreifer und nicht blühreifer Rosetten angestellt worden sind. Von den mannigfaltigen Stoffen, resp. Stoffgruppen der Semperviven wurden quantitativ bestimmt: Trockensubstanz, lösliche, unlösliche Asche, freie Säure, Kalkmalat, lösliche, unlösliche N-Verbindungen, Stärke, hie und da auch Pentosen, Pentosane, Rohfaser. Bei den verschiedenen quantitativen Bestimmungen zeigte sich bisher ein regelmäßiger Unterschied von blüh- und nicht blühreifen Rosetten nur in dem Verhältnis der Kohlehydrate (Zucker und Stärke) zu den Stickstoffverbindungen. Für unsere Zwecke genügt es, auf die Untersuchung der im Zellsaft gelösten Substanzen einzugehen, die nach Zerreiben der Rosetten mit Quarzsand durch Auspressen bei hohem Druck gewonnen werden. In der Tabelle I gebe ich die Zahlen für die nach ALLIHN bestimmte Menge des reduzierenden Zuckers (Rohrzucker kommt nicht in Betracht), des daraus berechneten C, und des nach KJELDAHL bestimmten löslichen N. Für die in der Tabelle angeführten Versuche wurden blühreife und nicht blühreife Rosetten zu einer Zeit benutzt, wo es möglich ist, beide sicher zu unterscheiden. Die beiden Sorten von Rosetten waren stets unter gleichen äußeren Verhältnissen aufgewachsen, während das Material für die verschiedenen Versuche ungleichartig war, besonders auch deshalb, weil sie zu verschiedenen Zeiten des entscheidenden Frühjahrs gemacht wurden.

Tabelle I
Sempervivum Funkii.

Verhältnis des reduzierenden Zuckers und der löslichen N-Verbindungen in 100 ccm Preßsaft blühreifer und nicht blühreifer Rosetten.

Datum	Zustand	Trockengewicht des Preßsaftes	Zucker in 100 Preßsaft	C ^a der Zuckermenge	lösliche N in 100 Preßsaft	$\frac{C^a}{N}$	Differenz
30. IV. 09	blühr.	2.86	0.43	0.172	0.027	6.4	2.6
	nicht blühr.	3.01	0.366	0.146	0.038	3.8	
7. V. 08	blühr.	3.56	0.535	0.214	0.041	5.2	3.1
	nicht blühr.	2.74	0.305	0.122	0.059	2.1	
21. V. 08	blühr.	3.57	0.63	0.252	0.024	10.5	3.7
	nicht blühr.	3.57	0.535	0.214	0.0315	6.8	
29. V. 09	blühr. kurz vor der Streckung	2.33	0.376	0.15	0.0313	4.8	3.1
	nicht blühr.	2.16	0.192	0.077	0.044	1.7	

Aus den Versuchen ergibt sich, daß der Quotient aus assimilierbarem Kohlenstoff (in Form von Zucker) und den löslichen Stickstoffverbindungen (in Form von Eiweiß, Amiden u. dergl.) bei den blühreifen Rosetten deutlich größer ist, als bei den nicht blühreifen; im Durchschnitt beträgt die Differenz 3. Nehmen wir eine blühreife Rosette im März oder April, wo noch keine Blütenanlagen existieren, so können wir sie, wie vorhin geschildert, durch höhere Temperatur wieder vegetativ machen. Nach meiner Hypothese geschieht es deshalb, weil durch die Temperatur von 28° gleichzeitig mit der Wirkung der Dunkelheit die Atmungs- und Spaltungsprozesse so befördert werden,

daß der Faktor C wesentlich verringert wird und der Quotient $\frac{C}{N}$ zu stark sinkt. Zwischen den beiden Extremen: normale Bildung einer Infloreszenz, andererseits Zurücksinken in den vegetativen Zustand, sind zahlreiche Zwischenstufen denkbar, die auf den verschiedenen Werten des Quotienten beruhen könnten. In der Tat lassen sich solche Zwischenzustände erreichen, wenn man normale blühreife Rosetten in verschiedenen Stadien ihrer Vorbereitung von März bis April solchen veränderten Lebensbedingungen aussetzt, daß das Verhältnis von $\frac{C}{N}$ verändert werden muß. Man kann in verschiedener Weise dabei vorgehen, indem man entweder den Faktor C durch geringeres oder farbiges (z. B. blaues) Licht oder Dunkelheit oder höhere Temperatur schwächt, oder bei normaler Beleuchtung den Faktor N durch gute Düngung mit Nährsalzen gleichzeitig bei starker Feuchtigkeit des Bodens steigert. So gelingt es, eine Menge neuer oft sonderbarer Formen zu erhalten, Infloreszenzen, die sich etwas strecken, dann in einer Blattrosette endigen, solche, die sich am Gipfel verzweigen oder nur Rosetten tragen, solche, die an den Zweigen neben Rosetten Blüten besitzen, von denen ein Teil abweichende Gestaltungen darbietet. Das beste und reichste Material für die Blütenvariation erhielt man, wie vorhin erwähnt, durch sehr reichliche Ernährung (Düngung, relativ hohe Temperatur, Feuchtigkeit) der Mutterrosetten, sowohl während ihrer Streckung zur Infloreszenz, wie auch nach Entfernung der Blütenzweige (Schwächung des Vorrates an Kohlehydraten während der Neubildung der neogenen Blüten). Hier traten dann ganz neue Potenzen der Formbildung in die Wirklichkeit.

Nachdem die weitgehende Variation der Blütenorgane nachgewiesen worden war, erhob sich die Frage, ob solche veränderten Blüten auch veränderte Nachkommen liefern. An dem Hauptobjekt *Sempervivum Funkii* wurden solche Versuche nicht angestellt; ich wählte dazu *S. acuminatum* (*syn. Mettenianum hort.*). Zehn Exemplare²⁾, die bereits im Sommer 1904 besonders üppig ernährt worden waren, wurden im April 1905 in einem feuchten, gut gedüngten Beet kultiviert, das durch eine Warmwasserheizung in den entscheidenden Monaten April bis Juni

²⁾ Außerdem wurden noch einige andere Exemplare benutzt, die zum Teil etwas abweichend kultiviert worden waren.

geheizt wurde, so daß die Bodentemperatur meist 20—26° betrug. Außerdem wurde das Beet durch Glasfenster gedeckt, die nur bei Sonnenbeleuchtung gelüftet wurden. Die Rosetten bildeten im Juni 1905 Infloreszenzen mit blühenden Zweigen. Diese Blütenwickel wurden abgeschnitten und genauer untersucht; aus den Blattachsen des Infloreszenzstumpfes entwickelten sich die neuen Blüten.

Aus einer früheren Arbeit (1906) entnehme ich die Angaben über die Zahlenverhältnisse der Blüten (typisches Bild Tafel IA). Ich erinnere daran, daß die Blüten vieler *Sempervivum*-arten aus der gleichen Anzahl von Kelch- (K.), Blumen (C.), Frucht-(G.)Blättern und der doppelten Anzahl von Staubblättern (A.) bestehen; die Blütenformel lautet: $K_n C_n A_{n+n} G_n$, wobei n innerhalb gewisser Grenzen schwankt. Von den normal entstandenen (archegehen) Blüten wurden 240 untersucht; sie sind in Tabelle II nach der Zahl der Blumenblätter geordnet.

Tabelle II.

240 typisch archegene Blüten von *S. acuminatum*.

Zahl der Blumenblätter	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Zahl d. Blüten	5	19	75	<u>97</u>	29	12	1	1	1
auf 100	2	7.9	31.2	<u>40.4</u>	12	5	0.4	0.4	0.4

Grenzen von $n = 10-18$.

Hauptzahl von $n = 13$ in 40% der Fälle.

Da gleichzeitig die Staub- und Fruchtblätter gezählt wurden, so ließ sich entscheiden, in welchem Grade die Blüten der typischen Formel entsprechen. Es zeigten sich kleine Abweichungen, indem die Zahl der Staub- und Fruchtblätter im Verhältnis zur Zahl der Blumenblätter um ein, selten zwei Glieder vermehrt oder vermindert war. Solche Abweichungen traten unter den 240 Blüten bei 53 auf, das heißt bei 22%. Irgendwelche stärkere Anomalien konnten nicht nachgewiesen werden.

Die nach dem Abschneiden neu entstandenen (neogenen) Blüten boten ein ganz anderes Bild dar; 500 wurden genau untersucht. Ich gebe in Tabelle III die beobachteten Varianten der Blumenblätter mit den zugehörigen Zahlen.

Tabelle III.

500 neogene Blüten von *S. acuminatum*.

Zahl der Blumenblätter	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Zahl der Blüten	51	5	4	7	1	7	10	30	77	<u>89</u>	<u>87</u>	57
Zahl der Blumenblätter	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	24
Zahl der Blüten	30	18	10	3	4	1	3	1	2	1	1	1

Man erkennt sofort, daß bei den neogenen Blüten die Grenzen der Variation nach der Plus- wie Minusseite weit hinausgeschoben sind; anstatt $n=10-18$ haben wir $n=0-24$. Der Gipfel der Variationskurve liegt auch nicht auf 13, sondern auf 9 und 10. Das gleiche gilt für die Staub- und Fruchtblätter. Vor allem zeigten die Blüten einen überraschenden Reichtum an Anomalien aller Art. Ohne auf Einzelheiten einzugehen (vgl. die Arbeit von 1906) will ich nur folgende Punkte hervorheben:

1. Sehr starke Abweichungen in dem Zahlenverhältnis der Blumen-, Staub-, Fruchtblätter.

Solche fanden sich unter den 500 Blüten bei 429, also bei 85,8%; dabei traten sehr erhebliche Unterschiede in den Zahlen der drei Organe auf.

2. Apetalie.

Bei einem Teil der Blüten (52 unter 500) waren die Blumenblätter völlig verschwunden, oder sie waren ganz vereinzelt. Dieses sehr auffallende Merkmal war nie bisher bei *Sempervivum* oder überhaupt einer *Crassulacee* beobachtet worden.

3. Petalodie der Staubblätter.

Die Umwandlung von Staub- in Blumenblätter, die bei zahlreichen Gartenvarietäten bekannt ist, war bisher nicht bei *Sempervivum*, ebensowenig in der ganzen Familie der *Crassulaceen* bekannt. In den Versuchen trat das Merkmal bei 127 Blüten unter 500 auf, also bei 25,4%. Jedoch waren es in der Mehr-

zahl der Fälle (100 Blüten) nur 1—3 Staubblätter, die deutliche Zeichen der Petalodie darboten.

4. Zwischenformen von Staub- und Fruchtblättern.

Solche waren, wie früher erwähnt, bei der Kulturrasse des *Sempervivum tectorum* lange bekannt; als seltene Anomalien beobachtete man sie bei einigen anderen Arten. Bei *S. acuminatum* traten diese Gebilde an 103 Blüten (20,6%) auf.

5. Zwischenformen von Blattrosetten und Blüten.

Diese Bildungen, die einerseits den Charakter kleiner Blattrosetten hatten, andererseits Blütenteile einschlossen, waren bisher nicht bei *Sempervivum* beobachtet worden. Sie zeigten sich vereinzelt bei allen Versuchsexemplaren.

Von den Versuchspflanzen wurden drei ausgewählt. Nachdem bei ihnen der größere Teil der Blüten zur Untersuchung fortgenommen worden war, befruchtete ich eine Anzahl der veränderten Blüten mit dem eigenen Pollen, oder im Falle dieser nicht ausreichte, mit dem Pollen anderer Blüten des gleichen Individuums. Jedes Exemplar wurde sorgfältig vor Fremdbestäubung durch Isolation unter Glashäuschen geschützt. Die Samen wurden im Frühjahr 1906 in Halle gesät, später piquiert und im Spätherbst noch ausgepflanzt. Das erwies sich als ein Fehler, da ein großer Teil der Sämlinge durch den Winter zugrunde gerichtet wurde. Die lebend gebliebenen Exemplare wuchsen im Laufe des Sommers 1907 zu kräftigen Rosetten heran. Im Herbst 1907 wurden die Pflanzen jeder Gruppe in je eine große Schale mit leichter sandiger Erde verpflanzt und nach Heidelberg übergeführt. Hier verblieben die Pflanzen ungestört in ihren Schalen den Winter 1907/08, Sommer 1908, Winter 1908/09 bis Sommer 1909. Durch die lebhaftige Bildung von Tochterrosetten waren die Schalen gepreßt voll von Pflanzen.

Für das Folgende muß ein großes Gewicht darauf gelegt werden, daß die Rosetten während der Vegetationsperiode sehr sonnig und relativ trocken standen, und sich von Herbst 1907 ab in der gleichen Erde befanden, die von vornherein nur wenig Nährsalze enthielt. Die Entwicklung bis zur Bildung der Infloreszenz vollzog sich demgemäß unter anderen Kulturbedingungen als denen der Mutterpflanzen, und zwar entsprachen diese Bedingungen solchen der gewöhnlichen Kultur von *Sempervivum*arten, das heißt viel Licht, Trockenheit und geringer Nährsalzgehalt des Bodens.

Im Sommer 1909 kamen von jeder der drei Sämlingsgruppen einzelne Exemplare zum ersten Male zur Blüte. Ich werde jede für sich betrachten.

Sippe I.

Das Mutterexemplar war am 26. Juli 1904 im Freiland kultiviert, am 14. März 1905 in den geheizten Kasten versetzt, am 26. Juni 1905 wurden die terminalen Blütenzweige entfernt; am 25. Juli 1905 die Pflanze in einen Topf gesetzt und auf freiliegendem Versuchsbalkon weiterkultiviert. Die zur Selbstbefruchtung ausgewählten Blüten zeigten zum Teil Apetalie und Petalodie. Von den Sämlingen kamen nur zwei zur Blüte; alle Blüten waren normal; 47 davon wurden genauer untersucht. Ich ordne sie nach der Zahl der Blumenblätter an.

Tabelle IV.

47 Blüten von *S. acuminatum*, Sippe I.

Zahl der Blumenblätter	10	11	12	13	14
Zahl der Blüten	2	5	<u>18</u>	<u>18</u>	4

Im Vergleich zu den Zahlen bei den archegenen Blüten von 1905 (s. Tabelle II, S. 11) erwies sich die Variationsbreite der Sippe I verengt, was indessen bei der Kleinheit der Zahlen wenig bedeutet. Als Hauptvarianten zeigten sich in gleichem Betrage die Zahlen 12 und 13. Abweichungen von dem typischen Verhältnis der Blumen-, Staub- und Fruchtblätter traten unter den 47 Blüten bei 7 (15%) auf; es fanden sich vor:

Staubblätter $2n - 1$ bei 1 Blüte, Fruchtblätter $n - 1$ bei 5 Blüten.

„ $2n + 1$ „ 1 „ „ $n + 1$ „ 1 Blüte.

Anomalien der Form wurden nicht beobachtet.

Sippe III.

Die im Versuchsprotokoll als III bezeichnete Sippe entstammte einer Mutterrosette, die genau so kultiviert worden war wie Sippe I. Von den Nachkommen kamen acht Exemplare zur Blüte. Sie erschienen in ihrer ganzen Ausbildung durchaus typisch und blühten auch ganz normal. Ein Teil der Blüten wurde genauer untersucht.

Tabelle V.

57 Blüten von *S. acuminatum*, Sippe III.

Zahl der Blumenblätter	10	11	12	13	14
Zahl der Blüten	3	16	<u>18</u>	<u>18</u>	2

Die Sippe III zeigt die gleiche Variationsbreite wie I die gleichen Hauptvarianten 12 und 13, nur mit dem Unterschiede, daß auch die Variante 11 relativ stark vertreten ist. Abweichungen von dem typischen Verhältnis der Hauptorgane zeigten sich bei 15 Blüten unter 57 (26,3%); es fanden sich vor:

Staubblätter $2n - 1$ bei 7 Blüten,
 $2n - 2$ „ 2 „
 Fruchtblätter $n - 1$ bei 6 Blüten,
 $n - 2$ „ 7 „
 $n - 3$ „ 1 Blüte,
 $n - 4$ „ 1 „ .

Die Abweichungen waren also häufiger und zum Teil stärker als bei Sippe I. Dazu kam, daß bei einem Teil der Blüten die Staubblätter keine normale Anthere ausgebildet hatten. Bei einer Blüte war eine Anthere petaloid, bei einer anderen waren zwei Fruchtblätter in das Zentrum gerückt.

Sippe II.

Die Mutterpflanze war anders als die von Sippe I und III behandelt worden. Die Rosette war bereits im Jahre 1904 vom 20. April bis 30. Juni in einem geheizten, stark gedüngten Erdkasten kultiviert, am 30. Juni in ein frisch gedüngtes Gartenbeet versetzt. Am 10. März 1905 wurde die Rosette in einen Topf gesetzt und in ein kleines, warmes und feuchtes Gewächshäuschen auf den Versuchsbalkon des Instituts von Halle gebracht. Hier wurden dann die terminalen Blütenwickel entfernt. Später traten die neogenen, veränderten Blüten hervor, von denen ein Teil selbstbefruchtet wurde.

Im Sommer 1909 gelangten elf Sämlinge zur Blüte, von denen sieben wesentlich typisch erschienen, während vier in verschiedenen Richtungen auffallende Abweichungen darboten.

Bei den sieben typischen Exemplaren (Fig. 1) betrug die Höhe der Infloreszenzachse bis zur Gipfelblüte (Wickel nicht mitgerechnet) im Durchschnitt 19,1 cm, die Zahl der terminalen Wickel



Sempervivum acuminatum Schott.

Das Exemplar ist ein Sämling der Sippe II wesentlich typisch ausgebildet;
um $\frac{1}{2}$ verkleinert.

Fig. 1.

drei bis vier, die der unterhalb der Gipfelblüte vorhandenen Blütenzweige zwei bis vier, die Zahl der Blüten 33. Nach der Zahl der Blumenblätter ordnen sich die 116 genauer untersuchten Blüten in folgender Weise:

Tabelle VI.

116 Blüten von *S. acuminatum*, Sippe II (typische Exemplare).

Zahl der Blumenblätter	9	10	11	12	13	14	15	16
Zahl der Blüten	1	1	19	<u>47</u>	35	10	2	1

Gegenüber den blühenden Rosetten von Sippe I und III beobachten wir hier bei Sippe II eine etwas größere Variationsbreite bei den Blumenblättern (entsprechend auch bei Staub- und Fruchtblättern). Der Gipfelpunkt liegt bei der Variante 12, während 13 etwas zurücktritt. Auffallender ist die Zunahme der Abweichungen von dem typischen Verhältnis; sie zeigten sich unter den 116 Blüten bei 42 (37%); es fanden sich:

Staubblätter $2n - 1$ bei 14 Blüten,

$2n - 2$ „ 3 „

$2n - 3$ „ 4 „

$2n - 4$ „ 2 „

$2n - 5$ „ 1 Blüte,

$2n + 1$ „ 1 „

Fruchtblätter $n - 1$ bei 32 Blüten,

$n - 2$ „ 4 „

$n - 3$ „ 4 „

$n + 1$ „ 1 Blüte.

Unstrittig sind die anscheinend so typischen Exemplare der Sippe II in bezug auf den Blütenbau doch verändert. Als Formanomalien zeigten sich bei drei Blüten Doppelantheren (Verwachsung aus zwei Staubblättern), bei einer Blüte ein petaloides Staubblatt.

Die vier sehr stark abweichenden Exemplare kamen sämtlich später zur Blüte als die vorhin besprochenen; sie müssen wegen der Verschiedenartigkeit ihrer Veränderung im einzelnen besprochen werden.

Exemplar A.

Die Infloreszenzachse, die eine Höhe von 13,5 cm erreichte, fiel schon dadurch auf, daß die Stengelblätter kurz und dick waren und ganz dicht aufeinander folgten. Sämtliche 28 Blüten wurden untersucht.

Tabelle VII.

28 Blüten von *S. acuminatum*, Sippe II, Exemplar A.

Zahl der Blumenblätter	10	11	12	13	14	15	16
Zahl der Blüten	1	5	<u>11</u>	4	3	2	2

Die Variation in der Zahl der Blumenblätter und ebenso der Staub- und Fruchtblätter weist keine Besonderheit auf. Charakteristisch für den Sämling ist die starke Abweichung von dem typischen Zahlenverhältnis der drei Hauptorgane. Solche Abweichungen zeigten sich unter den 28 Blüten bei 18, das heißt 64%. Es wurden beobachtet:

Staubblätter $2n - 1$ bei 9 Blüten,

$2n - 2$ „ 3 „

$2n - 4$ „ 1 Blüte.

Fruchtblätter $n - 1$ bei 9 Blüten,

$n - 2$ „ 2 „

$n - 3$ „ 2 „

$n - 4$ „ 1 Blüte.

Außerdem bemerkte man noch andere Zeichen anormaler Entwicklung. Bei 13 Blüten waren bald mehr, bald weniger Staubblätter verkümmert, bei zwei Blüten waren sie so reduziert, daß ihre Zahl überhaupt nicht festgestellt werden konnte. Auch in der Stellung und der Ausbildung der Blumenblätter traten einige Abweichungen vom Typus hervor.

Exemplar B.

Die Infloreszenzachse streckte sich auffallend wenig, so daß sie nur eine Höhe von 9,2 cm erreichte. Der ganze Blütenstand hatte ein sehr abweichendes Aussehen, weil an Stelle der normalen vier Blütenzweige nur ein 2 cm langer kleiner Trieb saß, der an der unteren Hälfte nur fünf Blättchen, oben vier Blüten trug. An Stelle der Gipfelblüte der Achse saß eine Art Rosette, die aus dachziegelig angeordneten dicken Blättchen bestand, im Zentrum einige rötliche Blumenblätter umschloß. Unterhalb des Gipfels erhoben sich zwei kleine Triebe (reduzierte Wickel), von denen der eine mit einer Blattrosette endigte, der andere neben

drei Knospchen ebenfalls eine Rosette besaß. In den Achseln der oberen und mittleren Stengelblätter saßen teils kleine Rosetten, teils Zwischenformen von Rosetten und Blüten. Nur sechs offene und vollständige Blüten waren an der ganzen Infloreszenz entstanden; zwei waren typisch, die andern abweichend durch Unterschiede in der Zahl der verschiedenen Organe.

Der Sämling B war nach diesen Beobachtungen schon sehr abweichend gestaltet. Charakteristisch für ihn ist die Bildung von Rosetten und Zwischenformen von Rosetten und Blüten an Stelle der typischen Blüten.

Exemplar C und D.

Die beiden Sämlinge können zusammen behandelt werden, weil sie in allen wesentlichen Merkmalen übereinstimmten, durch die sie sich ebenso sehr von den Exemplaren A und B, wie von den mehr typischen Individuen der drei Sippen unterschieden. Schon sehr frühzeitig, das heißt lange vor dem eigentlichen Blühen fielen die beiden Pflanzen unter den anderen Sämlingen auf. Bei allen *Sempervivum*arten, wie überhaupt bei der Mehrzahl der Blütenpflanzen liegen die Kelchblätter dicht an den noch geschlossenen Blütenknospen an. Bei den beiden Pflanzen dagegen lagen die Kelchblätter sämtlicher Blütenknospen nur mit dem basalen Teile an; ihre Spitzen waren in scharfem Winkel nach außen gekrümmt und fielen um so stärker noch auf, als diese Spitzen lebhaft rot gefärbt waren (vgl. Textfigur 2, Tafelfigur B). Es trat hier ein ganz neuer Charakter hervor, der weder bei den typischen *Semperviven*, noch auch bei meinen Variationsversuchen jemals beobachtet werden konnte.

Der Bau der Blüten selbst (Tafel I, Fig B), in bezug auf Zahl, Anordnung und Gestaltung der Hauptglieder bot Abweichungen vom Typus in einem solchen Grade dar, wie er bei den künstlich veränderten Blüten der ursprünglichen Versuchsexemplare bisher nicht erreicht werden konnte. Keine einzige der 40 Blüten von C und D ($21 + 19$) entsprach der typischen Formel, so daß die Abweichung 100% betrug. Von den drei Hauptorganen ließen sich nur die Fruchtblätter genauer zählen.

Die Variationsbreite ist im Vergleich zu den anderen Individuen der Sippe II erweitert, der Gipfelpunkt liegt an Stelle von 12 auf 9, ist also deutlich nach Minus verschoben. Die Zahl der Blumen- und Staubblätter konnte nicht mit großer Genauig-

keit festgestellt werden infolge des Hauptcharakters der Blüten der Petalodie der Staubblätter.

Tabelle VIII.

40 Blüten von *S. acuminatum*, Sippe II, Exemplare C und D, nach der Zahl der Fruchtblätter geordnet.

Zahl der Fruchtblätter	6	7	8	9	10	11	12	13	14	16
Zahl der Blüten	1	6	4	<u>12</u>	4	3	1	4	4	1

Die Umwandlung von Staub- in Blumenblätter war, wie auch bei den künstlich veränderten Blüten der Muttergeneration, in sehr verschiedenem Grade eingetreten. Man beobachtete alle Stadien, von der schwachen petaloiden Umbildung der Anthere, bis zur Bildung eines richtigen Blumenblattes, das in dem Kreise der Staubblätter saß (vgl. Tafel 1, Fig. D normales Staubblatt, C normales Blumenblatt, E, F, G Zwischenformen). Da aber gleichzeitig die Stellung der Blumen- und Staubblätter verändert war, so daß die regelmäßige Anordnung in Quirlen aufgehoben war, so war es nicht möglich, zwischen echten Blumenblättern und völlig petaloiden Staubblättern zu unterscheiden. Im Vergleich zur typischen Ausbildung waren die Blumenblätter relativ kleiner und schmaler; sie waren auch nicht immer strahlig ausgebreitet, sondern standen mehr oder weniger aufrecht. Einige von ihnen wiesen Formen auf (Tafel 1, Fig. E), die direkt noch an die Entstehung aus Staubblättern erinnerten. So ist es sehr wahrscheinlich, daß ein Teil der anscheinenden Blumenblätter durch Petalodie entstanden war.

Wenn man nur diejenigen Staubblätter als petaloid bezeichnet, die auch bei starkem Umwandlungsgrade noch einen deutlichen Rest der Anthere trugen, so ergaben sich bei dem Exemplar C unter 344 Staubblättern 95 sicher petaloide = 27,6%.

Der Formel nach würden den 344 Staubblättern 172 Blumenblätter entsprechen, während tatsächlich 247 gezählt wurden. Bei dem Exemplar D war die Gesamtzahl der Staubblätter 362, davon sicher petaloid 64 = 17,7%. Von Blumenblättern zählte ich 238, während der Formel nach 181 der Staubblätterzahl entsprechen würden. Jedenfalls war der Charakter der Petalodie

in den Blüten der beiden Sämlinge stark gesteigert im Vergleich zu den künstlich veränderten Mutterblüten des Jahres 1905.³⁾



Sempervivum acuminatum Schott.

Ein Exemplar der Sippe II sehr abweichend durch den Bau der Blüten;
nur ein wenig (%) verkleinert.

Fig. 2.

Denn hier betrug die Menge der Blüten, in denen Petalodie auftrat, nur 25,4%. Bei den Sämlingen zeigte sich der Charakter bei 38 Blüten unter 40, das heißt in 95%.

³⁾ In meinen ersten Versuchen 1904, um bei *Sempervivum Funkii* Petalodie zu erhalten, trat der Charakter nur bei 5% der Blüten auf (1905, S. 280).

Die nicht petaloiden Staubblätter waren zum Teil normal und enthielten anscheinend gesunden Pollen, der zur Bestäubung typischer Exemplare der gleichen Sippe benutzt wurde, da die eigenen Fruchtblätter versagten. Diese hatten zwar die normale Form, waren aber nicht wie sonst in einem Kreise angeordnet, sondern ganz wirr durcheinandergeworfen. Andere Staubblätter zeigten verschiedene Grade der Reduktion, namentlich auch in Form von Staminodien, wie sie bei den künstlich veränderten Blüten mehrfach beobachtet wurden. Ebenso traten die früher erwähnten Zwischenformen von Staub- und Fruchtblättern auf, indessen ohne merkliche Steigerung; unter den 40 Blüten beobachtete ich bei 7 (17%) je eines, selten zwei solcher Gebilde.

An die Besprechung der Beobachtungen möchte ich einige allgemeine Schlußbemerkungen knüpfen.

In seinem bahnbrechenden Werk hat DE VRIES (1901) den Unterschied von Variationen und Mutationen zum ersten Male deutlich hervorgehoben. Als Variationen werden wesentlich die quantitativen, kontinuierlichen (oder fluktuierenden) Abweichungen bezeichnet, die den QUETELET'schen Regeln der Wahrscheinlichkeit folgen, und die nicht vererbt werden, während die Mutationen sprungweise auftretende, diskontinuierliche und von vornherein erbliche Merkmale neuer systematischer Einheiten sind. Die Charakteristik der Variationen habe ich (1903, S. 145; 1905, S. 304) in einem wesentlichen Punkt erweitert, indem ich darauf hinwies, daß zu den Variationen auch zahllose Abweichungen der Gestalt gehören, die zum Teil als diskontinuierlich⁴⁾ zu bezeichnen sind, und ebenso wie die kontinuier-

⁴⁾ Mir kam es darauf an, den Nachweis zu führen, daß auf experimentellem Wege Variationen erzeugt werden, die ihrer Erscheinung nach den von BATESON (1894, S. 15) definierten diskontinuierlichen Variationen entsprechen, und zwar sowohl den meristischen wie substantiven, daß daher die Art der Abweichung nichts darüber entscheidet, ob erblich oder nicht. In der Tat bleibt es bei dem von BATESON beschriebenen Material vielfach unentschieden, ob die Abweichungen erblich sind. Bei meinen Versuchen waren es Variationen in dem von mir klar definierten Sinn. Verwechslungen mit Mutationen kamen gar nicht in Betracht. Die Anwendung des Wortes diskontinuierlich hat nun zu Mißverständnissen geführt, weil andere Gelehrte sich nicht von der Voreingenommenheit frei machen konnten, daß alle nicht erblichen Variationen kontinuierlich sein müssen, und daß entsprechend den Anschauungen von DE VRIES alle Anomalien durch besondere Träger (Pangene) vertreten sein müssen. Das erste ist sicher nicht der Fall, das

lichen durch Wirkungen der Außenwelt entstehen. Infolgedessen definierte ich als Variation einer von einem Individuum aus vegetativ oder durch strenge Selbstbefruchtung vermehrten Spezies die Gesamtheit der Veränderungen aller morphologischen und physiologischen Merkmale unter dem Einfluß der Außenwelt. Diese Definition ist auch von anderen Forschern anerkannt worden, so von JOST in seinen bekannten Vorlesungen. BAUR (1907, S. 448) schlägt vor, einen anderen Ausdruck, nämlich Modifikation an Stelle von Variation zu setzen, weil in der Tat der letztere Ausdruck vielfach in weiterer Fassung verwendet wird und zu Mißverständnissen Anlaß gibt. Zwischen den Variationen einerseits, den Mutationen andererseits gibt es, der Definition nach, nur einen, aber sehr wesentlichen Unterschied, der sich auf das Verhalten der Nachkommen bezieht; die nicht erblichen nennt man Variationen resp. Modifikationen, die erblichen Mutationen.

Die Mutationstheorie von DE VRIES ist von dem richtigen und praktisch verwendbaren Gedanken getragen, daß der Gesamtcharakter einer Art sich aus einer relativ kleinen Anzahl elementarer Merkmale zusammensetzt, die gewissermaßen selbständige Einheiten vorstellen, die sich in mannigfachster Weise kombinieren und wieder trennen können, eine Anschauung, die durch die moderne Bastardlehre aufs beste bestätigt erscheint. DE VRIES

zweite eine unnötige Annahme. Die Vorwürfe JOHANNSENS (1909, S. 327), die auf solchen Mißverständnissen beruhen, sind daher höchst überflüssig und unberechtigt. Sie sind um so unberechtigter, als ich mehrfach (1903, S. 158, 1905, S. 315, 1906, S. 124) den Unterschied von Variationen und Mutationen klar auseinandergesetzt habe, um den Kern des Erblichkeitsproblems möglichst scharf herauszulösen. Ich habe damals gesagt, die spezifische Struktur müsse bei Entstehung einer Mutation geändert werden, und diese Änderung veranschaulicht durch Analogien mit den durch chemische Änderungen veranlaßten Änderungen in dem Verhältnis ihrer Eigenschaften zur Außenwelt. Das hat auch BAUR (1907, S. 448) übersehen, der mir ebenfalls vorwirft, die beiden Dinge zusammengeworfen zu haben. BAUR sucht genau in der gleichen Weise, wie ich es getan habe, den Unterschied durch Vergleich chemischer Substanzen zu veranschaulichen, indem er auf den Unterschied von flüssigem und festem Paraffin hinweist. Dieser Vergleich ist vielleicht nicht ganz glücklich, da er ziemlich das Gegenteil von dem veranschaulicht, was BAUR sagen möchte. Denn bei den Paraffinen beruht der Unterschied auf quantitativ verschiedenen Mischungen aller möglicher höheren Kohlenwasserstoffe. Folglich könnte man ohne Schwierigkeit durch andere Mischung sich eine kontinuierliche Reihe von Übergangsstoffen herstellen. Im übrigen stimmen die Ausführungen BAURS ebenso wie die von JOHANNSEN in vielem mit dem überein, was ich vertreten habe.

stellt sich weiter vor, daß die elementaren Eigenschaften an besondere stoffliche Träger, an „Pangene“ gebunden sind, die schon von DARWIN angenommen wurden, um die Erblichkeitserscheinungen zu erklären. Gegen diese Annahme habe ich schwerwiegende Gründe angeführt, indem ich (1905, S. 288) darauf hinwies, daß vom physiologischen Standpunkt aus diese Pangene gar keine Einheiten vorstellen können, und daß sie auch nie ausreichen können, das Auftreten der Merkmale zu erklären. In neuester Zeit hat JOHANNSEN diesen Begriff wieder aufgenommen; er verzichtet auf jede nähere Vorstellung dieser Träger und reduziert das Wort Pangen zu Gen. Er sagt (1909, S. 124): „Das Wort Gen ist völlig frei von jeder Hypothese; es drückt nur die sicher gestellte Tatsache aus, daß jedenfalls viele Eigenschaften des Organismus durch in den Gameten vorkommende, besondere trennbare und somit selbständige «Zustände», Grundlagen, Anlagen — kurz, was wir eben Gene nennen wollen — bedingt sind“.

Die praktische Brauchbarkeit dieses Ausdruckes kann man durchaus anerkennen. Aber man muß betonen, daß er nicht genügt, weil er nur einen Teil der in der Struktur der Zellen steckenden Potenzen umfaßt. Es gibt eben doch Merkmale, die als allgemeine Reaktionen des physikalisch-chemischen Gleichgewichtssystems der Zellen aufzufassen sind, für die eine Annahme besonderer Gene ebenso unnötig erscheint, wie eine solche für feste Substanzen, die die Potenz besitzen, unter anderen Bedingungen flüssig oder gasförmig zu werden. Solche allgemeine Reaktionen treten uns gerade in der Fülle künstlicher Variationen entgegen unter besonderen Umständen, durch die die inneren Bedingungen der Zellen so verändert werden, daß die entsprechenden Potenzen verwirklicht werden. Wir müssen voraussetzen, daß die Fähigkeiten zur Petalodie, Fasziation, Zwangsdrehung zur Änderung der Zahlen und Stellungsverhältnisse, der Farben usw. mehr oder minder allen Spezies im weiten Umkreis der Phanerogamen zukommen, wenn auch der Nachweis dafür bisher nur in einzelnen Fällen geführt ist (man vgl. z. B. die zahlreichen Variationen bei *Veronica chamaedrys* 1906).

Nun sehen wir, daß viele dieser allgemeinen Potenzen bei zahlreichen Pflanzenformen, speziell den Gartenvarietäten, tatsächlich zu Artmerkmalen geworden sind, daß es gefülltblühende, faszierte, rot- oder gelb- oder teilweise weißgefärbte (panaschierte) Varietäten usw. gibt. Bei diesen Varietäten

ist die Potenz durch „Etwas“ vertreten, das den Nachkommen überliefert wird, das bei Bastardspaltungen abgetrennt werden kann, mag man dieses Etwas nun Erbeinheiten oder Gene usw. nennen, oder mag man sich darunter bestimmte Bedingungskomplexe vorstellen. Mit diesem Übergang des Merkmals aus dem Zustand der reinen Potenz in den des Artmerkmals ist nun der Übergang aus dem nicht erblichen in den erblichen Zustand verbunden. Dabei verstehe ich hier unter Erbllichkeit etwas ganz Bestimmtes, nämlich das besondere Verhalten des Merkmals zur Außenwelt (1903, S. 156; 1905, S. 317).

Bei jeder künstlichen Variation ist das Erscheinen des Merkmals gebunden an die Wirkung einer relativ eng begrenzten Kombination gewisser äußerer Bedingungen; unter anderen weiteren, z. B. den gewöhnlichen Gartenbedingungen, sinkt das Merkmal bei den gleichen Individuen wie bei den Nachkommen wieder in den Zustand der bloßen Potenz — es ist nicht erblich. Bei jenen Gartenvarietäten dagegen ist das Merkmal in den Geschlechtszellen anscheinend durch etwas Materielles vertreten. Jedenfalls offenbart sich der charakteristische Unterschied gegenüber den Variationen, abgesehen von dem Verhalten bei der Bastardspaltung, in der Tatsache, daß es bei den Nachkommen unter den gewöhnlichen, dabei stets etwas wechselnden Gartenbedingungen regelmäßig erscheint.

Wenn man eine blaublühende *Campanula trachelium* durch höhere Temperatur und schwächeres Licht zur Bildung weißer Blüten zwingt, wenn man *Hydrocharis* nach der Methode von OVERTON mit Zuckerlösung rot färbt, oder wenn durch die Wirkung eines Pilzes bei *Knautia* die Petalodie der Staubblätter herbeigeführt wird, so handelt es sich in allen diesen wie zahllosen ähnlichen Fällen um Verwirklichung allgemein verbreiteter Potenzen in Form nicht erblicher Variationen. Worauf beruht es nun, daß solche Potenzen bei einer weißblühenden oder rotgefärbten oder gefülltblühenden Varietät zu Artmerkmalen geworden sind, die jetzt unabhängiger von der Außenwelt erscheinen, weil sie auch bei den gewöhnlichen Gartenbedingungen auftreten? Das Problem ist ungelöst; man kann nur sagen: es muß eine innere Veränderung der Zellen stattgefunden haben, durch welche die Reaktionsweise gegenüber einer gegebenen Außenwelt verändert worden ist. Man kann sich den Vorgang durch chemische Vor-

gänge ein wenig veranschaulichen (vgl. KLEBS 1903, S. 158, ferner die Darlegungen BAURS 1908, S. 280). Denn selbst infolge kleiner Änderungen der chemischen Struktur (durch Substitutionen, Kondensationen u. dergl.) kann sich das Verhalten gewisser Merkmale gegenüber den gleichen Außenfaktoren sofort ändern. Wenn das bei 20° (bei normalem Druck) gasförmige Monochloräthan (C_2H_5Cl) in Dichloräthan ($C_2H_4Cl_2$) umgewandelt wird, so ändert sich sofort das Verhältnis zur Temperatur, da Dichloräthan bei 20° flüssig bleibt; bei der gleichen Temperatur ist das Hexachloräthan (C_2Cl_6) bereits fest.

Die innere Veränderung der Geschlechtszellen, die zu einer erblichen Mutation führt, kann in Einzelfällen kleiner oder größer sein, ein oder mehrere oder alle Merkmale betreffen; darauf kommt es im Prinzip nicht so sehr an. Vergleichen wir z. B. die zahlreichen elementaren Spezies der LINNÉ'schen *Draba verna*, würden wir dazu noch die innerhalb einer Spezies unterscheidbaren reinen Linien (im Sinne von JOHANNSEN) nehmen, so könnte man sich fast kontinuierliche Reihen von Übergangsgliedern aufstellen, von denen jedes von den vorhergehenden wie folgenden nur durch kleine quantitative Unterschiede getrennt ist, aber eben durch Unterschiede, die bei gleicher Beschaffenheit der Außenwelt konstant erscheinen. Daher ist auch die Selektionstheorie DARWINS nicht deshalb falsch, weil sie als Auslesematerial Spezies voraussetzt, die nur durch kleine Unterschiede in Maß, Zahl, Intensitätsgrad und Form getrennt sind. Diese Voraussetzung entspricht den tatsächlichen Verhältnissen. Aber sie ist falsch, einmal weil sie nicht unterschieden hat zwischen vorübergehenden Änderungen (Variationen oder Modifikationen) und den erblichen, den Mutationen, vor allem auch, weil der Faktor „Auslese“ vom physiologischen Standpunkt aus niemals die Entstehung erblicher Änderungen erklären kann. Seitdem NÄGELI (1884) diese Grundfehler der Selektionstheorie klar und einleuchtend aufgedeckt hat, seitdem DE VRIES auf Grund eines so reichen Materials an Beobachtungen und Versuchen wesentlich in gleichem Sinne gegen die Selektionstheorie aufgetreten ist, hat auf dem Gebiete der Botanik die Auffassung der Auslese als artbildender Faktor jeden Boden verloren. Die letzten Reste des Glaubens werden wohl von den Untersuchungen JOHANNSENS (vgl. die ausführliche Darstellung 1909) zerstört werden.

Der wichtigste Weg zur Lösung des fundamentalen Erblchkeitsproblems, soweit dieses überhaupt mit heutigen Mitteln angreifbar erscheint, besteht darin, experimentell hervorgerufene Variationen zu Mutationen, das heißt zu Artmerkmalen zu machen. Der leitende Gedanke ist die Voraussetzung, daß die inneren Veränderungen der Geschlechtszellen, durch welche ein Merkmal erblich wird, ebenso von der Außenwelt bedingt sind, wie es sicher für die Entstehung der Variationen gilt. Nur ist es selbstverständlich, daß die Einwirkung sehr viel tiefer in die Struktur der Zellen eingreifen muß, daß es auf die Zeit und die Art der äußeren Einwirkung ankommen muß, ob ein Merkmal, wie z. B. die Petalodie, bloß als vorübergehende Variation oder als erbliche Mutation erscheint. Gerade auf zoologischem Gebiet, wo das ganze Problem sogar viel verwickelter liegt, deuten die wichtigen Forschungen von STANDFUSS, FISCHER, TOWER, KAMMERER immer stärker darauf hin, daß experimentell herbeigeführte Änderungen auf die Nachkommen übertragen werden. Auf botanischem Gebiete streben die Forschungen von BLARINGHEM (1907), MAC DOUGAL (1906) und mir (1906) gleichen Zielen zu.

Die vorliegenden Untersuchungen an *Sempervivum* stellen in gleicher Richtung einen kleinen Schritt vorwärts vor; sie sind noch nicht entscheidend genug für die Frage, ob es möglich ist, neue Rassen auf experimentellem Wege zu gewinnen. Denn aus dem Verhalten der ersten Generation kann man den Grad der Erblchkeit nicht beurteilen. Die Einwirkung auf die Geschlechtszellen kann sich auf die ersten Nachkommen beschränken und durch die Gegenwirkungen der normalen Kulturbedingungen wieder beseitigt werden. Die weiteren Forschungen werden darüber Aufschluß erteilen. Immerhin ist das Auftreten der künstlich veränderten Merkmale in der folgenden Generation merkwürdig genug; ein kurzer Vergleich zwischen den Mutterindividuen und denjenigen Nachkommen, die verändert worden sind, wird das Wesentliche deutlich machen.

1. Die Variationen der Blüten bei dem Mutterindividuum traten unter besonderen Bedingungen ein (Entstehung an einem vorher besonders ernährten Exemplar nach Entfernung der typischen Blüten); die Variationen bei den Sämlingen zeigten sich nach mehrjähriger Kultur unter gewöhnlichen Gartenbedingungen an den zuerst entstehenden Blüten.

2. Die Mutterblüten zeigten gleichzeitig die allerverschiedensten Formen der Variation. Bei den Sämlingen fand eine Art Trennung der Variationen statt. Bei dem einen Exemplar waren nur die Zahl und die Stellung der Glieder verändert; bei dem zweiten war wesentlich eine völlige oder unvollständige Umwandlung der Blüten in Rosetten erfolgt. Die beiden letzten Exemplare zeigten in fast allen Blüten die Petalodie.

3. Sowohl der Charakter der Rosettenbildung wie vor allem der der Petalodie war bei den Blüten der Sämlinge gesteigert im Vergleich zu den Mutterblüten.

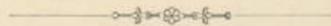
4. Einige Variationen der Mutterblüten, wie besonders die Apetalie, waren bei den Sämlingen nicht nachweisbar.

5. Bei zwei der Sämlinge trat ein ganz neues Merkmal hervor, das bisher bei keinem Sempervivum beobachtet werden konnte: die eigenartige Form der bereits an den Blütenknospen abgespreizten Kelchblätter.

Aus diesem Vergleiche geht hervor, daß gewisse Veränderungen der Mutterblüten in verschiedenem Grade auf einzelne Sämlinge übertragen worden sind. Man kann von einer Vererbung in jenem vorhin definierten Sinne sprechen, weil die Veränderungen der Blüten, die bei dem Mutterindividuum und nur unter besonderen Bedingungen erzeugt werden konnten, bei den Sämlingen ohne weiteres unter den allgemeinen Kulturbedingungen auftraten. Da aber doch ein Teil der Sämlinge von Sippe II ebenso wie die Sämlinge von Sippe I und III wesentlich typisch blühten, obwohl sie auch aus veränderten Blüten herstammten, so folgt daraus — was übrigens von vornherein zu erwarten war —, daß durchaus nicht jede Veränderung der Mutterblüten vererbt wird. Die Veränderungen in den meisten Blüten der Mutterindividuen waren nichts anderes als gewöhnliche Variationen, da die Geschlechtszellen nicht davon betroffen worden sind. Die Fähigkeit zur Petalodie ist natürlich auch bei den typischen Nachkommen vorhanden, aber eben nur im Zustand der bloßen Potenz. Die beiden Sämlinge dagegen, die in 95% ihrer Blüten Petalodie aufwiesen, können nur aus Geschlechtszellen entstanden sein, die, vermittelt durch die äußeren Einwirkungen, irgendwelche unbekannte, materielle Veränderungen erlitten haben, die ihrerseits erst nach mehrjährigem, vegetativem Wachstum unter normalen Bedingungen zur Blütezeit das Merkmal der Petalodie verwirklichten. Jeden-

falls ist es ganz wahrscheinlich, daß auf diesem Wege gefüllt blühende Rassen entstehen können.

Auch wenn wir vorläufig annehmen wollen, daß vegetativ vermehrte oder sexuell erzeugte Nachkommen der veränderten Sämlinge schließlich doch zum normalen Typus zurückschlagen, so würde die Tatsache der Vererbung auf eine Generation ihren Wert behalten. Sie weist darauf hin, daß hier, wie in zahllosen anderen Fällen, der Reichtum der Naturerscheinungen immer wieder den engen Kreis unserer Definitionen sprengt. Wir haben es bei den Veränderungen der Sämlinge sicher nicht mit den typischen, fluktuierenden Variationen zu tun; andererseits würden z. B. die Unregelmäßigkeiten in Zahl und Stellung der Blütenglieder usw. auch keine typischen Mutationen sein, sondern vielleicht Zwischenzustände oder Übergangsformen beider. Sie gehören wohl in jenes noch so wenig geklärte Gebiet von der Vererbung pathologischer Veränderungen bei Tieren und Menschen, wie z. B. in den berühmten Versuchen von BROWN-SEQUARD über Vererbung von Epilepsie bei Meerschweinchen. Wenn auch bisher in solchen Fällen eine typische Vererbung nach den MENDEL'schen Spaltungsregeln nicht bekannt und nicht einmal wahrscheinlich ist, so erscheinen doch solche Übertragungen experimentell erzeugter, pathologischer Veränderungen sowohl praktisch wie theoretisch von hohem Interesse.



Literatur.

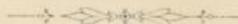
- BATESON, W., *Materials for the Study of Variation*, London 1894.
 — *Mendel's Principles of Heredity*, Cambridge 1909.
- BAUR, E., *Untersuchungen über die Erblichkeitsverhältnisse einer nur in Bastardform lebensfähigen Sippe von Antirrhinum majus*. Ber.-bot.-Gesell. 1907.
 — *Einige Ergebnisse der experimentellen Vererbungslehre*. Beihefte Medic. Klinik, IV, 1908.
- BENECKE, W., *Einige Bemerkungen über die Bedingungen des Blühens und Fruchtens der Gewächse*. Bot. Zeitg., 1906.
 — *Über die Ursachen der Periodizität im Auftreten der Algen*. Intern. Rev. Hydrobiol., I, 1908.
- BLARINCHEM, *Mutations et traumatismes*. Lille 1907.
- FISCHER, H., *Über die Blütenbildung in ihrer Abhängigkeit vom Licht und über die blütenbildenden Substanzen*. Flora 1905.
- JOHANNSEN, W., *Elemente der exakten Erblichkeitslehre*. Jena 1909.
- JOST, L., *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*, 2. Aufl., 1908.
- KLEBS, G., *Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen*. Jena 1903.
 — *Probleme der Entwicklung*, Biol. Centr., 1904.
 — *Über Blütenvariationen*, Jahr. f. wiss. Bot., 1905.
 — *Über künstliche Metamorphosen*, Abh. Natur. Gesell., 1906.
 — *Studien über Variation*. Arch. Entwicklungsmech., 1907.
- LÖW, O., *Stickstoffentziehung und Blütenbildung*. Flora 1905.
- MAC DOUGAL, *Heredity and Origin of Species*. Monist, 1906.
- NÄGELI, K., *Mechanisch-physiologische Abstammungslehre*. München 1884.
- VRIES, H. DE, *Die Mutationstheorie*. Leipzig, I, 1901; II, 1902—1903.
- WETTSTEIN, R. VON, *Über sprungweise Zunahme der Fertilität bei Bastarden*. Wiesner-Festsch. Wien 1908.
-

Tafel

Figurenerklärung der Tafel.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf *Sempervivum acuminatum* SCHOTT.

- Fig. A. Ende eines Blütenzweiges mit typischen Blüten von einem normalen Sämling der Sippe II. 2:1.
- „ B. Blüte eines veränderten Sämlings (Exemplar C) der Sippe II. 2:1.
 - „ C. Normales Blumenblatt. 28:1.
 - „ D. Normales Staubblatt. 28:1.
 - „ E. Blumenblatt von Blüte B, höchst wahrscheinlich durch Umwandlung eines Staubblattes entstanden. 28:1.
 - „ F. Staubblatt von Blüte B, petaloid, mit rotem Antherenrest (links). 28:1.
 - „ G. Staubblatt von Blüte B, an der Anthere petaloid. 28:1.



3
932

Klebs, Nachkommen künstlich veränderter Blüten von *Sempervivum*

Tafel I.



L. Schröter pinx.

Carl Winter's Universitätsbuchhandlung, Heidelberg.

Lith. Anst. v. F. Wirtz, Darmstadt.

Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften,
Mathemat.-Naturwissenschaftl. Kl. 5. Abh. 1909.

BIBLIOTHEK
DER
TECHN. HOCHSCHULE
KARLSRUHE