





Correns

DIE NATURWISSENSCHAFTEN

Zwölfter Jahrgang

19. September 1924

Heft 38

CARL CORRENS

ZUR FEIER

SEINES SECHZIGSTEN GEBURTSTAGES

Inhalt:

Carl Erich Correns. Von A. ZIMMERMANN, Berlin-Dahlem	751
Die Botanik vor Mendels Auferstehung. Von O. RENNER, Jena	752
Einige Züge aus der Entwicklung des Mendelismus. Von H. NILSSON-EHLE, Åkarp	757
Über Fragen der Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen. Von FR. v. WETTSTEIN, Berlin-Dahlem	761
Einige Probleme der heutigen Vererbungswissenschaft. Von RICHARD GOLDSCHMIDT, Berlin-Dahlem	769
Die nichtvererbungswissenschaftlichen Arbeiten von Correns. Von HERMANN SIERP, München	772
Verzeichnis der von C. Correns veröffentlichten Arbeiten	778

Carl Erich Correns.

Zu seinem sechzigsten Geburtstage.

VON A. ZIMMERMANN, Berlin - Dahlem.

Der Geheime Regierungsrat Dr. C. CORRENS, I. Direktor des Instituts für Biologie der Kaiser Wilhelm-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften und ordentlicher Professor an der Friedrich Wilhelm-Universität zu Berlin, feiert am 19. September seinen sechzigsten Geburtstag. Durch seine vielseitigen und gründlichen Untersuchungen ist es C. CORRENS gelungen, sich eine hochgeachtete Stellung in der Gelehrtenwelt zu erringen. Dies beweisen auch die zahlreichen Ehrungen, die ihm bereits zuteil geworden sind: C. CORRENS wurde von der Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig, der Preußischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, der Akademie der Wissenschaften zu Wien, der Bayerischen Akademie der Wissenschaften zu München und der Königlich Schwedischen Akademie der Wissenschaften zu Stockholm zum Mitglied ernannt und ferner von der medizinischen Fakultät der Universität Rostock zum Dr. med. h. c. und von der Landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin zum Ehrendoktor der Landwirtschaft.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle einen kurzen Überblick über die wichtigsten seiner zahlreichen Arbeiten zu liefern.

Dieselben wurden begonnen unter Leitung CARL VON NAEGELIS, dessen exakte und kritische Forschungsart auch in allen Arbeiten seines Schülers hervortritt. Zum Andenken an seinen Lehrer hat er auch einer von ihm entdeckten interessanten neuen Gattung der Chrysomonadineen den Namen *Naegeliella* gegeben. Außerdem hat C. CORRENS auch in den Instituten von G. HABERLANDT, S. SCHWENDENER, W. PFEFFER und H. VÖCHTING gearbeitet, und es zeugen namentlich die in das erste Dezennium seiner Forschungstätigkeit fallenden Arbeiten davon, daß C. CORRENS alle Zweige der botanischen Wissenschaft in einer Weise beherrscht wie wohl nur wenige seiner Zeitgenossen.

In seiner 1888 erschienenen ersten Arbeit, die auf Anregung von G. HABERLANDT unternommen wurde, gibt CORRENS eine gründliche Beschreibung der extranuptialen Nektarien der Dioscöreen, sowie auch der Entwicklungsgeschichte dieser interessanten Gebilde.

Dann folgt eine Reihe von Arbeiten über die Struktur und das Wachstum der Zellmembranen bei verschiedenen Algen und höheren Pflanzen, in der C. CORRENS im wesentlichen die von C. VON NAEGELI aufgestellten Theorien über den mi-

zellaren Aufbau und das Intussuszeptionswachstum der Membranen durch exakte Beobachtungen und Beweisführungen bestätigen und gegen verschiedene Angriffe verteidigen konnte. Ich erwähne von diesen Arbeiten nur seine im Jahre 1889 erschienene Inaugural-Dissertation, in der speziell das Membranwachstum verschiedener Cyanophyceen beschrieben wird und eine 1891 erschienene Widerlegung der Wiesnerschen Dermatosomentheorie.

In einigen dieser Arbeiten liefert aber CORRENS auch wertvolle Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Struktur verschiedener Algengruppen, deren Kenntnis er auch durch einige Spezialarbeiten gefördert hat. Erwähnt seien an dieser Stelle auch seine Untersuchungen über die Bewegungen der Oscillarien.

Daß sich CORRENS auch mit der Untersuchung von Pilzen befaßt hat, zeigt die von ihm aufgefundenene *Schinzia scirpicola*.

Sehr eingehend hat sich CORRENS aber namentlich mit dem Studium der Laubmoose befaßt und, nachdem er schon einige kleinere Mitteilungen über dieselben herausgegeben hatte, in seiner 1899 erschienenen, dem Andenken CARL NAEGELIS gewidmeten Monographie über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge die Resultate seiner mit großer Exaktheit durchgeführten Untersuchungen niedergelegt. In die gleiche Zeit fällt auch eine in der Festschrift für S. SCHWENDENER erschienene Arbeit über Scheitelwachstum, Blattstellung und Astanlagen des Laubmoosstämmchens.

Für die Systematik der Phanerogamen hat CORRENS, obwohl er ein gründlicher Kenner der einheimischen Flora ist, nur einige kurze Notizen über die Schweizer Flora und Arbeiten über die Gattung *Cerastium* geliefert.

Eingehender hat sich CORRENS ferner auch mit physiologischen Untersuchungen befaßt. So wurde er während seines ersten Aufenthaltes in Leipzig durch W. PFEFFER zu seiner Arbeit über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffs angeregt, mit der er sich 1892 an der Universität Tübingen habilitierte. Später erschienen ferner noch physiologische Untersuchungen, die sich auf die Reizbewegungen der Drosera-Tentakeln und die der Ranken beziehen. Von besonderem Interesse ist, daß CORRENS den Nachweis liefern konnte, daß die Reizkrümmungen der Ranken nicht nur durch

Kontaktreiz, sondern auch durch Temperaturschwankungen und chemische Reize bewirkt werden können.

In das Gebiet der Biologie fallen die bereits 1889 erschienenen Mitteilungen über Kulturversuche mit den Pollen von *Primula acaulis* und ferner die im folgenden Jahre erschienenen Beiträge zur Biologie und Anatomie der Blüten von *Aristolochia*-, *Salvia*- und *Calceolaria*-Arten, die außer verschiedenen anatomisch und cytologisch interessanten Einzelbeobachtungen namentlich auch eine genaue Schilderung und mechanische Erklärung der bei diesen Blüten eintretenden Bewegungserscheinungen enthalten.

Alle diese Arbeiten fallen in das vorige Jahrhundert, an dessen Ende C. CORRENS bereits mit dem Studium der Vererbungslehre begonnen hat, der er dann bald seine ganze Arbeitskraft widmete, soweit dieselbe nicht durch seine Lehrtätigkeit und die Institutsverwaltung in Anspruch genommen wird. Nachdem er 1914 die Leitung des Instituts für Biologie übernommen hatte, war es ihm auch vergönnt, eine große Anzahl von gleichartigen Fragen bearbeitenden Forschern um sich zu scharen.

In diesen fünfundzwanzig Jahren unermüdlicher Tätigkeit hat nun CORRENS eine große Anzahl von Arbeiten geschaffen, die in hervorragender Weise dazu beigetragen haben, daß die Vererbungslehre, die durch das von GREGOR MENDEL aufgestellte Spaltungsgesetz der exakten Forschung zugänglich gemacht war, in diesem Jahrhundert einen ganz ungeahnten Aufschwung genommen hat. Bemerkenswert ist übrigens, daß CORRENS schon bei seinen ersten Bastardierungsversuchen ohne Kenntnis der von G. MENDEL schon im Jahre 1866 veröffentlichten Arbeit, die damals wenig Beachtung gefunden hatte und bald in Vergessenheit geraten war, zu Resultaten und Schlußfolgerungen gelangt war, die mit denen von G. MENDEL in allen wesentlichen Punkten übereinstimmen. Es ist ferner ein eigenartiger Zufall, daß C. CORRENS, H. DE VRIES und E. TSCHERMAK fast gleichzeitig und unabhängig voneinander auf die Mendelsche Arbeit aufmerksam wurden. C. CORRENS hat sich auch dadurch ein großes Verdienst erworben, daß er die von G. MENDEL an C. NAEGELI gerichteten Briefe herausgegeben hat. Diese Briefe zeigen, daß

MENDEL eine große Zahl von Versuchsreihen angestellt hat, die er in seiner Publikation nicht erwähnt hat.

C. CORRENS hat nun zunächst durch zahlreiche Reihen von Bastardierungsversuchen, bei denen zum Teil Tausende von Pflanzen bestäubt und die Nachkommen unter sorgfältiger Kontrolle gehalten werden mußten, die Gültigkeit des Mendelschen Spaltungsgesetzes erprobt und die scheinbaren Abweichungen durch Ermittlung der Erbfaktoren und deren Verkoppelung zu erklären vermocht. Bei *Mirabilis Jalapa albomaculata* konnte er aber auch eine Art von Vererbung feststellen, die unabhängig von der Mendelschen Spaltungsregel verläuft und nur dadurch zu erklären ist, daß außerhalb des Kernes gelegene Substanzen als Träger der Vererbung dienen.

Ausgedehnte Untersuchungen hat CORRENS ferner über die Bildung der Xenien ausgeführt und festgestellt, daß der väterliche Einfluß sich über den Embryo hinaus nur in dem Endosperm nachweisen läßt, das ja auch aus dem durch Verschmelzung des sekundären Embryosackkerns und des zweiten generativen Kernes des Pollenschlauches entstandenen Kerne hervorgeht.

Später hat sich dann CORRENS namentlich sehr eingehend mit den Theorien der Geschlechtsbestimmung befaßt und durch exakte Bastardierungsversuche mit diöcischen und gynodiöcischen Pflanzen einen Einblick in diese höchst verwickelten Verhältnisse angebahnt. Diese Untersuchungen, die er namentlich an *Melandryum* angestellt hat, sind jetzt noch im vollen Gange.

Schließlich möchte ich nun noch besonders hervorheben, daß C. CORRENS das Glück zuteil geworden ist, in seiner im Hause NAEGELI aufgewachsenen Gattin, wie er selbst in der Widmung zu seiner Vererbungslehre zum Ausdruck bringt, „eine treue Gehilfin“ gefunden zu haben.

So schließe ich denn mit dem Wunsche, daß dem Ehepaar CORRENS noch recht lange ihre ungeschwächte Arbeitskraft und geistige Frische bewahrt bleiben möge, und daß es CARL ERICH CORRENS vergönnt sein möge, durch Fortsetzung seiner von allen Fachgenossen mit dem größten Interesse verfolgten Untersuchungen weitere Einblicke in die vielen noch ungelösten Fragen der Vererbungslehre zu liefern.

Die Botanik vor Mendels Auferstehung.

Von O. RENNER, Jena.

In dem Jahrzehnt, das der Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze vorausgeht, wirft DARWINS Tat noch immer mächtige Wellen. Das Artbildungsproblem steht wie zuvor im Mittelpunkt der biologischen Forschung. Man steht vor neuen großartigen Erfolgen der künstlichen Zuchtwahl z. B. in der Getreide- und Zuckerrübenzüchtung, wie die Darstellungen v. RÜMKERS (1889 u. 1894) zeigen, und das Ergebnis eines in großem Stil ausgeführten natürlichen Selektionsexperiments will

v. WETTSTEIN (1895) in dem „Saisondimorphismus“ gewisser Wiesenpflanzen sehen, die der regelmäßigen Mahd ausgesetzt sind und in einer früh- und einer spätblühenden Form vorkommen. Aber welcher Art die Variation ist, die das Material für die Auslese, für künstliche wie natürliche, liefert, ob es die kleinen fließenden Veränderungen sind, wie besonders DARWINS Herold WALLACE meint (1889), oder die auffälligeren Sprünge, die DARWIN wenigstens zuzeiten vorzugsweise im Auge hatte,

darüber kann man nicht einig werden. Man kämpft vor allem um Klarheit in der Frage der „Vererbung erworbener Eigenschaften“, um die Entscheidung, was die persönlichen, z. B. durch äußere Einflüsse wie Ernährung hervorgerufenen Variationen, die Modifikationen wie NÄGELI (1884) sagt, für das Werden neuer erblich fixierter Typen bedeuten. Noch nachdrücklicher als NÄGELI bestreitet der Zoologe WEISMANN schon vor 1890 aus theoretischen Gründen die Möglichkeit einer Einwirkung persönlicher Veränderung auf das im Keimplasma niedergelegte Erbgut. Die experimentellen Befunde sind verschieden. In langjährigen Versuchen BONNIERS (veröffentl. 1895) nehmen Pflanzen der Ebene, die im Gebirge kultiviert werden, wohl allmählich die Tracht von Gebirgspflanzen an, verlieren sie aber vollständig wieder nach der Zurückversetzung an den alten Standort. Dagegen gelingt es HANSEN (1895), Hefepilze durch Züchtung bei hoher Temperatur für die Dauer um das Vermögen der Sporenbildung zu bringen, und bei Schmetterlingen, die durch extreme Temperaturen in der Färbung abgeändert sind, findet STANDFUSS (1896) eine gewisse Nachwirkung in der bei gewöhnlicher Temperatur erwachsenen Nachkommen-schaft.

Was die höheren Pflanzen betrifft, so mißtraut man jedenfalls mehr und mehr der Vererbbarkeit wirklich individueller Eigenschaften. Vor allem an der schwedischen Saatzuchtanstalt in *Svalöf*, wo NILSSON wirkt, dringt seit 1892 beim Studium morphologischer Charaktere, die leichter verfolgt werden können als physiologische wie es der Zuckergehalt der Rüben ist, und bei der Handhabung des von VILMORIN geschaffenen Isolationsprinzips, bei der Getrennthaltung der Samen jeder einzelnen Mutterpflanze, die Erkenntnis durch, daß neue konstante Typen nicht durch langsame Steigerung anfänglich schwacher Abweichungen entstehen, sondern sprunghaft und völlig fertig auftreten, durch Mutation, wie DE VRIES den Vorgang genannt hat. Zu demselben Ergebnis kommt KORSCHINSKY in „Heterogenese und Evolution“ (1899 russisch, 1901 deutsch). So wird die Auffindung einer neuen konstanten Form des Hirten-täschels, *Capsella Heegeri* (1897, veröffentl. 1900 durch SOLMS-LAUBACH) als Beleg für plötzliche Entstehung einer neuen „Art“ freudig begrüßt.

Die fluktuierende Variation nach Maß und Zahl, deren Bedeutung für die Selektion so unklar geworden ist, erfährt exakte mathematische Behandlung in der von GALTON und PEARSON begründeten biometrischen Schule, besonders von 1895 an. Der Zoologe BATESON, der bald einer der ersten und mächtigsten Vorkämpfer des jungen Mendelismus werden sollte, gehört diesem Kreis an. Um die Übertragung der Wahrscheinlichkeitsrechnung auf botanische Objekte macht sich vor allem LUDWIG verdient; als frühes Muster einer Untersuchung, die die Variationsstatistik mit dem Experiment verbindet, ist die von VÖCHTING über Blütenanomalien (1898) zu nennen. Aber 1898

beginnt JOHANNSEN, mit dem Rüstzeug der Biometriker gewappnet und zugleich mit dem Svalöfer Verfahren vertraut und von dessen Wert überzeugt, seine Experimente an „reinen Linien“ von Gerste und Bohnen, die er den früheren Beobachtungen an „Populationen“ gegenüberstellt, und in wenigen Jahren (veröffentlicht 1903) gelingt es ihm die Erfahrungen der Züchter und die Sätze der Biometriker mit dem theoretischen Postulat WEISMANN'S zu versöhnen: Selektion verschiebt den Typus in Populationen, weil mit den Individuen Repräsentanten verschiedener Typen ausgewählt werden, aber sie ist machtlos bei genotypischer einheitlichem Material, bei reinen Linien. Biologie ist mit Mathematik zu treiben, doch nicht als Mathematik, das bleibt von jetzt an Leitsatz der Vererbungsforschung, auch der mendelistischen. NÄGELI hatte seinerzeit (1867) MENDEL'S Formeln als „empirisch, nicht rationell“ bezeichnet, und auch andere Zeitgenossen MENDEL'S mögen seine Regeln wegen ihrer mathematischen Formulierung mit Mißtrauen betrachtet haben. Um 1900 sind die Biologen durch die Biometriker so sehr an die mathematische Behandlung biologischer Erscheinungen gewöhnt, daß ihnen die Mendelschen Gesetze als der Gipfel rationeller Durchsichtigkeit erscheinen können. Als „empirisch, nicht rationell“ dagegen ist durch JOHANNSEN das Galtonsche Gesetz vom Rückschlag entlarvt.

Kreuzungen werden von den Züchtern wie immer in Verfolgung praktischer Ziele ausgeführt, aber in der Wissenschaft ist das Kreuzungsexperiment in den 90er Jahren nicht recht modern. Einsam und unbeachtet stehen die Mäusekreuzungen HAACKES, der einer exakten Formulierung der Bastardspaltung schon recht nahe kommt (1893). Intermediäre, als konstant bezeichnete Artbastarde, die JANCZEWSKI in der Gattung *Anemone* erzielt (1892), werden vielleicht höher geschätzt, als Belege für die Entstehung neuer Arten durch Kreuzung. Auch sonst steht das Bastardierungsexperiment im Dienst des Artproblems: das dominierende Merkmal soll das phylogenetisch ältere sein, und unter diesem Gesichtspunkt betrachtet ein großer Züchter wie RIMPAU seine Versuche mit Getreide (1891), betrachtet STANDFUSS die seinigen mit Schmetterlingen (1895/98). Vielleicht das größte Aufsehen machen die „falschen“ oder „einseitigen“ Erdbeerenbastarde MILLARDETS (1894), die ganz der Mutter gleichen und weiterhin konstant züchten, in ihrem Wesen übrigens bis heute nicht aufgeklärt sind.

Einen kaum abzuschätzenden Anteil an der Entwicklung der Vererbungslehre in unserem Zeitraum hat WEISMANN'S Buch „Das Keimplasma; eine Theorie der Vererbung“ (1892). Fruchtbar für die Vorbereitung auf MENDEL ist an dieser Theorie vor allem die konsequente Anknüpfung der Vererbungserscheinungen an die Zelltheorie, im Gegensatz zu NÄGELI, der sein „Idioplasma“ in keiner Weise mit Zellstrukturen in Verbindung gebracht hatte. Als Träger des Erbgutes sieht

WEISMANN mit STRASBURGER und HERTWIG den Zellkern an, und in ihm wieder das Chromatin. Jedes Chromosom — die Konstanz der Chromosomenzahlen gilt um 1890 als erwiesen, die allgemeine Verbreitung der numerischen Reduktion ebenso — ist für WEISMANN Träger einer vollständigen Erbmasse, wie zu dieser Zeit auch noch für BOVERI, der als erster die Chromosomen als selbständige Individuen angesprochen hatte; die Chromosomen eines haploiden Satzes als individuell verschieden, als Träger eines bestimmten Teiles des Erbgutes, gelten zu lassen, kann man sich noch nicht entschließen, aber die Amphimixis sorgt nach WEISMANN'S Auffassung doch dafür, daß die Chromosomen eines Kerns gewöhnlich nicht identisch konstituiert sind. Bei den Reifeteilungen, die der Bildung der Keimzellen vorangehen, wird deshalb nicht bloß die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte reduziert, sondern die beiden Schwesterzellen der Reduktionsteilung erhalten, wenn Unterschiede zwischen den Chromosomen vorhanden sind, qualitativ verschiedene Chromosomensätze. Einen experimentellen Beweis dafür sieht W. in der *Vielförmigkeit der Nachkommenschaft von Bastarden*. Er malt sich den Vorgang der „qualitativen Reduktion“ aus unter der Annahme, daß die Verteilung väterlicher und mütterlicher Chromosomen auf die Tochterzellen nach dem Zufall erfolge, und wagt die Voraussagung, daß in der 2. Generation eines Bastards Rückschläge zu beiden Elternformen auftreten, wenn die Zahl der aufgezogenen Individuen groß genug ist, und ebenso noch in der 3. Generation, in der Nachkommenschaft solcher Individuen der 2. Generation, die genau Mittelformen waren wie die ganze 1. Generation. Er kombiniert auf dem Papier die Einzelchromosomen zu haploiden Garnituren und kombiniert diese zu Zygoten, alles nach dem Zufall: der Prophet sieht im Dämmer der Reigen Mendelscher Zahlenharmonie. Freilich werden die Zahlen für ihn andere als bei MENDEL, weil es für ihn keine antagonistischen Einheiten gibt, die nur einzeln, nicht gepaart in eine und dieselbe Keimzelle gelangen könnten. Noch 1902, in seinen „Vorträgen über Deszendenztheorie“, läßt er bei 2 Unterschieden zwischen den Eltern den Mischling 6 Arten von Keimzellen bilden, nicht 4, und entsprechend 36 Arten von Zygoten, nicht 16; wie er das gegenüber den jetzt bekannt gewordenen Zahlen MENDEL'S festhalten kann, ist für uns Späteres schwer zu begreifen. Aber davon abgesehen hat er doch schon 1892 ein Programm der Analyse des Erbgutes mit Hilfe der Bastardierung entworfen, und wenn nicht sofort die experimentelle Prüfung in Angriff genommen wurde, rührt das wohl nur davon her, daß die bis dahin fast allein bekannten Artkreuzungen so hoffnungslos vielfältige Aufspaltung zeigten. *Was not tat, war die Kreuzung von Varietäten, von Rassen.*

Die Wirkung dieser theoretischen Zurechtlegungen ist außerordentlich gewesen. Es ist sicher zu einem großen Teil WEISMANN'S Verdienst, wenn

nun alles, was mit Fortpflanzung und Befruchtung zusammenhängt, mit einer bis dahin kaum erhörten Eindringlichkeit bearbeitet wird. Auf botanischem Gebiet ist wohl das wichtigste Ergebnis die Einsicht, daß der Hofmeistersche Generationswechsel allgemein, auch bei den Farnen und Moosen, mit dem Kernphasenwechsel zusammenfällt; der Gedanke wird 1893 von OVERTON ausgesprochen, 1894 durch STRASBURGER, der nach seinen frühen Entdeckertaten kaum einen erleuchtenden oder führenden Gedanken in die Entwicklung der Cytologie geworfen, aber mit seinen Schülern Berge von Material zur Prüfung fremder Gedanken zusammengebracht hat, und durch FARMER bestätigt. Auch bei den Algen (STRASBURGER, FARMER, DANGEARD) und vor allem bei den Pilzen (DANGEARD, HARPER) wird die Erforschung des Kreislaufs der Kernzustände angebahnt und damit eine allgemeine Behandlung des Generationswechsels erst ermöglicht. Die geschlechtliche Generation der Gymnospermen und der Embryosack der Angiospermen werden in ihren ziemlich unbedeutlichen Variationen bei einer großen Zahl von Formen bekannt, z. B. durch COULTER und CHAMBERLAIN. Dabei erlebt die Botanik 2 Überraschungen ersten Ranges: die Auffindung beweglicher Spermatozoen im Pollenschlauch des ehrwürdigen Ginkgo baumes (HIRASÉ 1897) und der ebenso ehrwürdigen Cycadeen (IKENO 1898), und die Entdeckung der „doppelten Befruchtung“ im Embryosack der Angiospermen (NAWASCHIN 1898, GUIGNARD 1899), über die STRASBURGER mit den vielsagenden Worten berichtet: „Es gilt mit der Tatsache sich abzufinden, daß der eine der beiden Spermakerne mit den Polkernen des Embryosackes kopuliert“; man hört die Verstimmung heraus, daß ihm, der die Eibefruchtung zuerst gesehen hatte (1884), die andere Hälfte des Vorganges bis zur Stunde entgangen war. Habituelle Parthenogenese mit Unterbleiben der Reduktionsteilung entdeckt JUEL bei *Antennaria alpina* (1898, 1900); damit ist das Verständnis der konstanten Hieracium-Bastarde vorbereitet, die einst MENDEL'S Sorge gemacht hatten.

Auf die Erforschung der feinsten Einzelheiten des Kernteilungsvorganges wirken „wie ein Ferment“, wie STRASBURGER 1907 sagt, die ungewöhnlich sorgfältigen Beobachtungen BELAJEFFS (1894).

Im Streit um das Problem der Chromosomenreduktion treten Zoologen wie WEISMANN, RÜCKERT, HÄCKER, KORSCHTEL für die Reduktionsteilung ein, für die Verteilung der zunächst in voller Zahl anwesenden Chromosomen auf 2 Kerne. WEISMANN hat schon 1892 ausgesprochen: „Ich zweifle nicht, daß die Forschung noch weit tiefer in die verwickelten Vorgänge an den Kernsubstanzen eindringen wird, wenn sie es nicht verschmäht, den Gedanken mit der bloßen Beobachtung zu verbinden, und jeden weiteren Schritt auf dem Gebiet der Theorie zu neuer Fragestellung in bezug auf das Verhalten der geheimnisvollen Kernsubstanzen zu verwerten“, und das Vererbungsproblem hat für ihn und seine Schule immer den Gedanken ge-

liefert, der die Beobachtung überwacht und leitet. Die Botaniker, STRASBURGER, GUIGNARD, GRÉGOIRE, kommen mit vielerlei Schwankungen immer wieder zur Annahme einer zahlenmäßigen Reduktion ohne Kernteilung; die Chromosomen sollen in den ersten Stadien der Reifeteilung schon in der halben Zahl vorhanden sein. Noch 1900, selbst 1901 bleibt STRASBURGER bei seinem Votum, trotzdem die Mendelschen Regeln mit WEISMANN'S Auffassung viel leichter vereinbar sind, aber bald sieht er sich doch genötigt mit seinem Sehen vor WEISMANN'S Schauen die Segel zu streichen. Über ein Kurzes werden von amerikanischen Zoologen morphologische Verschiedenheiten zwischen den Chromosomen eines Kerns aufgefunden und wird die Mendelsche Spaltung endgültig im Spiel der Chromosomen verankert.

Wie sehr die zellmorphologischen Studien gerade dicht ante lucem, gegen 1900 hin, sub specie hereditatis betrachtet wurden, verrät ein unscheinbares Zeichen in der Botanischen Zeitung. In Nr. 5 des Jahrgangs 1899 tritt in den Listen der neuen Literatur zum erstenmal die Rubrik „Fortpflanzung und Vererbung“ auf, die von nun an ständig zu finden ist und häufig auch cytologische Arbeiten einschließt, trotzdem in der ersten Nummer desselben Jahres die ebenfalls neugegründete Rubrik „Zelle“, abgetrennt von „Anatomie“, erscheint. Die ersten Arbeiten, die unter dem genannten Sammeltitle in 2 Nummern aufgeführt werden, betreffen: Befruchtung bei *Cycas*, Chromosomenreduktion, Embryosack, spontan entstandene Bastarde, Periodizität der partiellen Variation, doppelte Befruchtung; was für ein Reichtum in diesen Morgenstunden der verjüngten Wissenschaft.

Nicht zu übergehen ist die mächtige Förderung, die in unserem Jahrzehnt die Entwicklungsphysiologie (Entwicklungsmechanik, experimentelle Morphologie) erfährt. Jede Theorie der Vererbung muß sich mit der Betätigung der Erbanlagen, mit der Entfaltung der Charaktere auseinandersetzen, muß den alten Streit: Evolution oder Epigenese ausfechten. Zu diesen Fragen, die uns hier nicht ausführlicher zu beschäftigen brauchen, haben Botaniker wie SACHS, VÖCHTING, GOEBEL, KLEBS, JOST, WINKLER, Zoologen wie ROUX, WEISMANN, BOVERI, DRIESCH, KORSCHULT, LÖB, HERBST, WILSON, MORGAN unschätzbar wichtige Beiträge geliefert. In besonders enger Beziehung zu unserem Gegenstand stehen die Versuche über Befruchtung kernloser Eistücke (Merogonie) und ihr Gegenstück, die Bemühungen um künstlich hervorgerufene Parthenogenese: man vermißt sich, in die letzten Geheimnisse der Zeugung einzudringen und das Wunder der *Virgo genatrix* mit chemischen und physikalischen Mitteln zu erzwingen. Noch näher steht der Mendelforschung das Problem der Geschlechtsbestimmung, mit dem wir STRASBURGER seit 1890 beschäftigt finden; er kommt bei experimentellen Studien an zweihäusigen Pflanzen (1900) zu dem Schluß, daß das Geschlecht nicht von außen her bestimmt, sondern mit der Befruchtung entschieden, also vererbt wird.

Wie stehen die drei Wiederentdecker der Mendelschen Gesetze in den Strömungen ihrer Zeit?

TSCHERMAK greift 1898 eine von DARWIN gestellte Frage auf, die nach der Wirkung von Kreuz- und Selbstbefruchtung innerhalb einer Sippe. Rassenkreuzungen nimmt er vor, um auf Xenien (vgl. unten) zu prüfen und um das Verhalten der Bastardnachkommen zu verfolgen. Er hat Anfang 1900 noch kein anderes Material als die Spaltung seiner Erbsenbastarde nach 3 : 1 bei Selbstbefruchtung, nach 1 : 1 bei Rückkreuzung mit dem recessiven Elter. Wie er mitteilt, hat er aber bei diesen ersten Versuchen das Gesetz schon erkannt.

DE VRIES hätte im vorausgehenden schon oft, und zwar als einer der Führer, genannt werden müssen. Er hat, im Bannkreis von SACHS und PFEFFER, der Botanik die Methode zur Analyse der Turgorkraft und der Physik die isotonischen Koeffizienten geschenkt (1884), und wirft sich nun mit der ganzen Wucht seines Willens auf das Artproblem. Er packt den Stier bei den Hörnern und sucht von 1886 an systematisch nach neu entstehenden Arten, die er gleich im Beginn in der Nachkommenschaft der *Oenothera Lamarckiana* (LAMARCK'S Nachtkerze) zu finden glaubt, der Pflanze, in deren Zeichen der zweite Abschnitt seines Lebenswerkes vorzugsweise steht. Er sucht ebenso nach neu entstehenden Varietäten und studiert die Erblichkeit jeder Form von Variation, die ihm in die Hände fällt, von Anomalien wie Zwangsdrehung usw. Er kommt bald dazu, das Artbild aufzulösen in selbständige, beliebig kombinierbare Merkmale, das Erbgut der Art, ähnlich wie schon NÄGELI, in unabhängige und selbstständig variierende Erbanlagen. So erscheint schon 1889 die „Intracellulare Pangenesis“, die an DARWIN'S „Pangenesis“ anknüpft und WEISMANN'S Keimplasmatheorie stark beeinflußt hat: seine erste Veröffentlichung aus dem Gebiet der Erblichkeit ist der Versuch einer allgemeinen Vererbungstheorie, die ihm für lange Jahre Führer bei seinen, alle Fragen der Vererbung berührenden Experimenten wird. Zahlreiche Arbeiten über sterile Rassen, über Erblichkeit von Zwangsdrehung, Veränderung, Verwachsung, über Variationskurven, über Kurvenselektion, über Periodizität der partiellen Variation, über Ernährung und Zuchtwahl, erscheinen 1889 und im Lauf der 90er Jahre, aber das ganze riesige Material legt er 1901 im 1. Band seiner „Mutationstheorie“ vor. Jetzt wird erst recht deutlich, wie er die Erfahrungen der älteren Autoren und der großen gleichzeitigen Züchter mit seinen eigenen verbindet, wie er zur Auswertung des Zahlenmaterials die Technik der Biometriker verwertet, wie klar er unterscheidet zwischen persönlicher Modifikation und erblicher Mutation. Doch den größten Eindruck machen seine Mitteilungen über das Herausspringen eines ganzen Schwarms neuer „Arten“ aus der „mutierenden“ *Oenothera Lamarckiana*, wodurch die *Capsella Heegeri* tief in den Schatten gestellt wird: hier glaubt man bei dem Mysterium der Artwerdung

wirklich einmal zugegen sein zu dürfen. Der zweite Band des unvergänglichen Werkes, 1903 erschienen, heißt Allgemeine Bastardlehre und illustriert u. a. die Mendelschen Gesetze an umfangreichem Material als etwas schon allgemein Bekanntes. Auch dieser zweite Teil war, recht spät, angekündigt durch Einzelveröffentlichungen, durch die Mitteilung über Bastardbefruchtung des Endosperms beim Mais (1899), also über einen experimentellen Beitrag zu dem aktuellen Thema der doppelten Befruchtung, wobei ganz kurz erwähnt ist, daß die Samen der selbstbestäubten Bastarde zu etwa $\frac{3}{4}$ dem einen, zu $\frac{1}{4}$ dem anderen Elter gleichen, und durch „Das Spaltungsgesetz der Bastarde“ (1900), wo zum erstenmal die Mendelschen Regeln ausgesprochen sind. Es ist merkwürdig: schon in der „Intracellularen Pangenesis“ ist die Unabhängigkeit der Merkmale u. a. aus dem Verhalten der Bastarde abgeleitet, aber erst 1892 fängt er langsam an, das in seinem Wert längst klar erkannte Werkzeug der Bastardierung zur Analyse der angenommenen Zusammengesetztheit zu verwenden, seit 1894 hat er nach 3 : 1 spaltende Rassenbastarde in Händen, 1896 schon die 3. Generation eines solchen Bastards. Augenscheinlich beschäftigt ihn das Mutationsproblem viel stärker, wie er ja mit seinen mutierenden *Oönotheren* auch seit 1894 Kreuzungsexperimente macht, die teilweise ganz andere Ergebnisse bringen als die Versuche mit Rassen von Mohn und Leinkraut usw.

CORRENS, den wir heute feiern, geht von einer Sondererscheinung aus. Die älteren Pflanzenzüchter wußten viel von einer Wirkung sippenfremden Pollens zu erzählen, die sich über den Bastardembryo hinaus spürbar macht; auf den liebenswürdigen Namen Xenien, Gastgeschenke, hatte FOCKE die rätselhaften Erscheinungen getauft. Vor allem vom Endosperm, dem den Embryo umgebenden Nährgewebe, doch auch von der Samenschale waren solche Wirkungen beschrieben. CORRENS nimmt sich 1894 vor, den dunklen Vorgängen, die hier ihr Wesen treiben, nachzuspüren. Für das Endosperm des Mais kann er die älteren Angaben bestätigen, aber über das Nährgewebe hinaus reicht, wie er seit 1897 weiß, die Wirkung der Xenienbildung nicht, und er vermutet und sucht deshalb die doppelte Befruchtung, die dann NAWASCHIN und GUIGNARD wirklich auffinden. Bei den Erbsen kann er von Xenien nichts entdecken, weil sie kein Endosperm haben, aber er findet in der Nachkommenschaft der Erbsenbastarde klare Zahlenverhältnisse, klarere als mitunter beim Mais, und treibt die Untersuchungen darüber „als *Allotria*“, wie er 1922 sagt, weiter, bis ihm die Frucht der Mendelschen Gesetze reift (1900). Das große, 1902 erschienene Maiswerk, dessen wichtigste Ergebnisse schon 1899 mitgeteilt werden, steht als ein Markstein der neuen Zeit da; so ist niemals vorher in die genetischen Beziehungen einer großen Sippschaft verwandter Formen hineingeleuchtet worden. Bezeichnend für den Ausgangspunkt der Corrensschen Experimente ist, daß er sofort das

Problem sieht, das in der triploiden Beschaffenheit des Endosperms, in seiner Entstehung aus drei haploiden Kernen liegt; ein Bastardendosperm, das von der Mutter, im schon diploiden Embryosackkern, *AA* mitbekommt, vom Vater, im Spermakern, *a* erhält, ist etwas anderes als ein solches, dem durch die reziproke Verbindung die Konstitution *aaA* zugeteilt wird, und in diesem Sonderfall löst sich das Rätsel der Dominanz auf verhältnismäßig einfache Weise.

Auch für die weitere Ausgestaltung der Theorie und für den Ausbau des experimentellen Werkes ist die morphologische Verankerung von CORRENS' Studien von der größten Bedeutung. Er knüpft die Mendelsche Spaltung sofort (1900, besonders eingehend 1902) an die cellularen Vorgänge an. Bei der Embryosackbildung verlegt er die Trennung der Anlagen vor die Teilung des primären, haploiden Embryosackkerns, also in die Reduktionsteilung, weil das Experiment die Kerne des Embryosacks als gleich beschaffen erkennen läßt. Beim Pollen sollte, nach der Homologie zu urteilen, die Trennung ebenfalls vor der Ausgestaltung des Pollenkorns erledigt sein, aber der Ausfall eines ihm eindeutig erscheinenden Experiments verbietet ihm diesen Schluß zu ziehen: der Bastard zwischen zwei Weidenröschenrassen, deren Pollenkörner verschieden gefärbt sind, hat lauter gleich gefärbte Pollenkörner, und deshalb glaubt CORRENS annehmen zu müssen, die „qualitative Reduktion“ falle in das schon haploid gewordene Pollenkorn hinein, werde erst bei der Äquationsteilung ausgeführt, in der sich die generative Zelle von der vegetativen trennt; die beiden generativen Kerne des Pollenschlauchs sind wieder gleich konstituiert. Er gerät darüber in eine Kontroverse mit STRASBURGER, der sich dafür ausspricht, daß in beiden Geschlechtern die Entscheidung bei der Reduktion der Chromosomenzahl falle, und damit recht behält. Wenn CORRENS die Trennung der Anlagen bei einer Äquationsteilung im Jahre 1900 für möglich hält, so ist daran zu erinnern, daß BATESON bis in die allerjüngste Zeit diese Anschauung vertritt.

Auf demselben Grunde ruht eine andere Besonderheit schon der ersten Mitteilungen von CORRENS. Er begnügt sich nicht damit, ein Zahlenverhältnis in einer Bastardspaltung „empirisch“ festzustellen, sondern er bemüht sich um das zugrunde liegende „rationelle“ Gesetz. Beim Mais findet er einmal 16% recessive Individuen statt 25%, und er weist nach, daß nicht die Keimzellen in einem von 1 : 1 abweichenden Verhältnis gebildet werden, sondern gewisse zygotische Kombinationen vor anderen bevorzugt sind (1902); ob dabei selektive Befruchtung oder verschiedenes rasches Pollenwachstum vorliegt, bleibt unentschieden. Er sieht auch die Möglichkeit voraus, daß verschiedene zygotische Kombinationen verschiedene embryonale Entwicklungsfähigkeit oder bei vollständiger Embryonalentwicklung verschiedene Keimfähigkeit haben werden, und daß so

die schwersten Fälschungen der „mechanischen“ Zahlenverhältnisse, wie er sie später genannt hat, zustande kommen können. Vor allem die Konkurrenz der Pollenschläuche beschäftigt ihn von Anfang an, und der Gedanke treibt ihn schon 1896 zu Versuchen „über den Einfluß, welchen die Zahl der zur Bestäubung verwendeten Pollenkörner auf die Nachkommenschaft hat“ (veröffentl. 1900), und ebenso zu Versuchen, in denen er zweierlei Pollen zur Bestäubung verwendet. Hier liegt die Wurzel des Erfolges, den er später bei der Behandlung des Problems der Geschlechtsbestimmung haben sollte.

Mancher Irrweg in der Vererbungsforschung wäre nicht gegangen worden, wenn alle Forscher die entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge, die zwischen der Aufstreuung des Pollens auf die

Narbe und dem Aufwachsen der neuen diploiden Generation liegen, sich so wie CORRENS bei jedem Vererbungsexperiment vor Augen gehalten hätten; wenn nicht mitunter vergessen worden wäre, daß für den Biologen das Mikroskop auch heute noch ein wichtigeres Handwerkszeug ist als der Rechenschieber. CORRENS haben wir auf dem sicher gegründeten Fundament seiner Xenienstudien bauen und bauen sehen, in die Höhe und in die Breite, ohne Rast und ohne Irrung. Was Wunder, wenn ihm, ohne daß er es merkte, das geworden ist, was HANNS PFITZNER seinem Palestrina werden läßt, was „still und mit der Zeit sich um ihn legte wie ein Feierkleid“. Möge der niemals feiernde Mann wenigstens dieses Feierkleid, dem sicher Jahr um Jahr neue Zier zuwachsen wird, noch lange auf rüstigen Schultern tragen.

Einige Züge aus der Entwicklung des Mendelismus.

VON H. NILSSON-EHLE, Åkarp.

Wenn die Wiederentdecker der Mendelschen Gesetze, DE VRIES, CORRENS und v. TSCHERMAK, heute, nach vierundzwanzig Jahren, einen allgemeinen Rückblick auf die Erfolge des Mendelismus im Gebiete der Vererbungslehre werfen, so müssen sie sich wohl sagen, daß diese Erfolge in manchen Hinsichten erstaunlich groß gewesen sind.

Die erste Aufgabe, die sich die auf MENDEL'S Entdeckungen gegründete Forschungsrichtung stellte, würde natürlich sein, zu untersuchen, inwieweit die Mendelsche Vererbungsweise allgemeine Gültigkeit in bezug auf formen- und artentrennende erbliche Eigenschaften besaß. Diese sowohl in theoretischer wie praktischer Hinsicht überaus wichtige und grundlegende Frage läßt sich heute weit sicherer als vor etwa 20 Jahren beantworten. In den ersten Jahren nach der Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze war bekanntlich die Ansicht ziemlich herrschend, daß die Mendelsche Vererbungsweise nur für ganz bestimmte, meistens scharf diskontinuierlich getrennte, alternativ auftretende, rein äußerliche, biologisch oder jedenfalls phylogenetisch, wie man glaubte, im allgemeinen mehr unwesentliche Merkmale, wie Farbe, Behaarung u. dgl. Gültigkeit besaß. Die Forschung änderte aber in wenigen Jahren ganz wesentlich diese Ansicht.

Eine wichtige Rolle spielten dabei die Arbeiten von CORRENS. Die eingehende Kenntnis und der weite Überblick über die große Menge, zum Teil sehr feiner, aber doch distinkter, formentrennender, erblicher Merkmale, die der scharf beobachtende, geübte Botaniker bei fast allen Pflanzenarten aus den verschiedensten Gruppen des Systems findet und die er oft ohne vorausgehende Anbauexperimente der Pflanzen, aber lediglich durch direkte Beobachtung in der Natur, so zu sagen gefühlsweise meistens richtig von Standortsmodifikationen oder anderen von äußeren Faktoren bedingten Abänderungen zu trennen weiß, bildeten die breite, nicht hoch genug

zu schätzende Unterlage dieser Untersuchungsreihe von CORRENS. So wurde es bald klar, daß nicht nur solche äußerliche morphologische Varietätsmerkmale wie Färbungsunterschiede, sondern auch allerlei Formmerkmale, die gerade bei der Artensystematik eine wichtige Rolle spielen und deshalb aus allgemein theoretischem Gesichtspunkt besonders interessieren, den gewöhnlichen Mendelschen Spaltungsregeln gehorchen. Sehr wichtig war auch der Nachweis, daß nicht nur biologisch mehr unwesentliche Eigenschaften, sondern auch sogar die allerwesentlichsten, wie herabgesetzte oder fehlende Chlorophyllbildung, der Kategorie mendelnder Merkmale angehören konnten. Ferner reihten sich hier an biologische erbliche Eigenschaften wie Ein- und Zweijährigkeit, Vegetationsdauer (Blüte- und Reifezeit), Resistenz gegen Kälte oder gegen gewisse Infektionskrankheiten usw. Die meisten dieser Unterschiede sind durchaus „normale“, gewöhnliche, in der Natur vorkommende arten- und formentrennende Merkmale, ein prinzipiell sehr wichtiges Moment, das dadurch in keiner Weise verschleiert werden darf, daß eine Reihe spaltender Merkmale mehr oder weniger den Charakter von Monstrositäten haben.

Als zweites besonders wichtiges Moment bei der Auseinandersetzung der Gültigkeit der Mendelschen Vererbungsweise kam dann die Aufstellung des Erbinheits- oder Genbegriffes. Die Konstruktion einer roten Sippe aus Kreuzung einer konstant weißen mit einer konstant gelben bei CORRENS' Mirabilisarbeiten (1903) und die komplizierte Spaltung in der Kreuzungsdscendenz war einer der Ausgangspunkte der prinzipiell äußerst wichtigen Trennung zwischen den äußeren, sichtbaren Eigenschaften und den inneren Anlagen, den Erbinheiten oder Genen, welche die äußeren Eigenschaften aufbauen. Durch Aufstellen des Presence- und Absencebegriffes von BATESON und anderen englischen Vererbungsforschern wurde der gesetzmäßige

Verlauf nach den Mendelschen Regeln und die reine Trennung der Anlagen bei der Spaltung auch für eine Reihe kompliziert aufspaltender Eigenschaften zahlenmäßig exakt nachgewiesen und die Erbinheitsanalyse von Farbeigenschaften sowie anderen Eigenschaften von BAUR, v. TSCHERMAK und einer Reihe anderer Forscher in weitgehendster Weise durchgeführt, wobei die auffallende Parallelität im Verhalten der Gene einer und derselben Eigenschaft, z. B. der Chlorophylleigenschaft, in den verschiedensten systematischen Gruppen der höheren Pflanzen wohl eines der wichtigsten Zukunftsprobleme der Forschung bildet.

Auf Grund des Presence- und Absencebegriffes konnte auch der Nachweis der sog. gleichsinnigen, polymeren, homomeren oder multiplen Gene erfolgen. Ein prinzipieller Unterschied zwischen solchen Genen, die jede für sich eine äußere Eigenschaft zur Geltung bringen, und denjenigen, die nur in Begleitung miteinander eine Eigenschaft hervorrufen, läßt sich gewiß nicht machen, wie unter anderen HAGEDOORN mit Recht geltend gemacht hat. Das Hauptgewicht liegt wiederum darauf, daß der Nachweis von in bestimmter Weise wirkenden solchen Genen den gesetzmäßigen Verlauf auch bei solchen Fällen komplizierter Spaltung, wo diese intermediär oder transgressiv verläuft, hervortreten läßt. Es ist vor allem auf dem Gebiete der für praktische Ziele arbeitenden Pflanzenzüchtung, die oft mit außerordentlich großem Material von Pflanzennachkommenschaften arbeitet, daß die Spaltung allerlei quantitativer, in vielen kleinen Abstufungen auftretender erblicher Eigenschaften (Größe, Form, Kälteresistenz, Vegetationsdauer usw.) genau untersucht wurde, wobei als Hauptresultat anzusehen ist, daß die Abstufungsreihe eine Kombinationsreihe darstellt, wie schon MENDEL voraussah. Auch zwei reine konstante Linien im Sinne JOHANNSENS, die die gleiche Abstufung darstellen, können dabei verschiedene Genotypen sein und bei Kreuzung miteinander deshalb Transgressionen ergeben.

Die praktische Pflanzenzüchtung hat daraus die Konsequenzen gezogen. Weit davon, an eine intermediäre, von der Mendelschen verschiedene Vererbungsweise in solchen Fällen mehr zu glauben, obwohl eine solche im ersten Anfang manchmal vorzukommen scheint, strebt sie nunmehr, unter anderem durch außerordentlich große F_2 -Generationen, die theoretisch möglichen Kombinationsreihen praktisch möglichst zu verwirklichen. In der Weise treten die Elternabstufungen auch nach Kreuzung stark verschiedener Eltern schließlich wieder auf, und die Möglichkeit besteht, wie durch die Praxis nunmehr sicher bestätigt worden ist, z. B. einen gewissen Grad von Kälteresistenz mit gegebener höchster Ertragsfähigkeit zu kombinieren, ein besonders großer, ökonomisch bedeutungsvoller Züchtungsfortschritt, der aber infolge der überaus komplizierten Spaltung nur allmählich in mehr als zwanzigjähriger äußerst umfangreicher Arbeit durch mehrfach wiederholte

Kreuzungen und Kombinationen praktisch verwirklicht wurde. Auch die Transgressionsspaltung wurde absichtlich und mit Erfolg verwendet. Infolge der sehr komplizierten Spaltung der meisten praktisch bedeutungsvollen Eigenschaften steht die Züchtung bei der absichtlichen Kombination wertvoller Eigenschaften nur im allerersten Anfang. Riesenaufgaben, die sehr lange Zeit erfordern werden, um vollständig gelöst zu werden, warten auf diesem Gebiete. Überaus große praktische Schwierigkeiten bestehen jedoch dabei, nicht nur infolge der komplizierten Spaltung, sondern auch z. B. dadurch, daß die transgressive Spaltung aus teilweise verständlichen Gründen äußerlich sehr oft in einseitig schlechter Richtung geht. Es ist auch dabei verständlich, daß Artenkreuzungen für die praktische Züchtung manchmal größere Schwierigkeiten als Varietätenkreuzungen bieten. Viele Kombinationserfolge wurden jedoch auch schon bei manchen Artkreuzungen erreicht (Gartenpflanzen, Luzerne usw.).

In der Weise hat es sich mehr und mehr herausgestellt, daß zweifellos die allermeisten erblichen Unterschiede in der gleichen Weise vererbt werden, daß mendelnde Erbinheiten ihnen zugrunde liegen. Mit besonderem Nachdruck hat CORRENS darauf hingewiesen, daß dies nicht nur für varietätstrennende, sondern auch für artentrennende Merkmale Geltung besitzt. Wenn man das sehr große jetzt vorliegende Tatsachenmaterial von Artenkreuzungen (BAUR, LOTSY, HERIBERT-NILSSON und viele andere) im Pflanzenreich überblickt (in Fällen, wo sich die Arten kreuzen lassen und eine genügend fertile Nachkommenschaft ergeben), dann muß man ihm darin unbedingt Recht geben. Wenn ein Systematiker jetzt den Versuch wagen sollte, je nach einer verschiedenen Vererbungsweise erblicher Eigenschaften Varietäten und Arten aufzustellen (daß diese Einteilung sonst als ordnendes Prinzip in der Wissenschaft festgehalten werden muß, ist eine ganz andere Sache), so würden sich die „Arten“ jedenfalls bei Pflanzen bald als reine Fiktionen herausstellen. Wo würde man denn eine „richtige“ Art mehr finden? Jedenfalls müßte, wenn man beschlossen hätte, was für „Arten“ gehalten werden sollte (etwa nach Sterilität nach Kreuzung, Chromosomenzahl oder nichtmendelnde Eigenschaften), eine vollkommen andere Einteilungsweise als die jetzt existierende geschaffen werden. Von der lästigen Synonymik wäre die Wissenschaft allerdings zum großen Teil befreit, denn wie viel ließe sich von jetzigen Namen behalten? Zwar liegt bei sich nicht kreuzenden Tierarten, die eine Reihe paralleler Mutationen mendelnder Erbinheiten zeigen (welche Mutationen aber nicht eben die spezifischen Artenunterschiede betreffen), der Verdacht an geheimnisvolle spezifische, mit den mendelnden Erbinheiten nichts zu tun habende Artenunterschiede nahe (*Drosophila*). Hier kann aber die Kreuzungsanalyse wegen der Sterilität keine Klarheit bringen, und für solche Fälle soll deshalb das sehr wichtige und große

Material bei fertilen Pflanzenartenkreuzungen nicht übersehen werden.

Wenn es also nunmehr klar ist, daß jedenfalls ein sehr großer Teil auch der artentrennenden Merkmale ihre Grundlage in Genen derselben Art wie die Varietätsmerkmale haben muß, so ist es eine ganz andere Sache, daß die Spaltungs- und Kombinationsmechanik, die der Distribution dieser Gene dient, gerade bei manchen Artenkreuzungen in anderer und weit unvollständiger Weise funktioniert als bei Kreuzungen näher verwandter Sippen, wie dies FEDERLEY bei Schmetterlingskreuzungen in schlagender Weise dargetan hat. Die eingeschränkte oder ganz fehlende Reduktionsteilung der Chromosomen, die hier stattfindet und die das gewöhnliche Trennen der Gene mehr oder weniger verhindert, ist wohl nur als eine mehr extreme Äußerung solches unvollkommenen Mechanismus anzusehen. Wahrscheinlich kommen als Zwischenstufe zum normalen Verhältnis auch Abschwächungen im Kombinationsmechanismus vor. Fernerhin treten andere Komplikationen hervor, die übrigens auch bei Varietätenkreuzungen vorkommen, wie Elimination oder Zurücktreten von Gameten des einen Gliedes eines Merkmalspaares, Elimination von Zygoten, die von DE VRIES zuerst nachgewiesene und aus noch unbekanntem Ursachen herrührende Heterogamie oder ungleiche Verteilung desselben Gens auf Eizellen und Pollenzellen usw. Auch in diesen Fragen schafften die Untersuchungen CORRENS' vielfach Aufklärung (Mais, Melandrium). Alle derartigen Komplikationen bewirken zwar abweichende Zahlenverhältnisse und auch Abweichungen von der gewöhnlichen Mendelschen äußeren Vererbungsweise der Eigenschaften bei Artenkreuzungen, beziehen sich jedoch nicht auf die Grundfrage, die Erbinheiten als Grundlage der erblichen Eigenschaften, besagen nichts über eine Verschiedenheit zwischen Art- und Varietätseigenschaften.

Abgesehen davon, ist es vor allem auch durch die Untersuchungen CORRENS' klar geworden, daß schon innerhalb einer Art gewisse durch die Samen auf die Nachkommenschaft übergehende Unterschiede, die nicht mendeln, d. h. nicht auf gewöhnliche Erbinheiten zurückzuführen sind, vorkommen können. Eine Reihe eingehender Untersuchungen seinerseits, besonders der letzteren Jahre, bei vielen Pflanzenarten verschiedener Gruppen haben bekanntlich innerhalb der Chlorophylleigenschaft gezeigt, daß neben vielen mendelnden Unterschieden, die sich auf die Reduktion des Chlorophylls beziehen (Chlorina-, Xantha-, Albassippen u. a.), auch ganz andere Typen vorkommen (Albomaculata, Albovariabilis u. a.), die einen krankhaften Zustand des Plasmas oder der Chromatophoren oder sogar der Genträger selber, der Chromosomen (Capsella 1919) bezeichnen.

Zwei Fragen stellen sich hier jetzt auf. Sind diese Krankheiten, wie es vorläufig unzweifelhaft erscheint, von infektiösen Krankheiten (Chlorosen, BAUR), die auch Formendifferenzen hervorrufen

können (*Datura*, BLAKESLEE) mit Sicherheit und prinzipiell verschieden? In dem Falle, können denn nicht derartige nicht-mendelnde Unterschiede auch Form- und Größeneigenschaften u. dgl. beeinflussen? Mit dieser Möglichkeit muß unbedingt gerechnet werden, und auch die praktische Züchtung, die soviel gerade mit Größendifferenzen arbeitet, hat allen Grund, dieser prinzipiell sehr wichtigen Sache volle Beachtung zu widmen.

Ausgeschlossen wäre dann keineswegs, sondern im Gegenteil ziemlich wahrscheinlich, daß derartige plasmatische Unterschiede innerhalb einer Gattung größere Rolle als innerhalb einer Art, d. h. für Arten größere Rolle als für Varietäten spielen, ebenso wie Arten im allgemeinen (mit Ausnahmen muß natürlich gerechnet werden, eben weil der Artbegriff ja nicht auf Grundlage der Kenntnis der Gene herausgestaltet wurde) mit Hinsicht auf die mendelnden Gene mehr verschieden sind als Formen innerhalb einer Art. Dazu kommt noch und vor allem der der Kreuzungsanalyse nicht zugängliche Grundstock gemeinsamer Züge im Aufbau der Organismen (JOHANNSEN, WINKLER). Wo liegen z. B. die Kräfte, die den Spaltungs- und Kombinationsmechanismus, die Distribution der Gene, beherrschen? Der experimentelle Mendelismus gibt darauf keine Antwort; ich kann aber auch nicht finden, daß er jemals Ansprüche darauf erhoben hat. Er analysierte eben nur die Unterschiede der am nächsten verwandten Typen innerhalb einer Art oder Gattung, soweit dies möglich war, und konnte daraus den an und für sich sehr weitgehenden, theoretisch und praktisch bedeutungsvollen Schluß ziehen, daß hier ein sehr großer Teil, soweit die jetzige Erfahrung lehrt, sogar die weit aus meisten formen- und artentrennenden Eigenschaften, jedenfalls bei den höheren Pflanzen, dem spaltenden Typus gehören und auf Genen der gleichen Art zurückzuführen sind.

Die Erklärung einer ungeheuren Mannigfaltigkeit in der Natur, der zahlreichen Variationen auch innerhalb derselben Eigenschaft, in erster Hand durch verschiedene Kombination einer relativ geringen (obwohl absolut vielleicht großen) Anzahl von Grunddifferenzen, ist wohl neben der Konstanz der reinen (homozygoten) Linien von JOHANNSEN (der Festheit der Gene), welche beide Prinzipien einander gegenseitig stützen und ergänzen, in allgemein theoretischer und auch praktischer Hinsicht als eine der wichtigsten Errungenschaften der modernen Biologie zu betrachten. Diese beiden neuen Prinzipien, von denen man noch vor fünf- und zwanzig Jahren keine Ahnung hatte, verändern im Grunde die Denkweise in diesen Dingen, die Auffassung über die Ungleichheit in der Natur und ihre Ursachen, und die weitgehenden Konsequenzen, die dies Jahrhundert daraus ziehen wird, auch im menschlichen Gebiete, lassen sich vorläufig nicht überblicken.

Die Erweiterung unserer Kenntnisse im jetzt erörterten Teil des Mendelismus, d. h. über das allgemeine Verhalten formen- und artentrennender

Merkmale, geht in verschiedenen Richtungen. Von besonderem Interesse ist jetzt dabei unter anderem das Verhalten der Nachkommenschaft nach Kreuzung von Arten mit verschiedener Chromosomenzahl, vor allem in Fällen, wo normal fertile Nachkommenschaft erzeugt wird. Ferner wartet das nähere Auseinandersetzen vieler, oben nur teilweise angedeuteter Spaltungskomplikationen, wie Heterogamie u. dgl., die Frage der vegetativen Spaltung, der multiplen Allelomorphie usw.

Der zweite Hauptteil des Mendelismus, die glänzenden Errungenschaften MORGANS und seiner Mitarbeiter, bezieht sich bekanntlich auf den Spaltungs- und Kombinationsmechanismus der mendelnden Gene und die Lokalisation derselben. Viele Gründe sprachen im vornherein dafür, daß die mendelnden Gene ihren Sitz im Kern hätten. Als besonders starkes Argument vom Gebiete der Pflanzen kam dann der Nachweis von CORRENS und BAUR, daß die mendelnden und nicht-mendelnden Unterschiede der Chlorophylleigenschaft sich in ihrer Vererbung grundsätzlich verschieden, aber genau so verhielten, wie mit der Annahme zu erwarten wäre, daß die ersteren vom Kern, die letzteren von anderen Teilen der Zelle getragen wurden. Der Ausgangspunkt des mächtigen Drosophilaerkes war aber vor allem die von BATESON u. a. erbrachte, äußerst wichtige Kenntnis der Genenkoppelung, der Umdrehung der Koppelung (sensu strictiore) in Abstoßung und vice versa (1911), womit endgültig nachgewiesen wurde, daß die Abweichung der Koppelung von der gewöhnlichen Mendelschen Kombinationsart lediglich in einer übermäßigen Erzeugung der Elterngametenkombinationen, d. h. in einer erschwerten Bildung der möglichen Neukombinationen bestand. Durch Untersuchungen des Koppelungsgrades mutierter Gene in ungeheurem Umfange, was durch die Möglichkeit von Rückkreuzungen und direkter Analyse der Gametenkombinationen bei dem sehr günstigen Versuchsobjekt außerordentlich erleichtert wurde, wurde es nachgewiesen, daß die Ursache freier Kombination oder Koppelung auf der gegenseitigen Lage der Gene in den Chromosomen beruhte, und darauf baute sich in der Hauptsache das Drosophilaerke auf. Wenn die Bedeutung dieses noch nicht immer in vollstem Umfange gewürdigt wird, so ist dies nur daraus herzuleiten, daß die Einzelheiten des gewaltigen Werkes, das den Beweisketten zugrunde liegende reiche und schöne Tatsachenmaterial nicht leicht zu überblicken sind, zumal eine genug ausführliche übersichtliche Zusammenstellung des Ganzen noch fehlt. Das Wichtigste ist außer von den Forschern selber besonders von BAUR, JOHANNSEN, NACHTSHEIM, MOHR u. a. hervorgehoben, und gewiß muß man mit dem letzteren darin übereinstimmen, daß ein biologisches Beweismaterial wohl selten auf festerem Boden stand oder in mehr exakter Weise zustande kam. Es mag nur an BRIDGES Ergebnisse bezüglich Non-Disjunktion erinnert werden oder noch mehr an die zuerst nachgewiesenen Gene des

vierten kleinen Chromosoms und die nachher folgende Deficiency-Mutation dieser Gene mit Wegfall eben des betreffenden Chromosoms (BRIDGES 1921)! Experimentelle Versuche und cytologische Ergebnisse, von denen allerdings die ersteren vorläufig ganz im Vordergrund stehen und weit mehr bedeuten, bestätigen einander.

Ganz abgesehen davon, in welcher Weise der Austausch von Genen zwischen den Chromosomen wirklich geschieht, ist als bleibendes sicheres Resultat die Lokalisation der mendelnden Gene sowohl in bestimmten Chromosomen als auf einem bestimmten Platz in dem Chromosom anzusehen. Die Mendelsche Spaltung und Kombination wird von den Chromosomen und Teilen der Chromosomen als Trägern der Gene ausgeführt.

Auf der Tagesordnung der Vererbungswissenschaft steht denn jetzt, die Allgemeingültigkeit dieser Drosophilaergebnisse, auch bei Pflanzen, nachzuforschen. Schon jetzt häuft sich die Erfahrung in dieser Richtung, sobald eine Reihe verschiedener Mutationen einer Pflanzenart gekreuzt wurde, was unter anderen auch der Verfasser fand (Chlorophyllgene bei *Hordeum* 1922).

Daß die Drosophilauntersuchungen noch in vielen anderen Richtungen (Mutationsfrage, Geschlechtsvererbung, Mannigfaltigkeit auf eine äussere Eigenschaft einwirkender Gene usw.) von großer Bedeutung gewesen sind, soll hier nur kurz angedeutet werden.

Als den dritten Hauptteil des Mendelismus möchte ich die Versuche bezeichnen, über die Natur und Entstehen der mendelnden Gene Auskunft zu bekommen. Hier ist aber alles noch im Werden. Auch für den Mendelismus ist es das große Problem, in welcher Weise die Evolution stattgefunden hat bzw. evtl. noch stattfindet. Die Umbildung bzw. Neubildung äußerlich zu beobachtender Eigenschaften, das Entstehen von Formen und Arten durch Kombination von Genen ist in den engeren Verwandtschaftskreisen zwar außerordentlich reich und weitgehend und auch für die Anpassung an verschiedene äußere Lebensbedingungen (Klima, Boden usw.) sowie in praktischer Hinsicht sehr bedeutungsvoll. Für eine Evolutionstheorie ist aber der große Reichtum an verschiedenen Formen und Arten nur eine Seite; die Artenbildung, das Entstehen der Arten ist nunmehr nicht das Grundproblem der Evolution, das weit tiefer liegen muß. Auch ist nach dem oben Gesagten die Frage der Evolution mit dem Entstehen der mendelnden Grunddifferenzen nicht erledigt, da man voraussetzen muß, daß die Organisation der Lebewesen nur zum Teil mit den mendelnden Genen zusammenhängt. Wohl hat aber der Mendelismus das große Problem insofern klarer gemacht, als eine wichtige Seite der Evolutionsforschung auf das Entstehen der mendelnden Grundunterschiede einsetzen muß.

Der Mutationsgedanke von DE VRIES hat sich in dieser Hinsicht sehr fruchtbar erwiesen, indem wirkliche Genmutationen nicht nur unzweifelhaft

vorkommen, sondern auch nicht gar zu selten sind, wie bei Tieren besonders die Drosophila-forschung, bei Pflanzen vor allem BAUR gezeigt hat. Wahrscheinlich, aber kaum noch erwiesen ist, daß einzelne solche Mutationen eine Bedeutung für die Evolution haben können; als sicher kann aber betrachtet werden, daß die allermeisten vorläufig konstatierten Genmutationen bedeutungslos sind. Die Frage der Reversibilität der Mutation innerhalb eines Grundunterschiedes (SHULL) muß weiter verfolgt werden. Vor allem müssen wir auch mit GOLDSCHMIDT der Mutation innerhalb der sog. multiplen Allelomorphen besondere Beachtung schenken. Hier ist, jedenfalls scheinbar, mit einer allmählichen Abstufung einer äußeren Eigenschaft eine allmähliche Abstufung eines Gens verbunden, was eben den Gedanken einer allmählichen Umbildung der Gene besonders nahe führt. Ich glaube, daß es hier nicht von entscheidender Bedeutung ist, ob denn wirkliche multiple Allelomorphe im Sinne MORGANS oder vollständige gekoppelte Erb-einheiten nach BAUR vorliegen. Für das letztere Alternativ sprechen teils die Komplexmutationen, teils der sehr wichtige Nachweis von CORRENS, daß bei *Linaria Hellrosa* und *Rosa* bei Kreuzung in F_1 Rot ergeben und dann in F_2 infolge vollständiger Koppelung der Gene 1 hellrosa : 2 rot : 1 rosa aus-spalten. Auch wenn aber die multiplen Allelo-

morphe aus gekoppelten Genen desselben Chromosoms bestehen, so liegt doch gerade hier die Umbildung bzw. Neubildung von Genen besonders nahe. Das nähere Studium der multiplen Allelo-morphe wird deshalb zweifellos die Frage der Natur und des Entstehens der Gene näher führen als manches andere Studium auf dem Gebiete des Mendelismus.

Wenn ich hier noch eine vierte Richtung des Mendelismus vorführen sollte, so könnte daran erinnert werden, daß das Studium der Spaltungs- und Vererbungserscheinungen stark dazu beigetragen hat, erbliche Eigenschaften überhaupt zu entdecken. Vor allem beim Menschen, wo es nicht immer leicht ist zu sagen, was erblich oder von der Umwelt hervorgerufen wird, ist gerade die Spaltung und ihr gesetzmäßiger Verlauf manchmal sehr wichtig, um Entscheidung zu bringen.

Bei dieser kurzen Darstellung einiger Züge aus der Entwicklung des allgemeinen Mendelismus war es unter anderem meine Aufgabe, den Arbeiten CORRENS' besondere Rücksicht zu widmen. Hoffentlich hat diese Darstellung einigermaßen zeigen können, was ich zeigen wollte, nämlich daß die wissenschaftliche Tätigkeit CORRENS' in fast allen Zweigen des Mendelismus bahnbrechend und vertiefend gewirkt hat.

Über Fragen der Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen.

VON FR. V. WETTSTEIN, Berlin-Dahlem.

Seit die Erkenntnis gewonnen war, daß auch bei Pflanzen geschlechtliche Fortpflanzung besteht, wurden die Fragen nach den Ursachen der Geschlechtsdifferenzierung und nach ihrer Vererbung stets eifrig erörtert. Schon MENDEL hat versucht, zwischen dem Vorgang der Geschlechtsvererbung und den von ihm gefundenen Vererbungsgesetzen eine Brücke zu schlagen, freilich ohne Erfolg. Nach einer Reihe anderer Vorstellungen hat dann CORRENS durch seine berühmten Versuche mit *Bryonia*, der Zaunrübe, den Schlüssel für das Verständnis des auffallendsten Vorganges, der Geschlechtsbestimmung der getrennt geschlechtigen, diöcischen höheren Pflanzen und Tiere gefunden. Gleichzeitig fand sich durch die Arbeiten WILSONS die wichtige Beziehung zur Chromosomenstruktur dieser Organismen und damit war die Verknüpfung der Geschlechtsbestimmung mit cytologischen Tatsachen von Anfang an gegeben, eine Verbindung, die in der Folgezeit den Ausbau dieses Fragenkomplexes bis in Einzelheiten ermöglichte.

Es ist heute eine allgemein bekannte Tatsache, daß wir für den Vererbungsvorgang der Geschlechter diöcischer Tiere und Blütenpflanzen einen Mechanismus verantwortlich machen dürfen, der in den Chromosomen des Zellkernes gelagert, in folgender Weise wirkt. Es ist ein Paar von Anlagen vorhanden, eine männchenbestimmende und

weibchenbestimmende, von denen die eine die Ausbildung der männlichen, die andere der weiblichen Eigenschaften ermöglicht. Kommen zwei Keimzellen mit Weibchenbestimmern bei der Befruchtung zusammen, entsteht ein Weibchen, das homogamet, wieder lauter gleiche Keimzellen mit Weibchenbestimmern bildet. Vereinigen sich eine Männchenbestimmende und eine Weibchenbestimmende, entsteht ein Männchen, da das erstere dominiert. Es ist aber auch heterogamet und bildet wieder Männchenbestimmer und Weibchenbestimmer in gleicher Zahl. Die Vereinigung erfolgt nach dem Zufall, beide Möglichkeiten sind gleich oft vorhanden, so daß Männchen und Weibchen in gleicher Zahl gebildet werden. Bei einigen Tieren ist der Mechanismus dahin geändert, daß das Weibchen das heterogamete Individuum ist, so daß er in reziprotem Sinne wirkt. Es ist derselbe Mechanismus wie bei der Rückkreuzung irgendeines heterozygoten Bastardes mit seinem einen rezessiven homozygoten Elter. Dieser Mechanismus erklärt nicht nur das strenge erbliche Festhalten der *zwei*, des männlichen und des weiblichen Types, sondern auch ihre Zahlenkonstanz im durchschnittlichen Verhältnis von 1 : 1.

Dieser wenigstens in seinen Grundlagen heute aufgeklärte Vorgang der Geschlechtsvererbung bei höheren Pflanzen und Tieren, ist aber das Endglied einer Entwicklungsreihe, die im Tierreich

wohl sehr rasch und frühzeitig durchlaufen, heute in ihren einzelnen Abschnitten nicht mehr vorhanden ist, sich dagegen bei den Pflanzen von ersten Anfängen an in großer Mannigfaltigkeit verfolgen läßt, die von den zweigeschlechtigen (monöcischen), niederen (haploiden) Pflanzen allmählich zu den diöcischen, diploiden Blütenpflanzen führt. Tritt uns dieser geschilderte Mechanismus bei Tieren unvermittelt, darum *scheinbar* einfach, aber auch in seiner Herkunft unverständlich gegenüber, so können wir bei Pflanzen ein Verständnis zu gewinnen versuchen, wenn wir von den Verhältnissen bei haploiden Gruppen ausgehen. Es tritt dann die Kompliziertheit des scheinbar einfachen Vorganges der Geschlechtsbestimmung der diploiden, diöcischen Organismen, der *Diplo-diöcisten*, viel deutlicher hervor, und wir kommen zu einer klareren Einstellung gegenüber den Vorgängen, die bisher geklärt sind und ihrer Abgrenzung gegenüber neuen Problemen.

Jede geschlechtliche Fortpflanzung ist auf zwei Fundamentalprozessen aufgebaut, von denen einer zwangsläufig den anderen nach sich zieht, die Kernverschmelzung der Gameten und die Reduktionsteilung. Ihre gegenseitige Lage gibt dem Entwicklungsgang eines Organismus ein entscheidendes Gepräge. Da es sich außerdem gerade um die Vererbung jener Differenzierungsprozesse handelt, die zur Befruchtung führen und diese wieder mit der Reduktionsteilung häufig auf das engste verknüpft ist, erscheint die Lage dieser beiden für die Geschlechtsbestimmung ausschlaggebend, und darum mögen hier einige Worte über diese Verhältnisse im Pflanzenreich eingeschaltet sein.

Die Gametenverschmelzung ist vor allem eine Vereinigung der beiden Zellkerne der Keimzellen mit ihrer bestimmten haploiden Anzahl von Chromosomen. Durch ihre Vereinigung entsteht in der Zygote ein Kern mit der doppelten, diploiden Anzahl von Chromosomen. Diese Verdoppelung wird durch die Reduktionsteilung wieder aufgehoben, aus der wieder haploide Kerne hervorgehen. Zwischen Verschmelzung und Reduktionsteilung können nun auf beiden Seiten des Entwicklungskreises eines Organismus vegetative Teilungen eingeschaltet sein, zwischen Reduktion und Verdoppelung, wie auch zwischen Verdoppelung und Reduktion. Im ersten Falle liegen die vegetativen Teilungen und damit das vegetative Leben in der Haplophase, der Organismus ist haploid, ein *Haplont* mit dem einzigen diploiden Zygotenstadium, im zweiten Falle sind die vegetativen Teilungen in diploiden Zellen, die Pflanze ein *Diplont* und die Gameten die einzigen haploiden Zellen. Schließlich finden wir Formen mit beiden haploiden und diploiden Zellkomplexen, Pflanzen, mit haploidem Gametophyt und diploidem Sporophyt, mit antithetischem Generationswechsel. Es ist bekannt, daß in den verschiedensten Pflanzenstämmen diese Organisationsstufen in lückenloser Reihe vorliegen und wir ihre phylogenetische Entwicklung von reinen Haplonten über Diplo-

haplonten zu Diplonten verfolgen können. Die geschlechtliche Differenzierung kann sowohl im Haplonten wie im Diplonten in Erscheinung treten, da diese aber in verschiedenem Verhältnis zur Verschmelzung und Reduktion stehen, ergibt sich in beiden Fällen verschiedenes Verhalten und für die Vererbung dieser Differenzierung jeweils eine mit dem Generationswechsel zusammenhängende, aber ganz verschiedene Situation. Sie wollen wir im einzelnen betrachten, ausgehend von den ursprünglicheren Verhältnissen bei Haplonten.

Bei den meisten Haplontenformen, niederen Algen und Pilzen findet sich Sexualität, nur bei wenigen Gruppen, Flagellaten und Schizopyhten, sind solche Vorgänge unbekannt oder unsicher. Die geschlechtliche Differenzierung kann aber schon bei diesen Formen eine recht verschiedene sein. Wir kennen alle Abstufungen von sich aus den Haplontenzellen entwickelnden Sexualzellen, die äußerlich vollständig gleich, miteinander geschlechtlich reagieren (Isogamie) bis zur extremen Entwicklung von Eiern und Spermatozoiden (Oogamie).

Es bleibt eine Frage für sich, ob man sich mit der Vorstellung befreunden kann, daß wirklich vollständig gleiches miteinander reagieren kann und Isogameten tatsächlich vorkommen, oder man sich nicht der viel einleuchtenderen Annahme anschließen wird, daß eine geschlechtliche Differenzierung die Voraussetzung eines jeden Sexualaktes ist und auch im Falle morphologischer Isogamie nur scheinbare Gleichheit vorliegt, physiologische Differenzen auf jeden Fall vorhanden sind. Diese Vorstellung wird um so wahrscheinlicher, als mit fortschreitender genauer Nachprüfung die Fälle reiner Isogamie sich immer mehr verringern und physiologische Differenzen, meist sogar genotypische Diöcie nachgewiesen werden.

Wenden wir uns jetzt den Fragen der Geschlechtsbestimmung und Vererbung bei Haplonten zu. Sie gliedern sich in die Fragen nach der Art, dem Verlauf, den Ursachen der Geschlechtsdifferenzierung in einer *haploiden* Zelle und ihrer Vererbung. Zunächst müssen wir zwei Gruppen nach der Art der Geschlechtsverteilung unterscheiden. Es gibt Formen, wo die Trennung im Laufe der vegetativen Entwicklung, früher oder später eintritt, die *haplomonöcischen* Typen oder solche, wo stets an einer auf vegetativem Wege entstandenen Zellenfolge nur immer ein einziges Geschlecht auftritt. Wir sprechen dann von *Haplo-diöcie*. Nur die erstere soll uns zunächst beschäftigen. Der Verlauf der Trennung ist der, daß in einer haploiden Zelle nach einer Zahl vegetativer Teilungen des Inhaltes Gameten verschiedener Sorten entstehen, die sich dann paarweise vereinigen. Von vornherein bestehen zweierlei Möglichkeiten für den Verlauf dieser Differenzierung. Wir können uns vorstellen, daß bei der Bildung der Gameten eine ungleiche Verteilung der *Anlagen* erfolgt, so daß die einen nur die für männliche, die

anderen für weibliche Entwicklung erhalten. Es wäre also eine Trennung im Anlagenkomplex, eine *genotypische* Trennung erfolgt. Andererseits können wir uns auch denken, daß durch äußere auf den Anlagenkomplex wirkende Kräfte an den einzelnen Gameten nur die eine oder andere Anlage gefördert ist, die Differenzierung also nur eine äußerliche, *phänotypische* ist. So einfach auch die erste Vorstellung vom Verlauf der Differenzierung erscheint, so ist durch Experimente und gelegentliche Beobachtungen die zweite, die der phänotypischen Trennung als die richtige nachgewiesen worden.

Die Entscheidung ist natürlich gerade dadurch zu bringen, daß wir den Erbgang dieser Differenzierung untersuchen. Ist eine genotypische Trennung an haplomonöcischen Pflanzen erfolgt, dann müssen Nachkommen, die durch Regeneration der Sexualzellen oder anderer bereits differenzierter Zellen entstehen, nicht mehr gemischtgeschlechtlich sein. Bei monöcischen *Vaucheria*-Arten gelingt es, die weiblichen Oogonien und männlichen Antheridien zur Regeneration zu bringen. Es läßt sich zeigen, daß die daraus erwachsenen Pflanzen wieder ganz normal monöcisch sind. Bei Pflanzen mit komplizierterer Organbildung wie bei monöcischen Moosen, tritt der Trennungspunkt schon viel früher am Haplonten auf, es werden ganze Zweige gebildet, die nur ♀ oder ♂ Sexualorgane tragen. Würde hier eine genotypische Trennung eintreten, so müßte diese an der Trennungsstelle der Zweige liegen und alle haploiden Zellen der ♀ und ♂ Sexualorganstände nurmehr die eine oder andere Geschlechtsanlage haben. Hier hat CORRENS seine Versuche durchgeführt, und gezeigt, daß bei *Funaria hygrometrica* u. a. alle Haplontenzellen beide Anlagen besitzen und alle zu normalen Pflanzen regenerieren können, so daß wir heute wissen, daß die *geschlechtliche Differenzierung, die Geschlechtsbestimmung haplomonöcischer Pflanzen eine phänotypische ist und von jeder Sexualzelle, der weiblichen wie der männlichen beiderlei Geschlechtsanlagen vererbt werden*

Wissen wir also auch schon etwas über die Art, den Verlauf und die Vererbung dieser Geschlechtsbestimmung, so bleibt die Frage noch unbeantwortet nach den Ursachen dieser Trennung. Eine große Anzahl von Experimenten, die wir vor allem KLEBS verdanken, lehrt uns, daß eine wesentliche Rolle hierbei die Außenbedingungen spielen. Ihre Einwirkung ist sicherlich der Ausgangspunkt der Reaktionskette, wie sich durch mannigfache Verschiebung der Geschlechtsverteilung, durch Auslösung der Gametenbildung nach Einwirkung von Außenbedingungen beweisen läßt. Auf der anderen Seite ist zweifellos für die Ausbildung bestimmter Sexualorgane, für ihre verschiedene Verteilung von richtiger Zwitterigkeit bis zur extremen Monöcie bei den verschiedenen Formen ein ganzer Komplex von Anlagen vorhanden, deren analytische Trennung noch nicht gelungen ist und die wir darum mit der Komplexbezeichnung „Geschlechtsan-

lagen“ bezeichnen. Im Zusammenwirken dieser Geschlechtsanlagen mit den einwirkenden Außenbedingungen haben wir die Ursachen der Geschlechtstrennung an haplomonöcischen Formen zu suchen. Sie sind uns aber hier genau so gänzlich verschleiert wie die organbildenden Vorgänge überhaupt. In der Kenntnis des Zusammenwirkens dieser beiden Komplexe liegt aber schließlich der Schlüssel zum Verständnis des Wesens der Sexualität überhaupt.

Den Haplomonöcisten steht eine Gruppe von Haplonten mit anderer Geschlechtsverteilung scharf gegenüber, die haplodiöcischen Pflanzen. Es gibt hier zweierlei Individuen, solche, die nur ♀ und solche, die nur ♂ Sexualorgane tragen. Regenerationsversuche und Kultur unter verschiedensten Bedingungen zeigen, daß diese Verteilung strenge festgehalten wird. Außenbedingungen haben nur insofern einen Einfluß, als sie die Bildung von Sexualorganen überhaupt ermöglichen oder verhindern können, ihre Bestimmung aber wird allein vom Genotypus bedingt. Solche Haplodiöcie findet sich bei Algen (z. B. *Gonium* nach SCHREIBER), bei Pilzen, bei diöcischen Moosen (*Bryum caespitium*). Tritt ein ♀ und ♂ Gamet bei der Verschmelzung zusammen, so entsteht eine diploide Zygote, die nun in ihren Zellen beide Geschlechtstendenzen vereinigen muß. Regenerationsversuche am Sporophyten diöcischer Moose (MARCHALS u. a.) erbrachten die besten Beweise. Auf diese Weise entstehende Pflanzen sind zwitterig und tragen beiderlei Sexualorgane. Durch fortgesetzte Regenerationsversuche kann bestimmt werden, daß der Moment der neuerlichen Trennung mit dem Übergang von der Zygote zum Haplontenstadium zusammenfällt, also durch die Reduktionsteilung wird die Eingeschlechtigkeit wieder hergestellt.

Es ist dies ein anscheinend prinzipiell anderer Vorgang der Geschlechtsbestimmung. Die Trennung ist eine genotypische und wird durch die Reduktionsteilung erreicht. Die einfachste Vorstellung wäre die, daß der Komplex ♀ und ♂ Anlagen als Anlagenpaar fungiert, daß in den Haplontenzellen immer nur die einen vorhanden sind, daß beide in der Zygote vereinigt werden und durch die Reduktionsteilung wieder reinlich aufgespalten werden. So einfach diese Vorstellung auch ist, so unmöglich ist sie, weil wir aus gelegentlich auftretenden Abweichungen wissen, daß in jeder Haplontenzelle auch bei Diöcisten beide Geschlechtsanlagenkomplexe vorhanden sein müssen. Wir kennen eine Anzahl Fälle, vor allem bei Laub- und Lebermoosen, bei Rotalgen u. a., wo auf ♀ oder ♂ Pflanzen Zwitterbildungen auftreten, die zeigen, daß auch in weiblichen Haplontenzellen männliche Anlagen vorhanden sind und umgekehrt. Dadurch fällt aber zunächst der scheinbar tiefe Unterschied gegenüber den Haplomonöcisten. Die Konstitution der Haplontenzellen muß in dieser Hinsicht überall

als gleich angenommen werden, sie enthalten alle die Anlagenkomplexe für ♂ und ♀. Es muß daher bei Haplodöcisten noch ein anderer Mechanismus vorhanden sein, der auf dieser Grundlage aufgebaut ist, und diesen sieht CORRENS in einem Anlagenpaar, das in der Weise wirkt, daß die eine Anlage die männliche Ausbildung fördert, die andere die weibliche. Es ist ein Anlagenpaar, von dem die Auswirkung der vorhandenen Geschlechtsfaktorenkomplexe abhängt, nach der Bezeichnung von CORRENS ein *Realisatorenpaar*, das bei den Haplodöcisten neu hinzukommt und durch die Reduktionsteilung wie jedes andere Anlagenpaar aufgeteilt wird. Dadurch, daß es für die Geschlechtsbestimmung die letzte Entscheidung enthält, liegt es nahe, es als Geschlechtsfaktorenpaar zu bezeichnen. Aus der bisherigen Ableitung geht aber klar hervor, daß es mit den eigentlichen Geschlechtsanlagen gar nichts zu tun hat. Es sind gewissermaßen die in den Genotypus kondensierten Kräfte der Außenbedingungen, die bei phänotypischer Differenzierung wirken. In beiden Fällen haben wir gleiche Komplexe von ♂ und ♀ Geschlechtsanlagen, in beiden Fällen treten diese mit realisierenden Bedingungen in Wechselbeziehung, nur daß die einen Außenbedingungen sind, die anderen im Genotypus als Anlagenpaar erscheinen. Durch diese Vorstellung läßt sich ohne weiteres ein Zusammenhang dieser beiden Erscheinungsformen der Geschlechtsbestimmung an Haplonten gewinnen, indem wir an die ursprüngliche Monöcie die sekundäre Diöcie durch Hinzukommen des Realisatorenpaares anschließen, eine Vorstellung, die auch durch das häufige Auftreten einzelner Diöcisten in den verschiedensten monöcischen Haplontengruppen gestützt erscheint.

Dieses Realisatorenpaar kann nun in Verbindung treten mit verschiedenen anderen Anlagen und diese in der Auswirkung unter seine Kontrolle zwingen in Gestalt geschlechtsgebundener und geschlechtskontrollierter Vererbung, ein Gebiet, das bei Haplonten meist noch unerforscht ist, für manche Fälle, so für manche Eigenschaften diöcischer Moose in Analogie mit Diplonten aber angenommen werden darf. Schließlich kann dieses Realisatorenpaar seinen sichtbaren Ausdruck finden, indem dessen Träger als Heterochromosomen unterschieden sind. Zwei Fälle bei diöcischen Lebermoosen, bei *Sphaerocarpus Donnellii* und *S. texanus* untersucht von ALLEN und SCHACKE, zeigen dieses letzte Stadium extremer Auswirkung des Realisatorenpaares bei Haplodöcisten.

Schon früher wurde darauf hingewiesen, daß bei Haplonten Fälle morphologischer Isogamie vorkommen. Vielfach läßt sich aber zeigen, daß doch physiologische Unterschiede vorhanden sind, die sich allerdings meist nur in der geschlechtlichen Reaktion selbst äußern, darin, daß die Gameten deutlich zwei Gruppen bilden, deren Vertreter untereinander nicht, mit denen der anderen Gruppe

dagegen reichlichst verschmelzen. Man spricht in diesen Fällen rein physiologischer Differenzierung von + und - Gameten. Auch hier dürfte phänotypische und genotypische Trennung vorkommen, erstere vielleicht bei manchen Algen (?), wo Abkömmlinge derselben Mutterzelle negativ, der gleichen Pflanze aber positiv reagieren. Genotypische Trennung in dieser Form kennen wir bei *Myxomyceten* und *Pilzen*. Solange bei diesen stets nur zwei Gruppen vorhanden sind, wird man ohne weiteres schließen dürfen, daß die beiden + und - Stämme den Männchen und Weibchen anderer Diöcisten entsprechen. Bei *Phycomyceten* konnte BLAKESLEE durch Kreuzung von Formen des ± Types mit Arten mit klaren Männchen und Weibchen auch zeigen, welches der beiden, + oder -, dem ♂ und ♀ jeweils entspricht.

Durch die Arbeiten von KNIPE wurden in den letzten Jahren bei höheren Pilzen (*Basidiomyceten*) Fälle untersucht, wo nicht nur ein + und - Stamm vorhanden ist, sondern mehrere Paare, die paarweise sich immer wie + und - verhalten, dagegen zu den Typen einer anderen Gruppe anders, so daß schließlich auch + mit +-Typen, - mit - zur Reaktion kommen. Durch vielfache Kombinationen erscheinen dann bei Pilzen so komplizierte Verhältnisse, daß sie nicht ohne weiteres auf ein einfaches Diöcieschema zurückgeführt werden können, weshalb KNIPE den Schluß zieht, daß hier mehrere Sexualitätsstufen, eine multipolare Sexualität vorliegen muß, die im Gegensatz zur bipolaren steht.

Die Vorstellung einer multipolaren Sexualität steht im Gegensatz zu den sonst im Tier- und Pflanzenreich gewonnenen Ansichten, und mir scheinen zur Deutung dieser abweichenden Verhältnisse bei Pilzen doch noch zwei andere Wege offen, die ihre Einordnung leichter ermöglichen. Wir haben gesehen, daß die eigentlichen Geschlechtsanlagenkomplexe gänzlich unabhängig von dem Realisatorenpaar der Diöcisten erscheinen, mit diesen nicht in eine Kategorie vereinigt werden dürfen. Es bleibt daher auch die zweifache Erscheinungsform der Geschlechtsanlagen gänzlich unberührt, wenn wir annehmen wollen, daß mehrere solche Realisatorenpaare vorhanden sind, die unabhängig voneinander spalten und sich kombinieren. Es müßten diese Realisatorenpaare nicht einmal alle das gleiche bedingen, sie könnten alle nur irgendeine wichtige Stufe des Geschlechtsprozesses beeinflussen, dessen Einzelheiten wir bei Pilzen noch nicht genügend kennen, die aber alle zusammenwirken müssen zum Endeffekt, zum Eintritt einer Verschmelzung oder seiner Verhinderung. Auf diesem Wege können wir gut zu einer Vorstellung kommen, die die Geschlechtsbestimmung bei Pilzen an den Mechanismus bipolarer Haplodöcie anknüpfen lassen, besonders da sich bei Pilzen alle Übergänge innerhalb einer Gattung (*Coprinus* nach BRUNSWICK) finden lassen.

Die zweite Möglichkeit, die vielleicht noch

leichter aus allen Schwierigkeiten führt, knüpft an die bei Blütenpflanzen gefundenen Individualstoffe an, die zur Selbststerilität führen. Durch die Untersuchungen von CORRENS wissen wir, daß es hier eine oft große Anzahl von Linienstoffen gibt, die mendelnd spalten und in den verschiedensten Kombinationen auftreten. Individuen mit gleichen Kombinationen, also auch Teile eines Individuums sind steril, in letztem Falle selbst-steril. Bei vielen Haplontenformen mit + und - Stämmen käme es auf dasselbe heraus, ob wir darin eine versteckte Diöcie suchen wollen oder ob wir Selbststerilitätsfaktoren als Ursachen annehmen, die die Isogameten in zwei Gruppen scheiden. In Analogie damit kann man die Verhältnisse bei Basidiomyceten also auch auf der Basis deuten, daß wir monöcische Formen vor uns haben, die durch die Kombination einer beliebig großen Anzahl von Linienstoffen in bestimmte erblich konstante, spaltende Gruppen geschieden werden, die nach der geschlechtlichen Endreaktion beurteilt, den Eindruck multipolarer Sexualität erwecken. Eine Entscheidung, welche dieser Deutungen zu Recht besteht, ist vorerst schwer zu bringen.

Die Geschlechtsbestimmung bei Haplonten wurde etwas eingehender behandelt, weil in den letzten Jahren ihre Kenntnis eine starke Förderung erfahren hat und weil wir der Überzeugung sind, daß eine richtige Einstellung zu den komplexen Erscheinungen bei Blütenpflanzen nur aus einer Aufklärung der Verhältnisse bei Haplonten hervorgehen kann. Den Haplonten schließen sich die meisten Diplohaplonten in ihrer Geschlechtsbestimmung an, da diese nur am Gametophyten zur Geltung kommt und es unwesentlich ist, ob die geschlechtlich ungedielerte diploide Generation einzellig oder ein ganzer Zellkomplex ist. Die phänotypische Trennung am monöcischen Haplonten kann so weit im Extrem vorgelegt sein, daß bei *Equisetum* diese Differenzierung normal bereits bei der Keimung festgelegt wird, freilich wie jede phänotypische Trennung auch sekundär verschoben werden kann. Von eigenen Versuchen an Moosen wissen wir, daß dieselben Anlagen, die organgestaltend auf den Gametophyten einwirken, auch den Sporophyten bestimmen können, und so erscheint es verständlich, daß die Anlagen für Geschlechtertrennung monöcischer Pflanzen auch auf den diploiden Sporophyten übergreifen und dort ebenso an den verschiedensten Punkten die phänotypische Trennung durchführen können. Diese erstreckt sich dann natürlich auch auf die Gametophyten, die an den bereits differenzierten Teilen des Sporophyten sich entwickeln, da die Reduktionsteilung hier ohne Einfluß bleibt. Wir erhalten auf diesem Wege Sporophyten, die wieder in allen Stufen auftreten, je nach der Lage des Trennpunktes mit zwittriger bis zu richtiger monöcischer Verteilung der Geschlechtsorgane.

So ist die Situation, die vorliegt, wenn wir uns die Geschlechtsbestimmung bei den fast rein

diploiden Blütenpflanzen ansehen, soweit sie phänotypisch ist, also zweigeschlechtige Typen vorhanden sind. Auch sie enthalten natürlich wieder in allen Zellen die Anlagenkomplexe für männlich und weiblich, und zwar weil es diploide Zellen sind, beide in doppelter Quantität. Die Mannigfaltigkeit dieser Typen ist aber, der komplizierteren Organbildung der Blütenpflanzen entsprechend, noch viel größer als bei den Haplo-monöcisten. Es treten wieder dieselben Unterschiede auf, je nach der Lage des phänotypischen Trennpunktes, so daß wir alle die bekannten Zwischenformen von reiner Zwitterigkeit über Gynomonöcie usw. bis zur reinen Monöcie finden. Gerade die Versuche an gynomonöcischen Individuen (bei *Satureia hortensis*) von CORRENS beweisen auch hier wieder das phänotypische der Trennung. Es ist bei solchen Pflanzen ganz gleichgültig, welche Blüte zur Weiterzucht verwendet wird. Genetisch verhalten sie sich alle identisch.

Dadurch, daß aber alle diese Typen unter einen einheitlichen Gesichtspunkt der Geschlechtsvererbung gebracht sind, darf das große Problem nicht verschleiert werden, welche Struktur und welche Bedingungen es sind, die gerade bei dem einen Typ monöcischer Pflanzen diese bei dem anderen jene Trennung verursachen. Es liegen genau dieselben Fragenkomplexe hier vor wie bei den Haplo-monöcisten, hier genau so unbeantwortet wie dort. Es müssen bestimmte Anlagen vorhanden sein, die den verschiedenen Moment der Trennung an den einzelnen Arten bedingen. Freilich ist auch für diese Anlagen noch nicht die Berechtigung gegeben, sie mit Geschlechtsfaktoren zu identifizieren, auch sie werden in ähnlicher Weise wie die Realisatoren bei Diöcisten wirken und nur die Bedingungen schaffen, daß die eigentlichen Geschlechtsfaktoren an dieser oder jener Stelle zum Durchbruch kommen. Gerade die Analyse dieser Faktorengruppen ist vielleicht die dringendste Fragestellung der monöcischen Geschlechterverteilung. Einstweilen aber mögen sie gerade zur Gegenüberstellung gegenüber den Vorgängen der Diöcie als monöcisch-zwittriger Faktorenkomplex vereinigt sein.

In einem ähnlichen Verhältnis wie Haplo-monöcisten und Haplodiöcisten stehen sich die Diplomonöcisten und Diplodiöcisten gegenüber, letztere mit strenger genotypischer Trennung der Geschlechter. Es sind zweierlei Pflanzen vorhanden, nur weibliche und nur männliche. Allein auch dies ist nur ein Grenzfall, und dazwischen stehen alle Übergangstypen, wie Gynodiöcisten mit weiblichen und zwittrigen Pflanzen, Androdiöcisten mit ♂ und Zwittern, bis zu polygamen Formen mit allen möglichen Individuen verschiedenster Geschlechterverteilung. Alle diese Typen können streng erblich sein, nach den mannigfaltigsten Erbgängen und die Spaltungsversuche zeigen, daß die Reduktionsteilung wieder der entscheidende Aufteilungsvorgang ist. Lange nicht alle Typen sind genau studiert, immerhin können

wir nach den Versuchen von CORRENS vorläufig 5 charakteristische Stufen hervorheben.

Zunächst gibt es Formen, die typisch gynodiöcisch sind, bei denen also zweierlei Individuen vorhanden sind, \pm weibliche und \pm zwittrige, manchmal durch Übergänge eine gleitende Reihe bildend. Vererbungsversuche zeigen, daß dabei eine große Zahl erblich verschiedener Typen im Spiele ist. Die einen \pm weiblichen Formen vererben diese Anlagen rein mütterlich, und zwar in verschiedener Stärke. Die Zwitter vererben diese Tendenz auf ihre Nachkommen, und zwar auch wieder in verschiedener Stärke je nach der Sippe. Kommen nun Eizellen der weiblichen Individuen mit verschiedenen Pollenkörnern zusammen, so treten die Q und zwittrigen Tendenzen je nach Stärke in Konkurrenz und geben verschiedene Nachkommen. Solches Verhalten zeigt vor allem *Plantago lanceolata*.

Andere gynodiöcische Arten vererben durch ihre zwittrigen Blüten diese Anlage, durch die weiblichen rein mütterlich nur immer letztere, und zwar so stark, daß jeder Pollen der Zwitterpflanzen wirkungslos bleibt, aus den weiblichen also immer nur wieder weibliche Pflanzen entstehen. *Satureia hortensis* und *Cirsium oleraceum* gehören hierher.

Einen dritten Typus stellt *Cirsium palustre* dar. Hier finden sich weibliche Stöcke und mehr oder weniger zwittrige. Während nun erstere wie bei voriger Gruppe immer wieder gleiche Keimzellen mit weiblicher Tendenz bilden, müssen die Zwitter zweierlei Keimzellen entstehen lassen. Unter den Pollenkörnern sind solche, die die Q Keimzellen unverändert lassen — es bilden sich Weibchen —, und solche, die Zwitter entstehen lassen. Es müssen also Pollenkörner mit weiblicher und solche mit dominanter zwittriger Tendenz vorhanden sein. Selbstbestäubte Zwitter geben dementsprechend Q und Zwitter als Nachkommen.

Daran reiht sich ein vierter Typus in *Cirsium arvense*. Wir finden weibliche Stöcke vom gleichen Verhalten wie bei *C. palustre* und männliche Pflanzen, die noch gelegentlich eine Spur Zwittercharakter zeigen; sie bilden in ihren Blütenköpfchen noch einzelne befruchtungsfähige Samen. Werden die Q mit den M verbunden, so erhalten wir wieder Q und M ; es gelingt aber auch sozusagen selbstbefruchtete M zu erhalten, und diese geben neben M auch Q , der beste Beweis, daß die Männchen zweierlei Keimzellen bilden, und zwar männliche und weibliche.

Der letzte Typus wird dann von den meisten getrennt-geschlechtlichen Blütenpflanzen vertreten wie *Bryonia dioica*, *Melandrium*, *Rumex acetosa* und vielen anderen. Bei diesen Pflanzen kann auf vier Wegen nachgewiesen werden, daß der eingangs erwähnte Mechanismus Geltung hat, daß die Männchen zweierlei Keimzellen besitzen, solche mit männlicher und solche mit weiblicher Tendenz. Es kommt aber hier niemals zur Aus-

bildung befruchtungsfähiger Samenanlagen in der männlichen Pflanze, so daß der direkte Nachweis nicht wie bei *Cirsium arvense* zu bringen ist. Die 4 Methoden sind folgende:

1. In einigen Fällen (*Bryonia alba* + *dioica*, *Melandrium* Q + *Silene viscosa* M , *Cirsium*-Arten) gelingt es, diöcische Formen mit verwandten, zwittrigen Arten zu kreuzen. Die Zwitterigkeit bildet ein gleichmäßiges Substrat, über dem die Anlagen der diöcischen Pflanzen dominierend in Erscheinung treten können. Werden solche Zwitter mit den Q oder M der getrenntgeschlechtigen Pflanzen gekreuzt, so muß sich die verschiedene Wirkung der beiden Geschlechter äußern, das homogametische wird nur einerlei, das heterogametische zweierlei Nachkommen bilden.

2. Der zweite Weg ist ermöglicht durch die Fälle geschlechtsbegrenzter Vererbung, wo ein Merkmal mit dem einen Geschlecht (dem einen Realisator) gekoppelt vererbt wird; auch hier muß der Erbgang beim M und Q verschieden sein. Im Pflanzenreich ist bisher ein solcher Fall von BAUR und SHULL bei *Melandrium* beschrieben.

3. Eine andere Art des Nachweises besteht darin, daß man sekundäre Eigenschaften der zweierlei Pollenkörner des heterogametischen Geschlechtes verwendet, um ihre Konkurrenz zu beeinflussen und der einen oder anderen Gruppe Vorteile zu verschaffen. Aus dem positiven Ergebnis solcher Konkurrenzversuche läßt sich bestimmen, welches Geschlecht das heterogame ist. (Versuche von CORRENS an *Melandrium* und *Rumex acetosa*.)

4. Schließlich ist auch der direkte Nachweis durch das Vorkommen von Geschlechtschromosomen möglich, das in den letzten Jahren von BLAKBURN, WINGE, KIHARA und OHNO gerade auch an *Melandrium*, *Rumex acetosa* und anderen Pflanzen festgestellt werden konnte.

Alle diese Versuchsergebnisse vereinigen sich, oft an denselben Pflanzen gewonnen, zur gleichen Vorstellung über den oben geschilderten Mechanismus, so daß wir bei seiner Annahme auf festem Boden stehen.

Es lassen sich also ganz leicht die beiden Extreme der Geschlechterverteilung gegenüberstellen, Diplomonöcisten und Diplodiöcisten, die durch eine ganze Reihe von Zwischenstufen verbunden sind. Der primäre Zustand ist zweifellos der monöcische, aus ihm müssen wir den getrenntgeschlechtigen zu verstehen suchen. Die Grundlage dafür ist auch in diesem Falle die einzig mögliche von CORRENS päzierte Annahme, daß die gleichen primären Geschlechtsanlagen vorliegen, die in allen Diplontenzellen vorhanden sind, und daß auch bei den Diplodiöcisten ein Realisatorenpaar wirkt, das in einem Fall homozygot die Auswirkung der Q Anlagen zuläßt, im anderen heterozygot, aber mit Dominanz der entgegengesetzten die Bildung der Männchen ermöglicht. Die Frage nach Wesen und Herkunft

der Diöcie berührt darum die Geschlechtsanlagen selbst in keiner Weise, sondern ist eine Frage nach der Wirkungsweise dieser Realisatoren und ihrer Entstehung. Ihre Wurzel ist wohl in den Differenzierungsvorgängen zu suchen, wo die Wirkung des Pollens zwittriger Pflanzen gegenüber den Eizellen weiblicher bei gynodiöcischen Arten eine verschiedene ist wie bei dem erwähnten Verhalten von *Plantago*. Es treten in der Wirkung stärkere und schwächere Zwitter auf in bunter Reihe. Man mag diese quantitativen Wirkungsstufen mit quantitativen Unterschieden der Zwittertrigkeitsanlagen identifizieren. Zweifellos finden sich aber auch bereits heterozygote Formen mit zweierlei zwittrigen Anlagen darunter, die normal spalten. Der Unterschied liegt in der Wirkung gegenüber den ♀ Keimzellen, die mehr oder weniger zur Zwittertrigkeit verändert werden. Das kann so verstanden werden, daß der gesamte Zwitterkomplex abgeschwächt oder verstärkt ist, was mehr zur Auffassung quantitativer Unterschiede leitet oder daß bereits qualitative Differenzierung vorliegen als Vorstufen von Realisatoren, zwittrige Anlagen, die einmal mehr die ♀, andere mehr die ♂ Tendenzen fördern. Bei *Cirsium palustre* tritt dieser Realisator für das weibliche Geschlecht bereits klar hervor, die Heterozygotie ist beibehalten, der andere Realisator läßt noch Zwitterbildung zu und ist ebenso wie bei *Plantago* dominant. In *C. arvense* findet CORRENS die Form, die aus *C. palustre* sich in dieser Hinsicht ableiten läßt, der Zwitterrealisator läßt immer weniger ♀ Ausbildung zu, nur selten noch tritt eine Samenanlage auf, der Realisator wird für das männliche Geschlecht wirkend unter Beibehaltung der Dominanz. Die letzte Entwicklung in dieser Richtung führt dann zur Diöcie mit weiblichem und dominantem männlichen Realisatorpaar (*Melandrium*, *Bryonia*). Ist einmal ein ♀ Realisator wie bei den Zwitterpflanzen von *Cirsium palustre* vorhanden, dann muß er auch Zwitteranlagen der weiblichen Pflanzen gynodiöcischer Arten nach Kreuzung verdrängen können, ebenso wie dort auch reine homozygote Weibchen als Nachkommen der geselbsteten Zwitterpflanzen hervorgehen.

Daneben scheint aber noch ein anderer Weg der Differenzierung möglich. Bei *Satureia* und *Cirsium oleraceum* wurde von CORRENS mütterliche Vererbung der ♀ Tendenz nachgewiesen, die so stark sein kann, daß die Zwitterwirkung der Zwitterpflanzen dieser gynodiöcischen Arten gar nicht zur Geltung kommt. Mir scheint dies am besten durch die Annahme einer Plasmawirkung verständlich zu sein, die so kräftig ist, daß selbst homozygote Zwitteranlagen in den Kernen nicht zur Geltung kommen. Es liegt dann auch kein Grund zur Annahme vor, daß bei diesen Formen die Kernanlagen bei ♀ und Zwittern verschieden ist. Wenn wie bei *C. palustre* die ♀ Tendenzen bereits vorhanden sind, lassen sich diese auch für die weiblichen Pflanzen durch unvermeidliches Hereinkreuzen dieser

♀ Realisatoren aus den Zwittern erklären, wie dies bereits oben auseinandergesetzt wurde. Ob dann bei diesen Formen wie *C. palustre*, *C. arvense* und den richtigen Diöcisten eine Plasmawirkung noch vorhanden ist und nicht zur Geltung kommt oder ganz fehlt, das bleibt unentschieden und gleichgültig. Es ist gut möglich, daß die Entwicklung mit Betonung der Plasmawirkung im Pflanzenreich bereits bei diesen Typen halt macht. Ihre Feststellung erscheint aber wichtig im Vergleich mit zoologischen Ergebnissen. Zweierlei Entwicklungswege führen also zur Diöcie, die Differenzierung von Zwittergenen zu Realisatorenpaaren und eine Betonung der weiblichen Differenzierungswirkung im Eizellenplasma. Letztere finden wir angedeutet, erstere können wir wenigstens an den *Cirsium*-Arten von CORRENS bis zur extremen Diöcie verfolgen.

Damit sind die Möglichkeiten im Pflanzenreiche aber noch lange nicht erschöpft. Neben den noch in großer Zahl ununtersuchten anderen Geschlechterverteilungstypen, neben Versuchsergebnissen wie diejenigen von STRASBURGER und NOLL an *Mercurialis*, die sich schwer in bisherige Erfahrungen einreihen lassen, zeigen wieder vor allem die Experimente von CORRENS an *Melandrium*, von G. und P. HERTWIG an derselben Pflanze, daß ein sekundäres Zwittertum aus der Diplo-diöcie wieder hervorgehen kann. Solche Zwitter erscheinen als umgewandelte Männchen, was vielleicht mit der oben geschilderten Entwicklungstendenz der primären Zwitter zu Männchen in Zusammenhang steht. Wie kompliziert gerade diese Verhältnisse aber sind, wie labil gerade diese Realisatoren sind, zeigen die letzten Veröffentlichungen von CORRENS. Durch gewollte Eingriffe können richtige genotypische Änderungen dieser Realisatoren erreicht werden, so daß dann immer wieder die darunter verborgenen Geschlechtsanlagen-Komplexe durchdringen und Zwitterbildungen, ja gänzlich Umschlagen nach dem anderen Geschlecht bewirken können. Es ist noch nicht abzusehen, wie weit uns diese Experimente führen werden, die uns jetzt schon in der Veränderung der labilen Realisatoren den ersten Fall einer gewollten Veränderung eines Genes in die Hand gegeben haben.

So kompliziert die Verhältnisse der Geschlechtervererbung und Bestimmung bei Pflanzen auch liegen, so ließen sich doch bereits einige wesentliche Punkte herausheben. Die vier Grundtypen der Haplomonöcie, Haplodiöcie, Diplomonöcie und Diplodiöcie liegen in ihren wesentlichsten Grundzügen vor uns. Zahlreiche Übergänge lassen uns den Weg ahnen, der von einem Typ zum anderen führt bis zur extremen Diplodiöcie. Vor allem aber ist die Erfahrung hervorzuheben, daß wir nicht annehmen dürfen, irgend etwas Näheres über die Geschlechtsanlagen selbst zu wissen. Das geht besonders deutlich aus der ganzen Unklarheit der Vorgänge hervor, die zur Geschlechterverteilung an den monöcischen Typen

führen, ebenso wie aus allen Einzelheiten der Diöcie. Nur der Mechanismus der Realisatorenverteilung, ihre Lage in den „Geschlechtschromosomen“ mit allen ihren Konsequenzen, ist geklärt. Diese Anschauung wird auch auf andere Weise bestätigt, durch die wichtigen Befunde von BRIDGES u. a. an *Drosophila*. Es kommen Tiere mit abnormer Chromosomengarnitur, z. B. zwei normalen „Geschlechtschromosomen“ und vermehrten Autosomen vor. Gerade da zeigen die in ihrer Quantität vermehrten Geschlechtsanlagenkomplexe der Autosomen ihre Wirkung, sie treten nun trotz der normal anwesenden Realisatorengruppe hervor und überwiegen diese in verschiedener Weise, je nach Kombination.

Die Ergebnisse der Untersuchungen über Geschlechtsvererbung bei Tieren lassen sich in vielen Fällen in Übereinstimmung mit den bei Pflanzen gewonnenen Anschauungen bringen. Ganz außer Betrachtung bleiben alle jene Erscheinungen, die bei Wirbeltieren auf der sekundären Hormonwirkung der Geschlechtsdrüsen beruhen, da analoge Vorgänge im Pflanzenreich unbekannt sind. Die große Mehrzahl aller Tierformen folgt in ihrer Geschlechtsvererbung dem Realisatorenmechanismus der diplodiöcischen Pflanzen, meistens auch mit Heterogamietie der Männchen. Geschlechtsgebundene Vererbung tritt besonders hervor. In manchen Gruppen (Vögel, Schmetterlinge) findet sich Heterogamietie der Weibchen, die vielleicht einen parallelen Weg über Androdiöcisten genommen hat, wie der bei Pflanzen wahrscheinlich über Gynodiöcie. In diesem Zusammenhang gewinnt der von GOLDSCHMIDT zur Deutung der Versuchsergebnisse an *Lymantria dispar* angenommene rein mütterlich vererbte F-Faktor besondere Bedeutung. Wenn die zuerst angenommene Lage im Plasma bleibt, dann ließe sich diese Annahme mit der bei gynodiöcischen Pflanzen mütterlich vererbten weiblichen Tendenz in Zusammenhang bringen. Das ließe darauf schließen, daß diese Entwicklung der Weibchen mit Plasmawirkung auch weiter führen kann, als es im Pflanzenreich bisher bekannt ist, nämlich zur weiblichen Heterogamietie. Auf Grund neuer Versuche sucht freilich GOLDSCHMIDT die Lage des F-Faktors im Y-Chromosom. Den ganz hypothetischen Charakter dieser vergleichenden Gedankengänge müssen weitere Untersuchungen klären.

Bei manchen Tierformen ist ein sekundäres Zwittertum vorhanden, das aber mit dem primären oder sekundären der Pflanzen nichts zu tun hat, wie CORRENS durch Experimente mit der zwittrigen Pflanze *Salpiglossis* leicht zeigen konnte. Es sind bei *Gastropoden* und anderen Tieren besondere Regulationsmechanismen im Chromosomencyclus, die hier bestimmend eingreifen.

Dagegen scheinen die bekannten Versuche von

GOLDSCHMIDT bei *Lymantria* Verhältnisse aufzudecken, denen manche Versuchsergebnisse bei Pflanzen an die Seite gestellt werden können. Gerade *Plantago lanceolata* mit den verschiedenen der Wirkung nach quantitativ abgestuften Pollensorten der Zwitterpflanzen, mit der verschiedenen Wirkung der Eizellen, lassen sich in Parallele setzen, soweit die gänzlich andere Organisation und die ♀-Heterogamietie von *Lymantria* eine solche überhaupt möglich machen. Auch manche Ergebnisse der *Melandrium*-Versuche zeigen wenigstens in ihrer Wirkung, der Umstimmung genetischer Weibchen in Männchen und ähnlichem, gemeinsame Züge. Ob diese Parallele aber nicht doch nur eine oberflächliche ist, muß ein noch tieferes Eindringen in das Wesen dieser Vorgänge entscheiden.

Der Vergleich haploider und diploider, monöcischer und diöcischer Geschlechtsdifferenzierung, viele Einzelheiten der Geschlechtsbestimmung führen uns zu dem bestimmtem Schluß des Vorhandenseins der *Realisatoren*, deren Verteilungsmechanismus wir bis in Einzelheiten kennen, aber auch der *Geschlechtsanlagenkomplexe*, von denen wir nur die Anwesenheit feststellen können. Ihre Untersuchung wird dadurch wohl fast unmöglich gemacht, daß bisher bei der Analyse der genotypischen Struktur auf das Vorhandensein von Allelomorphenpaaren angewiesen sind, während alles andere \pm unzugänglich ist. Gerade für den Sexualanlagenkomplex ist aber anzunehmen, daß er zu jenem unzugänglichen Komplex alter stabiler Anlagen gehört, die vielleicht in vielen Organismen gleich sind, jedenfalls von beiden Keimzellen in gleicher Weise in die Zygote gelangen, dort also vollkommen homozygotisch sind.

Ein Weg scheint sich aber doch auch hier zu öffnen, gerade nach den Untersuchungen von BRIDGES an *Drosophila* in Verbindung mit anderen an Pflanzen gewonnenen Erfahrungen. Er besteht in der konsequenten Umlagerung der ganzen Chromosomen und Chromosomensätze, so daß willkürlich das Verhältnis der „Geschlechtschromosomen“ mit ihren Realisatoren verändert, quantitativ verschoben wird. Gerade auf diesem Wege ist bei Pflanzen schon für einige andere Strukturelemente eine Analyse in Angriff genommen worden. Es besteht wohl auch für die Geschlechtsanlagenkomplexe wenigstens bei Pflanzen, dank ihrer hier besonders günstigen Eigenschaften, die begründete Aussicht, zur Erforschung dieser Anlagen beizukommen, vorausgesetzt, daß wir uns immer klarmachen, welches das Wesen der Realisatoren im Sinne von CORRENS ist und uns nicht den weiteren Weg verschließen durch die oberflächliche Ansicht, wir hätten die Geschlechtsfaktoren erfaßt.

Einige Probleme der heutigen Vererbungswissenschaft.

Von RICHARD GOLDSCHMIDT, Berlin-Dahlem.

Man kann, ohne allzusehr in den Fehler zu verfallen, historische Entwicklungen in künstliche Perioden zu teilen, sagen, daß die Entwicklung der biologischen Wissenschaft seit dem Jahr des Erscheinens von DARWINS Hauptwerk, 1859, drei große Abschnitte von je etwa zwei Jahrzehnten erkennen läßt, wobei allerdings von der selbständig danebenlaufenden Entwicklung der Physiologie abgesehen ist. Der erste Abschnitt wurde beherrscht von der Abstammungslehre, unter deren befruchtendem Einfluß in kurzer Zeit Morphologie und vergleichende Anatomie, Systematik und Ökologie, einschließlich Tier- und Pflanzengeographie, Ontogenie und Paläontologie vielleicht größere Fortschritte machten als in den gesamten vorhergehenden Jahrtausenden der Forschung. Nicht zuletzt die vorwiegend deskriptive und phylogenetisch-spekulative Einstellung dieser Periode war es, die als Reaktion die Beherrscherin der nächsten Periode, die Entwicklungsmechanik, erzeugte, die es sich zur Aufgabe setzte, die Formgestaltung der Lebewesen experimentell zu analysieren und aus den Faktoren der In- und Umwelt kausal zu erklären. Sie konnte sich dabei außer auf die großen Fortschritte der Physiologie auch auf die gleichzeitig zur Blüte gelangte Zellen- und Befruchtungslehre stützen. Hatte sich die erste Periode hauptsächlich für die Beschreibung der fertigen Lebewesen nach allen Richtungen hin interessiert, so suchte die zweite Periode hauptsächlich die Gesetze zu erforschen, nach denen sich die individuelle Entwicklung vom Ei zum fertigen Lebewesen vollzieht. Die Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze leitet eine neue Periode ein, in der sich zunächst das Interesse den Bestandteilen des Organismus zuwendet, deren Anwesenheit sowohl für die Gesamtgestaltung des fertigen Lebewesens wie für die spezifischen Vorgänge seiner Entwicklung verantwortlich ist, den Erbstoffen. Die Vererbungslehre, die bisher ein rein spekulativ arbeitendes Anhängsel der Abstammungslehre war, wurde nunmehr zu einer selbständigen experimentellen Wissenschaft, und die Bedeutung, die sie für alle anderen Zweige der Biologie bekam, ließ sie bald dieser dritten Periode ihren Stempel aufdrücken. Man kann wohl sagen, daß die Geschwindigkeit und Gründlichkeit, mit der sie die durch den Neu-Mendelismus erschlossenen Gebiete ausbaute — ein kühner Eroberungszug, in dem CARL CORRENS stets in vorderster Linie kämpfte — nicht zurücksteht hinter dem Emporschießen etwa der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte oder der eruptionsartigen Entwicklung der Atomphysik in neuester Zeit.

Die Arbeit, der MENDEL den Weg gewiesen hatte, galt der Erforschung des Mechanismus der Übertragung der elterlichen Eigenschaften auf die Nachkommenschaft. Trotz zahlloser strit-

tiger Einzelheiten, die sicher noch für lange ein Heer von Forschern in Atem halten werden, kann man sagen, daß das Problem heute gelöst ist. Die Erbeigenschaften, deren Analyse der Mendelschen Methode zugänglich ist, beruhen auf der Anwesenheit von spezifischen Erbsubstanzen, die in Form kleinster Teilchen vorhanden sind, die heute meist Gene genannt werden. Die Gene sind von außerordentlicher Stabilität und werden in der Regel unverändert von Generation zu Generation weitergegeben. Die Anwesenheit eines bestimmten Gens in der entwicklungsreifen Eizelle veranlaßt solche Entwicklungsvorgänge, resp. beeinflußt die auf Grundlage der sonstigen Erbkonstitution ablaufenden Entwicklungsvorgänge derart, daß bestimmte Eigenschaften im fertigen Organismus entstehen, die also differential einem bestimmten Gen zugeordnet sind. Das Zusammenarbeiten aller Gene bedingt also die spezifische Erscheinungsform des Organismus. Die Gene ihrerseits haben ihre Lage in den Chromosomen der Zellen, und auf dieser Lage beruht es, daß nach Bastardierung die Gene nach den Mendelschen Gesetzen auf die Nachkommenschaft verteilt werden. Alle dabei auftretenden Besonderheiten und Komplikationen finden ihre Erklärung durch die Einzelheiten des Verhaltens der Chromosomen in den Geschlechtszellen.

Es ist klar, daß im Verlauf der Forschungen, die diesen Mechanismus enthüllten, Fragestellungen und Gedanken zu Problemen abschweiften, die über die Aufklärung des Erbmechanismus hinausgehen. Und je vollständiger dieser bekannt wurde, um so mehr traten die neuen Fragestellungen in den Vordergrund, so daß man wohl sagen kann, daß wir im Beginn einer neuen Forschungsperiode stehen, die wieder ein neues Gesicht haben wird; und zwar scheint es, als ob sie dadurch charakterisiert würde, daß durch eine Vereinigung der Interessen und der Methoden der vergangenen drei Perioden, aus Artbildungslehre mit ihren Hilfstruppen in Morphologie, Systematik und ökologischer Geographie, aus Entwicklungsmechanik und Zellenlehre und aus mendelistischer Erbforschung eine neue Forschungsrichtung entstünde, die wiederum den alten biologischen Grundproblemen, der Entstehung des Individuums und der Entstehung der Art zu Leibe gehen will.

Die Mendelforschung brachte den Ausgangspunkt der Entwicklung, die in den Chromosomen gelegenen Gene, in definitive Beziehung zum Endpunkt, dem fertigen Organismus. Die nächste Aufgabe muß es nun sein, festzustellen, wie die Gene in den Gang der Entwicklung eingreifen, um das spezifische Erdrdesultat zu erzielen, eine Aufgabe, die nur durch richtige Verknüpfung vererbungsexperimenteller mit ontogenetisch-entwicklungsmechanischer Forschung gelöst werden

kann. Man hat allerdings versucht, auch dies Problem einfach im Rahmen des Mendelismus zu behandeln. Da es feststeht, daß es Larvencharaktere, also Eigenschaften von Entwicklungsstadien, gibt, die mendelistisch vererbt werden, so konnte man auf den Gedanken kommen, daß auch jeder spezifische Entwicklungsvorgang durch das Vorhandensein besonderer Gene veranlaßt wird, daß somit hier gar kein besonderes entwicklungsphysiologisches Problem vorliegt. Es scheint uns diese Vorstellung etwas roh zu sein und in keiner Weise den Tatsachen der Entwicklungsmechanik gerecht zu werden. Es erscheint viel wahrscheinlicher, daß die Gene, deren Existenz uns durch die Erbanalyse des fertigen Organismus erwiesen werden, selbst auch für die Zurücklegung der ganzen Entwicklungsstrecke mit verantwortlich sind. Um ein Bild zu brauchen, glauben wir, daß die Weiche, die bei der Ausfahrt des Zuges dafür sorgt, daß er schließlich ein bestimmtes Endziel erreicht, auch ihm den Weg für die ganze zwischenliegende Strecke weist. Also: gegeben die Gene, die die Einzelheiten der endgültigen Organisation bedingen, so ist auch der Weg, der dahin führt, die Vorgänge der Entwicklung zwangsläufig festgelegt. Das Wesen des Gens und des Zusammenwirkens verschiedener Gene muß also ein derartiges sein, daß es den entwicklungsgeschichtlichen Ablauf in seiner Spezifität erklärt.

Einen direkten Einblick in die Natur des Gens zu erhalten, dürfte wohl kaum möglich sein. Wohl aber sollte die vereinigte Vererbungswissenschaft und Entwicklungsmechanik imstande sein, aus seinem Wirken Rückschlüsse auf seine Natur zu ziehen. Hier liegt dann eine der wichtigsten Aufgaben, die experimentell zu lösen, der nächsten Zukunft vorbehalten ist. Einige Wege dazu sind wohl schon sichtbar. Da ist einmal die Erscheinung der Dominanz. Wenn durch Bastardierung ein Paar verschiedener Gene, die der gleichen Außeneigenschaft zugeordnet sind, in einem Organismus vereinigt werden, dann kann das eine in bezug auf das Endresultat über das andere (das rezessive) völlig dominieren oder mehr oder weniger dominieren, so daß ein intermediäres Produkt erscheint. Wir kennen nun schon einige interessante Tatsachen, die für die Erklärung des Phänomens bedeutungsvoll werden können, z. B. daß ein rezessives Gen dominiert, wenn das dominante im Gefolge von Chromosomenabnormalitäten verschwindet; daß als Abnormalität doppelt vorhandene rezessive Gene über das dominante dominieren, also eine quantitative Beziehung; daß das Maß der Dominanz durch bestimmte entwicklungsphysiologische Bewirkungen verschoben werden kann; daß das Maß der Dominanz sich im Lauf der Entwicklung in gesetzmäßiger Weise ändern kann. Solche Tatsachen deuten daraufhin, daß Dominanz mit der größeren oder geringeren Geschwindigkeit von Reaktionsabläufen zu tun hat, die zwischen Gen und Endprodukt eingeschaltet sind und deren Geschwindigkeit eine Funktion

der Natur des betreffenden Gens ist. Hier bietet sich also eine Ausfallspforte für Angriffe auf das Wesen des Gens, die noch viel zu wenig benutzt ist.

Andere Wege sind zweifellos verwickelter. Der bisher erfolgreichste benutzt die gleiche Methode, mit der die Entwicklungsphysiologie die Analyse der normalen Entwicklung angreift, nämlich durch Studium in der Natur vorhandener oder experimentell erzeugter abnormer Entwicklung. In analoger Weise konnten abnorme Verbindungen von Genen erzeugt werden, im konkreten Fall von Genen, die mit der Geschlechtsdifferenzierung zu tun haben und durch Analyse der dann entstehenden Abnormitäten Rückschlüsse auf das Zusammenarbeiten und Wesen der Gene gezogen werden. Auch hier ergab es sich, daß dem einzelnen Gen Differenzierungsreaktionen zugeordnet sind, die mit spezifischer Geschwindigkeit verlaufen und man konnte so zu der Annahme kommen, daß die gesamten Differenzierungsprozesse geleitet sind von einer Serie gleichzeitig verlaufender aber in ihrer Geschwindigkeit verschiedener und genau darin abgestimmter Reaktionen, die es somit bedingen, daß in jedem Moment der Entwicklung ein bestimmtes Verhältnis der Produkte dieser Reaktionen als Determinationsursache der Entwicklungsvorgänge vorhanden ist. Das Gen erschien dann als ein Autokatalysator von genau dosierter Quantität und die relativen Dosierungen der verschiedenen Gene, neben ihrer verschiedenen Qualität, von entscheidender Bedeutung. Die beiden Beispiele zeigen jedenfalls, daß trotz der Unmöglichkeit der direkten Untersuchung eine Aufklärung des Wesens des Gens und seiner Wirkung bei der Beherrschung der Differenzierungsvorgänge möglich ist, und wir zweifeln nicht, daß hier eine der wichtigsten zukünftigen Entwicklungsmöglichkeiten der Vererbungslehre liegt.

Die Gene sind in den Chromosomen der Geschlechtszellen gelegen. Die Ergebnisse der Entwicklungsmechanik lehren aber, daß bei der Differenzierung des Eies zum Embryo, vor allem in der ersten Entwicklungsperiode, die Eigentümlichkeiten des Protoplasmas der Eizelle für wichtige Differenzierungsvorgänge entscheidend sind. Das gegenseitige Verhältnis von Gen und Plasmastruktur ist also ein Problem von größter Wichtigkeit, das experimentell noch kaum in Angriff genommen wurde. Wenn man die Ergebnisse der Entwicklungsmechanik überblickt, so zeigt es sich, daß für jede Zelle und Zellgruppe eines Keimes früher oder später der Augenblick kommt, von dem an ihr künftiges Schicksal definitiv determiniert ist, gleichgültig, was in der Natur oder dem Experiment mit dem betreffenden Zellmaterial geschieht. Es gibt nun Objekte, bei denen zu Beginn der Entwicklung noch nicht von einer Determination der Eiareale gesprochen werden kann, die sich vielmehr erst im Laufe der Entwicklung in gesetzmäßiger Weise einstellt. Es gibt andererseits durch eine Reihe von Übergängen mit dem genannten Typus verbunden, Objekte, bei denen

bereits im befruchtungsfähigen Ei die künftigen Körperteile materiell geschieden, determiniert sind. Bei dem ersten Typus liegt es nahe, anzunehmen, daß der Eintritt des Determinationsvorganges ebenso wie andere Entwicklungsvorgänge durch das Wirken der Gene bestimmt ist. Daraus kann man nun schließen, daß auch bei früher Determination kein Grund vorliegt, von einer plasmatischen Vererbung zu sprechen. Vielmehr hat die Determinationsstoff erzeugende Tätigkeit der Gene in solchen Fällen wohl schon früher eingesetzt, ja bereits in der Wachstumsperiode des Eies, vor der Befruchtung. Allerdings gibt es bisher nur sehr wenige Experimentaltatsachen, die gerade diese Probleme berühren. Es ließen sich etwa Befunde anführen, die darauf schließen lassen, daß in einem bestimmten Chromosom, dem Y-Chromosom, gelegene Gene ihren entscheidenden Einfluß schon vor der Reifeteilung des Eies ausgeübt haben müssen. Hier liegen zweifellos entscheidende Probleme vor, die bereits jetzt experimentell angreifbar sind.

Auf das engste hängt mit ihnen ein anderer Punkt zusammen. Wir kennen bisher zwei Arten von Stoffen, die entscheidend in die morphologischen Vorgänge der Entwicklung eingreifen, die Determinationsstoffe, also formative Substanzen, die zu bestimmter Zeit an bestimmtem Ort auftreten und für die spezifischen Differenzierungen verantwortlich sein müssen; sodann die Hormone, die von bestimmten Organen erzeugt, durch den Säftestrom verbreitet, bestimmte Wachstums- und Differenzierungsvorgänge beherrschen. Für die eigentlichen Hormone steht auch bereits in einzelnen Fällen fest, daß ihre typische Produktion von mendelnden Genen verursacht wird. Und es liegt auch bereits ein durchgearbeiteter hypothetischer Versuch vor, Hormone und Determinationsstoffe einheitlich zu betrachten, ihre Produktion mit den Genen in Beziehung zu setzen und den oben berührten allgemeinen Anschauungen über das Wesen der Gene und die Bedeutung der abgestimmten Reaktionsgeschwindigkeiten in der Ontogenese einzuordnen. Hier liegt vielleicht das wichtigste Problem vor, dem sich die Vererbungswissenschaft mit all ihren Hilfsmitteln zuwenden sollte.

Die Bedeutung, die die mendelistische Ära der Vererbungswissenschaft für die Erkenntnis des eigentlichen Vererbungsvorganges hat, wird vielleicht noch übertroffen durch die Bedeutung für das Verständnis der Grundlagen der Abstammungslehre. Zunächst war es allerdings eine recht destruktive Tätigkeit, die da entfaltet wurde. Mit der Aufklärung des Wesens der Variation mußte manch liebgewordene Vorstellung der Darwinistischen Ära über Bord fliegen, und die gründliche Begriffsreinigung, die dabei vor sich ging, brachte es mit sich, daß scheinbar längst-

gelöste Probleme nun plötzlich wieder ganz von neuem auftraten. Die die Quintessenz des Mendelismus bildende Faktorenlehre ließ eine Unveränderlichkeit der Arten zwar verständlich erscheinen, umgab aber ihre Veränderlichkeit mit neuen Schleiern. Und diese beginnen sich recht langsam zu lüften. Zwar kennen wir in den faktoriellen Mutationen Erscheinungen, durch die erbliche Veränderungen erklärt werden. Aber abgesehen davon, daß wir von den Ursachen der Mutation noch gar nichts wissen, wird es immer klarer, daß die bisher bekanntgewordenen Vorgänge Sackgassen darstellen, die nichts mit dem eigentlichen Vorgang der Artbildung zu tun haben, und ebenso wird es immer klarer, daß die Artbildung doch wohl in der Art vor sich geht, die sich Darwin (wenn auch nicht mit der heute möglichen Sauberkeit im Begrifflichen) vorstellte, nämlich durch Kumulierung kleinster erblicher Abänderungen. Durch die Methoden und Erfolge des Mendelismus besitzen wir aber jetzt das Rüstzeug, das Artbildungsproblem experimentell anzugreifen, wobei die außerordentlichen Fortschritte von Systematik und Faunistik (resp. Floristik) die wichtigsten Hilfstruppen darstellen werden. Nur die ersten Vorstöße sind auf diesem Gebiet gemacht, die aber bereits manche Hoffnungen erwecken. Sie werden wahrscheinlich dazu führen, daß auch ein altes heiß umstrittenes Problem, das der Vererbung erworbener Eigenschaften, wieder in neuem Gewand erscheinen wird. Das Problem, wie es früher gestellt wurde, hat wohl durch die mendelistische Vererbungslehre den Todesstoß erhalten. Aber die neueste Zeit hat einige Experimentaltatsachen ans Licht gebracht, die vielleicht zu einer ähnlichen Begriffsreinigung wie bei der Variationslehre führen könnten und damit die Bahn zu einer wirklichen Erforschung des Problems freimachen würde.

In einer Bücherbesprechung aus neuerer Zeit begegnete mir einmal der Satz, daß die Vererbungsforschung mit Unrecht Anspruch darauf erhebe, in der Biologie eine zentrale Stellung einzunehmen; sie sei nicht mehr und nicht weniger als eine vorübergehende Mode. Es hat nicht viel Zweck, über eine solche Auffassung zu streiten. Wenn man aber sieht, daß die Vererbungswissenschaft so viel Grundprobleme der biologischen Wissenschaften anzugreifen imstande ist und dabei hoffen kann, für die mannigfachsten Teilgebiete der Wissenschaft vom Leben neue und fruchtbare Gesichtspunkte aufzustellen, dann kann sie nach der ruhmreichen Entwicklung eines Vierteljahrhunderts unbeirrt daran gehen, die bedeutungsvollen Probleme, von denen einige hier skizziert wurden, in der sich allmählich herausbildenden neuartigen Weise zu bearbeiten. Wir glauben daher, daß nach weiteren 25 Jahren ein Rückblick jenem scharfen Kritiker nicht recht geben wird.

Die nichtvererbungswissenschaftlichen Arbeiten von Correns.

Von HERMANN SIERP, München.

Anläßlich des sechzigsten Geburtstages feiert man CORRENS vorwiegend als den großen Förderer der Vererbungswissenschaft. Man würde ihm aber ein Unrecht tun, wenn man an diesem Tage die so großen Verdienste seines wissenschaftlichen Forschens, die in die Zeit vor der Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln fallen und die auf den verschiedensten anderen Gebieten der Botanik liegen, verschweigen wollte. CORRENS ist ein Forscher von der größten Vielseitigkeit. Er hat bisher nicht nur Großes auf dem Gebiete der Vererbungslehre geleistet, auch die anderen Zweige der Botanik verdanken ihm viel, wie dies seine so zahlreichen Arbeiten zeigen, die er der Wissenschaft vor 1900, als ihn die so schnell sich entwickelnde Vererbungswissenschaft noch nicht ganz mit Beschlag belegt hatte, geschenkt hat. In dieser Zeit betätigt er sich mit größtem Erfolg auf dem Gebiet der Anatomie, Physiologie, Biologie, Morphologie und Systematik.

Wer wie der Schreiber dieser Zeilen das große Glück hatte, ein Schüler von CORRENS zu sein und als solcher längere Zeit unter seiner Leitung arbeiten durfte, war immer und immer wieder erstaunt über die große Vielseitigkeit und über sein so gewaltiges Wissen auf allen Gebieten der Botanik. Jedes Pathos und jede Pose lag ihm auch in seinen Kollegien und seinen Vorträgen fern. Dafür zeichnete sich aber alles, was er sagte und gab, durch eine bewunderungswürdige Klarheit und gediegene Gründlichkeit aus. Alle seine Schüler haben es lebhaft bedauert, als CORRENS sich seinerzeit entschloß, die so erfolgreiche Lehrtätigkeit an der Universität mit der des reinen Forschers zu vertauschen. Durch diesen seinen Schritt wurde er ganz den anderen Forschungsgebieten entzogen, die er wenigstens noch durch seine Schüler hätte weiter entwickeln lassen können, wenn er Vorstand eines Universitätsinstitutes geblieben wäre. So ist manches der vielen Probleme, die ihn beschäftigt haben, nicht weiter geführt worden. Hier haben die anderen Wissenszweige der Botanik, indem sie auf CORRENS verzichten mußten, der Vererbungslehre ein großes Opfer gebracht.

Wir wollen nun seine wissenschaftlichen Arbeiten kennenlernen, die sich nicht mit der Vererbungslehre befassen, die er hauptsächlich vor 1900, also vor Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln veröffentlichte.

CORRENS kommt aus der Schule NÄGELIS und mit vollstem Recht darf er als der erfolgreichste Schüler dieses so großen Meisters der Botanik bezeichnet werden. Unter dessen Leitung entstand seine Doktorarbeit: Über Dickenwachstum durch Intussuszeption bei einigen Algen (Flora 1889), die sich gegen die von Anhängern der Appositionstheorie ausgesprochene Deutung einiger mit derselben nicht in Einklang zu bringender Beispiele, die NÄGELI früher als besonders beweisend für

die von ihm vertretene Intussuszeptionstheorie aufgestellt hatte, wendet. Als Versuchsobjekt dienen ihm mehrere Algen, vorwiegend die so verbreitete Cyanophyceae *Gloeocapsa*, die die bekannten Einschachtelungskolonien zeigt. Die primäre, im Anfang der Entwicklung nur eine Zelle, später die ganze Kolonie umschließende Membran erfährt ein beträchtliches Dicken- und Flächenwachstum. Schon nach der ersten Teilung wird diese durch die Tochterzellmembranen vom lebenden Protoplasma getrennt, so daß eine weitere Verdickung nicht durch Schichtenapposition erfolgen kann, sondern es müssen, wenn überhaupt eine Zunahme der Trockensubstanz mit der Volumenvergrößerung verbunden ist, die Membranteilchen durch die jüngeren Membranen hindurchtreten und durch Intussuszeption das Wachstum der primären Membran herbeiführen. SCHMITZ und STRASBURGER, die Verteidiger der Appositionstheorie waren, hatten diese Erscheinung so gedeutet, daß mit der Volumenzunahme der *Gloeocapsa* Membran keine Substanzzunahme verbunden sei, sondern daß dieselbe nur durch Dehnung und Quellung hervorgerufen werde. CORRENS zeigt nun mit dem ihm eigenen Scharfsinn, daß die Voraussetzung dieser Forscher unrichtig ist, und daß die sich vergrößernden Membranen auch an Trockensubstanz zunehmen. Die Art und Weise, wie er diesen Beweis liefert, ist direkt vorbildlich, langsam Schritt für Schritt geht er wohlbedacht vor und trägt Beweis auf Beweis herbei und ohne Übertreibung darf gesagt werden, daß diese Arbeit es war, welche vorwiegend mit dazu beitrug, der heute allgemein anerkannten Ansicht zum Siege zu verhelfen, daß nicht jedes Membranwachstum einseitig durch Apposition erklärt werden kann, sondern daß es zweifellos Fälle gibt, für welche die Intussuszeptionstheorie aufrecht erhalten werden muß.

Ein bekannter deutscher Botaniker hat mir einmal gesagt, daß er zumeist nach dem Lesen der ersten Arbeit sagen könne, ob der betreffende etwas leisten werde oder nicht. Diese Doktorarbeit von CORRENS verrät überall einen solchen Scharfsinn und zeigt solche Gediegenheit und Gründlichkeit, daß man gleich nach ihr ihm ein gutes Horoskop hätte stellen können.

Dem Studium der Zellmembran hat CORRENS eine ganze Anzahl weiterer Arbeiten gewidmet und durch diese unsere Kenntnisse vor allen der Struktur dieser sehr wesentlich gefördert.

Die erste dieser Arbeiten (Pringsh. Jahrb. 1891), die wie die vorige einer Anregung NÄGELIS entsprang, gilt hauptsächlich dem Studium der an vielen Zellmembranen zu beobachtenden Schichtungen und Streifungen. Sie erstreckt sich auf die Struktur der Epidermiszellen von *Hyacinthus*, auf verschiedene Bastzellen, auf die Dikotylenholzzellen und die Nadelholztracheiden und stützt sich auf die optischen Veränderungen, die die

Membran beim Austrocknen zeigt. Sie ließ ihn zu der Überzeugung kommen, daß die Ursache dieser Struktur eine verschiedene sein kann. In den überwiegendsten Fällen besteht die von NÄGELI vertretene Auffassung zu Recht, nach welcher die Streifung durch Unterschiede im Wassergehalt hervorgerufen wird. Auch die Schichtung der Membran, wie sie manche Bastzellen zeigen, beruht nach den Untersuchungen von CORRENS auf der Existenz von Wassergehaltsdifferenzen. In anderen Fällen reicht diese Erklärung nicht aus, hier muß man eine Substanzdifferenz der einzelnen Schichten annehmen. Mit diesen mögen dann noch geringe Unterschiede im Wassergehalt verbunden sein, diese haben jedoch dann gar keinen Einfluß auf die Deutlichkeit der Membranstruktur. In den Außenwänden der Epidermiszellen von *Hyacinthus* kommt die Längsstreifung durch feine, oft sehr regelmäßige Kuticularfalten zustande.

Bei den Bastzellen der Apocynaceen findet man außer der Schichtung und Streifung, die hier allein durch Differenz im Wassergehalt sichtbar gemacht werden, noch eine Querlamellierung und sog. Verschiebungslinien. Der Querlamellierung hat CORRENS später noch eine eigene Studie (Ber. d. dtsh. botan. Ges. 1893) gewidmet. Die Veranlassung bot eine Arbeit von MIKOSCH, der den querlamellierten Schichtenkomplex aus einzelnen unter sich nahezu parallel gestellten Stäbchen aufgebaut wissen wollte. CORRENS zeigt, daß sie auf der Ausbildung von stärker brechenden Lamellen, die ungefähr senkrecht die Schichtung durchsetzen, beruhen. Es braucht dabei nicht die ganze Membran quer lamelliert zu sein, oft sind es nur bestimmte Schichtenkomplexe. Ihr abweichendes Verhalten verdanken sie der Infiltration mit einem noch unbekanntem Stoff und einer dadurch bedingten größeren Dichtigkeit. Sicher ist dieser infiltrierte, durch Mazerationsmittel ausziehbare Stoff kein Eiweißstoff, was man etwa mit WIESNER annehmen könnte.

Es muß das Zustandekommen der Struktur der verschiedenen Membranen, wie wir sehen, in ganz verschiedener Weise erklärt werden. CORRENS ermahnt, nicht, wie es so oft geschehe, zu generalisieren. Jede Gruppe zusammenhängender Objekte verlangt ihre eigene Untersuchung. War dies schon in der letzten Studie deutlich geworden, so wird dieses noch klarer in seinen weiteren Arbeiten über die Strukturverhältnisse der Algenmembranen (ZIMMERMANS Beiträge zur Pflanzenzelle, 1893). Hier sind die Unterschiede so deutlich, daß man die Ausbildung der sichtbaren Streifung ganz gut als systematisches Charakteristikum benutzen kann. Von den Chlorophyceen zeigen die Cladophoreen und Syphonaceen (*Valoniaceen*) übereinstimmendes Verhalten. Die Streifung beruht auf einer feinen Fältelung der Lamellen, und zwar ist jede einzelne Lamelle nur in einer Richtung gefaltet, während die Faltungsrichtung in den subzessiven Lamellen derselben Membran

wechselt. Gewöhnlich stehen die Falten zweier direkt aufeinander folgender Lamellen ungefähr senkrecht aufeinander und jede dritte Lamelle besitzt wieder die gleiche Faltungsrichtung wie die erste. Diese Streifung ist als das Produkt eines Wachstumsprozesses aufzufassen, wenigstens erscheinen die jüngsten innersten Lamellen ungestreift. *Nitella* unterscheidet sich in der Membranstruktur von der vorhergehenden dadurch, daß die Fältchen nicht so dicht gedrängt sind, sondern durch ungefaltete Strecken getrennt, also weiter voneinander entfernt liegen. Eine ganz abweichende Membranstruktur zeigen die Trentepohlia-Arten. Bei diesen beruht die Streifung auf der Ausbildung wirklicher Leisten außen auf der Membran. Die untersuchten Florideen zeigten dagegen wieder ein ganz ähnliches Verhalten wie die Chlorophyceen, wo die Streifung lediglich durch eine feine Fältelung der Membran hervorgerufen wird. Ein besonderes Interesse verlangen noch die bei *Bornetia secundiflora* in der Membran beobachteten Plasmaeinschlüsse, die namentlich in der Nähe der Querwände feinere und gröbere, oft stellenweise etwas knotenartige Fäden bilden, die innerhalb oder an der Oberfläche der dichten Membranlamellen verlaufen.

Mit der Membranstruktur von *Caulerpa* hat sich CORRENS in einer eigenen Studie (Ber. d. dtsh. botan. Ges. 1894) beschäftigt. Auch hier konnte außer einer Schichtung eine Streifung beobachtet werden, ja nach bestimmter Behandlung ließen sich verschiedene geneigte Streifensysteme erkennen. An diese Beobachtung reiht CORRENS einige neue und merkwürdige Eigenschaften der an Eigenheiten so reichen Gattung *Caulerpa*. Beim Einwirken von Schwefelsäure auf die Membrane entstehen Sphärokrystalle, deren Reaktionen ergaben, daß sie aus der modifizierten Hauptmasse der Membransubstanz gebildet sind. Ganz ähnlich verhalten sich alle *Caulerpa*-Arten und einige Bryopsisarten, während die anderen Bryopsisarten und andere nahverwandte Formen die Reaktion nicht zeigen. Dies ist für CORRENS ein Fingerzeig, in welcher Richtung man die Verwandtschaft der so isoliert dastehenden Gattung *Caulerpa* zu suchen hat. Neu ist dann weiter auch die Auffindung von zentripetalen Membranverdickungen in Zapfenform, die nicht mit rudimentären Balken zu verwechseln sind; denn sie entstehen erst nachträglich durch Intus-suszeptionswachstum gewisser Stellen.

In einer Arbeit über die Membran und Bewegung der Oscillarien (Ber. d. dtsh. botan. Ges. 1897) findet CORRENS, daß hier Tüpfel in der äußeren Membran vorhanden sind, die in schräg aufsteigenden Reihen angeordnet sind. Er zeigt in dieser Arbeit weiter, daß die Bewegung der Oscillarien ein Kriechen in der Richtung der Längsachse unter Drehung um dieselbe ist. Es soll nur dann stattfinden, wenn die Fäden wenigstens eine Strecke weit einem festen Körper ankleben. Daraus und aus der Bildung von Kanälchen, welche die Oscil-

larien, die in Gelatine kriechen, bilden, und besonders aus dem Verhalten kleiner Körperchen, die festgehalten oder kriechenden Fäden außen anhaften, schließt CORRENS, daß die Fäden farblose Gallerte ausscheiden, die sie als sehr weiche Scheide umgibt. Die Fäden bewegen sich in einem an Ort und Stelle bleibenden Scheibenstück. Die Frage, wie die Bewegung in der Scheide zustande kommt, bleibt unbeantwortet. Diese Arbeit ist in letzter Zeit, wo die Bewegungen der Oscillarien ein erneutes Interesse gefunden haben, oft vorgenommen und zitiert worden und zum Teil stützen sich die in den neueren Arbeiten gegebenen Erklärungen der Bewegungen ganz auf die Ergebnisse dieser Arbeit.

Seine eingehenden Untersuchungen der Strukturverhältnisse der Membran hatten CORRENS oft Gelegenheit gegeben, sich mit der Zellhauttheorie WIESNERS auseinanderzusetzen. Nach dieser baut sich die Membran aus kleinen, quellungsfähigen Körpern auf, den „Dermatosomen“. Diese entstehen aus plasmatischen Elementarorganismen, den sich durch Teilung vermehrenden „Plasomen“, die während des Wachstums der Membran durch Plasmastränge, später durch Umwandlungsprodukte derselben untereinander verbunden sein sollen. Nach WIESNER müssen also die Membranen, zum mindesten solange sie wachsen, eiweißhaltig sein. In einer großen Arbeit (Pringsh. Jahrbücher 1894) wird nun diese Anschauung einer Kritik unterzogen. CORRENS prüft an Bromeliaceen, dann auch an den von WIESNER und seinen Schülern empfohlenen Objekten alle bekannten Eiweißreaktionen durch, er untersucht die Löslichkeit des angeblichen Membraneiweißes in Verdauungsflüssigkeiten und vergleicht das Verhalten alter und junger Membranen gegenüber der Millonschen Eiweißreaktion. Das Ergebnis aller dieser Untersuchungen ist, daß ein Eiweißgehalt der vegetabilischen Zellmembran in keinem der untersuchten Fälle mit Sicherheit nachweisbar, daß im Gegenteil dies für fast alle Fälle ausgeschlossen ist. Die von WIESNER u. a. als Eiweißreaktionen gedeuteten Reaktionen werden bei einem Teil der Objekte vermutlich durch die Anwesenheit von Tyrosin, bei einem anderen Teil durch die Anwesenheit von Stoffen bedingt, deren chemische Natur ungenügend bekannt ist. Stets gibt die junge Membran zum mindesten schwächere Reaktionen als die alte. CORRENS fand auch nicht einen Fall, wo beide gleich oder gar die ältere schwächer reagieren würde. Die reagierenden Stoffe gelangen also erst nachträglich in die Membranen, ganz oder zum mindesten dem größten Teile nach. Durch diese Funde war die Hypothese WIESNERS erschüttert. Die Gegenbeweise, die CORRENS gab, waren, wie gewohnt, so gründlich und vorsichtig, daß man an der Arbeit nicht vorbeigehen konnte. Es war immerhin ein gewagtes Unternehmen, das er hier ausführte, gegen eine Autorität, wie WIESNER es war, vorzugehen und die Kritik, die ein Schüler von diesem (Botan. Zentralbl. 1894) von der Arbeit von COR-

RENS gab, zeigt, daß diese hier nicht gerade wohlwollend aufgefaßt wurde. Heute hat die Theorie WIESNERS von dem lebenden Inhalt in der Membran keine Bedeutung mehr, die Zellmembran wird allgemein als nicht lebend betrachtet.

Außer diesen so wichtigen Studien über die Membran hat CORRENS gelegentlich auch andere anatomische Untersuchungen vorgenommen. Seine Erstlingsarbeit (Sitzungsber. d. Akad. d. W. Wien, naturw.-med. Kl. 1889), die noch vor seiner Doktorarbeit erschien, behandelt beispielsweise die Anatomie und Entwicklungsgeschichte der extranuptialen Nektarien von *Dioscorea*, die man an dieser Pflanze auf der Blattunterseite und dem Stengel antrifft. Sie liegen nach ihrer vollen Entwicklung als ellipsoidisch geformte Körper tief in dem Schwammparenchym der Blätter. CORRENS führt den Nachweis, daß sich jede Drüse genetisch auf eine Epidermiszelle zurückführen läßt. Ihr anatomischer Bau wird eingehend beschrieben und ihre Funktion, soweit sie in unserem Klima zu entscheiden möglich ist, gekennzeichnet.

Eine weitere anatomische Untersuchung (Ber. d. botan. Ges. 1892) beschäftigt sich mit den Epidermiszellen der Samen von *Cuphea viscosissima*. Diese zeigen die Sonderlichkeit, daß ein vielfach gewundener, überall gleich dicker Faden in das Lumen der Zelle vorspringt, der bei der Quellung der Samen dann als Schleimfaden aus dieser herausgestülpt wird. CORRENS untersucht die Epidermiszellen anatomisch und entwicklungsgeschichtlich und sucht auch die treibende Kraft, die das Ausstülpfen der Schleimhaare bewirkt, zu ermitteln.

Während die bisherigen Arbeiten von CORRENS uns ein Bild von seiner so ergiebigen Tätigkeit auf anatomischem Gebiete gaben, so sollen die weiteren Ausführungen uns ein solches seiner nicht weniger erfolgreichen Studien auf physiologischem Gebiete verschaffen.

Seine Doktorarbeit war eine anatomische, seine Arbeit, die ihm die Pforten zum akademischen Lehrstuhl eröffnete, eine physiologische. Sie behandelt die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffs (Flora 1892). CORRENS bietet hier eine den ganzen Gegenstand zusammenfassende Darstellung. Die älteren Arbeiten erfahren eine durchwegs auf eigene Untersuchungen gestützte Kritik; abgesehen davon werden unsere Kenntnisse der Reizerscheinungen bei bekannten Objekten erweitert und bisher noch nicht geprüfte in den Kreis der Untersuchung gezogen. Die zum Teil recht mangelhafte Versuchsanordnung früherer Autoren wird durch eine exakte ersetzt. Aus der großen Fülle von Ergebnissen können nur einige wenige wichtigere hier wiedergegeben werden. Bei der Mehrzahl der von CORRENS untersuchten Objekte (Blattstiele und Blätter von *Mimosa*, Filamente von *Berberis*, *Helianthemum* und *Cynareen*, Narben von *Mimulus*, Schlafbewegungen von Blättern und Blüten, Ranken, heliotropische und geotropische Bewegungen-

gen) trat im Vakuum Starre ein. Nur die Blätter von *Drosera* dürften ohne Sauerstoff reagieren. Der Grad des Evakuierens ist dabei ein ganz verschiedener, so verlieren beispielsweise die Cynareen-Staubgefäße ihre Reizbarkeit bei noch ziemlich hohem Luftdruck. Die Sauerstoffmenge, bei welcher noch eine heliotropische Krümmung eintritt, ist größer als für die geotropische Krümmung am selben Objekt. Die von WORTMANN behauptete Vernichtung der unter normalen Verhältnissen hervorgerufenen geotropischen Nachwirkungen durch Sauerstoffentzug fand CORRENS nur nach einer beträchtlich längeren Dauer dieses Eintreten, wenn das Objekt bereits allgemein gelitten hatte. Bei heliotropischer Reizung ließ sich keine Nachwirkung induzieren, die nach der Rückkehr der Objekte in die atmosphärische Luft erkennbar wurden, dabei hat aber das Objekt die Fähigkeit, eine Krümmung auszuführen, auch bei stärkerem Sauerstoffentzug nicht verloren. Es ist also möglich, wenn der Geotropismus gleichzeitig mit dem Heliotropismus auf ein und dasselbe Objekt wirkt, die heliotropische Krümmung zu verhindern, wenn man dem Objekt nur sein Minimum an Sauerstoff gibt, es führt dann die geotropische Reaktion allein aus. Beim geotropischen Reiz ist also die Perception von Sauerstoff unabhängig, während eine phototropische Perception nur bei relativ großer Sauerstoffmenge zustande kommt. Wir sehen, zu welchem wichtigen Ergebnissen die Untersuchungen von CORRENS gekommen sind, und seine besonders im allgemeinen Teil zu findenden Ausführungen sind heute ebenso lesenswert und interessant, wie sie es damals bei ihrem Erscheinen sein mußten.

Als weitere physiologische Untersuchungen von CORRENS erwähne ich seine beiden Arbeiten über die Physiologie der Ranken und über die von *Drosera rotundifolia* (Botan. Zeit. 1896).

PFEFFER hatte von den Ranken gezeigt, daß sie nur auf Stoßwirkungen reagieren, die gegen diskrete, nahe benachbarte Punkte eine ungleiche Kompression ausüben. Dabei muß die Intensität des Stoßes eine gewisse Grenze überschreiten. Statischer Druck und Erschütterungen wirken nicht als Reiz. CORRENS' Untersuchungen ergaben das interessante Ergebnis, daß nicht nur diskontinuierliche Stoßwirkung, sondern auch eine genügende Erwärmung die typische Reizbewegung auslösen kann. Wenn also Ranken, die in einem Thermostaten aufgestellt sind, plötzlich einer erhöhten Temperatur ausgesetzt werden, so sieht man sie, ohne daß sie irgendwie erschüttert oder berührt werden, sich von der Spitze her einrollen. Wird die Temperatur wieder herabgesetzt, so beginnt nach einer gewissen Pause die entgegengesetzte Bewegung: Die Ranke streckt sich wieder gerade. Der Vorgang des Einrollens läßt sich dann wiederholen. Wird die Ranke mechanisch gereizt und gleich danach in eine genügend höhere Temperatur gebracht, so wird zunächst das Tempo der durch den mechanischen Reiz veranlaßten Ein-

rollung beschleunigt. Daneben beginnt nach einigen Sekunden von der Spitze ab unabhängig von der schon vorhandenen Reaktion die Reaktion auf Erwärmung. Die Wärmereaktion kann auch durch warmes Wasser hervorgerufen werden. Sie fällt um so intensiver aus, je größer innerhalb der zulässigen Grenzen die Temperaturzunahme ist und je unvermittelter sie eintritt. Eine langsame Erwärmung läßt die Ranken sich an die hohe Temperatur gewöhnen und ein Einrollen tritt dann nicht ein. Untersucht man die verschiedenen Rankenpflanzen und ordnet diese nach der Intensität der Wärmereaktion, so findet man, daß diese durchaus nicht proportional ist der Empfindlichkeit gegen Kontaktreiz. CORRENS zeigt aber, daß dies nicht zu dem Schluß berechtigt, daß bei einer und derselben Pflanze eine verschiedene Empfindlichkeit gegenüber dem Wärme- und dem Kontaktreiz herrsche. Auch auf eine genügende Abkühlung tritt die Reaktion ein, die dann ganz der, die auf eine Erwärmung folgt, gleicht. Endlich beweist CORRENS, daß auch durch chemische Einwirkungen der verschiedensten Art (Jodlösungen, verdünnte Essigsäure, verdünntes Chloroformwasser, Ammoniakdämpfe usw.) dieselbe Reaktion ebenfalls ausgelöst werden kann, ohne daß die Ranken irgendwie dadurch geschädigt würden. Bei langsamer Steigerung unterbleibt auch hier, wie bei einer langsamen Erwärmung oder Abkühlung, die Reaktion.

Die Arbeit über die Physiologie von *Drosera rotundifolia* schließt sich hier unmittelbar an. DARWIN hatte aus Versuchen über die Wirkung der Wärme auf die Blätter von *Drosera rotundifolia* den Schluß gezogen, daß Erwärmung auf eine bestimmte Temperatur die Reizbewegung auslöst. CORRENS wiederholt die Versuche DARWINs und fand sie bestätigt, aber er zeigt, daß aus ihnen nicht die Schlüsse gezogen werden dürfen, die DARWIN aus ihnen zog. DARWIN machte seine Versuche nur im erwärmten, destillierten Wasser. CORRENS zeigt nun aber, daß dann, wenn die gleichen Versuche in Luft gemacht werden, jede Reaktion ausbleibt. Das deutet die Erscheinung so, daß das destillierte Wasser schon bei gewöhnlicher Temperatur reizend wirkt, und daß diese Temperaturerhöhung nur die Reaktion beschleunigt und verstärkt. Versuche mit verschiedenen anderen chemischen Mitteln ergaben, daß die Größe und Schnelligkeit der Reaktion eines Droserablattes auf chemische Reize hin durch eine Temperaturerhöhung sehr verschieden gesteigert wird. Calciumsalze sollen ein Mittel darstellen, die wie Äther die Droserablätter für chemische Reize unempfindlich machen. Man darf also zu solchen Versuchen kein Leitungswasser benutzen, das reich an kohlen-saurem Kalk ist.

Als letzte physiologische Abhandlung von CORRENS sei eine kleine Arbeit (Ber. d. dtsh. botan. Ges. 1906) über die Keimung der beiderlei Früchte von *Dimorphotheca pluvialis* erwähnt. Die Rand- und Scheibenfrüchte dieser Komposite sind, wie er

zeigt, verschieden gestaltet und die Keimversuche ergaben, daß die ersteren besser und rascher keimen als die letzteren. Dieser Unterschied wurde aber wieder beseitigt, wenn die Samen geschält zum Keimen ausgelegt wurden. Später hat er die Untersuchung der Keimung verschiedenartiger Früchte und Samen durch seinen Schüler HANS BECKER (Beih. z. botan. Zentralbl. 1912) auf breiter Grundlage erneut durchführen lassen. Diese Studie ist ein wichtiger Beitrag unserer Kenntnisse der Keimungsphysiologie der Samen geworden.

Haben wir bisher CORRENS als Meister auf dem Gebiete der Anatomie und Physiologie kennengelernt, so müssen wir dieses Wort in besonderem Maße von seiner Betätigung auf dem Gebiete der Blütenbiologie gebrauchen. Hier ahnt man überall bereits den späteren großen Vererbungstheoretiker und hier haben wir die Wurzeln zu suchen, die ihn, wir dürfen sagen, mit Notwendigkeit zur Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln führten. CORRENS ist nicht von heute auf morgen zur Vererbungswissenschaft gekommen. Seine blütengeologischen Studien haben ihn immer beschäftigt und als Früchte dieser müssen wir seine Xenienarbeit und die Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln ansehen.

Aus demselben Jahr, in dem CORRENS seine Doktorarbeit veröffentlichte, stammt eine kleine Arbeit (Ber. d. dtsh. botan. Ges. 1889) über Kulturversuche mit dem Pollen von *Primula acaulis*. Die Pollenkörner der heterostylen Primeln weisen bekanntlich beträchtliche Unterschiede in der Größe auf und CORRENS untersucht nun, ob diese beiden Pollenarten sich etwa verschieden verhalten. Er findet, daß die Größe der Pollenkörner keine Anpassungen an die Länge des bei legitimer Befruchtung zurückzulegenden Griffelweges sind und nicht die Ursache der verminderten illegitimen Kreuzungen ist. Für die Erklärung der Legitimität oder Illegitimität bestimmter Kombinationen lassen sich keine Differenzen in der Ernährung und in der chemischen Reizbarkeit auffinden. Ebenso hat die Länge und Gestalt der verschiedenen Narbenpapillen nichts mit der größeren und geringeren Fruchtbarkeit bestimmter Kreuzungen zu tun.

Ein ähnliches Problem hat ihn bei seinen Mirabilis-Studien 10 Jahre später beschäftigt. In dieser Arbeit (Ber. d. botan. Ges. 1900) untersucht er einmal, welche Beziehungen zwischen der Zahl der wirklich befruchteten Samenanlagen und der Zahl der Pollenkörner, die zur Belegung der Narben verwendet wurden, sodann welche zwischen der Beschaffenheit der Früchte und der Pflanzen, die aus ihnen hervorgehen, und der Zahl der zur Belegung der Narbe verwendeten Pollenkörner bestehen. CORRENS findet auf Grund einer großen Zahl von Versuchen, die er in einer Anzahl von Tabellen wiedergibt, daß nur ein Teil der Pollenkörner und Samenanlagen tauglich ist, daß deshalb mit der Anzahl der zur Bestäubung verwendeten Pollenkörner die Chance wächst, daß die Befruch-

tung eintritt, und zwar so, wie es die Wahrscheinlichkeitsrechnung verlangt. Weiter ergaben seine Versuche, daß wegen der Konkurrenz der tauglichen Pollenkörner untereinander die Nachkommen stärker (schwerer) sind, deren Narben mit einer größeren Menge von Pollenkörnern bestäubt wurden. Das Pollenkorn, dessen Schlauch den Weg durch den langen Griffel rascher zurücklegt, läßt auch den schwereren Samen und die schwerere Pflanze sich entwickeln.

Mit zu den schönsten Arbeiten CORRENS' aus seiner ersten Forschungsperiode gehören seine 3 Beiträge zur Biologie und Anatomie einiger Blüten (Pringsh. Jahrb. 1890). Der erste behandelt die Aristolochiablüte. Eine ausführliche Behandlung erfährt die Mechanik der Reusenhaare, die sich bekanntlich nur nach innen zu krümmen vermögen, so daß das betreffende Insekt zwar in den Kessel der Blüte gelangen kann, aber an dem Verlassen derselben so lange gehindert wird, bis die Reusenhaare abgestorben sind. Aber auch die Angaben über die übrigen Teile der Blüte werden in allen Einzelheiten mit der CORRENS eigenen Gründlichkeit untersucht, so daß diese Studie für die Biologie der Aristolochiablüte stets mit als grundlegend betrachtet werden wird.

Die zweite Mitteilung beschäftigt sich mit der Anatomie und Biologie der Salviablüten und darf ebenso wie die vorige als sehr wichtige Untersuchung bezeichnet werden. Es werden nicht weniger wie 11 verschiedene Arten besprochen, deren Blütenbau CORRENS der Reihe nach untersucht. Zuvor macht er noch Bemerkungen über die Entstehung der Proterandrie und zeigt, daß die von H. MÜLLER vertretene Ansicht, nach der durch die Proterandrie bei *Salvia* die Kreuzung getrennter Pflanzenstöcke gesichert sein soll, nicht den Tatsachen entspricht.

In der dritten Mitteilung schließlich beschreibt CORRENS den Bau der Staubgefäße und der Nectarien von 3 verschiedenen Calceolarienarten. Die ersteren zeigen eine gewisse Ähnlichkeit mit denen von *Salvia officinalis*, doch sind die Gelenke derselben bedeutend einfacher gebaut und besitzen keine spezifisch-mechanischen Zellen. Die Nectarien und ihr Sekret, das von diesen abgesondert wird, zeigen gewisse Eigenarten, die genau beschrieben werden. Auf weitere Einzelheiten dieser interessanten Studien hier einzugehen, ist leider nicht möglich.

Später, als CORRENS sich mehr und mehr der Vererbungswissenschaft verschrieb, hat er naturgemäß die Blütenbiologie niemals vernachlässigt. Sie stehen aber nun meistens in Verbindung mit Vererbungsfragen und werden deshalb wohl an anderer Stelle eine Behandlung finden. Dies gilt insbesondere für seine wichtigen Studien über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflussbarkeit. Auf eine Behandlung aller dieser Arbeiten verzichte ich deshalb hier.

Ein sehr großes Interesse hat CORRENS auch stets für systematische Fragen bekundet. Er hat

sich längere Zeit mit dem Gedanken getragen, eine groß angelegte Flora von Europa zu schreiben. Jeder, der mit CORRENS einmal Exkursionen machen durfte, wird mir beipflichten, wenn ich sage, es gibt nur ganz wenige Botaniker, die ein solches Verständnis für Formen und eine solche Formenkenntnis haben wie er. Man lese nur einmal seine kleine Abhandlung: „Floristische Bemerkungen über das Urserntal“ (Ber. d. schweiz. botan. Ges. 1895), die das Ergebnis einiger in 14 Tagen gemachten Exkursionen, „so oft es das wenig günstige Wetter zuließ“, geben. Er beobachtet 460 Phanerogamen- und Gefäßkryptogamen, von denen 24 für Ursern und 4 für die Urkantone neu waren. Dabei berichtet er nur über die „besonders beachtenswerten Funde“. Sein Interesse beschränkt sich nicht nur auf die Phanerogamen, sondern seine Vorliebe galt allen großen Gruppen gleich stark. Das schließt nicht aus, daß er bestimmte Gruppen, wie die Moose, bevorzugt bearbeitet hat. Ich möchte sagen, daß dies nur zufällig ist, weil er für die übrigen Gruppen noch nicht die nötige Zeit gefunden hat. Sehen wir uns einige seiner systematischen Veröffentlichungen etwas näher an.

In einer ersten kleinen Arbeit (Ber. d. botan. Ges. 1892) behandelt er eine bisher unbekannte Süßwasseralge, die er nach seinem Lehrer Nägeliella flagellifera nennt und die er in einem Bassin des Botanischen Gartens in Tübingen an Cladophorafäden fand. Bau und Entwicklungsgeschichte werden genau beschrieben. Bei einem Vergleich mit anderen Algen stellte sich heraus, daß die Alge eine besondere Familie repräsentiert, die nach ihm mit Hydrurus, Chromophyton und Phaeothamnion, welche vier eine Gruppe bilden, und mit den Diatomeen als eine Abteilung unter der Bezeichnung Xantophyceen den übrigen Gruppen der Algen an die Seite zu stellen ist.

Eine weitere Arbeit (Zimmermanns Beitr. z. Pflanzenzelle III, 1893) gilt der zu den Tetrasporeen gerechneten Alge *Apicystis Brauniana*, die beschrieben und deren Entwicklungsgeschichte, soweit sie noch nicht bekannt war, geklärt wird. Eingehende Behandlung finden dabei die hier auftretenden als „Pseudocilien“ bezeichneten Fortsätze, welche immer paarweise an den vegetativen Zellen auftreten und aus einem mit dem Zellplasma zusammenhängenden feinen Plasmafaden, der sich außen mit einer Gallertscheide umgibt, bestehen. CORRENS zeigt, daß sie unbeweglich sind und nichts mit den Cilien der Schwärmsporen zu tun haben. Auch das Wachstum dieser Gallertblasen, das hier ein ganz enormes ist und auf Intussuszeption unter Dehnung der äußeren Schicht zurückzuführen ist, findet eingehende Besprechung.

Ich möchte fast sagen, um zu zeigen, daß er auch auf dem schwierigen Gebiet der Pilzsystematik zu Hause ist, hat er eine neue Form *Scirpica scirpica* nov. spec. beschrieben. CORRENS fand diese an den Wurzeln von *Scirpus pauciflorus* und gibt eine genaue Diagnose dieser Art.

Eine besondere Vorliebe hat CORRENS stets für die Moose gehabt. In einer ganzen Anzahl von Mitteilungen in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft teilt er Untersuchungen über die ungeschlechtliche Vermehrung der Laubmoose mit. Alle seine Beobachtungen auf diesem Gebiet wurden dann später zusammengetragen und in einem stattlichen Bande (Jena 1899) veröffentlicht. Seine Untersuchungen der bei den verschiedenen Familien der Moose auftretenden Formen der ungeschlechtlichen Vermehrung erstrecken sich auf rund 150 Arten und ihre Ergebnisse sind in dem ersten 322 Seiten umfassenden speziellen Teil des Werkes mitgeteilt und durch zahlreiche Figuren erläutert. Es ist mir ganz unmöglich, über diese wichtigen, grundlegenden Untersuchungen auch nur ein einigermaßen erschöpfendes Bild zu geben. Auch der zweite, allgemeine Teil enthält der Einzelheiten so viele, daß auch aus ihm nur ganz wenig herausgegriffen werden kann. CORRENS räumt gänzlich auf mit der bis dahin allgemein geltenden Ansicht, daß jede Zelle eines Brutorgans oder, wie auch einfach wohl gesagt wurde, einer Moospflanze zum vegetativen Aussprossen befähigt sei. Diese Fähigkeit ist vielmehr auf ganz bestimmte „Initialen“ genannte und durch embryonales Wachstum ausgezeichnete Zellen beschränkt. Solche Initialen kommen an jedem beliebigen Organ der Moospflanze vor, sie können in der Blattlamina oder -rippe, in der Stengelfläche oder seinem Querschnitt, in den Antheridien und den Paraphysen, vermutlich auch in den Archegonien und endlich in der Seta gelegen sein. Sie sprossen, sobald die betreffenden Organe als Stecklinge, d. h. wenn sie von der Pflanze abgetrennt und unter günstige Bedingungen gebracht werden, aus. Nur an dem Sporogon hat man eigentliche Brutorgane bisher nicht beobachtet. Die Hauptarten der Brutorgane, ihr Bau, ihre Entwicklungsgeschichte, ihre Ablösung, ihre Verbreitung und Keimung werden eingehend beschrieben. Die Arbeit gibt uns ein vollständiges Bild über die so äußerst mannigfaltigen Formen der ungeschlechtlichen Vermehrung bei den Laubmoosen.

An diese groß angelegte und äußerst wichtige Untersuchung über die ungeschlechtliche Vermehrung der Laubmoose wollen wir als letzte eine weitere rein morphologische Studie (Festschrift für Schwendener 1899) über das Scheitelwachstum, Blattstellung und Astanlagen der Laubmoosstämmchen hier anschließen. Bei den meisten Laubmoosen baut sich das Stämmchen aus den Segmenten einer dreischneidigen Scheitelzelle auf. Es gibt davon Ausnahmen. Zu den beiden bekannten Fällen *Fissidens* und *Phyllogonium* fügt CORRENS noch die beiden weiteren Gattungen *Distichium* und *Eustichia* hinzu. Die Reduktion der dreischneidigen auf eine zweischneidige Scheitelzelle, welche bei *Fissidens* jeder Sproß zeigt, kommt auch bei anderen Moosen an bestimmten Sprossen vor, so bei den Bulbillen von *Webera*-Arten. Im übrigen beschäftigt sich die Arbeit in ihrem ersten Teil

mit dem Zustandekommen der verschiedenen Blattstellungen, die wir bei den Moosen finden und aus der dreiseitigen Scheitelzelle ihren Ursprung nehmen. Die von LORENTZ gegebene und von HOFMEISTER später übernommene „Verschiebungstheorie“, wonach die Stellungen durch ein je nach dem Einzelfall verschiedenes Vorgreifen der jüngeren Segmentwände zustande kommen, erwies sich zur Erklärung der tatsächlich vorhandenen Divergenzen als unzureichend. CORRENS macht es dagegen wahrscheinlich, daß die definitive Blattstellung erst durch nachträgliche Verschiebung der Segmente in seitlicher Richtung entsteht, woraus eine reale, der Segmentspirale homodrome Torsion resultiert. Im weiteren Teil der Schrift beschäftigt er sich weiter mit der Stellung der Astanlagen an akro- und pleurokarpischen Moosen, über die bis jetzt außer dem von LEITGEB gefundenen Gesetz,

daß sie im basiskarpen Basilartheil eines Segmentes angelegt werden, nichts bekannt war. Die Untersuchungen ergaben, daß in manchen Fällen die Seitensprosse in regelmäßigen, durch die Zahl der Teilungen der Scheitelzelle bestimmten Intervallen angelegt werden, daß sich aber andererseits oft keine Regelmäßigkeit erkennen läßt und daß sich in dieser Hinsicht sogar Arten einer Gattung verschieden verhalten können.

Die beiden letzten Arbeiten haben uns CORRENS noch als Morphologen gezeigt. Es gibt also kein Gebiet der Botanik, auf dem er nicht gearbeitet und zwar mit allergrößtem Erfolg gearbeitet hätte. Alles, was er anfaßte, faßte er gründlich an und so sind alle seine Arbeiten wichtige Beiträge geworden, die für die Fortentwicklung der betreffenden bearbeiteten Gegenstände von großer Bedeutung wurden.

Verzeichnis der von C. Correns veröffentlichten Arbeiten.

1888. *Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der extranuptialen Nektarien von Dioscorea*. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, mathem.-naturw. Kl., 97, Abt. I, S. 651—674.
1889. *Kulturversuche mit dem Pollen von Primula acaulis Lam.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 7, S. 265—272.
1889. *Über Dickenwachstum durch Intussusception bei einigen Algenmembranen.* Flora, Jahrg. 72, S. 298 bis 347.
1890. *Zur biologischen Anatomie der Aristolochia-Blüte.* Bot. Zentralbl., 42, S. 107—109.
1891. *Beiträge zur biologischen Anatomie der Aristolochiablüte.* Jahrb. wiss. Bot., 22, S. 161—189.
1891. *Zur Biologie und Anatomie der Salvia-Blüte.* Jahrb. wiss. Bot., 22, S. 190—240.
1891. *Zur Biologie und Anatomie der Calceolarie-Blüte.* Jahrb. wiss. Bot., 22, S. 241—252.
1891. *Zur Kenntnis der inneren Struktur der vegetabilischen Zellmembranen.* Jahrb. wiss. Bot., 23, S. 254—338.
1892. *Über die Epidermis der Samen von Cuphea viscosissima.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 10, S. 143—152.
1892. *Über eine neue braune Süßwasseralge, Naegeliella flagellifera nov. gen. et spec.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 10, S. 629—636.
1892. *Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffes.* Flora, Jahrg. 75, S. 87—151.
1893. *Über die Querlamellierung der Bastzellmembranen.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 11, S. 410—425.
1893. *Über Apicocystis Brauniana Näg.* Beitr. Morph. Physiol. Pflanzenzelle, 1, S. 241—259.
1893. *Zur Kenntnis der inneren Struktur einiger Algenmembranen.* Beitr. Morph. Physiol. Pflanzenzelle, 1, S. 260—305.
1894. *Über die Membran von Caulerpa.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 12, S. 355—367.
1894. *Über die vegetabilische Zellmembran. Eine Kritik der Anschauungen Wiesners.* Jahrb. wiss. Bot., 26, S. 587—673.
1895. *Über die Brutkörper der Georgia pellucida und der Laubmoose überhaupt.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 13, S. 420—432. (Berichtigung hierzu: Ber. Deutsch. Bot. Ges., 14, 1896, S. 94—95).
1895. *Floristische Bemerkungen über das Urserthal.* Ber. Schweiz. Bot. Ges., Jahrg. 1895, S. 86—93.
1896. *Zur Physiologie der Ranken.* Bot. Ztg., Jahrg. 45, S. 1—19.
1896. *Zur Physiologie von Drosera rotundifolia.* Bot. Ztg., Jahrg. 45, S. 21—26.
1897. *Über die Membran und die Bewegung der Oscillarien.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 15, S. 139—148.
1897. *Vorläufige Übersicht über die Vermehrungsweisen der Laubmoose durch Brutorgane.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 15, S. 374—384.
1897. *Schinzia scirpicola spec. nov.* Hedwigia, 36, S. 38 bis 40.
1898. *Über die Vermehrung der Laubmoose durch Blatt- und Sproßstecklinge.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 16, S. 22—27.
1899. *Über Scheitelwachstum, Blattstellung und Astanlagen des Laubmoosstämmchens.* Festschr. Schwendener, S. 385—410.
1899. *Untersuchungen über die Xenien bei Zea Mays. (Vorl. Mitt.).* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 17, S. 410 bis 417.
1899. *Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge.* Jena, G. Fischer, 472 S.
1900. *G. Mendels Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 18, S. 158—168.
1900. *G. Mendels „Versuche über die Pflanzen-Hybriden“ und die Bestätigung ihrer Ergebnisse durch die neuesten Untersuchungen.* Bot. Ztg., Jahrg. 58, Sp. 229—238.
1900. *Über Levkojenbastarde. Zur Kenntnis der Grenzen der Mendelschen Regeln.* Bot. Zentralbl., 84, S. 97—114.
1900. *Über den Einfluß, welchen die Zahl der zur Bestäubung verwendeten Pollenkörner auf die Nachkommenschaft hat.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 18, S. 422—435.
1901. *Über Bastarde zwischen Rassen von Zea Mays, nebst einer Bemerkung über die „faux hybrides“ Millardets und die „unechten Bastarde“ de Vries'.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 19, S. 211—220.

1901. *Bastarde zwischen Maisrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Xenien.* Biblioth. Bot., Heft 53. 161 S.
1901. *Die Ergebnisse der neuesten Bastardforschungen für die Vererbungslehre.* (Sammelref.) Ber. Deutsch. Bot. Ges., 19, S. 71–94.
1902. *Scheinbare Ausnahmen von der Mendelschen Spaltungsregel für Bastarde.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 20, S. 159–172.
1902. *Über den Modus und den Zeitpunkt der Spaltung der Anlagen bei den Bastarden vom Erbsentypus.* Bot. Ztg., Jahrg. 60, Abt. II, Sp. 65–82.
1902. *Über Bastardierungsversuche mit Mirabilis-Sippen.* Erste Mittlg. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 20, S. 594 bis 608.
1903. *Über die dominierenden Merkmale der Bastarde.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 21, S. 133–147.
1903. *Weitere Beiträge zur Kenntnis der dominierenden Merkmale und der Mosaikbildung der Bastarde.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 21, S. 195–201.
1903. *Die Merkmalspaare beim Studium der Bastarde.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 21, S. 202–210.
1903. *Neue Untersuchungen auf dem Gebiet der Bastardierungslehre.* (Sammelref.) Bot. Ztg., Jahrg. 61, Abt. II, Sp. 113–126.
1904. *Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Arten auf botanischem Gebiet.* Arch. Rassen- Ges.-Biol., 1, S. 27–52.
1904. *Experimentelle Untersuchungen über die Gynodioezie.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 22, S. 506–517.
1904. *Ein typisch spaltender Bastard zwischen einer einjährigen und einer zweijährigen Sippe des Hyoscyamus niger.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 22, S. 517 bis 524.
1905. *Zur Kenntnis der scheinbar neuen Merkmale der Bastarde.* (2. Mitteilung über Bastardierungsversuche mit Mirabilis-Sippen.) Ber. Deutsch. Bot. Ges., 23, S. 70–85.
1905. *Einige Bastardierungsversuche mit anomalen Sippen und ihre allgemeinen Ergebnisse.* Jahrb. wiss. Bot., 41, S. 458–484.
1905. *Weitere Untersuchungen über die Gynodioezie.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 23, S. 452–463.
1905. *Über Vererbungsgesetze.* Berlin, Gebr. Borntraeger, 43 S.
1905. *Gregor Mendels Briefe an Karl Nägeli 1866–1873.* Ein Nachtrag zu den veröffentlichten Bastardierungsversuchen Mendels. Abh. Sächs. Ges. Wiss., math.-phys. Kl., 29, S. 187–265.
1906. *Ein Vererbungsversuch mit Dimorphotheca pluvialis.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 24, S. 162–173.
1906. *Das Keimen der beiderlei Früchte der Dimorphotheca pluvialis.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 24, S. 173–176.
1906. *Die Vererbung der Geschlechtsformen bei den gynodioezischen Pflanzen.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 24, S. 459–474.
1907. *Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflussbarkeit.* Jahrb. wiss. Bot., 44, S. 124–173.
1907. *Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes, nach Versuchen mit höheren Pflanzen.* Arch. Rassen- Gesellsch.-Biol., 4, S. 794–802.
1907. *Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen.* Berlin, Gebr. Borntraeger, 81 S.
1908. *Weitere Untersuchungen über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflussbarkeit.* Jahrb. wiss. Bot., 45, S. 661–700.
1908. *Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodioezischen Pflanzen.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 26a, S. 686–701.
1909. *Untersuchungen über die Gattung Cerastium. I. Die Verwertung der Haarformen für die Unterscheidung der Arten.* Österr. bot. Zeitschr., Jahrg. 1909, S. 1–15.
1909. *Vererbungsversuche mit blaß (gelb) grünen und buntblättrigen Sippen bei Mirabilis Jalapa, Urtica pilulifera und Lunaria annua.* Zeitschr. ind. Abst. Vererbgs., 1, S. 291–329.
1909. *Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung.* Zeitschr. ind. Abst. Vererbungs., 2, S. 331–340.
1910. *Der Übergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei buntblättrigen und gestreifblühenden Mirabilis-Sippen.* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 28, S. 418–434.
1912. *Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes.* Natwiss. Rundsch., 27, S. 557–560.
1912. *Sordago, eine nach den Mendelschen Gesetzen vererbte Blattkrankheit.* Verhandl. 84. Vers. dsch. Naturf. u. Ärzte, Münster, S. 250–252.
1912. *Selbststerilität und Individualstoffe.* Festschr. med. natw. Ges. 84. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte, Münster. S. 1–32.
1912. *Die neuen Vererbungsgesetze.* Berlin, Gebr. Borntraeger. 75 S.
1913. (Zus. mit R. Goldschmidt.) *Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes.* 2 Vorträge. Berlin, Gebr. Borntraeger. 149 S.
1913. *Eine mendelnde, kälteempfindliche Sippe (f. delicata) der Mirabilis Jalapa.* Zeitschr. ind. Abst.-Vererbungs., 10, S. 130–135.
1913. *Geschlechterverteilung und Geschlechtsbestimmung (bei Pflanzen).* Handwörterb. Naturw., 4, S. 975 bis 989.
1913. *Selbststerilität und Individualstoffe.* Biol. Zentralbl., 33, S. 389–423.
1915. *Über eine nach den Mendelschen Gesetzen vererbte Blattkrankheit (Sordago) der Mirabilis Jalapa.* Jahrb. wiss. Bot., 56, S. 585–616.
1916. *Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum.* Biol. Zentralbl., 36, S. 12–24.
1916. *Individuen und Individualstoffe.* Naturw., Jahrg. 1916, S. 183, 193, 210.
1916. *Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung bei Distelarten.* Sitzgsber. Preuß. Akad. Wissensch., Physik.-mathem. Kl., S. 448–477.
1917. *Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses.* Sitzgsber. Preuß. Akad. Wissensch., S. 685–717.
1918. *Zur Kenntnis einfacher mendelnder Bastarde.* Sitzgsber. Preuß. Akad. d. Wissensch., Physik.-mathem. Kl., S. 221–268.
1918. *Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses.* Sitzgsber. Preuß. Akad. Wissensch., Physik.-mathem. Kl., S. 1175–1200.
1918. *Die Konkurrenz der Keimzellen und das Geschlechtsverhältnis.* Naturw., 6, S. 277–280.
1919. *Die Absterbeordnung der beiden Geschlechter einer getrenntgeschlechtigen Doldenpflanze (Trinia glauca).* Biol. Zentralbl., 39, S. 105–122.
1919. *Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. I. Capsella Bursa pastoris albovariabilis und chlorina.* Sitzgsber. Preuß. Akad. Wissensch., Physik.-mathem. Kl., S. 585–610.

1919. *Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. II. Vier neue Typen bunter Periklinachimären.* Sitzgsber. Preuß. Akad. Wissensch., Physik.-mathem. Kl., S. 820—857.
1920. *Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. III. Veronica gentianoides albocincta. IV. Die albomarmorata- und alpopulverea-Sippen. V. Mercurialis annua versicolor und xantha.* Sitzgsber. Preuß. Akad. Wiss., Phys.-math. Kl., S. 212—240.
1920. *Die geschlechtliche Tendenz der Keimzellen gemischtgeschlechtiger Pflanzen.* Zeitschr. Bot., 12, S. 49—60.
1920. *Eine geglückte Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses.* Natur u. Technik, 2, S. 65—71.
1920. *Pathologie und Vererbung bei Pflanzen und einige Schlüsse daraus für die vergleichende Pathologie.* Mediz. Klinik, 16, S. 364—369.
1921. *Zahlen- und Gewichtsverhältnisse bei einigen heterostylen Pflanzen.* Biol. Zentralbl., 41, S. 97—109.
1921. *Versuche, bei Pflanzen das Geschlechtsverhältnis zu verschieben.* Hereditas, 2, S. 1—24.
1921. *Zweite Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses.* Sitzgsber. Preuß. Akad. Wissensch., S. 330—354.
1921. *Der Einfluß des Alterns der Keimzellen auf das Zahlenverhältnis spaltender Bastarde.* Naturw., 9, S. 313—315.
1921. *Die ersten zwanzig Jahre Mendelscher Vererbungslehre.* Festschr. Kaiser-Wilh.-Ges. Förderung Wissensch., S. 42—49.
1922. *Etwas über Gregor Mendels Leben und Wirken.* Naturw., 10, S. 623—631.
1922. *Alkohol und Zahlenverhältnis der Geschlechter bei einer getrenntgeschlechtigen Pflanze (Melandrium).* Naturw., 10, S. 1049—1052.
1922. *Geschlechtsbestimmung und Zahlenverhältnis der Geschlechter beim Sauerampfer (Rumex Acetosa).* Biol. Zentralbl., 42, S. 465—480.
1922. *Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. VI. Einige neue Fälle von Albomaculatio. VII. Über die peraura-Sippe der Urtica urens.* Sitzgsber. Preuß. Akad. Wissensch., Physik.-mathem. Kl., S. 460—486.
1923. *Das Zahlenverhältnis der Geschlechter.* Sitzgsber. Preuß. Akad. Wiss., S. 36—45.
1923. *Lang- und kurzgrifflige Sippen bei Veronica gentianoides.* Biol. Zentralbl., 43, S. 610—630.