

Die Fähigkeit der Linienerhaltung (phyletische Potenz), ein auf die Nachkommenschaft von Saisonpflanzen mit festem Rhythmus ungleichmäßig übergehender Faktor

Auf Grund von Untersuchungen über die Keimungsenergie, Rhythmik und Variabilität in reinen Linien von *Alectorolophus hirsutus* All.

Von

Adolf Sperlich

Aus dem Botanischen Institute der Universität Innsbruck.

Mit Unterstützung der Akademie der Wissenschaften aus den Erträgen der Erbschaft Strohmeyer.

(Mit 4 Textfiguren und 4 Tafeln)

(Vorgelegt in der Sitzung am 15. Mai 1919)

Die Samenkeimung hat in den letzten Jahren nachhaltig und weitgehend die botanische Forschung beschäftigt. Weder die rein physiologischen Fragen nach der Rolle, die äußere Faktoren bei dem Keimungsvorgange spielen, insbesondere nach der viel erörterten Bedeutung des Lichtes, noch oekologische Fragen, wie sie vor allem und neuerlich wieder von W. Kinzel¹ zur Beleuchtung verblüffender Keimungs-

¹ W. Kinzel, Lichtkeimung. Erläuterungen und Ergänzungen. Ber. d. D. B. G. 27, 1909, p. 540 und 541. — Über die Keimung einiger Baum- und Gehölzsamen. Naturw. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtsch. 13, 1915, p. 129 ff. und 157 bis 159; 14, 1916, p. 450, 453, 456 und 465. — Teleologie der Wirkungen von Frost, Dunkelheit und Licht auf die Keimung der Samen. Ber. d. D. B. G. 35, 1917, p. 581 ff.

verhältnisse von Pflanzen verschiedenen Standorts behandelt wurden, können als restlos gelöst gelten und so dürfte der ganze Komplex von Problemen, die sich an den ersten Schritt knüpfen, der das jugendliche Individuum aus dem Ruhestadium in das aktive Leben führt, die Forschung noch lange zu vielseitiger Arbeit anregen. Durch Untersuchungen von de Vries und Renner¹ hat neuerdings auch die Keimungsunfähigkeit von Samen und deren Häufigkeit, die bisher eine mehr nebensächliche Sache geblieben, für die Vererbungsforschung große Bedeutung erlangt, indem in solche Samen mit zwingender Notwendigkeit geforderte Anlagenkombinationen verlegt werden, die nicht lebensfähig sind.²

Das Vorhandensein eines festen, freiwilligen Ruhezustandes, aus dem Samen gewisser Arten nur zu ganz bestimmten Zeiten des Jahres heraustreten, schafft öfter betonte³ Berührungspunkte mit der Frage der Periodizität im Pflanzenreiche, zu welcher Versuchsergebnisse mit Samen allerdings bisher wenig Tatsächliches beigetragen haben.⁴ Und gerade durch Keimverzug und Keimungsunfähigkeit, denen die Gärtnerei und Landwirtschaft für die Kulturpflanzen praktisch zu begegnen sucht, offenbart sich am aufdringlichsten die große Mannigfaltigkeit im Verhalten des Samenmaterials einer bestimmten Art einem bestimmten äußeren Faktor gegenüber und um so deutlicher, je peinlicher die

¹ H. de Vries, Gute, harte und leere Samen von *Oenothera*. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbbl. 16, 1916. O. Renner, Befruchtung und Embryobildung bei *Oenothera Lamarckiana* und einigen verwandten Arten. Flora. 107, 1914. — Die tauben Samen der Oenotheren. Ber. d. D. B. G., 34, 1916.

² O. Renner, Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbbl. 18, 1917, p. 145: Taube Samen haben genotypische Bedeutung.

³ W. Johannsen, Ruheperioden. Handwörterb. d. Naturwissensch., Jena 1913, 8, p. 518. G. Lakon, Über den rhythmischen Wechsel von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. Biolog. Zentralbl. 35, 1915, p. 467.

⁴ In dieser Hinsicht ist eigentlich bisher nur Heinricher's Nachweis, daß die Mistelsamen keine feste Ruhe haben, bedeutungsvoll. E. Heinricher, Über den Mangel einer durch innere Bedingungen bewirkten Ruheperiode bei den Samen der Mistel (*Viscum album* L.). Sitzungsber. der Wiener Akad. d. Wiss. math.-naturw. Kl., 125, Abt. I, 1916.

Versuchsordnung irgendwelche Fehlerquellen auszuschließen bemüht ist. Vor den individuellen Verschiedenheiten hat die Keimungsforschung bisher gewöhnlich haltgemacht; eine eingehende Berücksichtigung der hierbei in Betracht zu ziehenden Beeinflussung der Mutterpflanze und des werdenden und reifenden Samens verdanken wir u. a. Lehmann.¹

Zu den Pflanzen, bei denen die Wirksamkeit veränderbarer äußerer Faktoren auf die Keimung infolge der großen inneren Verschiedenheit des Samenmaterials ganz undurchsichtig wird, gehören die in ihrer Lebensweise auf Grund langjähriger Kultur von Heinricher weitgehend aufgeklärten grünen Schmarotzer aus der Gruppe der Rhinanthoideen. Bekanntlich schafft hier nur die Aussaat einer großen Zahl von Samen zu bestimmter Zeit sichere Gewähr, lebensfähige Keimlinge zu erhalten.² Das Keimprozent ist ungemein wechselnd; sehr oft trotz peinlichster Auswahl kläglich, manchmal befriedigend, nie voll. Was über die Keimung bisher sicher feststeht, ist größtenteils Ergebnis Heinrichers,³ mit dem Samen von *Alectorolophus* und einiger Verwandten hat sich zudem Rostrup⁴ und besonders Kinzel⁵ beschäftigt. Für *Alectorolophus* — die anderen Vertreter weichen hiervon bald mehr bald weniger ab — kann als feststehend gelten: Die Keimlinge erscheinen nie im Jahre der Reife, sondern frühestens im darauffolgenden Frühjahr, die Samen keimen zum Teil im ersten, zum Teil im zweiten, vereinzelt auch erst im dritten Jahre nach erlangter Reife, und zwar stets

¹ E. Lehmann, Über die Beeinflussung der Keimung lichtempfindlicher Samen durch die Temperatur. Zeitschr. f. Bot. 4, 1912, p. 473 bis 479.

² E. Heinricher, Die Aufzucht und Kultur der parasitischen Samenpflanzen. Jena 1910.

³ E. Heinricher, Die grünen Halbschmarotzer I. *Odonlites*, *Euphrasia* und *Orphantha*. Jahrb. f. wiss. Bot. 31, 1897, p. 118 und 119; II. *Euphrasia*, *Alectorolophus* und *Odonlites*. Ebenda 32, 1898, p. 414; III. *Bartschia* und *Tozzia*. Ebenda 36, 1901, p. 668 und 688 ff.; V. *Melampyrum*. Ebenda 46, 1909, p. 279 ff.

⁴ O. Rostrup, Aarsberetning fra Dansk Froekontroll, 1893 bis 1900; Original nicht eingesehen, zitiert nach Kinzel.

⁵ W. Kinzel, Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung. Stuttgart 1913, p. 98 und 99, Tabelle XVI.

und ausschließlich zur selben Periode — im Frühling, die Notwendigkeit eines von einem Wirte ausgehenden Reizes besteht nicht. Nach Kinzel¹ sollen die Samen von *Alectrolophus* überdies Frostkeimer sein, die keimungsfördernde Wirkung des Frostes soll sich durch das Licht ersetzen lassen.

Vor Jahren hat auch mich die Keimung der grünen Rhinanthoideen beschäftigt, und zwar mit Rücksicht auf die Frage, wie weit und ob ein vom Wirte ausgehender Reiz keimungsfördernd wirke.² Hierbei war der Gedanke richtunggebend, es könnte sich innerhalb des Verwandtschaftskreises mit seiner durch Heinricher³ aufgedeckten Reihe zunehmender parasitischer Prägung wie bezüglich der Ernährung so auch rücksichtlich der Keimung vorbereitende Stufen zu dem durch diesen Forscher bekannt gewordenen Verhalten der holoparasitischen *Lathraea*⁴ auffinden lassen, das sie mit *Tozzia*,⁵ dem physiologischen Bindegliede zu den grünen Verwandten, teilt. Damals konnte ich mit aller Deutlichkeit erfahren, daß die Beantwortung dieser wie jeder anderen Teilfrage an dem Samenmaterial der Rhinanthoideen solange scheitern muß, als nicht gewisse Zusammenhänge der inneren Beschaffenheit einigermaßen geklärt sind.

Mit diesem Ziele, Klärung der inneren Verhältnisse des Materials, setzten im Jahre 1912 die Versuche ein, die, bis heute fortgesetzt und noch nicht völlig abgeschlossen, in den folgenden Zeilen soweit veröffentlicht werden, als sich aus ihnen neue Gesichtspunkte haben gewinnen lassen. Die

¹ W. Kinzel, a. a. O. und Erläuterungen und Ergänzungen. Naturw. Zeitschr. für Forst- und Landwirtsch. 13, 1915, p. 462.

² A. Sperlich, Ist bei grünen Rhinanthaceen ein von einem pflanzlichen Organismus ausgehender äußerer Keimungsreiz nachweisbar? Ber. d. D. B. G. 26a, 1908.

³ Eine zusammenfassende Darstellung des Autors hierüber: »Zur Physiologie der schmarotzenden Rhinantheen, besonders der halbparasitischen« findet sich in der Zeitschrift die Naturwissenschaften, 5, 1917, p. 113.

⁴ E. Heinricher, Die Keimung von *Lathraea*. Ber. d. D. B. G. 12, 1894, p. (117 ff.). — Notiz über die Keimung von *Lathraea Squamaria* L. Ebenda 16, 1898, p. 2.

⁵ E. Heinricher, Die grünen Halbschmarotzer, III, p. 690.

Versuche mußten auf eine Art beschränkt bleiben, sollten sie übersehbar bleiben. Ganz von selbst jedoch drängten sich im Verlaufe der Untersuchungen verschiedene, zum Teil schon eingangs erwähnte Fragen auf, so Lichtwirkung, Periodizität, Variabilität, Entstehung des Saisontypus. Auch diese Fragen sollen Berücksichtigung finden, soweit sie ungezwungen mit den Versuchsergebnissen zusammenhängen und durch diese beleuchtet werden.

Vorversuche und Fragestellung.

Über eine große Anzahl von Versuchen, die entscheiden sollten, ob zwischen bestimmten Verhältnissen der samenliefernden Mutterpflanze, der Entstehung und Reife des Samens und der Keimkraft irgendwelche Beziehungen bestehen, braucht nur ganz allgemein gesprochen zu werden, da jedes Eingehen mit Rücksicht auf die durchwegs negativen oder nicht entscheidenden Resultate sich erübrigt. Es sei bloß mitgeteilt, von welchen Gesichtspunkten aus die Versuche durchgeführt wurden.

An erster Stelle wurde an die Abhängigkeit der Keimkraft vom Ernährungszustande der Mutterpflanze gedacht. Über die große morphologische Plastizität der grünen Rhinanthoideen, insbesondere gewisser *Alectorolophus*- und *Melampyrum*-Arten sind wir durch Heinricher's Arbeiten gut unterrichtet. Durch Variation der Ernährung, die sich durch isolierte Zucht des Schmarotzers an ergiebigen Nährpflanzen, durch Dichtsaaat unter Beigabe bescheidener Wirte, durch Dichtsaaat ohne Wirt, durch Kultur auf mageren Böden, durch die manchmal gelingende Aufzucht ohne Wirt, durch Veränderung der außerordentlich wichtigen Belichtung sehr mannigfaltig verwirklichen läßt, gelang es bekanntlich Heinricher, die weitgehende Veränderlichkeit der Schmarotzer bis zu unscheinbaren Zwergen und bis zu Riesenformen zu zeigen.¹ Es lag nahe, auch an eine entsprechende Beeinflussung der Keimkraft des solch verschiedenen Individuen entstammenden Saatgutes zu denken. Wohl waren vielfach Nachkommen gut ernährter Stammpflanzen, wie nicht anders möglich, Altersgenossen ungünstiger Herkunft voraus, wohl ergaben kümmerlinge größtenteils wieder eine verzweigte Nachkommenschaft, aber ein streng gleich gerichtetes und

¹ Vgl. hiezu insbesondere: Die grünen Halbschm. IV. Nachträge zu *Euphrasia*, *Odontites* und *Alectorolophus*. Jahrb. f. wiss. Bot. 37, 1902, p. 287 ff., Taf. IV und V und Die grünen Halbschm. V. *Melampyrum*, a. a. O., p. 353, Taf. IX bis XII. Die weitgehende Variabilität auf Grund verschiedener Ernährung bei *Alectorolophus subalpinus* Stern. demonstrieren prächtige Zusammenstellungen in unserer Institutssammlung, die noch nicht bildlich dargestellt und veröffentlicht wurden.

einfaches Verhältnis zwischen dem Ernährungszustand der Mutter, der Keimkraft des Samens und der Lebensenergie des Keimlings besteht nicht. Bezüglich der Keimkraft wird sehr oft ein Resultat erzielt, welches das Gegenteil zu beweisen scheint: Die reiche Ernte eines Riesen liefert ein weit kleineres Keimprozent als die bescheidene Ernte einer kleineren Stamm-pflanze.

Ebenso unsicher blieben die Resultate bezüglich des Zusammenhanges zwischen Keimkraft und äußerer Beschaffenheit des Samens. Eine auffällige Polymorphie des Samens oder der Frucht, wie sie bei vielen Pflanzen vorkommt und zu entsprechenden Untersuchungen über Differenzen bei der Keimung und Keimlingsentwicklung Veranlassung gegeben hat, besteht bekanntlich in dieser Familie nicht.¹ Samen mit mangelhaft entwickeltem Embryo oder embryolose Samen, wie sie Renner bei den kritischen Oenotheren aufgedeckt hat, kommen nach meinen genauen Untersuchungen bei *Alectorolophus* nicht vor.² Samen aus beschädigten Kapseln und mit irgendwelchen Mängeln behaftete oder durch die — besonders in gequollenem Zustande — sehr auffällige Schwärzung³ als tot gekennzeichnete Samen blieben stets von allem Anfange an außer Betracht.

¹ Vgl. hierzu H. Becker, Über die Keimung verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Spezies. Beihefte zum Bot. Centralbl. 29, I. Abt., 1913 und H. Baar, Zur Anatomie und Keimungsphysiologie heteromorpher Samen von *Chenopodium album* und *Atriplex nitens*, Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., mathem.-naturw. Kl. 122, Abt. I, 1913 und die in diesen Arbeiten zitierte ältere Literatur.

² Auch Samen mit Embryonen, die erst durch nachträgliches Wachstum innerhalb des Samens die endgültige Größe erreichen und hierdurch in der Keimung gegenüber normalen Samen verzögert würden, waren nicht auffindbar. Diesem Umstande ist nach G. Lakon (Zur Anatomie und Keimungsphysiologie der Eschensamen. Naturw. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtsch. 9, 1911, p. 285) der einjährige Keimverzug der heimischen Eschensamen zuzuschreiben. Nach Untersuchungen von Marie Findeis (Über das Wachstum des Embryos im ausgesäeten Samen vor der Keimung. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., mathem.-naturw. Kl. 126, Abt. I, 1917) kommt dies intraseminale Wachstum des Embryos übrigens ziemlich häufig vor.

³ Sie rührt wohl von der Zersetzung des bei Rhinanthoideen häufigen Chromogens her (H. Molisch, Das Vorkommen und der Nachweis des Indicans in der Pflanze nebst Beobachtungen über ein neues Chromogen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., mathem.-naturw. Kl. 102, Abt. I, 1893), das nach Volkart (Untersuchungen über den Parasitismus der *Pedicularis*-Arten, Züricher Inauguraldissertation 1899, p. 40) mit dem Glykosid Rhinanthin (Ludwig) identisch ist. Siehe auch H. Molisch, Mikrochemie der Pflanze, Jena 1913, p. 217.

Den feineren Bau der *Alectorolophus*-Samen darf ich als bekannt voraussetzen¹ und will nur bemerken, daß die zumeist braune, manchmal grünlich-graue geflügelte Samenschale in keiner Weise die Keimung der Samen zu beeinflussen vermag, da die Schale durch das längere Liegen im Boden gewöhnlich mehr oder weniger zersetzt wird und zur Zeit der Keimung das Endosperm nur locker umgibt oder überhaupt nicht mehr vorhanden ist.²

Nach dem Vorhergehenden sind äußere Unterschiede zwischen den einzelnen Samen nur bezüglich der Größe möglich und man erhält sie, vom Ernährungszustande der Mutterpflanze abgesehen, durch abgestufte Bestäubung, wobei durch Reduktion der befruchteten Samenanlagen auf einige wenige selbst bei kleinen Individuen sehr ansehnliche Samengrößen erreicht werden. Eine Förderung der Keimkraft wird indes dadurch nicht immer gewonnen, eine allgemein gültige Regel für den Zusammenhang zwischen Samengröße und Keimung gibt es nicht.

Ebensowenig hat auf das Keimprozent und, wie ich gleichzeitig bemerken will, auf den Zeitpunkt der Keimung der Zustand, der Reife einen Einfluß.³ Ich entnahm die Samen aus der noch völlig geschlossenen

¹ Siehe C. O. Harz, Landwirtschaftliche Samenkunde, Berlin 1885, II, p. 969.

² Hierdurch erübrigt sich auch späterhin ein Eingehen auf die Untersuchungsergebnisse G. Gassner's mit entspelzten und bespelzten Samen von *Chloris* (Beiträge zur Frage der Lichtkeimung. Zeitschr. f. Bot. 7, 1915).

Den eigentlichen Schutz des Endosperms der Außenwelt gegenüber übernimmt auch bei *Alectorolophus*, so wie es von Heinricher für *Lathraea*, *Tozzia* und *Melampyrum* festgestellt wurde, die äußerste Zelllage des Endosperms, besonders deren stark verdickte Außenwand. Sie ist noch nach vollständiger Erschöpfung des Nährgewebes als straffes, fest zusammenhängendes Häutchen zu finden, dessen sich schwächliche Keimlinge gar nicht entledigen können. Die Bedeutungslosigkeit der eigentlichen Testa für den Samenschutz erhellt am besten aus der Tatsache, daß ich Samen, die im ersten Jahre nach der Reife nicht gekeimt hatten, stets der nunmehr leicht abhebbaren Samenschale beraubte, und durch die weiteren Jahre in diesem Zustande ohne Schaden belassen konnte.

Die lockere, mit einem flügel förmigen Saum veränderlicher Breite versehene Samenschale ist demnach lediglich Flugapparat und dient der Pflanze somit zum gleichen Zwecke wie die nährstoffreichen Integumentreste am reifen Samen von *Melampyrum*: der Verbreitung; dort durch den Wind, hier durch Ameisen (vgl. Heinricher, Die grünen Halbschm. V., p. 274 bis 279).

³ Auf die Abhängigkeit der Keimung vom Reifezustand des Samens ist mehrfach hingewiesen worden: Im allgemeinen vgl. G. Lakon, Die neuen Forschungsergebnisse auf dem Gebiete der Samenkeimung. Die Naturwissen-

grünen Kapsel, bei Beginn der Öffnung und im Stadium der Vollreife, ohne irgendwelche Beeinflussung feststellen zu können.

Völlig belanglos ist es, ob die Samen durch Selbstbestäubung oder durch Fremdbestäubung entstehen, da bezüglich des Keimprozentos bald diese jene, bald wieder jene diese übertrafen.

Mit Rücksicht auf Gewohnheiten der Praxis und gewisse Erfahrungen entsprechender Untersuchungen, wie sie beispielsweise in umfassender Weise Becker durchgeführt hat,¹ wurde auch auf die Stellung der Kapsel an der Pflanze Bedacht genommen und Samen aus unteren, mittleren, oberen Nodien, Samen der Hauptachse mit solchen der Seitenachsen bezüglich des Keimprozentos verglichen. Auch diese Statistik läßt, obgleich es an gewissen Unterschieden nicht mangelt, eine allgemein gültige Schlußfassung nicht zu.

Schließlich wurde in Anlehnung an den das Treiben von Baumknospen regelnden Schnitt versucht, ob das Entfernen von reifenden Kapseln einen Einfluß auf das Keimprozent der Samen in den verbleibenden Früchten ausübt. Auch diese Versuche fielen sehr verschiedenartig aus und krankten, wie alle früheren, an dem Mangel gleichwertiger Vergleichsobjekte.

So festigten die neu gewonnenen Erfahrungen meine schon sehr früh gefaßte Meinung, daß bei *Alectorolophus* selbst innerhalb einer kleinen Population — die Pflanzen oder Samen wurden stets vom gleichen Standorte, einer gegen Südwest geneigten Wiese an einem Hügel im Norden Innsbrucks, genommen — bezüglich der Samenkeimung ein einheitlicher Genotypus² nicht vorhanden ist. Daraus ergab sich die Notwendigkeit zu versuchen, ob sich nicht durch Zucht reiner Linien aus der Population Typen gewinnen ließen, die sich rücksichtlich der Samenkeimung gleichartig verhalten.³ Hierbei wurde zunächst die bekannte, einleitend mitgeteilte

schaften 2, 1914, p. 966 ff., bezüglich der Lichtwirkung mit Rücksicht auf Reife und Nachreife die Arbeiten von Heinricher, Kinzel, Lehmann u. a. (Sammelreferate hierüber von E. Lehmann in Zeitschr. f. Bot. 1, 1909, p. 122, 5, 1913, p. 365, 7, 1915, p. 560 und Jahresbericht der Vereinigung für angewandte Bot. 1910, p. 248), über Vorruhe, Mittelruhe und Nachruhe bei Samen W. Johannsen, Ruheperioden. Handwörterbuch der Naturwiss. 8, 1913, p. 518.

¹ H. Becker, a. a. O., p. 133 bezüglich des Keimungsrythmus der Früchte von *Taraxacum officinale*; es hat sich auch hier keine allgemein gültige Regel feststellen lassen, vgl. p. 136.

² W. Johannsen, Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 2. Aufl., Jena 1913.

³ Der Gedanke, daß rücksichtlich der Keimung — besonders was ihre Abhängigkeit von äußeren Faktoren anbelangt — verschiedene Rassen innerhalb der Arten aufgedeckt werden könnten, findet sich mittlerweile mehrfach ausgesprochen: so weist W. Kinzel (Frost und Licht usw. p. 149) darauf hin, es könnten bei periodisch keimenden Pflanzen wie *Aquilegia*,

Keimungsperiodizität als unbeeinflussbares Erbgut angenommen und nicht weiter in Betracht gezogen, die Frage demnach also gestellt: gibt es eine Form der Pflanze, deren Samen durchwegs im 1. Jahre nach der Reife keimen, eine zweite Form, deren Samen im zweiten Jahre keimen und sind aus diesen Formen durch Bastardierung die verschiedenen Keimungstypen darstellbar oder gibt es Formen mit erblich konstantem, durch eine Frequenzkurve bestimmter Gestalt gekennzeichnetem Verhältnisse zwischen frühkeimenden, spätkeimenden und nichtkeimenden Samen und ändert sich dies Verhältnis gesetzmäßig je nach den Typen, aus denen sich das Individuum oder die Population zusammensetzt.

Wie wir aus dem Folgenden sehen werden, trifft keine der hier dargelegten Möglichkeiten zu; die Annahmen führten aber als Arbeitshypothesen zur Anwendung der Reinzucht von Linien und damit zur Aufdeckung der im Titel der Arbeit ausgedrückten Abhängigkeit bei den zunächst äußerst verworren erscheinenden Keimungsverhältnissen von *Alectorolophus*.

Über die Gewinnung und Zucht der reinen Linien aus der am 6., 13., 21. und 30. Juni 1912 erfolgten Rohernte sei nur bemerkt, daß mit der größten Sorgfalt gearbeitet wurde. Hierbei wurde ich in bester Weise von meiner Frau unterstützt, der auch an dieser Stelle mein Dank gebührt. Herrn Hofrat Heinricher danke ich für die Überlassung von Gartengrund und Gartenmaterial zum Aufbaue von Kulturhäuschen, der Akademie der Wissenschaften in Wien für die in munifizenter Weise bewilligten Mittel.

Rhinanthus hirsutus, *Phyteuma* gelingen, die einzelnen »Trupps« rein zu züchten, Lehmann spricht über das mögliche Vorhandensein verschiedener Linien rücksichtlich der Bedeutung des Lichtes bei der Keimung (Über die Beeinflussung der Keimung lichtempfindlicher Samen, a. a. O., p. 473) auf Grund eigener Erfahrungen und unter Hinweis auf die sonderbaren Ergebnisse Raciborski's mit Tabaksamen (Über die Keimung der Tabaksamen. Bull. de l'inst. bot. de Buitenzorg 1900, No. VI).

I. Teil.

Die Verschiedenheit der Individuen einer Population rücksichtlich der Keimkraft und Linienerhaltung (phyletischen Potenz).

1. Die durch Selbstbefruchtung gewonnenen Linien und deren Keimungsverhältnisse in den aufeinanderfolgenden Generationen.

Um dem Leser den Einblick in die gewonnenen Ergebnisse zu erleichtern, habe ich aus den zahlreichen Einzelprotokollen eine Übersichtstabelle zusammengestellt, die von der Ernte 1912 bis zur Keimung 1916 reicht. Es ließ sich dies durchführen, da die Versuchsreihen in ihrer Gänze innerhalb dieses Zeitraumes vollkommen gleichmäßig behandelt wurden und in der Darstellung das gesamte, durch Autoselektion sich erhaltende Material zum Ausdruck kommt. Die Tabelle gliedert das Material in vier Gruppen nach den vier, ungefähr eine Woche voneinander abstehenden Tagen der Freilandernte 1912. Hierdurch wird eigentlich der durch das Studium der Jahresstatistik der einzelnen Linien allmählich sich entwickelnden Erkenntnis vorgegriffen und jenes Moment gleich in den Vordergrund gestellt, das sich erst im Laufe der mehrjährigen Untersuchung als ausschlaggebend erwiesen hat. Wird auch derart die Gepflogenheit bei der Darstellung von Experimentaluntersuchungen durchbrochen, so fand sich anders keine Möglichkeit, über die Masse von Einzelprotokollen hinweg rasch eine Einsicht zu vermitteln.

Es seien also zunächst die nötigen Erläuterungen zum Verständnisse der Tabelle I gegeben, worauf die Besprechung weiterer Tabellen, die das Keimungsverhältnis spezialisierter wiedergeben, folgen soll.

Das Keimungsergebnis 1913 der Freilandernte ist, wenn man in Berücksichtigung zieht, daß nur äußerlich tadelloses Saatgut schöner Mutterpflanzen zur Anwendung kam, ein klägliches. In ganz besonderer Weise gilt dies für Gruppe II, III und IV. Erscheinen bezüglich der Keimung diese drei

Gruppen ziemlich gleichartig und in einem gewissen Gegensatze zur ersten Gruppe, so läßt uns die Betrachtung der Individuen, die 1913 schließlich die volle Samenreife erreichten, ein anderes Verhältnis der einzelnen Gruppen erkennen. Von den Keimlingen der Gruppe I erreichte ungefähr das Drittel, in Gruppe II die Hälfte, in Gruppe III nur das Fünftel, in Gruppe IV nur das Viertel der Keimpflanzen die Samenreife. Der Unterschied zwischen I und II erklärt sich ungezwungen aus der größeren Dichte des Standes — in I 125 Keimlinge auf demselben Areale wie in II 36 Keimlinge — wodurch der Konkurrenzkampf erschwert wird. Die verschiedenen äußeren Bedingungen offenbaren sich hier zudem in der durchschnittlichen Größe der Individuen, die durch das Mittel der auf ein Individuum entfallenden reifen Samen ausgedrückt ist (19·6 gegenüber 45·1). Ganz anders liegt aber die Sache, wenn man die unter annähernd gleichen Bedingungen erwachsenen Pflanzen in II mit III und IV vergleicht. Hier erreichen nur ein Viertel, beziehungsweise Fünftel, dort von ungefähr gleichviel Keimlingen mehr als die Hälfte die Samenreife. Bezüglich der Größe sind die Individuen allerdings so ziemlich untereinander gleich.¹

Mit Rücksicht auf die gleichen äußeren Bedingungen kann es sich nur um einen in der inneren Konstitution liegenden Unterschied der in Frage kommenden Gruppen handeln, einen Unterschied, der übrigens auch zwischen I und II nicht verborgen bleibt, wenn man darauf achtet, daß in I trotz des ungünstigen dichten Standes von 125 Keimlingen doch noch ein Drittel, in II mit viel günstigeren Entwicklungsbedingungen von 36 Keimlingen nur etwas mehr als die Hälfte zu samenreifen Individuen heranwuchs. Bemerkenswert ist schließlich die zeitlich stets weiter zurückliegende Ernte in den einzelnen Gruppen, wodurch der ursprüngliche zeitliche Abstand der vier Freilandsernten des Vorjahres unbeeinflußt zum Ausdruck kommt.

¹ Die relativ geringe Samenproduktion in Gruppe IV möge zunächst nicht in Betracht gezogen werden, da infolge der Unmöglichkeit, alle Blüten rechtzeitig zu bestäuben, mehrfach Autogamie vorliegt, mit der eine Reduktion in der Erzeugung reifer Samen verbunden ist.

Tabelle

Zusammenfassende Darstellung der Versuchsreihen

1912	Datum der Freilandernte und des Anbaues	Gruppe I Ernte: 6. VI. Anbau: 18. VII.
<i>F</i> ₁ 1913 bei guter Ernährung	Keimzahl und -prozent	Von 332 Samen: 125 = 37·6 ⁰ / ₁₀
	Zahl der Individuen, die reife Samen lieferten	42 = 33·6 ⁰ / ₁₀ der Keimlinge
	Durchschnittliche Zahl der äußerlich vollwertigen Samen eines Individuums; Erntedatum	19·6; 10. VI. bis 23. VI.
	Nachkeimungen im Frühjahr 1914	5
<i>F</i> ₂ 1914 bei bescheidener Ernährung und dichtem Stand	Keimzahl und -prozent	Von 825 Samen: 383 = 46·4 ⁰ / ₁₀
	Zahl der Individuen, die reife Samen lieferten	27 = 7 ⁰ / ₁₀ der Keimlinge
	Durchschnittliche Zahl der äußerlich vollwertigen Samen eines Individuums; Erntedatum	11; 21. VI. bis 5. VII.
Keimzahl und -prozent der zweiten Freilandernte 1913; die Gruppen nach dem Erntedatum		Von 166 Samen: 94 = 56·6 ⁰ / ₁₀ , Ernte 8. VI.
<i>F</i> ₃ 1915 bei guter Ernährung und dichtem Stand	Keimzahl und -prozent	Von 281 Samen: 190 = 67·6 ⁰ / ₁₀
	Zahl der Individuen, die reife Samen lieferten	89 = 46·8 ⁰ / ₁₀ der Keimlinge
	Durchschnittliche Zahl der äußerlich vollwertigen Samen eines Individuums; Erntedatum	10; 12. VI. bis 21. VI.
<i>F</i> ₄ 1916 bei guter Ernährung	Keimzahl und -prozent	Von 751 Samen: 507 = 67·5 ⁰ / ₁₀
	Zahl der belassenen Individuen	106

I.

von der Ernte 1912 bis zur Keimung 1916.

Gruppe II. Ernte: 13. VI. Anbau: 19. VII.	Gruppe III. Ernte: 21. VI. Anbau: 22. VII.	Gruppe IV. Ernte: 30. VI. Anbau: 23. VII.
Von 322 Samen: 36 = 11·2 ⁰ / ₀	Von 395 Samen: 54 = 13·7 ⁰ / ₀	Von 379 Samen: 54 = 14·2 ⁰ / ₀
20 = 55·5 ⁰ / ₀ der Keimlinge	11 = 20·4 ⁰ / ₀ der Keimlinge	14 = 25·9 ⁰ / ₀ der Keimlinge
45·1; 11. VI. bis 29. VI.	51·8; 20. VI. bis 1. VII.	36·1; 23. VI. bis 13. VII.
1	8	0
Von 903 Samen: 583 = 64·6 ⁰ / ₀	Von 570 Samen: 335 = 58·7 ⁰ / ₀	Von 506 Samen: 333 = 65·8 ⁰ / ₀
31 = 5·3 ⁰ / ₀ der Keimlinge	22 = 6·6 ⁰ / ₀ der Keimlinge	16 = 4·8 ⁰ / ₀ der Keimlinge
8·6; 21. VI. bis 13. VII.	12·9; 28. VI. bis 12. VII.	9·7; 1. VII. bis 17. VII.
Von 265 Samen: 188 = 71 ⁰ / ₀ , Ernte: 16. VI.	Von 488 Samen: 299 = 61·3 ⁰ / ₀ , Ernte: 23. VI.	Von 186 Samen: 117 = 62·9 ⁰ / ₀ , Ernte: 30. VI.
Von 267 Samen: 167 = 65·9 ⁰ / ₀	Von 284 Samen: 204 = 71·8 ⁰ / ₀	Von 155 Samen: 66 = 42·6 ⁰ / ₀
69 = 41·3 ⁰ / ₀ der Keimlinge	54 = 26·5 ⁰ / ₀ der Keimlinge	5 = 7·6 ⁰ / ₀ der Keimlinge
13·5; 16. VI. bis 26. VI.	13; 17. VI. bis 1. VII.	8; 20. VI. bis 4. VII.
Von 599 Samen: 430 = 71·8 ⁰ / ₀	Von 483 Samen: 249 = 51·5 ⁰ / ₀	Von 23 Samen: 4 = 17·4 ⁰ / ₀
90	57	Alle Keimlinge gehen ein.

Im Frühjahr 1914 hat sich das allgemeine Keimprozent durchaus gehoben, besonders auffällig in Gruppe II, III und IV, etwas weniger in Gruppe I. Diese auffällige Besserung der Keimung bleibt zunächst ungeklärt. Die erste Vermutung, durch Selbstbefruchtung lebenskräftiger Individuen den Weg zur Heranzucht keimkräftiger Linien gefunden zu haben, mußte sehr bald zurückgestellt werden, denn die zum Zwecke des Vergleiches aus dem Freilande im Jahre 1913 an verschiedenen Tagen geernteten Samen zeigten, wie die Tabelle ersichtlich macht, eine vollkommen gleichwertige Erhöhung des Keimprozents gegenüber der Freilandernte des Vorjahres. Sehr klein hingegen ist die gleichfalls in der Tabelle ausgewiesene Zahl von Nachkeimern der ersten Freilandernte (1912), ein Beweis, daß die überwiegende Mehrzahl der dazumal geernteten Samen trotz ihrer äußerlichen Unversehrtheit keimungsunfähig waren oder Keimlinge zeitigten, die bald eingingen und das Tageslicht nicht erreichen konnten.

Bei sehr schlechter Ernährung — die Grasnarbe wurde absichtlich in allen Gefäßen sehr mager angelegt und der Stand der Pflanzen war mit Rücksicht auf die große Zahl von Keimlingen überall ein dichter — erwuchs F_2 . Wie wir der Tabelle entnehmen, ging die Mehrzahl der Keimlinge ein, nur wenige kräftige Individuen konnten sich in bescheidenen Maßen bis zur Erreichung der Samenreife behaupten. Ihre Zahl und Größe war in allen vier Gruppen ziemlich gleich, die Zahl in IV etwas herabgesetzt. Konstant hielt sich der zeitliche Abstand der Samenreife, was in den Erntedaten zum Ausdruck kommt. Die allgemeine Verspätung der Ernte um ungefähr 10 Tage gegenüber dem Vorjahre erklärt sich aus der im allgemeinen auf die Entwicklung retardierend wirkenden schlechten Ernährung.

Mit großer Spannung konnte im folgenden Jahre das Keimungsergebnis erwartet werden; fürs erste mit Rücksicht auf die starke selektive und formative Einwirkung der mangelhaften Ernährung, fürs zweite infolge der Gleichmäßigkeit so ziemlich aller F_2 -Individuen in sämtlichen Linien. Das Keimungsergebnis 1915 war ein völlig unerwartetes. Wir

entnehmen der Tabelle, daß sich in allen Gruppen bis auf IV das Keimprozent entweder gegenüber dem Vorjahre gehoben hat oder auf der Höhe des Vorjahres geblieben ist. Aus den Einzelprotokollen, von denen drei in tabellarischer Form später folgen, geht zudem hervor, daß da und dort zum ersten Male bei dieser Pflanzenart eine 100% Keimung festgestellt werden konnte. Aus all dem geht bis jetzt mit Sicherheit bloß hervor, daß die Herabsetzung der Ernährung auf die Keimkraft der Samen keinen schädigenden Einfluß ausübt; etwas Positives hingegen läßt sich noch nicht ableiten.

F_3 wuchs bei reichlicher Wirtentwicklung, jedoch, entsprechend der guten Keimung, in dichtem Stande. Der Konkurrenzkampf war ein starker und äußerte sich sehr bald in der Reduktion der Individuenzahl. Hierbei wird nun neuerlich ein mit Rücksicht auf die äußerliche Gleichartigkeit von F_2 aller Linien um so bemerkenswerter Unterschied in den vier Gruppen sehr auffällig. Wir sehen die Reduktion in I und II annähernd gleich, in II etwas weitergehend, ganz bedeutend stärker aber in III und noch mehr in IV, wo von 66 Keimlingen schließlich nur fünf Individuen, d. i. 7.6% zur Samenreife gelangten. Die Verschiedenheit der inneren Konstitution, die durch die Entstehung und Entwicklung von F_1 in den vier Gruppen schon angedeutet worden war, die in F_2 verschwunden schien und sich erst im Keimprozent der F_2 -Samen von Gruppe IV wieder etwas äußerte, tritt hier in aller Deutlichkeit zutage. Die fünf Pflänzchen von IV unterschieden sich nunmehr auch äußerlich durch ihre Kleinheit trotz ihres isolierten Standes an ausgiebigen Wirten,¹ die dem Parasiten bei besserer innerer Konstitution die Möglichkeit prächtigster Entfaltung geboten hätten. Die Pflanzen in I, II und III waren äußerlich ziemlich gleichwertig, der Abstand der Erntezeit in den einzelnen Gruppen

¹ Durch entsprechend wiederholten Schnitt der zentralen Grasnarbe in den Gefäßen wurde eine durchaus günstige Belichtung sämtlicher *Alectorolophus*-Pflanzen erzielt. Über die nachteilige Wirkung beschattender Wirte auf das Wachstum des Schmarotzers vgl. Heinricher, Die grünen Halbschmarotzer IV, Taf. V, Fig. 9.

blieb erhalten, der allgemein besseren Ernährung entsprechend rückte die Blühreife und damit die Ernte wieder etwas vor. Im nächsten Frühjahr mußte es sich zeigen, ob die durch die Individuenreduktion im Kampfe um die Scholle zum Ausdruck gelangte innere Verschiedenheit der Linien bei den einzelnen Gruppen auch im Keimprozent ersichtlich wird. Die Tabelle gibt hierüber noch Aufschluß. Besonders möchte ich auf das gegenüber I und II stark zurückbleibende Keimprozent von III hinweisen, dessen F_3 -Individuen sich äußerlich von F_3 in I und II durch nichts unterschieden. Wir erinnern uns, daß das gleiche Verhalten im Vorjahre bei den Samen der Gruppe IV zu verzeichnen war, die 1916 also in F_4 vollständig ausstarb. Hiermit schließt Tabelle I.

Die weitere Entwicklung der sich in F_4 erhaltenden Linien der ersten drei Gruppen läßt sich in der bisherigen Weise nicht übersichtlich darstellen, da die Kultur 1916, bald nachdem sich die bessere oder schlechtere Wachstumstendenz der einzelnen Individuen geoffenbart hatte, durch mich einer Selektion unterworfen wurde, mithin, nicht mehr der natürlichen gleichmäßigen Auslese unterworfen, auch nicht in gleichmäßig zusammenfassenden Zahlen ihren richtigen Ausdruck finden konnte. Zu dem Eingriff, der darin bestand, von Keimlingen aus gleichem Nodium oder gleicher Kapsel nur je ein, manchmal zwei, und zwar die kräftigsten Individuen zu belassen und diesen hiermit die Möglichkeit weitgehendster Ausbildung zu schaffen, leitete mich folgende Überlegung:

F_3 hatte sowohl bezüglich ihrer Entstehung (Keimung 1915) und besonders ihrer Entwicklung als auch bezüglich der Keimkraft ihrer Samen (Keimung 1916) gezeigt, daß Gruppe I und II zweifellos kräftigere Linien enthält als III und die mit F_4 völlig aussterbende Gruppe IV. Innerhalb I und II hatte sich das Keimprozent nunmehr schon durch zwei Generationen sehr hoch gehalten, Individuen mit Vollkeimung ihrer Samen waren häufig zu verzeichnen. Ist die Keimkraft wirklich ein erbliches Merkmal, das sich innerhalb

der einzelnen Linien konstant erhält, so müssen durch die bisherige Zucht die Linien soweit gereinigt sein, daß sich auch bei Auswahl einzelner Individuen aus der erwachsenden Nachkommenschaft diese Konstanz weiterhin erhält. Bei der Auswahl wurden vorzüglich Linien der Gruppe I und II in Betracht gezogen, die sich in F_2 und F_3 durch hohe Keimzahlen ausgezeichnet hatten, und zum Vergleiche auch einige Linien von III weitergezüchtet. Die weitere Untersuchung sollte ergeben, ob durch Bastardierung von Individuen aus keimkräftigen Linien, die in I und II entstanden zu sein schienen, mit Individuen aus Linien mit schlechter Keimung, wie sie in III vorlagen, gesetzmäßige Änderungen des Keimprozents in der Nachkommenschaft erzielbar seien. Hiermit hätte dann erst die bei Inangriffnahme des Problems aufgestellte Hypothese ihre Bestätigung erreicht.

Da es jetzt darauf ankam, nicht nur, wie bisher, über die Zahl der im ersten Frühjahr nach der Reife erwachsenden Keimlinge orientiert zu sein, vielmehr eine genaue Übersicht über die Zahl der Frühkeimer, der Spätkeimer und, wenn der Ausdruck gestattet ist, der Nichtkeimer unter den Samen eines Individuums zu gewinnen, wurde mit ganz geringen Ausnahmen, die als Vergleichsmaterial wie bisher im Spätsommer in Erde kamen, das gesamte Saatgut der in Betracht kommenden Individuen von F_4 zunächst in Petrischalen auf Sand ausgelegt. F_4 erwuchs, den vortrefflichen Lebensbedingungen — isolierter Stand bei kräftigen Wirten — entsprechend, durchaus zu schönen, oft mehrfach verzweigten Individuen, die bei sorgsamer Pflege eine derart große Menge von Samen lieferten, daß schon aus rein technischen Gründen eine völlige Unterbringung in entsprechende Gefäße mit Erde nicht in Betracht kommen konnte. Freilich nur in Gruppe I und II. In Gruppe III hingegen machte sich schon während der Entwicklung von F_4 trotz der günstigen äußeren Bedingungen eine starke Reduktion in der Zahl der Pflanzen bemerkbar, wozu bei der Ernte noch die Beobachtung kam, daß viele der schönsten Individuen trotz sorgsamer Bestäubung keine oder bloß minderwertige Samen entwickelt hatten.

Die Verfolgung der Samenkeimung von F_4 in den Schalen, die sich vom Winter 1916—1917 bis in das Frühjahr 1918 erstreckte, lieferte neuerdings den Beweis von der verschiedenen inneren Konstitution der einzelnen Gruppen, die schon bisher bald mehr bald weniger zum Ausdruck gelangt war. Zur Darstellung dieser Keimungsverhältnisse mögen die nun folgenden Tabellen II, III und IV dienen. Jede Tabelle gibt in übersichtlicher Weise die gesamte, bis 1915 durch Autoselektion und 1916 durch meinen Eingriff erhaltene Nachkommenschaft je einer Kapsel des Ausgangsmaterials, d. i. der Freilandernte 1912 wieder, und zwar Tabelle II die Deszendenz einer Kapsel der ersten Ernte (6. Juni 1912) — also von Gruppe I der eben behandelten Tabelle I (p. 390 u. 391), Tabelle III einer Kapsel der zweiten Ernte (13. Juni 1912) — also von Gruppe II — und Tabelle IV einer Kapsel der dritten Ernte (21. Juni 1912) — also von Gruppe III. Die Nachkommenschaft der vierten Ernte (30. Juni 1912) — Gruppe IV — kommt, da ausgestorben, nicht mehr in Betracht. In gleicher Weise ließe sich aus meinen umfangreichen Protokollen auch die Gesamtdeszendenz jeder anderen Kapsel der drei Ausgangsernten darstellen. Da sich aber innerhalb der einzelnen Gruppen der Sachverhalt nicht wesentlich ändert, das, was die hier veröffentlichten Zahlen sagen, bei den anderen Kapseln einer Gruppe sich mit belanglosen Varianten nur wiederholte, glaubte ich von der Wiedergabe aller dieser Tabellen absehen zu können.

Zunächst mögen die Daten, die sich auf die schon behandelten Generationen F_1 , F_2 und F_3 beziehen, außer Betracht bleiben und bloß die Keimungsverhältnisse von F_4 , bei der wir oben unsere Auseinandersetzung unterbrachen, in den drei Tabellen verglichen werden. Zum Verständnisse der Darstellung sei zuvor noch bemerkt: Jede Zeile entspricht einem Individuum, die am Kopfe jeder Zeile stehenden Buchstaben beziehen sich auf die vorhergehenden Generationen F_3 , F_2 , F_1 und erläutern den Stammbaum, die folgenden Zeichen zeigen den Grad der Verzweigung an (kein Zeichen = unverzweigt, \times = ein Seitenastpaar, $\times\times$ = zwei Seitenastpaare usw., $\times.$ = die Seitenäste sind wieder verzweigt,

×... zwei Seitenastpaare zweiter Ordnung usw.), die weiter folgende Bezeichnung 1, 2, 3... N gibt die Zahl der Nodien mit fruchtbaren Blüten am Hauptstamm an, die folgende Zahl die Zahl der geernteten einwandfreien Samen dieser Hauptstammnodien — Samen aus Seitenastblüten blieben bei diesen Versuchen unbeachtet; von den nach dem Doppelpunkt stehenden, durch Bindestriche getrennten drei Zahlen bedeutet die erste das Prozent der Frühkeimer, die zweite das Prozent der Spätkeimer, die dritte das Prozent der Nichtkeimer, d. i. von Samen, die im Verlaufe der Beobachtung bald früher, bald später abstarben.¹

Beim Vergleiche der Keimungsergebnisse von F_4 in den drei erhaltenen Gruppen fällt vor allem auf, daß sie sich untereinander ganz wesentlich unterscheiden. Das verschiedene Verhalten der Gruppen, dem wir Jahr für Jahr begegneten, wird jetzt besonders aufdringlich vor allem, weil dank der kräftigen Ausbildung der F_4 -Individuen, deren Samenproduktion gehoben und damit eine viel breitere Vergleichsbasis geschaffen wurde und weil die Beobachtung in den stets zugänglichen Schalen eine einwandfreie Registrierung der drei Samentypen: Früh-, Spät-, Nichtkeimer gestattete. Wenn wir zunächst bezüglich dieses Punktes die drei Gruppen, jede als Ganzes, betrachten, so sehen wir, daß Gruppe III (in Tabelle IV an einem Stammbaume gezeigt) trotz der prächtigen Entwicklung einzelner ihrer F_4 -Individuen überhaupt keine keimfähigen Samen erzeugt hat. Es sei gleich hier bemerkt, daß die Samen gerade dieser Individuen von einer Größe und Gleichmäßigkeit waren, wie sie bisher weder im Freilande noch in meinen Kulturen je gesehen wurden. Sie starben nichtsdestoweniger alle

¹ Beispiel: $F_1\beta$, $\times\times\times\dots$, 6 N , 33 : 0—66—33 will besagen: Das Individuum der bezeichneten Abstammung hatte drei Seitenzweigpaare, die ihrerseits bis zu zwei Paaren von Zweigen zweiter Ordnung trugen, entwickelte am Hauptstamm sechs Nodien mit fruchtbaren Kapseln, die 33 einwandfreie Samen enthielten. Hiervon keimte im ersten Jahre nach der Reife keiner, später 66%₀ und 33%₀ starben ohne zu keimen ab. Diese Darstellung ist im Bereiche der früheren Generationen (F_1 , F_2 , F_3) unmöglich, da in diesen Jahren der Anbau direkt in Erde erfolgte, mithin lediglich das Prozent der Frühkeimer feststellbar war.

Tabelle II.
 Die Keimungsverhältnisse in der Gesamtdeszendenz einer Kapsel der Freilanderte von 6. Juni 1912
 (Gruppe I der früheren Tabelle) bis zur Frühjahrskeimung 1917, beziehungsweise 1918.

Keimung 1913: Von 4 Samen: 4; hieraus:

	Ind. A	Ind. B	Ind. C	Ind. D
F_1 1913	5 N. Keimung 72 ⁰ / ₀	2 N. Keimung 66·6 ⁰ / ₀	6 N. Keimung 23 ⁰ / ₀	5 N. Keimung 77 ⁰ / ₀
F_2 1914	Aa, 1 N. Keimung 100 ⁰ / ₀	Ba, 3 N. Keimung 43·5 ⁰ / ₀ » b, 1 N. » 70 ⁰ / ₀	Ca, 4 N. Keimung 92 ⁰ / ₀	Da, 2 N. Keimung 71 ⁰ / ₀
F_3 1915	Aaa, 1 N. Keimung 25 ⁰ / ₀ » β, 3 N. » 92 ⁰ / ₀ » γ, 2 N. » 66·6 ⁰ / ₀ » δ, 3 N. » 58 ⁰ / ₀ » ε, 2 N. » 25 ⁰ / ₀	Baa, 4 N. Keimung 83 ⁰ / ₀ » β, 4 N. » 63·5 ⁰ / ₀ » γ, 1 N. » 25 ⁰ / ₀ Baδ, 1 N. Keimung 0 » ε, 2 N. » 0 Bba, 3 N. » 7 ⁰ / ₀ » (β+γ+δ) » 54·5 ⁰ / ₀	Caα, 5 N. Keimung 80·5 ⁰ / ₀ » β, 3 N. » 87·5 ⁰ / ₀ » γ, 1 N. » 100 ⁰ / ₀ Caδ, 1 N. Keimung 100 ⁰ / ₀ » ε, 2 N. » 100 ⁰ / ₀ » ζ, 2 N. » 100 ⁰ / ₀ » η, 3 N. » 100 ⁰ / ₀ Caλ, 2 N. Keimung 71 ⁰ / ₀ » μ, 1 N. » 75 ⁰ / ₀ » ν, 1 N. » 100 ⁰ / ₀ Caλ, 2 N. Keimung 92 ⁰ / ₀ » μ, 1 N. » 100 ⁰ / ₀ » ν, 1 N. » 80 ⁰ / ₀	Daα, 2 N. Keimung 100 ⁰ / ₀ » β, 2 N. » 80 ⁰ / ₀ » γ, 2 N. » 50 ⁰ / ₀

<p>F_4 1916</p>	<p>$Aa\alpha$, \times, 9 N. 29: tot 2 $\triangleright \beta_1$, \times, 7 N. 3: \triangleright $\triangleright \beta_2$, \times, 9 N. 37: 20-60-20 $\triangleright \gamma_1$, \times, 7 N. 7: tot $\triangleright \gamma_2$, \times, 6 N. 7: 0-0-100 $\triangleright \delta_1$, \times, 6 N. 15: tot $\triangleright \delta_2$, \times, 8 N. 15: 0-50-50 $\triangleright \delta_3$, \times, 7 N. 22: tot $\triangleright \delta_4$, \times, 6 N. 2: tot $\triangleright \varepsilon$, 8 N. 25: 0-62-38</p>	<p>Baa_1, \times, 9 N. 40: 0-0-100 $\triangleright a_2$ ohne Samen $\triangleright a_3$, \times, 10 N. 62: 10-20-70 $\triangleright \beta$ gehen ein $\triangleright \gamma$ gehen ein Bba, 4 N. 13: 50-50-0 $\triangleright (\beta + \gamma + \delta)_1$, ohne Samen $\triangleright (\quad \quad)_2$, 4 N. 2: tot</p>	<p>Caa_1, \times, 7 N. 23 $\triangleright a_2$, \times, 6 N. 33 $\triangleright a_3$, \times, 11 N. 86 $\triangleright a_4$, \times, 8 N. 44 $\triangleright a_5$, \times, 7 N. 73 $\triangleright a_6$, \times, 8 N. 99 $\triangleright \beta_1$, \times, 6 N. 41 $\triangleright \beta_2$, \times, 8 N. 92 $\triangleright \beta_3$, \times, 7 N. 48 $\triangleright \gamma_1$, 3 N. 18 $\triangleright \gamma_2$, 1 N. 4 $\triangleright \eta$, \times, 6 N. 37: 37-57-6 $\triangleright \varepsilon_1$, \times, 8 N. 11: 63-37-0 $\triangleright \varepsilon_2$, \times, 9 N. 13: 63-37-0 $\triangleright \zeta_1$, \times, 7 N. 26: 80-20-0 $\triangleright \zeta_2$, 6 N. 4: tot $\triangleright \eta_1$, 5 N. 20: 100-0-0 $\triangleright \eta_2$, \times, 5 N. 27: 37-63-0 $\triangleright \eta_3$, geht ein $\triangleright \theta_1$, 6 N. 32: 100-0-0 $\triangleright \theta_2$, \times, 6 N. 9: 50-50-0 $\triangleright \iota$, \times, 7 N. 53: 78-22-0 $\triangleright \kappa$, 6 N. 10: 16-84-0 $\triangleright \lambda_1$, 5 N. 9: 16-84-0 $\triangleright \lambda_2$, \times, 6 N. 40: 66-33-0 $\triangleright \lambda_3$, geht ein $\triangleright \mu$, geht ein $\triangleright \nu$, 8 N. 24: 72-28-0</p>	<p>Daa_1, 5 N. 8: tot $\triangleright a_2$, geht ein $\triangleright \beta$, geht ein $\triangleright \gamma$, geht ein</p>
----------------------------------	---	--	--	--

Diese Samen wurden direkt in Erde angebaut

1 Durch diese Linien sind die Abkömmlinge der einzelnen Nodien des betreffenden F_3 -Individuums voneinander getrennt; die erste Gruppe entspricht dem untersten Nodium.
 2 So wird über Samen ausgesagt, die nicht erst im Keimbette früher oder später vor der Keimung abstarben, sondern sich schon gleich beim Anbau als tot erwiesen.

Tabelle III.

Die Keimungsverhältnisse in der Gesamtdeszendenz einer Kapsel der Freilanderte vom 13. Juni 1912
(Gruppe II der Tabelle I) bis zur Frühjahrskeimung 1917, beziehungsweise 1918.

Keimung 1913: Von 13 Samen: 2; hieraus entwickelte sich eine Pflanze mit einem Seitenzweigpaare.

	Hauptachse: 11 N. Keimung: 68 % ₀	1. Seitenachse: 6. N. Keimung: 62 % ₀	2. Seitenachse: 6 N. Keimung 72 % ₀
F_1 1913			
F_2 1914	A, 2 N. Keimung 80 % ₀ B, 2 N. » 50 % ₀ C, 2 N. » 0 D, 2 N. » 80 % ₀	A, 2 N. Keimung 100 % ₀ B, 2 N. » 66 % ₀ C, 2 N. » 75 % ₀	A, 3 N. Keimung 87 % ₀
F_3 1915	Aa, 2 N. Keimung 85 % ₀ » b, 1 N. » 75 % ₀ Ba, 5 N. » 90 % ₀ » b, 1 N. » 25 % ₀ C keine Nachkommen Da, 3 N. Keimung 64 % ₀ » b, 2 N. » 75 % ₀ » c, 2 N. » 100 % ₀ » d, 2 N. » 100 % ₀ De, 1 N. Keimung 92 % ₀ » f, 1 N. » 100 % ₀ » g, 3 N. » 89 % ₀	Aa, 3 N. Keimung 90 % ₀ » b, 2 N. » 87 % ₀ Ba, 5 N. » 74 % ₀ » b, 1 N. » 100 % ₀ Bc, 5 N. Keimung 86 % ₀ Ca, 2 N. » 33 % ₀ » b, 4 N. » 68 % ₀ » c, 3 N. » 56 % ₀ Cd, 4 N. Keimung 100 % ₀ » e, 5 N. » 68 % ₀	Aa, 3 N. Keimung 83 % ₀ » b, 1 N. » 75 % ₀ » c, 1 N. » 50 % ₀ » d, 1 N. » 0

F ₄ 1916	<p><i>Aaa</i>, ohne Samen » β, 6 N. 14: 0-0-100 <i>Ab</i>, X, 10 N. 58: 19-0-90 <i>Baa</i>, X, 12 N. 155: 25-4-71 » β, X, 10 N. 11: 50-0-50 » γ, X, 9 N. 36: 14-27-59 » δ, 3 N. 3: 14-27-59 » ε, XX, 8 N. 46: 33-27-40 <i>Bb</i>, 4 N. 8: tot <i>Daa</i>, XX, 8 N. 51: 0-93-7 » β, X, 5 N. 12: 25-75-0 <i>Dba</i>, X, 3 N. 20: 50-50-0 » β, X, 5 N. 15: 50-50-0 <i>Dca</i>, ohne Samen » β, 4 N. 10: 50-50-0 <i>Dda</i>, X, 4 N. 19: 0-100-0 » β, XX, 8 N. 31: 60-10-30 <i>Dea</i>, 4 N. 12: 0-89-11 » β, X, 9 N. 24: 0-95-5 <i>Df</i>, ohne Samen <i>Dga</i>, 17 N. 29: 0-25-75 » β, X, 8 N. 20: 57-15-28 » γ, X, 9 N. 31: 44-56-0</p>	<p><i>Eaa</i>, X, 7 N. 13: 0-92-8 » β, XX, 6 N. 24: 88-12-0 » γ, 4 N. 2: 0-100-0 <i>Faa</i>, 4 N. ohne Samen » β, 6 N. ohne Samen » γ, 7 N. 23: 12-38-50 <i>Fb</i>, geht ein » c, geht ein » d, geht ein » e, geht ein <i>Ffa</i>, ohne Samen » β, ohne Samen » γ, ohne Samen » δ, X, 1 N. 4: tot » ε, ohne Samen <i>Fg</i>, geht ein <i>Fha</i>, 2 N. 12: 0-19-81 » β, X, 7 N. 28: 0-88-12 <i>Fia</i>, X, 4 N. 8: tot » β, XX, 6 N. 33: 0-66-33 » γ, XX, 6 N. 20: 0-30-70 <i>Fka</i>, XX, 4 N. 19: 0-100-0 <i>Fla</i>, 6 N. 34: 0-56-44</p>	<p><i>Aaa</i>, 6 N. 28: » β, ohne Samen » γ, 12 N. 71: <i>Ab</i>, X, 7 N. 30: » β, X, 10 N. 64: <i>Baa</i>, ohne Samen » β, X, 7 N. 22: 0-53-47 » γ, XX, 7 N. 29: 0-45-55 » δ, XX, 4 N. 16: 0-3-97 » ε, XX, 9 N. 28: 0-3-97 <i>Bba</i>, X, 7 N. 46: 0-0-100 <i>Bca</i>+β+γ, ohne Samen » δ, X, 10 N. 43: 0-0-100 » ε, XX, 10 N. 111: 0-0-100 » ζ, geht ein <i>Ca</i>, geht ein » b, geht ein » c, geht ein <i>Cda</i>, ohne Samen » β, ohne Samen » γ, XX, 7 N. 4: tot » δ, XX, 8 N. 4: tot <i>Cea</i>, ohne Samen » β, ohne Samen » γ, XX, 4 N. tot » δ, XX, 7 N. 7: tot</p>	<p><i>Aaa</i>, 9 N. 14: tot » β, XX, 7 N. 26: 6-0-94 » γ, XX, 8 N. 52: 0-0-100 » δ, geht ein <i>Ab</i>, 5 N. 19: tot <i>Ac</i>, XX, 7 N. 35: 0-0-100</p>	<p>Diese Samen wurden direkt in Erde angebaut</p>
1919					

Tabelle IV.

Die Keimungsverhältnisse in der Gesamtdeszendenz einer Kapsel der Freilanderte vom 21. Juni 1912
(Gruppe III der Tabelle I) bis zur Frühjahrskeimung 1917, beziehungsweise 1918.

Keimung 1913: Von 3 Samen: 1; hieraus entwickelte sich eine Pflanze mit zwei Seitenzweigpaaren.

F_1 1913	Hauptachse: 5 N. Keimung: 67 $\frac{0}{0}$	1. Seitenachse des unteren Paares: 1 N. Keimung 25 $\frac{0}{0}$ ohne fernere Nach- kommenschaft 2. Seitenachse des unteren Paares: 5 N. Keimung 29 $\frac{0}{0}$	1. Seitenachse des oberen Paares: 4 N. Keimung 50 $\frac{0}{0}$	2. Seitenachse des oberen Paares: 2 N. Keimung 22 $\frac{0}{0}$
F_2 1914	A, 4 N. Keimung 100 $\frac{0}{0}$ B, 2 N. > 73 $\frac{0}{0}$ C, 3 N. > 70 $\frac{0}{0}$	A, 4 N. Keimung 66 $\frac{0}{0}$ B, 3 N. > 42 $\frac{0}{0}$	A, 1 N. Keimung 73 $\frac{0}{0}$	A, 5 N. Keimung 90 $\frac{0}{0}$
F_3 1915	Aa, 3 N. Keimung 100 $\frac{0}{0}$ > b, geht ein > c, ohne Samen > d, 1 N. Keimung 86 $\frac{0}{0}$ Ba, 4 N. > 58 $\frac{0}{0}$ > b, 2 N. > 66 $\frac{0}{0}$ > c, 1 N. > 66 $\frac{0}{0}$ > d, 6 N. > 33 $\frac{0}{0}$ Ca, 4 N. > 68 $\frac{0}{0}$ > b, 4 N. > 70 $\frac{0}{0}$ > c, ohne Samen > d, 4 N. Keimung 83 $\frac{0}{0}$ > e, 4 N. > 19 $\frac{0}{0}$ > f, 2 N. > 20 $\frac{0}{0}$	Aa, 2 N. Keimung 55 $\frac{0}{0}$ > b, 2 N. > 86 $\frac{0}{0}$ > c, 2 N. > 50 $\frac{0}{0}$ > d, 2 N. > 56 $\frac{0}{0}$ > e, 1 N. > 0 Ba ohne Samen > b, ohne Samen	Aa, 2 N. Keimung 44 $\frac{0}{0}$ > b, 1 N. > 50 $\frac{0}{0}$ > c, 1 N. > 60 $\frac{0}{0}$ > d, 4 N. > 25 $\frac{0}{0}$	Aa, ohne Samen > b, ohne Samen > c, 3 N. Keimung 79 $\frac{0}{0}$ > d, geht ein > e, 5 N. Keimung 12 $\frac{0}{0}$ > f, 3 N. > 54 $\frac{0}{0}$ > g, 1 N. > 50 $\frac{0}{0}$ > h, 3 N. > 31 $\frac{0}{0}$ > i, 2 N. > 80 $\frac{0}{0}$ > k, 2 N. > 38 $\frac{0}{0}$ > l, 3 N. > 68 $\frac{0}{0}$ > m, 3 N. > 0 > n, X, 5 N. Keimung 65 $\frac{0}{0}$

F₄
1916

- Aaa*, 5 N. 20: tot
 » β , 5 N. 10: tot
 » γ , 7 N. 9: tot
Ada, geht ein
Baa, 7 N. 24: tot
 » β , 4 N. 33: tot
 » γ , 4 N. 9: tot
 » δ , 3 N. 14: tot
 » ε , 5 N. 5: tot
Bba, 8 N. 53: tot
 » β , geht ein
Bc, geht ein
 » *d*, geht ein
Ca, geht ein
 » ($\beta + \gamma + \delta$): ohne Samen
Cba, geht ein
 » ($\beta + \gamma$), ohne Samen
 » δ , geht ein
Cda, 5 N. 29: tot
 » β , 5 N. 25: tot
 » γ , 4 N. 20: tot
 » δ , 5 N. 13: tot
Cea, 4 N. 6: tot
 » β , ~~XX~~, 6 N. 44: tot
 » γ , 6 N. 38: tot
Cfa, 5 N. 6: tot
 » β , ohne Samen

- Aaa*, geht ein
 » β , ~~XX~~, 10 N. 91: tot
Ab, ~~XX~~, 10 N. 33: tot
 » β , 3 N. ohne Samen
 » γ , 3 N. 1: tot
Ac, geht ein
 » β , ~~X~~, 6 N. ohne Samen
Ada, 6 N. 5: tot
 » β , 11 N. 12: tot

- Aaa*, ohne Samen
 » β , ohne Samen
Ab, geht ein
 » *c*, geht ein
 » *d*, geht ein

- Ac*, geht ein
 » *c*, geht ein
A/a, ohne Samen
 » β , ohne Samen
 » γ , ~~X~~, 12 N. 33: tot
 » δ , ~~X~~, 7 N. 64: tot
Ag, gehen ein
Aha, 3 N. 9: tot
 » β , 5 N. 9: tot
 » γ , 6 N. 27: tot
Aia, ~~X~~, 7 N. 45: tot
 » β , ~~XX~~, 9 N. 81, tot
Aka, ~~XX~~, 8 N. 54: tot
Ala, 6 N. 10: tot
 » β , ~~X~~, 7 N. 26: tot
 » γ , ~~X~~, 7 N. 46: tot
Ana, ~~XX~~, ohne Samen
 » β , ~~X~~, 7 N. 33: tot
 » γ , ~~X~~, 9 N. 89: tot
 » δ , 1 N. 1: tot
 » ε , ohne Samen
 » ζ , 7 N. 14: tot

ohne Ausnahme, zumeist sehr bald nach erlangter Reife ab. Die Gruppe hat hiermit dasselbe Schicksal erreicht wie im Vorjahre Gruppe IV: sie existiert nicht mehr. Nur erfolgt das Aussterben größtenteils zu einem anderen Zeitpunkte der individuellen Entwicklung als bei IV. Wir erinnern uns, daß sich hier das Aussterben vorzüglich durch die Reduktion der erwachsenden Keimpflanzen in F_3 geoffenbart hatte, während in Gruppe III F_4 eine noch immer ansehnliche Zahl kräftiger Individuen zur vollen Samenreife führen konnte und die schwindende Lebensfähigkeit der Gruppe erst bei den Samen von F_4 , also bei der ruhenden F_5 in Erscheinung tritt. Angekündigt erscheint indes der nahende Verfall in beiden Gruppen gleich: durch die Herabsetzung der Keimkraft der jeweilig vorhergehenden Generation.

Bei Betrachtung der Keimergebnisse in Gruppe I (Tabelle II) und Gruppe II (Tabelle III) fällt uns neben dem Auftreten von Nichtkeimern — stärker bei II als bei I — vor allem auf, daß sich die erhaltene Nachkommenschaft von I vorzüglich durch Frühkeimer (mit bis zu 100% Keimung), die von II vorzüglich durch Spätkeimer charakterisiert. Wäre die Beobachtung des Keimergebnisses nicht in den Schalen erfolgt, sondern wie bisher ausschließlich im Frühjahr an den erdgefüllten Gefäßen, so wäre diese Unterscheidung unmöglich und für Gruppe II nur eine ähnliche Herabsetzung des allgemeinen Keimprozents zu verzeichnen gewesen, wie im Vorjahre für Gruppe III und vor zwei Jahren für Gruppe IV. Was sich aber damit ankündigt, ist aus dem Vorhergehenden bekannt: der beginnende Verfall der Linie. Diesem erlag, wie die weitere Verfolgung der Nachkommenschaft in dieser Gruppe gezeigt hat, die Mehrzahl sehr bald. Insbesondere erreichen von Individuen aus spät keimenden Samen nur ganz wenige selbst die Samenreife, die meisten sterben im Laufe der Entwicklung ab, hiervon sehr viele bald nach der Keimung, noch ehe sie ans Tageslicht gelangt sind. Wir werden an Beispielen später noch sehen, wie klein die Erhaltungsmöglichkeit von Linien ist, die sich von spätkeimenden Samen ableiten und wie wenig keimfähige Samen von solchen Individuen produziert

werden. Die Zunahme von spätkeimenden Samen ist somit nicht anders als die Steigerung in der Produktion überhaupt nicht keimender Samen ein Anzeichen, daß die betreffenden Mutterpflanzen einer Linie angehören, die nicht mehr lebensfähig ist und früher oder später aussterben wird.

Mit aller Deutlichkeit geht aus der Verfolgung der seit 1912 durch Selbstbefruchtung gezogenen Linien hervor, daß von einer konstanten Keimkraft in einer Linie als erblichem Merkmale keine Rede sein kann, die ursprünglich gefaßte Meinung somit irrig war. Selbst in Gruppe I, die sich noch heute, da dies niedergeschrieben wird, in kräftigen vermehrungsfähigen Linien erhalten hat, traten, wie wir Tabelle II entnehmen, unter der Deszendenz keimkräftiger Individuen in F_4 deutlich geschwächte Pflanzen auf, was sich in den folgenden Jahren bis heute wiederholt hat.

Der verschiedene Grad der Schwächung innerhalb Gruppe II und III äußert sich aber nicht nur durch die verschiedene Keimkraft, beziehungsweise durch die verschiedene innere Beschaffenheit des äußerlich einwandfreien, zur Vollreife gelangten Samenmaterials, sondern auch durch weitere Momente: Wir bemerken, daß in Tabelle IV, die einen typischen Vertreter von Gruppe III darstellt, bei F_4 die Bemerkung »geht ein« und »ohne Samen« viel häufiger vorkommt als in Tabelle III, die den Typus für Gruppe II zeichnet. Die Bemerkung »geht ein« will besagen, daß zur Zeit der Ernte das betreffende Individuum nicht mehr vorhanden war; »ohne Samen« will heißen, daß die betreffende Pflanze zwar noch prächtig geblüht, aber keine Samen zustande gebracht hat. Bedenkt man, daß es sich hier um Pflanzen handelt, die, wie erinnerlich, unter den denkbar besten äußeren Bedingungen erwachsen, so wird der Unterschied in der inneren Beschaffenheit der betreffenden Linien besonders deutlich.

Wir verfolgen nunmehr die in den Tabellen II, III und IV verzeichneten und entsprechend charakterisierten Individuen von F_4 , die bisher als Gruppenvertreter miteinander verglichen wurden, in ihrer Aszendenz bis zur Freilandernte 1912

oder eigentlich bis zu den völlig bekannten Ausgangsindividuen von F_1 , die ihrerseits in jeder der Gruppen je einer Kapsel eines nicht näher gekannten Individuums der Freilandpopulation 1912 entstammen. Wir untersuchen, ob sich rücksichtlich der Verteilung von Linien verschiedener Erhaltung¹ innerhalb der Gesamtdeszendenz einer Freilandkapsel 1912 und dem Linienausgangspunkte irgendwelche Beziehungen ergeben. Da fällt schon bei Betrachtung der äußeren Form der Tabellen III und IV auf, daß Linien, die sich aus Samen von Seitenachsen der F_1 -Stammpflanze herleiten, sehr bald zurückgehen und aussterben. F_1 aus Gruppe III (Tabelle IV) ist im vorliegenden Beispiele durch ein Individuum mit zwei Seitenachsenpaaren vertreten, wobei die eine Seitenachse jedes Paares eine schlechtere Nachkommenschaft liefert als die andere, das untere Paar jedoch im ganzen eine schlechtere als das obere. Die Deszendenz der ersten Seitenachse des unteren Paares existiert schon in F_2 nicht mehr. Wir erinnern uns, daß die Entwicklung der Seitenzweige am Hauptstamme von *Alectorolophus* basipetal fortschreitet und die Seitenzweige allgemein dem Hauptstamme nachhinken. So ergibt sich schon aus dieser nur oberflächlichen Betrachtung der zwei Stammbäume daselbe, was sich aus der Betrachtung der Gesamtkultur mit ihren vier Gruppen ergeben hatte: Je später ein Individuum entsteht, desto schwächer ist seine Deszendenz, umso früher müssen die ihm entstammenden Linien zugrunde gehen.

Ebendasselbe ergibt sich bei der ins einzelne gehenden Verfolgung der Deszendenz des akropetal sich entwickelnden Hauptstammes. Wir wählen hierzu den Hauptstamm von F_1 in Tabelle III. In F_2 erhielten sich durch Autoselektion bei schlechten Ernährungsbedingungen von den 109 Keimlingen aus 11 Nodien nur 6 Pflanzen (A bis F) und zwar, was aus der Tabelle nicht ersehen werden kann, aus der unteren

¹ Die sich sowohl in der verschiedenen Keimkraft der Samen als auch darin äußert, wie weit die erwachsenden Keimpflanzen lebens- und fortpflanzungsfähig sind.

Hälfte der Achse. In F_3 entwickelten sich daraus fast alle Keimlinge zu kleinen samenreifen Pflanzen. Die unbedeutende Reduktion betrifft — man beachte die den F_2 -Nodien entsprechende Gruppierung der F_3 -Individuen aus der Deszendenz von D mit zwei Nodien und von F mit vier Nodien — durchaus die oberen Nodien: von D erhielten sich in F_3 aus dem unteren Nodium vier Pflanzen, aus dem oberen drei; von F aus dem 1. und 2. Nodium je vier Pflanzen, aus dem 3. Nodium nur drei, aus dem 4. Nodium erhält sich nichts. Noch auffälliger wird die Sache in F_4 bei Berücksichtigung der Keimkraft der Samen: Frühkeimer finden sich — bei einem Individuum sogar bis zu 87% — nur noch bei den Nachkommen von A bis E in größerer Zahl, die Nachkommenschaft von F enthält nur mehr ein Individuum mit frühkeimenden Samen (12%). Dafür lesen wir in der Nachkommenschaft von F öfter »geht ein«, was bei A , B , C , D und E niemals vorkommt, ebenso erscheint die Bemerkung »ohne Samen« bei einer größeren Anzahl von Individuen als in der Nachkommenschaft der anderen Stammpflanzen.

Einige Einbuße an Übersichtlichkeit erleidet die Darstellung durch die Tatsache, daß sich die Deszendenz eines und desselben Nodiums und, wie ich gleich beifügen will, sogar einer und derselben Kapsel nicht gleichwertig verhält. So kommt es, daß innerhalb einer Gruppe, die durch den auf F_1 hinweisenden Buchstaben (A bis F) gekennzeichnet ist, Individuen verschiedener Lebensenergie und Keimkraft nebeneinander stehen. Am auffälligsten wird diese Tatsache bei den einer Kapsel der Freilandernte 1912 entstammenden vier F_1 -Individuen aus Gruppe I (Tabelle II), von denen in F_4 nur noch eines (Ind. C) durch vollkräftige Exemplare vertreten ist. Es wiederholt sich somit innerhalb der Nachkommenschaft des Nodiums oder der Kapsel das, was sich innerhalb der Deszendenz des Individuums, beziehungsweise der Individuengruppe gleichzeitiger Freilandernte abspielt: ein beständiges Auftreten von Individuen, die eine bestimmte Schwächung erfahren, welche die weitere Nachkommenschaft früher oder

später (je nach dem Grade der Schwächung) dem sicheren Untergange entgegenführt. Während aber der Entstehungszeitpunkt für die Mutterpflanze und für die einzelne Kapsel an der Stammpflanze mit Sicherheit als Faktor erkannt werden konnte, der für die Erhaltung der Deszendenz in der Zukunft ausschlaggebend ist, entzieht sich der innerhalb einer Kapsel wirksame Zusammenhang zunächst der Beurteilung vollkommen und wir werden in einem späteren Abschnitte erfahren, nach welcher Richtung ein solcher Zusammenhang gesucht werden könnte.

Wir erinnern uns, daß Vorversuche, von denen einleitend gesprochen wurde, die durch mehrjährige Reinzucht von Linien gewonnene Erkenntnis vom Zusammenhange der Keimkraft der Samen — als eines Ausdruckes der Lebensenergie des Individuums — mit dem Orte, beziehungsweise dem Zeitpunkte seiner Entstehung nicht gebracht haben. Warum sie diese Erkenntnis unmöglich schaffen konnten, sei noch kurz erörtert. Es ist Tatsache, daß die in der Herabsetzung der Keimkraft sich äußernde Schwächung einer Pflanze nicht mit morphologisch erkennbaren Anzeichen der Schwächung parallel läuft. Im Gegenteil. Wie F_4 in Tabelle III und IV zeigt, können Individuen, die soweit geschwächt sind, daß sie keine lebensfähige Nachkommenschaft mehr zu erzeugen vermögen, unter günstigen äußeren Bedingungen geradezu luxurierend wachsen, ja selbst Samen zur Reife bringen, die das gewöhnliche Maß überschreiten. Eine Freilandpopulation besteht nun den Bedingungen entsprechend, die den einzelnen Pflanzen zukommen und die auf kleinstem Raume gerade rücksichtlich der Ernährung für den Parasiten sehr verschieden sein können, aus Individuen verschiedenster Lebensenergie oder, wie man sich allgemein ausdrückt, verschiedenster innerer Konstitution. Zwei äußerlich gleich gut entwickelte Individuen müssen durchaus nicht gleicher Konstitution sein, sind es auch meist nicht. Darum ist es reiner Zufall, wie die Vergleichswerte bei der Prüfung eines bestimmten Faktors ausfallen. Die Keimkraft eines vollkräftigen Individuums ist noch in den Seitenachsen eine hohe, ein äußerlich gleichwertiges, seiner Abstammung nach jedoch

geschwächtes Individuum desselben Standortes zeigt schon in unteren Nodien der Hauptachse sehr bescheidene Keimprozent.

Die Frage nach der Ursache der großen individuellen Verschiedenheit des *Alectorolophus* und seiner Samen hatte diese Untersuchung veranlaßt; wir suchten sie ursprünglich in der Vermischung von Typen, die eine bestimmte, erblich konstante Keimkraft besitzen, deren Isolierung eine durch Jahre durchgeführte Reinzucht bringen sollte. Die Ergebnisse haben zwar diese Annahme nicht bestätigt, der eingeschlagene Weg führte aber, wenn auch nach einer ganz anderen Richtung, doch zur Beantwortung der Frage.

2. Die Wirkung der Einschränkung in der Samenproduktion auf die Keimkraft der Samen und auf die Erhaltung der daraus erwachsenden Linien.

Eine Einschränkung in der Samenproduktion kann aus inneren Ursachen erfolgen oder durch äußere Umstände erzwungen sein. Unmittelbar ist an Individuen im Freilande diese Unterscheidung ausgeschlossen. Anders bei den Pflanzen unserer Versuche. Hier sehen wir aus den Tabellen des vorangehenden Abschnittes ganz klar, wie die Herabsetzung in der Samenproduktion, sei es durch Unfruchtbarkeit von Nodien äußerlich schöner Pflanzen, sei es durch Herabsetzung des individuellen Maßes, nicht anders als die Reduktion der Keimkraft entwickelter Samen Anzeichen verschiedener Grade von Schwächung des Individuums oder der betreffenden Linie sind. Ein geschwächtes Individuum wird, wie nach dem Vorhergehenden nicht anders erwartet werden kann, wenn es überhaupt noch keimfähige Samen produziert, unter diesen ein sehr niederes Keimprozent aufweisen. Etwas ganz anderes hingegen ist es, wenn Angehörige vollkräftiger Linien, wie solche innerhalb der Gruppe I unserer Kultur zweifellos vorliegen, durch gewisse Eingriffe daran verhindert werden, die ihnen überhaupt mögliche Samenzahl¹ zu

¹Durchschnittlich bringt eine Kapsel zehn Samen zur Entwicklung. Daraus ergibt sich für eine unverzweigte Pflanze mittlerer Größe mit etwa

erzeugen. Dies kann erreicht werden durch Herabsetzung des allgemeinen individuellen Maßes bei schlechter Ernährung, durch Entfernung von Blüten oder durch mangelhafte Bestäubung, wie sie beispielsweise als Folge von Autogamie die Regel ist.

Den ersten der eben genannten Eingriffe erlitt, wie erinnerlich, die Gesamtkultur in F_2 , etwas weniger weitgehend in F_3 (vgl. Tabelle I auf p. 390 u. 391). Der Erfolg war ein ganz unerwarteter. Die kleinen Exemplare aller vier Gruppen in F_2 und die etwas stärkeren Individuen der ersten drei Gruppen in F_3 wiesen ein Keimprozent auf, wie es bei Sammlung im Freilande überhaupt niemals erreichbar wäre. Individuen mit voller erstjähriger Keimung, eine in freier Natur noch nie beobachtete Erscheinung, traten sehr häufig auf und konnten mich dadurch zunächst bei der Meinung erhalten, auf dem Wege zur Reinzucht einer vollkeimenden Rasse zu sein. Heute können wir auf Grund der Erkenntnis, die im vorhergehenden Abschnitte dargelegt wurde, sagen, daß die verblüffende Erhöhung des Keimprozentes in sämtlichen Gruppen nicht nur eine Folge der alles Schwächliche ausmerzenden Autoselektion, sondern auch die Folge der Reduktion des individuellen Maßes und damit der Samenproduktion war. Wir können weiter sagen, daß manche Linie, insbesondere aus der Nachkommenschaft der späten Ernten des Jahres 1912 sich überhaupt nur deshalb etwas länger halten konnte, weil durch die Autoselektion nur das Beste der Generation am Leben blieb und dies in erzwungen bescheidenen Grenzen. Die Gegenprobe boten die Verhältnisse, unter denen F_4 im Jahre 1916 erwuchs. Die Erweiterung des individuellen Maßes bis zu mehrfacher Verzweigung hatte, wie die Tabellen II, III und IV zeigen,

zehn fruchtbaren Nodien schon eine Produktion von 200 Samen; bis weit über tausend steigt die Zahl bei reichverzweigten Individuen. Am Standorte der Freilandstammpflanzen meiner Versuche sind Exemplare mit fünf Seitenachsenpaaren nicht selten. Sie stehen an Büschen von *Ononis foetens* All. (Form *O. austriaca* Beck.) auf nassem Boden und unterscheiden sich in der Tracht ganz wesentlich von den meist wenig verzweigten Genossen der angrenzenden trockenen Wiese.

sofort eine Reduktion der Keimkraft und, wie ich hinzufügen will, eine Herabsetzung der individuellen Lebensenergie der diesen Samen erwachsenden F_5 -Generation (1917) zur Folge. Selbst bei Gruppe I (vgl. Tabelle II), die, der frühesten Ernte 1912 entstammend, die kräftigsten Linien enthält, mehrt sich in F_4 die Zahl der geschwächten Individuen, Vollkeimung tritt ausschließlich bei unverzweigten Exemplaren auf (vgl. Tabelle II; F_4 von Ind. C : $Ca\eta_1$ und Φ_1).

Die weiteren Eingriffe, die zur Verminderung der Samenproduktion des Individuums führen sollten, wurden ausschließlich an F_5 -Pflanzen der kräftigen Gruppe I im Jahre 1917 durchgeführt und hatten kein anderes Ergebnis. Die im Winter 1917—1918 und bis Mai 1918 geprüfte Keimung erreichte ihr höchstes Maß dort, wo während der Vegetationsperiode die Zahl der Blüten oder die Bestäubung reduziert worden war.

Mit Rücksicht auf den im vorhergehenden Abschnitte festgestellten Zusammenhang zwischen der Keimkraft des Samens, beziehungsweise der Lebensdauer der daraus erwachsenden Nachkommenschaft und dem Zeitpunkte seiner Entstehung, der am Individuum durch den Rang des Nodiums gekennzeichnet ist, sind Versuche von Interesse, wodurch eine Verschiebung des gewöhnlichen Verhältnisses erzielt wurde. Solche Versuche können nur mit Pflanzen annähernd gleicher innerer Verfassung, wie sie mir in der durch 5 Jahre geprüften reinen Nachkommenschaft vorlagen, eindeutig ausfallen. Entfernt man bei dem einen von zwei annähernd gleichwertigen, größeren Individuen die Blüten an den Nodien der unteren Hälfte, läßt sie unbestäubt verwelken oder reduziert man ihre Bestäubung, so wird das Keimprozent der oberen Nodien, selbst des letzten, das sich gewöhnlich durch zurückbleibende Kapseln kennzeichnet, deutlich, hin und wieder sogar bis zur Vollkeimung erhöht, während die unbeeinflussten Pflanzen das bekannte umgekehrte Verhalten zeigen: unten Vollkeimung oder befriedigende Keimung, oben kleines Keimprozent oder keine Keimung. Ein Beispiel, das sich auf die Umkehrung des von früher her bekannten Ver-

hältnisses zwischen der Hauptachse und den Seitenachsen bezieht, sei hier angeführt.

Es handelt sich wieder um zwei Individuen aus Gruppe I (Nachkommenschaft der frühesten Freilandernte im Jahre 1912).

Ind. Nr. 13 (1917).

Ind. Nr. 71 (1917).

Jedes mit einem Seitenzweigpaare, 13 zeigt den Ansatz zu einem zweiten Paare, das sich jedoch nicht weiterentwickelt; am Hauptstamm beide zehn blühende Nodien. Erste Blüte bei 13 am 8. Juni, bei 71 am 7. Juni.

Blüten der Hauptachse normal bestäubt.	Blüten der Hauptachse mit Ausnahme der Blüten des sechsten Nodiums nicht bestäubt.
--	--

Keimung (geprüft in der Keimperiode 1917—1918):

Hauptspöß: 1. Nod. 5 : 5	} nicht bestäubt	
2. » 12 : 12		
3. » 16 : 16		
4. » 15 : 15		
5. » 4 : 4		
6. » 3 : 3		} nicht bestäubt
7. » 7 : 7		
8. » 1 : 1		
9. » 7 : 5		
10. » unfruchtbar		} unfruchtbar
Seitenachse A: 1. » 5 : 5		
2. »	} 4 : 4	
3. » } 7 : 1		
4. » } 8 : 7	} 9 : 6	
5. » } nicht		
6. » } entwickelt		
7. » } 4 : 4		

¹ Die verhältnismäßig späte Blühreife erklärt sich aus den ungewöhnlichen klimatischen Verhältnissen des Frühlings 1917. Der lange Nachwinter gestattete das Erscheinen der meisten Keimpflänzchen über dem Boden erst mit Mitte April. Am Freilandsstandorte beobachtete ich den ersten Keimling am 24. März.

Seitenachse B: 1. Nod.	} unfruchtbar	} unfruchtbar
2. >		
3. >		
4. >		
5. >		
6. >	} nicht entwickelt	8 : 8
7. >		9 : 9
8. >		4 : 4
		2 : 0
Summe.. 82 : 74 (90 ⁰ / ₀)		60 : 54 (90 ⁰ / ₀)

Die Keimkraft der Samen ist bei beiden Pflanzen dieselbe, obwohl die Samen von 13 größtenteils der Hauptachse, die Samen von 71 größtenteils den Seitenzweigen entstammen. Die Wirkung der fruchtbaren und besonders in den mittleren Nodien sehr ertragreichen Kapseln des Hauptstammes von 13 auf seine Seitenachsen wird durch den Vergleich mit der Entwicklung und Leistung der Seitenachsen von 71 sehr augenfällig.

Freilich erreicht 71, absolut genommen, nicht die Samenzahl von 13. Und in dieser Beziehung sind, wie ich bei vollkräftigen Individuen deutlich feststellen konnte, die Nodien verschiedenen Ranges nie ganz gleichwertig. Dies gilt nicht nur für die Seitenachsen gegenüber der Hauptachse, sondern auch für die einzelnen Nodien jeder Achse. In der Regel liefern bei äußerlich gleicher und entwicklungsgemäß fortschreitender Bestäubung das erste Nodium oder die ersten zwei und die obersten Nodien niemals den Samenreichtum der mittleren, was auch an 13 deutlich bemerkbar ist. Es hängt dies jedenfalls damit zusammen, daß schon die Blüten nicht gleichwertig sind. Äußerlich drückt sich dies häufig durch die reduzierte Gestalt und durch die relativ geringere Pollenmenge aus. Die ersten und letzten Blüten der Achse sind zudem nicht selten entwicklungsunfähig und verharren auf dem Stadium einer sich weiter nicht vergrößernden, etwa stecknadelkopfgroßen Axillarknospe.¹ Inwieweit diese

¹ Wird auch diese nicht ausgebildet, so treten bei verzweigten Individuen an der Hauptachse die sogenannten Interkalarblätter in Erscheinung, d. h. Blätter ohne Achselblüte, die zwischen der obersten Verzweigung und dem terminalen Blütenstande liegen.

Ungleichwertigkeit, die zweifellos mit der Änderung der inneren Konstitution während des Individuallebens¹ zusammenhängt, sich durch äußere Eingriffe beeinflussen läßt, müßte zum Gegenstande einer eigenen Untersuchung gemacht werden. Soviel ich an meinem Material nebenbei bemerken konnte, spielt das Licht bei den untersten Nodien eine wesentliche Rolle.²

Von diesem Unterschiede, dessen völlige Aufklärung wir uns zunächst versagen müssen, abgesehen, zeigen alle durchgeführten Versuche eindeutig denselben Zusammenhang. Bei nicht völlig (bis zur Unfruchtbarkeit) geschwächten Individuen hat eine Reduktion der Samenerzeugung — gleichviel, auf welche Weise erreicht — eine Erhöhung der Keimkraft zur Folge. Diese kann bei vollkräftigen Individuen bis zur Vollkeimung gesteigert werden. Jedem Individuum kommt somit nur ein bestimmtes Maß keimfähiger Samen zu; werden über dieses Maß hinaus Samen erzeugt, so keimen sie spät oder gar nicht. Hierbei spielt der Rang der Kapsel, wie wir eben sahen, erst in zweiter Linie eine Rolle. Wenn für gewöhnlich Nachkommen aus höheren Nodien oder von Seitenachsen sowohl hinsichtlich der Keimkraft als auch hinsichtlich der individuellen und phyletischen Lebensdauer zurückstehen, so hängt dies damit zusammen, daß bei entwicklungs-gemäßer Bestäubung und Befruchtung der Blüten das gegebene Maß sich in den ersten Früchten erschöpft. Es geht weiter hervor, daß erstjährige Vollkeimung immer nur bei Individuen zu erwarten ist, die 1. selbst einer frühen Ernte entstammen und deren Aszendenz Jahr für Jahr aus frühen Nodien erwuchs, die aber überdies 2. ein bestimmtes Maß in ihrer Individualentwicklung nicht überschreiten.³

¹ Bei der praktischen Samenwahl der Kulturpflanzen wird die Mitte des Fruchtstandes (Kolben, Ähre) schon längst bevorzugt.

² Über den Einfluß des Lichtes auf die Keimung der Samen aus diesen Nodien später.

³ Über einen Fall allgemein erhöhter Keimkraft bei sonst vorwiegend sterilen Pflanzen von *Veronica anagallis* berichtet schon Kinzel (Lichtkeimung, Ber. d. D. B. G. 27, 1909, p. 537), ohne darauf näher einzugehen.

Wie erinnerlich, hatte ich durch Vorversuche ermitteln wollen, ob die Entfernung von Kapseln eine Erhöhung der Keimkraft der verbleibenden Samen zur Folge hat. Die betreffenden Versuche konnten, abgesehen von der damals noch mangelnden Einsicht in die verschiedene innere Beschaffenheit der Einzelindividuen, schon deshalb zu keinem befriedigenden Resultate führen, weil der Eingriff zu einem Zeitpunkt erfolgte, da er nicht mehr wirksam ist. Die Entfernung schwellender Kapseln hat auf die Keimkraft der verbleibenden Samen gar keinen Einfluß. Damit steht fest, daß die bedeutenden stofflichen Vorgänge beim Wachstum und bei der Reife des Samens von einem genauer nicht feststehenden Zeitpunkte nach der Befruchtung an für den Grad der Keimfähigkeit nicht ausschlaggebend sind, das Schicksal des Samens sich vielmehr spätestens bei der Befruchtung selbst oder etwas nachher entscheidet.

3. Die Deszendenz spät keimender Samen.

Bisher haben wir uns bei allen Versuchen ausschließlich mit Individuen beschäftigt, die erstjährig keimenden Samen erwachsen waren. Wir erkannten aus der vergleichenden Betrachtung der Keimergebnisse von F_4 in den Tabellen II bis IV (p. 398 bis 403), daß der Keimverzug, das ist bei unserer Pflanze mit ihrer festen unabänderlichen Keimperiode die Keimung im zweiten oder erst im dritten Jahre nach erlangter Reife, nicht anders als die Keimunfähigkeit ein Zeichen der Schwächung des Samenträgers oder seiner Aszendenz ist. Ist dies richtig, so kann ein Spätkeimer und dessen Deszendenz niemals Keimverhältnisse eines Frühkeimers aufweisen, muß vielmehr schon selbst oder aber sicher in seiner nächsten Nachkommenschaft zugrunde gehen. Schon anlässlich der Besprechung der eben herangezogenen Tabellen machte ich auf die Tatsache aufmerksam, daß zweijährig keimende Samen größtenteils Keimlinge liefern, die sehr bald nach der Keimung absterben und nur selten überhaupt ans Tageslicht gelangen. Zudem ist bei länger ruhenden Samen der Keimungs-

vorgang selbst häufig ein ganz abnormaler: statt des Würzelchens durchbrechen zunächst die Kotyledonen nach völliger Erschöpfung des Nährgewebes die Hülle, die Streckung bleibt auf den Hypokotyl beschränkt, die Hauptwurzel stirbt gleich ab. Vereinzelt können indes auch Spätkeimer noch prächtig gedeihen und es bei günstigen äußeren Bedingungen zu stattlichen Pflanzen mit reicher Samenproduktion bringen. Das Keimprozent dieser Samen ist aber dann stets ein klägliches, die Nachkommenschaft nicht lebenskräftig. Solche Spätkeimer mit luxurierender Individualentwicklung zeigen aufs deutlichste die schon früher betonte Tatsache, daß sich die phyletische Schwächung im Individuum selbst durchaus nicht zu offenbaren braucht, vielmehr alle jene Teilprozesse im Plasma, die der vegetativen Sphäre angehören, noch recht kräftig und unbehelligt an der Arbeit sein können. Und darin liegt die Hauptursache für die verworrenen Keimverhältnisse einer Rohernte in freier Natur.

Es seien zur Erläuterung zwei Stammbäume von Spätkeimern beigelegt.

A.

Vier Kapseln der 3. Freilanderte 1912 (21. Juni): 30 Samen.¹

Hieraus im Frühjahr 1913: 2 Keimlinge, — gehen ein,

» » » 1914: 3 » — daraus entwickeln sich

bei günstigen äußeren Bedingungen zwei schöne Pflanzen mit je einem Seitenzweigpaare; die Hauptachse mit zehn blühenden Nodien.

Ind. Nr. XVa (1914)

Ind. Nr. XVb

liefert 37 Samen aus 7 Nodien.

liefert 34 Samen aus 5 Nodien.

Seitenachsen ohne Samen.

Keimung 1915: 37 : 24

34 : 17

Es entwickeln sich 11 Pflanzen,

7 Pflanzen.

hiervon 10 samenliefernd.

1 samenliefernd.

Gesamternte: 59 Samen

7 Samen

Keimung 1916: 59 : 0²

7 : 0²

¹ Die Kapseln stammen von der unteren Hälfte eines Hauptsprosses. Die schlechte Keimung der Samen und die Beschaffenheit der Nachkommenschaft zeigt an, wie geschwächt das Individuum des Freilandes trotz seiner äußerlich guten Entwicklung schon war.

² Wenn von den Samen des Jahres 1914 nicht einzelne noch lebensfähige Spätkeimer waren, was nicht untersucht wurde, so sind die Linien ausgestorben. Von den Samen des Jahres 1915 starben die meisten im ersten Jahre, der Rest im zweiten Jahre nach der Reife, und zwar stets vor der Keimung ab.

B.

Aus der Nachkommenschaft des 10. Nodiums einer kräftigen Freilandpflanze 1913 mit drei Seitenzweigpaaren, dessen Samenkeimung 1914 noch keine Schwächung verriet. Ernte: 4. Juli.

F_1 (1915) Ind. Nr. 278 (am Hauptstamme zehn blühende Nodien, zwei Seitenzweigpaare) liefert 48 Samen aus fünf Nodien; die obere Hälfte des Hauptsprosses und die Seitenachsen erzeugen keine Samen.

Keimung 1916 (erstjährige Keimung): 1. N: 1 : 0; 2. N: 15 : 4; 3. N: 13 : 0; 4. N: 19 : 5. Kein Keimling erreicht die Samenreife.

Keimung 1917 (zweitjährige Keimung): 1. N: 0; 2. N: 15 : 1; 3. N: 13 : 3; 4. N: 19 : 3. Daraus entwickeln sich vier Pflanzen, hiervon erreichen die Samenreife:

Ind. Nr. 441	und	Ind. Nr. 444,
am Hauptspöß sechs blühende Nodien, zwei reich blühende Seitenzweigpaare.		zwerziges, unverzweigtes Exemplar, mit drei blühenden Nodien.
Ernte: vom Hauptspöß 75 Samen, von den Seitenachsen 84		14 Samen

Keimung 1918

75 : 36, 84 : 0

14 : 14

Sämtliche Keimpflanzen gehen ein.

Aus den vorstehenden Zusammenstellungen geht die geringe Erhaltungsmöglichkeit von Spätkeimern und deren Nachkommen hervor; sie zeigen überdies, wie in vereinzelt Fällen (Ind. Nr. XVa und b, Ind. Nr. 441) innerhalb der Grenzen des Individuums noch eine kräftige Lebensentfaltung, allerdings nur bei optimalen äußeren Bedingungen, möglich ist, gleichsam ein letztes Aufflackern vor dem sicheren Untergange der Linie.

Durch günstige äußere Bedingungen, insbesondere durch kräftige Ernährung, läßt sich, wie wir eben sahen, bei einzelnen Exemplaren aus einer im ganzen geschwächten Linie noch eine schöne Individualentwicklung erzielen, eine Erhöhung der Erhaltungsfähigkeit indessen über das individuelle Maß hinaus ist hierdurch nicht oder mindestens nicht sehr weitgehend möglich. Es lag die Frage nahe, ob dies erreicht werden könnte, wenn derart kräftig entwickelte Spätkeimer

mit dem Pollen vollwertiger Frühkeimer belegt würden. Da, wie wir aus dem vorhergehenden Abschnitte wissen, die Entscheidung über Keimkraft und weitere Schicksale eines Samens spätestens bei der Befruchtung oder nur etwas später, jedenfalls aber vor der sichtlichen Schwellung des Fruchtknotens fällt, sollte hierdurch festgestellt werden, ob die Befruchtung selbst an der durch die Aszendenz gegebenen Konstitution des Individuums noch etwas zu ändern imstande ist oder nicht. Dasselbe Ziel wäre in negativer Richtung durch Bestäubung eines vollwertigen Frühkeimers mit dem Staube eines Spätkeimers denkbar. Nun hat aber die Ausführung entsprechender Versuche auf breiter Basis die Schwierigkeit, daß gleichzeitig eine größere Anzahl von Spätkeimern annähernd gleich guter Entwicklung niemals zur Verfügung steht. Solche Pflanzen sind eben, wie aus dem früheren hervorgeht, in der Gesamtkultur eines Jahres vereinzelte Erscheinungen. Die betreffenden Versuche mußten daher zur Gewinnung von Vergleichswerten derart durchgeführt werden, daß von den Blüten eines Spätkeimers die Hälfte mit Pollen eines bestimmten kräftigen Frühkeimers, die andere Hälfte mit eigenem Pollen belegt wurde. Völlig einwandfrei sind diese Versuche mit Rücksicht auf die bekannte Ungleichwertigkeit von Kapseln verschiedenen Ranges freilich nicht. Das Ergebnis sowohl dieser Kreuzungen als auch der Umkehrung, deren Ausführung im Materiale keine Grenzen gezogen sind, war durchaus eindeutig: soweit bisher festgestellt werden konnte, ändert der Pollen einer Pflanze von anderer innerer Verfassung an der Keimkraft eines Individuums nichts, weder im positiven noch im negativen Sinne.¹

Das folgende Beispiel, das sich auf das schon oben herangezogene Ind. Nr. 441 (1917) bezieht, wirkt deshalb besonders überzeugend, weil die Blüten der im allgemeinen bevorzugten unteren Nodien mit dem Pollen eines Früh-

¹ Mit Rücksicht auf die Bedeutung dieser Frage, auf die ich im theoretischen Teile noch zurückkommen werde, sind jedoch erneute Versuche mit einer größeren Zahl von Spätkeimern unbedingt notwendig.

keimers, die Blüten der allgemein benachteiligten oberen Nodien mit eigenem Pollen belegt wurden und trotzdem an Keimkraft die unteren übertrafen.

Mit Pollen des Frühkeimers am 10. Juni

bestäubte Blüten: 2. Nod. (1 Blüte) Ernte 12 Samen, Keimung 1918: 1
 3. » (1 Blüte) » 11 » » » : 2.

Mit eigenem Pollen

bestäubte Blüten: 4. » (2 Blüten) » 13 » » » : 6
 5. » (2 Blüten) » 14 » » » : 7
 6. » (2 Blüten) » 16 » » » ; 13
 7. » (1 Blüte) » 9 » » » : 7

Summe: 75 Samen, Keimung 1918: 36

Die Keimlinge entwickelten sich bekanntlich durchwegs schlecht.

Wenn man beachtet, daß die Samenernte der unteren Nodien, wovon jedes nur eine Blüte zur Entwicklung brachte, sich nahezu auf der Höhe der oberen Nodien mit je zwei Blüten hält, so ist ohneweiters klar, daß der Pollen des gewählten Frühkeimers sehr wirksam war, es demnach an der Bestäubung selbst gewiß nicht gefehlt hat.

Es sei schließlich noch die Frage kurz erörtert, ob es Samen gibt, die freiwillig erst im dritten Jahre nach der Reife keimen. Daß die Samen von *Alectorolophus* noch im dritten Jahre nach der Reife ihre Keimkraft bewahren, ist bekannt;¹ fraglich erscheint es aber, ob seit der Reife kontinuierlich unter normalen Keimungsbedingungen gehaltene Samen erst nach einer freiwilligen Ruhe von über zwei Jahren sich innerhalb der feststehenden Periode zur Keimung anschicken und ob Keimlinge aus solchen Samen noch lebensfähig sind. Obwohl ich die erste Frage nicht rundweg verneinen möchte, so kann ich doch sagen, daß mir unter den vielen tausend Samen kaum ein Same mit einer freiwilligen Ruhe von über zwei Jahren untergekommen ist. Verpaßt ein Same, der noch im zweiten Jahre nach der Reife lebt auch das zweite Frühjahr, so stirbt er spätestens im Sommer oder im Herbst ab. Ausgeschlossen jedoch scheint mir nach aller Erfahrung mit Spätkeimern die Lebens-

¹ Vgl. Heinricher, Die grünen Halbschmarotzer II. p. 413 und 414.

oder gar Fortpflanzungsfähigkeit von Individuen, die solchen Samen noch erwachsen sollten.

Anders verhält sich die Sache bei Samen, die eine Zeit lang gezwungen ruhen. Erfolgt der Anbau beispielsweise nicht im Jahre der Reife, sondern erst im nächsten Jahre zu einer Zeit, da die erste Keimperiode schon abgelaufen ist, so ist es begreiflicherweise möglich, daß Spätkeimer erst im dritten Jahre nach der Reife erscheinen. Erfolgt aber der Anbau erst nach Ablauf von zwei Keimperioden, so können auch die Frühkeimer nicht eher als im dritten Jahre nach der Reife erwartet werden.

Die Keimfähigkeit der Samen hält sich auch bei erzwungener Ruhe, wie sie sich durch trockene Aufbewahrung ergibt, nicht gleich lange; es kommt vielmehr auch in dieser Hinsicht darauf an, in welcher Verfassung sich das samentragende Individuum befand. Je geschwächer dieses, um so kurzlebiger im allgemeinen seine Samen. Die folgenden Beispiele zeigen das Schicksal von Samenproben der Ernte 1915, die von Individuen bekannter innerer Verfassung stammen und zur Prüfung der Erhaltung der Keimkraft bei erzwungener Ruhe erst nach Ablauf von zwei Keimperioden (d. i. 1915/16 und 1916/17) am 23. Mai 1917 angebaut wurden.

A. Von keimkräftigen Individuen:

Ind. Nr. (1915)	Samen	Gleich bei der Quellung als tot befunden	Im Keimbett vor der Keimung abgestorben	Keimlinge in der Keim- periode 1917—1918
251	16	3	7	6
255	6	0	1	5
262	7	0	3	4

B. Von geschwächten Individuen:

Ind. Nr. (1915)	Samen	Gleich bei der Quellung als tot befunden	Im Keimbett vor der Keimung abgestorben	Keimlinge in der Keimperiode 1917—1918
252 a	6	1	5	0
252 b	14	7	7	0

Es ist ohneweiters verständlich, daß bei dieser Sachlage Angaben in der Literatur möglich sind, die besagen, daß die Samen von *Alectorolophus* ein längeres Trockenliegen nicht vertragen. Bekommt der Experimentator zufällig in freier Natur größtenteils Individuen von der Verfassung der Gruppe B in die Hände, so ist diese Beurteilung unvermeidlich.¹

4. Die Ungleichwertigkeit der Samen einer Kapsel oder eines Nodiums.

Herabsetzung der Samenkeimkraft, die sich durch Keimverzögerung und Keimungsunfähigkeit äußert, lernten wir im Vorhergehenden als Grade der Schwächung eines Individuums kennen, das dessenungeachtet, rein äußerlich betrachtet, noch die volle Entfaltungsmöglichkeit seiner vitalen Potenzen besitzen kann, wie sie sich vorzüglich durch ein auf kräftiger Ernährung beruhendes Wachstum, durch Produktion zahlreicher Blüten und von reservestoffreichen Samen offenbaren. Erst in der Nachkommenschaft solcher Individuen gesellt sich bald bei den Kindern, bald bei Enkeln oder noch später eine offenkundige Herabsetzung der individuellen Entwicklungsmöglichkeit hinzu, die entweder durch das Absterben nach der Keimung und in der rein vegetativen Periode oder durch die mangelhafte Entwicklung der Makro- und Mikrosporen

¹ So beispielsweise bei M. L. Gautier, Sur le parasitisme du *Melampyrum pratense* (Revue générale de Botanique, 20, 1908); bezüglich *Rhinanthus* richtiggestellt durch Heinricher (Die grünen Halbschmarotzer V, p. 282 bis 283).

oder aber durch ein allgemeines Zurückbleiben in allen Maßen trotz günstiger äußerer Bedingungen, also durch ausgesprochenen Nanismus, in Erscheinung tritt. Die Ausprägung der genannten Schwächungsgrade ist abhängig vom Zeitpunkte der Entstehung des Individuums und seiner Vorfahren oder, was auf dasselbe hinausläuft, von der Rangordnung der betreffenden samenliefernden Fruchtkapseln. Die Ausprägung und deren Abhängigkeit wird um so auffälliger, je mehr die Fähigkeit der Erzeugung lebenskräftiger Linien — hierfür wähle ich den Ausdruck **phyletische Potenz** — hinter der Entwicklungsfähigkeit des Individuums, den im Rahmen des Einzellebens sich offenbarenden Potenzen, **zurückbleibt** oder je weiter die Differenz zwischen innerer Verfassung und äußeren Maßen klafft.

Während sich die Abhängigkeit der phyletischen Potenz bestimmter Individuen von dem Zeitpunkte ihrer Entstehung mit aller Gewißheit aus den kultivierten reinen Linien ableiten ließ, stößt, wie schon einmal hervorgehoben (p. 407 u. 408), die Tatsache, daß sich die einzelnen Samen einer und derselben Kapsel oder deren Nachkommen verschieden verhalten, daß unter Umständen einzelne Samen eines älteren Nodiums sich minderwertiger zeigen als Samen eines jüngeren, zunächst auf Erklärungsschwierigkeiten. Auch diese Unterschiede werden um so auffälliger, je weiter die innere Schwächung des Individuums gediehen; sie treten bei stark geschwächten schon bei der Keimung ihrer Samen, bei weniger geschwächten erst in deren unmittelbarer oder späterer Nachkommenschaft in Erscheinung. So wurde beispielsweise (siehe Tabelle II auf p. 398 u. 399) der Unterschied zwischen den vier F_1 -Individuen, die derselben Kapsel der ersten Freiland-ernte 1912 erwachsen, erst in F_4 recht auffällig, nachdem sich allerdings schon in F_3 Anzeichen von Differenzen bemerkbar gemacht hatten. Es seien im folgenden zunächst zur Vervollständigung des Bildes Fälle, bei denen die verschiedene innere Verfassung der Samen einer Kapsel schon bei diesen selbst und ein Fall, bei dem sie an der weiteren Entwicklung der Keimlinge zum Ausdruck kommt, vorgeführt.

Keimungsbeginn der Samen eines Individuums aus kräftiger Linie

(nach wöchentlicher Beobachtung in der Keimperiode 1917/18).

Ind. Nr. 285 (1917), unverzweigt, mit neun blühenden Nodien, 1. Blüte am 8. Juni, Selbstbestäubung entwicklungsgemäß.

- | | | |
|--|---|----|
| 1. Nod. (1 Blüte) 3 Samen; ¹ | | |
| es keimen am 11. Jänner: 1, am 18. Jänner: 1, zusammen 2 | | |
| 2. Nod. (2 Blüten) 10 Samen; es keimen | | |
| am 31. Dezember: 2, am 11. Jänner: 5, am 18. Jänner: 2, | › | 9 |
| 3. Nod. (2 Blüten) 11 Samen; es keimen | | |
| am 18. Dezember: 1, am 11. Jänner: 5, am 18. Jänner: 4, | › | 10 |
| 4. Nod. (2 Blüten) 12 Samen; es keimen am 31. Dezember: 3, | | |
| am 11. Jänner: 7, am 18. Jänner: 1, am 25. Jänner: 1, | › | 12 |
| 5. Nod. (2 Blüten) 9 Samen; es keimen | | |
| am 31. Dezember: 2, am 11. Jänner: 7, | › | 9 |
| 6. Nod. (1 Blüte) 3 Samen; es keimen | | |
| am 31. Dezember: 1, am 11. Jänner: 2, | › | 3 |
| 7. bis 9. Nod. die Blüten sind unfruchtbar. | | |

Von 48 Samen keimten 45

Keimungsbeginn der Samen eines Individuums aus einer geschwächten Seitenlinie.²

Ind. Nr. 134 (1917), unverzweigt, mit sieben blühenden Nodien, 1. Blüte am 12. Juni, Selbstbestäubung entwicklungsgemäß.

- | | | |
|--|---|---|
| 1. Nod. (1 Blüte) Pollen unwirksam | | |
| 2. Nod. (1 Blüte) 2 Samen; es keimen | | |
| am 11. Jänner: 1, am 25. Jänner: 1, zusammen 2 | | |
| 3. Nod. (1 Blüte) 4 Samen; es keimen | | |
| am 31. Dezember: 2, am 25. Jänner: 1, am 1. Februar: 1, | › | 4 |
| 4. Nod. (1 Blüte) 3 Samen; es keimen | | |
| am 25. Jänner: 1, am 1. Februar: 1, am 10. März: 1, | › | 3 |
| 5. Nod. (1 Blüte) 8 Samen; es keimen | | |
| am 11. Jänner: 2, am 18. Jänner: 3, am 25. Jänner: 3, | › | 8 |
| 6. Nod. (1 Blüte) 8 Samen; es keimen am 31. Dezember: 1, | | |
| am 18. Jänner: 3, am 25. Jänner: 1. am 1. Februar: 1, | | |
| am 8. Februar: 1, | › | 7 |
| 7. Nod. (1 Blüte) Pollen unwirksam | | |

Von 25 Samen keimten 24

¹ Die Blüte des 1. Nodiums ist sehr geschwächt, vgl. die Auseinandersetzung auf p. 413.

² Die Außenbedingungen waren sowohl für die Entwicklung der Mutterpflanze als auch für die Keimung der Samen dieselben.

Ein bei Erdkultur nicht wahrnehmbarer Unterschied der Samen bezieht sich auf das Datum ihres Keimungsbeginnes innerhalb einer Keimperiode. In dieser Beziehung zeigen sich Samen vollkräftiger Individuen ziemlich gleichwertig, während Samen geschwächter Individuen oft weit auseinandergehen, auch wenn sie derselben Kapsel entstammen. So im voranstehenden Beispiele.

Obwohl in beiden Fällen das Keimprozent ungefähr dasselbe ist, zeigt sich die Schwächung des Ind. Nr. 134 gegenüber 285 am späteren Keimungsbeginn vieler Samen und besonders am weiten Auseinanderliegen der Keimungsdaten (man beachte das 4. und 6. Nodium) der Samen einer Kapsel ganz offenkundig. Auch in dieser Beziehung läßt sich indes durch Herabsetzung der Samenproduktion Wandel schaffen genau so, wie es rücksichtlich der Erhöhung des allgemeinen Keimprozentes in einem früheren Abschnitte besprochen wurde.

Ind. Nr. 73 (1917) gehört der weiteren Verwandtschaft von 134 an, ist wie dieses unverzweigt, öffnet die erste Blüte am 12. Juni und hat gleichfalls sieben blühende Nodien, von denen jedoch Nodium 3 bis 7 der in Entwicklung begriffenen Blüten beraubt wurde. Das Ergebnis dieses Eingriffes rücksichtlich der Samenkeimung ist folgendes:

1. Nod. (2 Blüten) 7 Samen: es keimen am **27. November: 6**,
am 31. Dezember: 1,
2. Nod. (1 Blüte) 3 Samen: es keimen am 18. Dezember: 3.

Mit dem 27. November ist das früheste Keimungsdatum dieser Versuche erreicht.¹ Die Erhöhung der Keimkraft, die sich hier durch Erhöhung der Keimungsgeschwindigkeit offenbart, ist augenfällig.

Verspätet keimende Individuen bleiben in ihrer ganzen Entwicklung zurück; so erscheinen hin und wieder zwischen vollblühenden Exemplaren einer Kapseldeszendenz sogar noch im Mai verspätete Nachzügler über der Erde.

Die innere Verschiedenheit der Samen einer Kapsel muß sich aber nicht gleich bei der Keimung offenbaren, sondern

¹ Von abnorm frühen Keimungen wird später die Rede sein.

tritt oft erst während der Entwicklung der Keimpflanzen in Erscheinung. Auch hierfür ein Beispiel:

Von den 10 Samen des 11. Nodiums von Ind. Nr. 159 (1917) kräftiger Aszendenz keimten 8 am 31. Dezember 1917, 1 am 4. Jänner 1918, 1 Same in dieser Periode überhaupt nicht. 7 Keimlinge vom 31. Dezember wurden sofort nach der Revision aus der Keimschale in einen entsprechend vorbereiteten Topf mit zentraler Grasnarbe verpflanzt, was mit vielen anderen keimenden Samen anderer Herkunft, die uns hier nicht weiter beschäftigen sollen, in gleicher Weise geschah. Die Töpfe kamen ins ungeheizte und größtenteils frostfreie Südversuchshaus des Institutes, wo sich die Pflanzen, vor direkter Sonnenbestrahlung geschützt, bis zur Samenreife entwickelten. Von diesen sieben gleichen Bedingungen ausgesetzten Keimlingen annähernd gleichen Keimungsbeginnes erschienen 4 am 12. Februar 1918, 1 am 24. Februar und 2 sogar erst am 10. März über der Erde. Die weitere verschiedene Entwicklung ist aus Fig. 1, Tafel I ersichtlich, die eine am 31. März erfolgte photographische Aufnahme wiedergibt. Hierzu sei beiläufig noch folgendes bemerkt:

Jeder Beschauer der Kultur, der die Vorgeschichte der Pflanzen und die Tatsache nicht kennt, daß es sich um Geschwister handelt, wird versucht sein, die verschiedene Entwicklung ausschließlich auf die verschiedene Ernährung der Parasiten zurückzuführen. Die weitgehende Abhängigkeit der morphologischen Ausbildung dieser Pflanzen vom Grade der Ernährung ist ja aus Heinricher's umfangreichen Versuchen allgemein bekannt. In der Tat haben von den sieben Pflanzen nur fünf den Wirt erfaßt, die zwei kleinsten nicht; aber nicht, weil ihnen etwa durch die Konkurrenz der Geschwister die Möglichkeit hierzu genommen wurde, sondern weil sie den Wirt infolge ihrer geschwächten inneren Verfassung nicht auszunützen vermochten. Um diesen Tatbestand zu bekräftigen, habe ich die am gleichen Tage aufgenommenen Kulturen Fig. 2, Tafel I und Fig. 3, Tafel II beigefügt. Wir sehen in Fig. 2 vier auf annähernd gleicher Stufe wie die zwei kleinen Pflänzchen von Fig. 1 stehende Individuen anderer Herkunft, hier ohne Konkurrenz mit

kräftigeren Genossen bei gleich guter Entwicklung des Wirtes. Diese erscheinen gegenüber jenen übrigens noch geschwächer, wenn man bedenkt, daß sie die Überlebenden von sieben Keimlingen sind und nur ihrer zwei zur Blüte kamen. Ebenso zeigt Fig. 3 die verschiedene Entwicklung zweier Geschwister ohne Kampf um den nährenden Wirt.

Der Vollständigkeit halber soll noch das weitere Schicksal der sieben Geschwister in Fig. 1 kurz verzeichnet werden. I erblühte am 25. April, II am 3. Mai, III am 5. Mai, IV am 8. Mai (V wurde entfernt), VI am 23. Mai und VII am 25. Mai.¹ I lieferte 45 Samen aus 5 Nodien, II 18 Samen aus 2 Nodien, III 12 Samen aus 2 Nodien, IV 7 Samen aus 2 Nodien, VI 3 Samen aus 1 Kapsel, VII 3 Samen aus 2 Nodien.

Gilt für die innere Verschiedenheit der Samen einer Kapsel oder eines Nodiums, bei denen sich, wie wir eben sahen, die Verhältnisse des Individuums oder einer Individuen-Gruppe im Kleinen wiederholen, auch der Zusammenhang mit dem Zeitpunkt der Entstehung wie für das Samenmaterial des ganzen Individuums oder der ganzen Gruppe? — Denkbar ist der Zusammenhang immerhin. Wir können annehmen, daß von den Pollenschläuchen nicht alle gleichzeitig ihr Ziel erreichen, wobei individuelle Verschiedenheiten eine ebenso große Rolle spielen könnten wie die Tatsache, daß der Weg zu den einzelnen Samenknospen ein verschieden langer ist. Sind ja oft, rein äußerlich betrachtet, die der Griffelbasis genäherten Samen größer, also besser ernährt als die tiefer liegenden. Damit wäre aber noch nicht aufgeklärt, warum Samen höherer Nodien, für die im allgemeinen eine spätere Entstehung anzunehmen ist, oft innerlich kräftiger sind als Samen tieferer Nodien. Einen Ausweg böte die Annahme, daß der im unteren Nodium wirksame Pollen teilweise später Schläuche trieb, die Schläuche träger wuchsen und dementsprechend langsamer ihr Ziel erreichten als die

¹ Also genau um einen Monat gegenüber dem kräftigsten Nachkommen verspätet.

Schläuche des meist in einem Zeitabstande von 24 Stunden auf die Narben des höheren Nodiums gebrachten Staubes; hierbei könnte zudem die Länge des Griffels, die im Zeitpunkte der Pollenkeimung nicht bei allen Blüten dieselbe ist, eine gewisse Rolle spielen. Bei diesen Gedankengängen ist durchaus vorausgesetzt, daß jedem Individuum ein bestimmtes Maß phyletischer Potenz zu eigen ist, das sich in den erstentwickelten Nachkommen größtenteils erschöpft und an die späteren immer sparsamer verteilt wird. Der positive Effekt, der durch die Herabsetzung der Samenproduktion, sei es durch Reduktion in der Entwicklung des Individuums, sei es durch irgendwelche Verhinderung an stärkerer Samenbildung bei großen Exemplaren, ausnahmslos erzielbar ist, die korrelative Verschiebbarkeit der inneren Verfassung bei Samen tieferer und höherer Nodien, bei Samen der Haupt- und Nebenachsen bilden die tatsächliche Grundlage für diese Voraussetzung, die sich auch rücksichtlich der relativen Wertbestimmung von Samen eines bestimmten Nodiums, wie der oben mitgeteilte Versuch mit Ind. Nr. 73 gegenüber 134 zeigt, bewährt hat. Andererseits darf nicht außeracht bleiben, daß, wie immerlich — vgl. den auf p. 412 u. 413 mitgeteilten Versuch — die Leistung von Nodien verschiedenen Ranges doch nicht vollkommen wechselseitig ersetzbar ist. Bei größeren Individuen sind das unterste Nodium oder die zwei untersten und die Gipfelnodien der Hauptachse, die Nodien der Seitenachsen zweifellos in jeder Hinsicht schwächer. Deswegen dürfte es das Richtige sein, innerhalb des bestimmten Individualmaßes phyletischer Potenz, das mit bekannten Einschränkungen am Individuum nach oben und unten verschiebbar ist, zwar vom Individualmaße abhängige, aber doch untereinander verschiedene Nodialmaße anzunehmen, in welchen die während der Entwicklung des Individuums sich ändernden inneren Zustände zum Ausdruck kommen. So wird es ohneweiters verständlich, daß Samen eines höheren, also zeitlich späteren Nodiums wertvoller ausfallen können, als einzelne Samen tieferer, also zeitlich früherer Nodien. An einem Beispiel sei dies nochmals erläutert:

Ind. Nr. 350 (1917) ist eine große Pflanze aus geschwächter Linie; zwei Seitenzweigpaare, am Hauptsproß zehn blühende Nodien, erste Blüte am 17. Juni, letzte Blüte am 16. Juli. Die Seitenachsen lieferten 52 Samen, die — drei ausgenommen — vor der Keimung abstarben.

Nod.	Blüten	Bestäubt am	Samen	Es keimten	Zu- sam- men
1.	1	19. Juni mit Pollen des 1. Nod.	0	am 31. Dezember: 1; am 11. Jänner: 2	3
2.	2		3		
3.	2	21. Juni mit Pollen des 2. Nod.	0	am 31. Dezember: 3; am 11. Jänner: 3	6
4.	2		6		
5.	1	23. Juni mit Pollen des 4. Nod.	3	am 18. Jänner: 3	3
6.	2		11	am 18. Dezember: 4; am 31. Dezember: 3; am 11. Jänner: 3; am 25. Jänner: 1	11
7.	2		9	am 31. Dezember: 2; am 11. Jänner: 4; am 18. Jänner: 1; am 25. Jän- ner: 1; am 8. Februar: 1	
8.	2	26. Juni mit Pollen des 6. Nod.	13	am 31. Dezember: 5; am 11. Jänner: 5; am 18. Jänner: 3	13
9.	1	29. Juni mit Pollen des 10. Nod.	0	starben vor der Keimung ab.	
10.	2		8		

Die Blüten der ersten zwei Nodien sind im allgemeinen schwach, ihr Pollen ist wenig wirksam, der Pollen des 4. Nodiums ist gut, das 5. Nodium aber jedenfalls in den Samenanlagen noch schwach, im 6. Nodium erreicht das Individuum die Fähigkeit stärkerer Samenproduktion, seine Samen zeigen, soweit sich dies aus der Keimkraft erschließen läßt — streng bewiesen würde es erst in der weiteren Nachkommenschaft —, auch die stärkste phyletische Potenz. In dieser Beziehung zeigen sich die gleichzeitig bestäubten Blüten des 7. Nodiums bedeutend schwächer, wie wir annehmen, infolge der stärkeren Inanspruchnahme des verfügbaren Maßes durch das vorhergehende Nodium. Das drei Tage nachher mit Pollen des kräftigen 6. Nodiums sehr wirksam bestäubte 8. Nodium erweist sich wieder keimkräftiger, erschöpft aber zugleich das gesamte Individualmaß phyletischer Potenz; denn weder die schönen Blüten des 10. Nodiums

— das 9. ist wieder im allgemeinen schwächer — noch die zwölf Blüten an den zwei Seitenachsenpaaren liefern lebensfähige Samen.

Eingehende Versuche müßten die genaueren Beziehungen zwischen dem Individualmaß und den Nodialmaßen erst aufdecken. Ich denke mir solche ausführbar, indem die Blüten nicht entwicklungsgemäß wie bisher zumeist, sondern in verschiedenster, auch in umgekehrter Folge, Gruppen von Nodien verschiedenen Ranges gleichzeitig, die Blüten eines Nodiums zu verschiedenen Zeiten bestäubt und indem zwischen den Bestäubungen Pausen verschiedener Dauer eingeschaltet werden. Da die Blüten ziemlich langlebig sind — nach meinen Beobachtungen halten sich die Blüten je nach dem Wetter 10 bis 13 Tage — sind solche Versuche innerhalb gewisser Grenzen möglich, wobei die Hauptschwierigkeit die Verhinderung von Autogamie und die Erhaltung annähernd gleicher äußerer Verhältnisse bilden dürfte.

II. Teil.

Der Keimungsrhythmus von *Alectorolophus hirsutus* und über Versuche, ihn zu beeinflussen.

Der normale Entwicklungsgang der Pflanze. Einfluß der Temperatur auf die Keimung.

Im Vorhergehenden wurden Untersuchungen mitgeteilt, die sich zum Ziele gesetzt hatten, die höchst unregelmäßigen Keimungserfolge roher Aussaaten der Pflanze aufzuklären. Sie führten zur Erkenntnis, daß der häufige Keimverzug über ein Jahr und die noch häufigere Keimungsunfähigkeit morphologisch und stofflich einwandfreier Samen mit der äußerlich, besonders in den vegetativen Funktionen zunächst nicht erkennbaren Schwächung der Individuen in ihrer phyletischen Potenz zusammenhänge, mit welchem Ausdrucke die Fähigkeit des Individuums bezeichnet sei, sich in den zukünftigen Generationen lebens- und fortpflanzungsfähig zu erhalten. Ganz unberücksichtigt blieb bei diesen Untersuchungen die Frage des Keimungsrhythmus. Es ist eine bekannte Tatsache, daß die Samen von *Alectorolophus*

sowie vieler anderer Pflanzen¹ nur zu einer bestimmten Zeit des Jahres nach einer bestimmten Ruheperiode keimen, zu einer Zeit, die auch von den Nachzüglern im folgenden Jahre streng eingehalten wird. Versuche, diese Rhythmik zu stören und hierdurch Einblick in die Abhängigkeitsverhältnisse der Keimung von äußeren Faktoren zu gewinnen, wurden bisher nur von Heinriher nebenbei ausgeführt.² Sie hatten keinen Erfolg. Über eigene Versuche in dieser Richtung, die neben den im Vorhergehenden mitgeteilten einhergingen, sei hier und in einer folgenden Abhandlung berichtet. Auch sie führten bisher nicht zu irgendwelcher Änderung der Ruheperiode, verschafften mir aber einen genaueren Einblick in die Keimungsrhythmik und gewisse Keimungsbedingungen und brachten zudem Beziehungen zu dem Probleme des vorhergehenden Abschnittes.

Die normale Entwicklung der Pflanze und ihrer Samen ist in unserem Klima die folgende: Die Blüte beginnt anfangs Mai, erreicht zwischen dem 20. und 31. Mai ihren Höhepunkt und erstreckt sich bis Ende Juli.³ An der späten Blüte beteiligen sich Nachzügler infolge innerer Schwächung, vorzüglich aber Seitenachsen 1. und 2. Ordnung vegetativ kräftiger Individuen. Die einzelne Blüte kann sich in unbefruchtetem Zustande, wie schon einmal erwähnt, 10 bis 13 Tage halten. Ist Bestäubung erfolgt, so machen sich am Griffel schon nach 24 Stunden Veränderungen bemerkbar, die Corolle zeigt nach 2 Tagen Erscheinungen der Postfloration. Nach weiteren 2 Tagen wird die Schwellung des Fruchtknotens deutlich. Das Öffnen der Kapsel beginnt mit ziemlicher Konstanz 22 Tage nach der Bestäubung. Auf den Verlauf der Öffnung und der Loslösung der Samen von der Placenta hat Temperatur und Feuchtigkeit einen begreiflichen Einfluß. Die Reife der ersten Früchte tritt anfangs Juni ein, der Großteil reift zwischen 16. und 20. Juni, in stark abfallender Zahl können Kapseln bis Mitte August geerntet werden.

Die früheste Keimung der Samen ist Ende November desselben Jahres,⁴ die höchste Zahl wird anfangs Jänner erreicht; hierauf fällt die

¹ Näheres hierüber in W. Kinzel's Buch Frost und Licht.

² In »Die grünen Halbschmarotzer V.« (*Melampyrum*) berichtet Heinriher auf p. 285, Fußnote 1 von beiläufigen Versuchen mit Samen von *Al. subalpinus*, die sich zum Ziele gesetzt hatten, durch Einwirkung von Frost die Samen vorzeitig — also noch im Jahre der Reife — zur Keimung zu bringen.

³ In Getreideäckern des Böhmerwaldes traf ich den Parasiten noch Mitte August blühend an.

⁴ Das auf Grund von Versuchen in Erde mitgeteilte Resultat Heinriher's (Die grünen Halbschmarotzer II, p. 414) »Die Keimzeit für *Alectorolophus*

Zahl rasch, Nachkeimungen sind bis in den April hinein möglich. Nach erfolgter positiv geotropischer Streckung des Hypokotyls konzentriert sich zunächst das ganze Wachstum auf die Wurzel. Wie an Kulturen im feuchten Raume und in erdgefüllten Gefäßen mit Glaswänden beobachtet werden konnte, strebt die Hauptwurzel, nur wenig durch tiefe, dem Gefrierpunkte nahe Temperaturgrade im Wachstum verzögert, in die Tiefe und verzweigt sich reichlich, so daß das Wurzelsystem noch vor dem Hervorbrechen der Plumula aus dem Boden als ausgestaltet gelten kann; Haustorien werden indes nicht gebildet. Im Stadium rein unterirdischen Wachstums ist die Pflanze, den klimatischen Verhältnissen entsprechend, sehr frostbeständig. Die Bildung von Bodeneis, Eiskristalle an den Wurzeln im feuchten Raume werden von Individuen guter Konstitution ohne Schaden ertragen. Anders verhalten sich Schwächlinge, wovon bei anderer Gelegenheit gesprochen werden wird. Der Zeitpunkt der negativ geotropischen Streckung des Hypokotyls, die im Verhältnis zum bisherigen, durch Frost unterbrochenen Wachstum ziemlich plötzlich erfolgt und hierdurch den Keimling rasch ans Tageslicht schafft, ist vor allem vom Charakter des Frühlings abhängig. Unter günstigen Verhältnissen, wie sie beispielsweise 1916 herrschten, erschienen die ersten Keimpflanzen schon Mitte Februar; die Erdtemperatur betrug zu dieser Zeit unter dem Einflusse der klaren Föhnstage $+6^{\circ}$. Das frostreiche Frühjahr des folgenden Jahres verzögerte die Streckung um einen ganzen Monat; im Freilande wurden die ersten Keimlinge am 24. März, in meinen Kulturen am 27. März gesehen. Die größte Zahl der Keimlinge erscheint durchschnittlich (Beobachtungen von 1913 bis 1918) zwischen 1. und 15. März, also ungefähr 2 Monate nach der Keimung. Nachzügler können bis zum Mai festgestellt werden. Es folgt nun eine ungefähr einen Monat — also durchschnittlich bis Mitte April — andauernde Periode, während welcher die Pflanze autotroph lebt.¹ Die Sproßknospe entfaltet sich, neue Blätter werden entwickelt, alles bleibt aber relativ klein und dicht beisammen. Die Sachlage ändert sich sodann mit einem Male; die Blätter vergrößern sich zusehends, die Streckung der Achse setzt ein: Die Pflanze hat mit ihren Haustorien Wirtwurzeln erfaßt und steht offenbar unter dem Einflusse ihres Druckes. Auf Grund dieser, oft schon innerhalb 24 Stunden, wenigstens in ihren Anfängen, an den Pflänzchen beobachtbaren Veränderung scheint die Entwicklung der Haustorien ziemlich rasch und an mehreren Wurzeln gleichzeitig vor sich zu gehen. Direkte Beobachtungen dieses Vorganges fehlen uns noch. Nach Ablauf eines weiteren Monates — Mitte Mai — ist die Pflanze blühreif.

ist zusammenfallend mit dem Frühlingsanfang« bezieht sich demnach nicht auf die eigentliche Keimung, sondern auf das Hervorbrechen der Plumula aus dem Boden.

¹ Also wesentlich anders als gewisse, gerade in der ersten Jugend anscheinend schon sehr anspruchsvolle *Melampyrum*-Arten. Vgl. Heinricher Die grünen Halbsehmarotzer V. p. 372.

Überblicken wir nun den geschilderten Lebensgang unserer hapaxanthischen Art, so nehmen wir im Verlaufe des Jahres zwei ungleiche Ruheperioden wahr: Die eine von der Loslösung der Samen bis zur Keimung im Spätherbste oder Winter, durchschnittlich 5 Monate andauernd, deren Charakter uns noch beschäftigen wird; die zweite irgendwann während des unterirdischen Lebens im Winter und Vorfrühling. Diese ist durch Frost erzwungen und kann jederzeit mit dem Steigen der Temperatur Unterbrechungen erfahren. Daß dem so ist, ergibt sich nicht nur aus den oben mitgeteilten Daten des Erscheinens der Pflänzchen über der Erde, sondern zudem aus Kulturversuchen im frostfreien Kalthause. Hier erschienen die ersten Pflänzchen schon anfangs Februar (erste Beobachtung am 1. Februar), benötigten also bei ununterbrochenem Wachstum zur Vollendung des Wurzelapparates seit der Keimung (anfangs Jänner) nicht ganz einen Monat. Dem gegenüber den Freilandsverhältnissen weit höheren Temperaturmittel entsprechend verlief auch die weitere Entwicklung der Pflanzen etwas rascher. Im Kalthause blühte *Alectorolophus hirsutus* schon um den 22. April, gegenüber dem Freilande ein Vorsprung eines Monats. Die Samen wurden dementsprechend zwischen 16. und 25. Mai reif.

Eine eingehendere Betrachtung sei noch der Keimung gewidmet. Ihre Beobachtung erfolgte in Petrischalen, die mit gereinigtem, aber nicht sterilem Flußsand gefüllt waren, zum Teil auch bei nebenlaufenden Versuchen in erdgefüllten Gefäßen mit Glaswand — den bekannten Apparaten zur Verfolgung des Wurzelwachstums. Um die äußeren Faktoren möglichst konstant und für alle Samen gleichmäßig zu erhalten, kamen die Samen unmittelbar nach der jeweiligen Ernte ins Keimbett, das für alle Schalen mit gleich feuchtem Sande hergestellt wurde und auch in der Folgezeit überall gleich feucht erhalten wurde. Die Schalen gelangten hierauf in Dunkelkasten des Zimmers für konstante Temperatur, wo sie bis in den Frühsommer des folgenden Jahres oder nach Bedarf noch länger verblieben. Leider gestatteten die durch den Krieg geschaffenen Ver-

hältnisse die Heizung des Zimmers nicht, so daß eine vollkommen gleiche Temperatur durch die ganze Beobachtungszeit nicht erzielt werden konnte. Immerhin herrschte gerade während der Keimperiode im Winter eine ziemlich gleichmäßige Temperatur (3 bis 8°) und andere Versuche zeigten, daß die während der wärmeren Jahreszeit in den Dunkelkasten herrschende Temperatur, die 15° selbst im Hochsommer nicht überschritt, kein Hindernis für das Keimen der *Alectorolophus*-Samen ist. Die Lage des Zimmers — nordseitig und größtenteils unter dem Erdboden — verhindert Temperaturschwankungen während des Tages fast vollkommen. Abfall und Zunahme innerhalb der angegebenen Grenzen verlaufen demnach ganz allmählich durch Wochen und Monate und kommen keinesfalls als Keimungsreize in Betracht.

Im folgenden seien die Keimungen einer Versuchsreihe des Jahres 1917/1918 auf Grund wöchentlicher Kontrolle mitgeteilt. Es handelt sich um Samen ausgewählter Individuen bekannter Aszendenz, die bis zum 16. Juli geerntet wurden. Was nach diesem Zeitpunkte reifte — einzelne Gipfelkapseln und späte Kapseln von Seitenachsen — erwies sich trotz tadellosen Aussehens als stark geschwächt. Von 903, bis zum 16. Juli geernteten Samen keimten 712, also 78·8%; von den nach dem 16. Juli gewonnenen 418 Samen bloß 45, also 10·8%; nur 16 Samen hielten sich bis zum nächsten Jahre lebend, 357 starben ab.

Von den 712 Keimungen erfolgten:

Bis zum 27. November	1	Bis zum 21. Jänner	69
» » 4. Dezember	8 ¹	» » 28. »	26
» » 11. »	2	» » 4. Februar	11
» » 18. »	64	» » 11. »	4
» » 31. »	124	» » 18. »	2
» » 7. Jänner	249	» » 25. »	1
» » 14. »	149	» » 5. März	1

Am 7. April ein Nachzügler.

Auf ein rechtwinkliges Koordinatensystem bezogen, geben die Keimzahlen die in nachstehender Fig. 1 dargestellte Kurve.

¹ Es sind stets die neu hinzukommenden Keimungen angegeben.

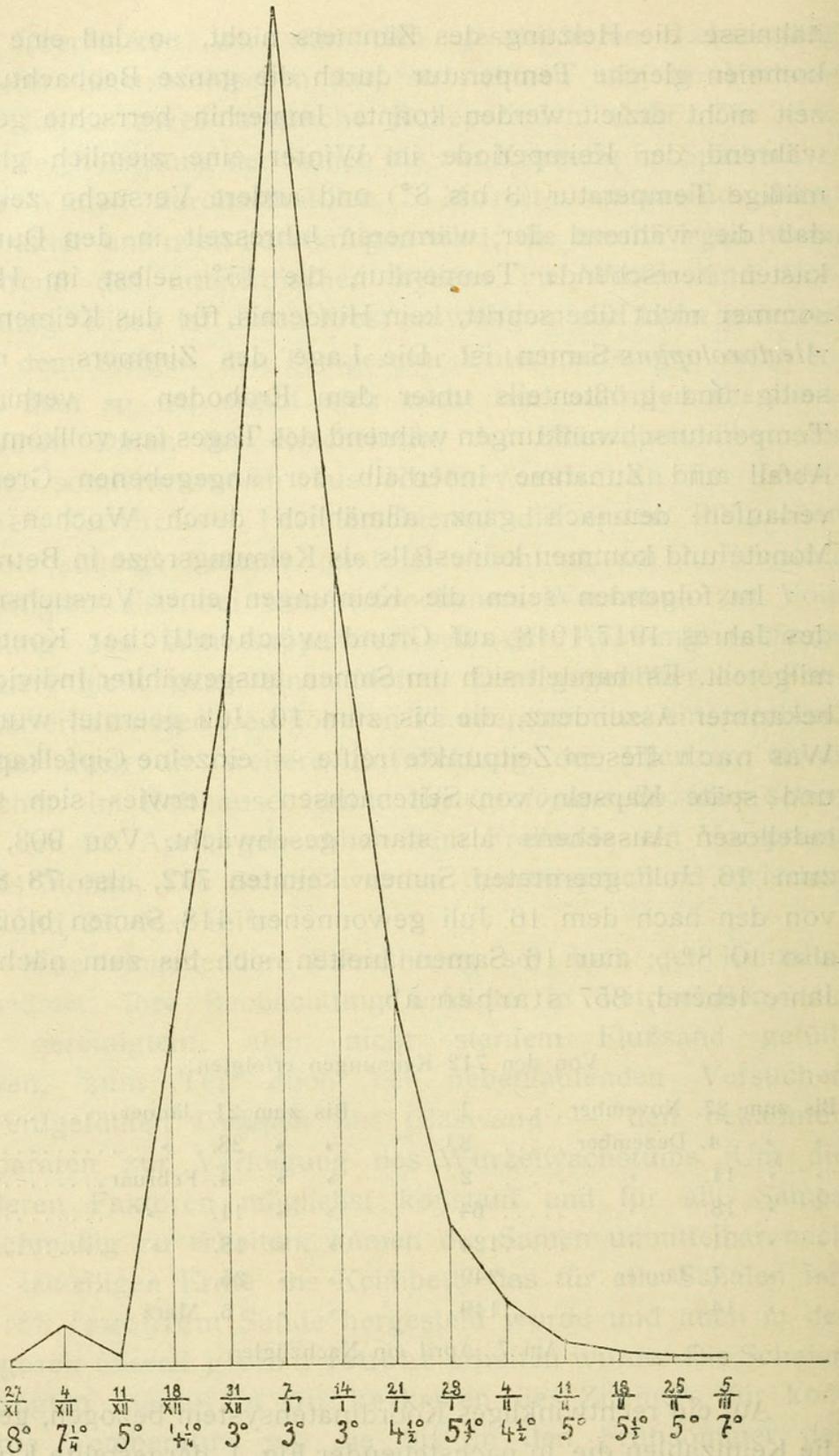


Fig. 1.

Frequenzkurve der Samenkeimung während der Keimperiode des *Alectrotophus hirsutus*; auf Grund der ausgewählten Individuen. Unter dem Datum die Temperatur des Versuchsraumes.

Sie gibt nicht nur den Charakter der Keimungsverhältnisse bei gleichbleibenden Außenbedingungen,¹ sondern auch den inneren Wert des Materials wieder. Wenn wir vom Anfang und vom Ende zunächst absehen, kann die Kurve als streng symmetrisch gelten. In dieser Form kann sie jedoch nur auf Grund ausgewählter Individuen erscheinen und die Wandlungen, die sie bei Darstellung der Keimverhältnisse irgendeiner Freilandpopulation erfahren müßte, sind auf Grund der Darlegung im vorhergehenden Abschnitte ohneweiters feststellbar. Zunächst wäre die Kurve, den kleineren Keimzahlen entsprechend, in jedem Falle viel weniger steil und niemals symmetrisch. Der absteigende Ast fielen gegenüber dem aufsteigenden allmählicher ab und erstreckte sich viel weiter gegen das Frühjahr als Ausdruck der größeren Zahl später Keimungen, die, wie bekannt, mit dem Vorhandensein vieler innerlich geschwächerter Individuen der Population zusammenhängt.

Die Keimungskurve aufeinanderfolgender Generationen kann nicht konstant sein. Annähernd konstant wäre sie dann denkbar, wenn im Freilande in aufeinanderfolgenden Jahren der Gesamtkomplex äußerer Faktoren, der an anderer Stelle eine eingehendere Besprechung erfahren wird, in gleicher Richtung selektiv wirkte. Ganz ausgeschlossen hingegen ist die Konstanz der Kurve bei reinen Linien, die nach unseren Erfahrungen Jahr für Jahr geschwächte Seitenlinien abgeben, was sich in einer zunehmenden Verflachung der Kurve und Ausdehnung ihres rechten Astes offenbaren müßte. Die Kurve in Fig. 1 ist daher nur bei alljährlicher Auswahl des Frühesten vom Besten, durch peinliche Selektion erzielbar und hat demnach mit den der Form nach gleichen, die erbliche Konstanz der Variationsweite in reinen Linien darstellenden Kurven keinen Zusammenhang. Es ist klar, daß man bei einer noch besser geglückten Selektion der Symmetrie näher kommen könnte als in unserer Darstellung.

¹ Die leider nicht vermeidbare allmähliche Ab- und Zunahme der Temperatur innerhalb der oben mitgeteilten Grenzen ist aus der unter jedem Datum verzeichneten Gradzahl ersichtlich.

Noch etwas über den Anfang der Kurve. Wir sehen hier gleichsam einen kleinen Vorgipfel. Ein bestimmter bescheidener Prozentsatz von Samen erweist sich hierdurch gegenüber dem Gros als besonders keimkräftig. Womit dies zusammenhängt, vermag ich nicht anzugeben, da die Daten über die Herkunft dieser Samen in meinen Aufzeichnungen keine Gesetzmäßigkeit erkennen lassen. Mit Rücksicht auf Verhältnisse bei verwandten Gattungen ist die Sache gleichwohl bemerkenswert. Wie bekannt,¹ können schon im Herbste beispielsweise Keimlinge von *Melanpyrum* im Freien angetroffen werden. Wir sehen, daß dies auch bei *Alectorolophus* noch möglich ist, wenn es die klimatischen Verhältnisse im Dezember gestatten. Nach den Versuchen im Kalt- hause benötigt *Alectorolophus*, wenn das Wachstum durch Frost nicht unterbrochen wird, zur Vollendung seiner unterirdischen Entwicklung nicht ganz einen Monat und so müßten demnach bei einem schönen, lang andauernden Spätherbste gegen Weihnachten einzelne Keimpflanzen zu finden sein, die allerdings den Jännerfrösten nicht gewachsen wären.

Wie schon bemerkt, war es nicht möglich, die Temperaturverhältnisse im Versuchsraum die ganze Lebenszeit des Samens hindurch konstant zu erhalten. Aus den Angaben, die in Fig. 1 unter dem jeweiligen Keimungsdatum zu finden sind, sehen wir zwar, daß gerade während der Periode der Keimung annähernde Konstanz herrschte, ja sogar völlige Konstanz (3°) zur Zeit der stärksten Keimung, es steht jedoch noch die Frage offen, ob der Beginn der Keimung mit der allmählichen Abnahme der Temperatur zusammenhänge, die strenge Periodizität also eine Folge des Temperaturwechsels sei. Zur Beantwortung dieser Frage verblieb kein anderes Mittel als Versuche, die Temperaturgrenzen, innerhalb welcher überhaupt Keimung möglich ist, zu bestimmen. Zunächst sei bemerkt, daß bei einer Temperatur von 15° , der höchsten, die im Raume überhaupt herrschte, Keimung erfolgt, hierin demnach kein Hindernis für eine sommerliche Keimung zu erblicken ist. Bei Versuchen mit später Aussaat

¹ Heinricher, Die grünen Halbschmarotzer V, p. 283.

(April), die in einer folgenden Arbeit behandelt werden, und zwar mit Samen, die sich seit der Ernte im temperierten Arbeitszimmer befanden, erfolgten Keimungen noch im Monat Mai, da der Versuchsraum in allmählicher Temperaturzunahme 15° erreicht hatte, eine Temperatur, die mit geringfügigen Schwankungen bis Mitte September erhalten blieb. Aber auch während der normalen winterlichen Keimperiode wurden im Kalthause bei einer mittleren Temperatur von 10° der inneren Verfassung des Materials entsprechende Keimungen erzielt. Es ist somit eine Beeinflussung der Keimperiode durch die Temperaturabnahme innerhalb der Grenzen, wie sie der Versuchsraum geboten, kaum in Betracht zu ziehen.

Versuche, den Samen von *Alectorolophus* während seiner winterlichen Keimperiode im Zimmer bei einer mittleren Temperatur von 18° , im Warmhause (Farnquartier) bei einer mittleren Temperatur von 22° oder gar im Vermehrungshause bei einer mittleren Temperatur von 27.5° zur Keimung zu bringen, scheiterten indes, selbst bei gutem Materiale. Ein Beispiel: Von 36 Samen gleichwertiger Nodien zweier Individuen guter Aszendenz wurden in drei Gefäßen mit Gartenerde je zwölf Samen angebaut. Ein Gefäß kam ins Arbeitszimmer, eines ins Warmhaus, eines ins Kalthaus. Nur hier erschienen Keimlinge, und zwar vom 1. bis 27. Februar. Die Untersuchung der Erde ergab beim Zimmerversuch 9 gute, 3 abgestorbene Samen, beim Warmhausversuch 7 gute, 5 abgestorbene Samen. Nach allem dürfte die obere Temperaturgrenze für die Keimung der *Alectorolophus*-Samen zwischen 15° und 18° liegen.

Etwas genauer konnte das Minimum ermittelt werden. Dies liegt um 0° . In den Petrischalen, die während des Winters 1916/1917 im ungeheizten Nordversuchshause untergebracht waren, keimten die Samen bei Temperaturen zwischen 0° und 3° ganz regelmäßig; am 22. Jänner begann eine strenge Frostperiode, die Temperatur des Hauses schwankte zwischen -5° und -1° ; in den Schalen bildete sich Eis. Wie mit einem Schlage setzte die Keimung aus, um erst am 7. Februar, da im Hause Temperaturen zwischen -2°

und $+2^{\circ}$ herrschten und das Eis in den Schalen auftaute, allmählich wieder zu beginnen.

Es wird nach Wiederkehr geordneter Verhältnisse notwendig sein, mit besseren Methoden die Kardinalpunkte für die Keimung zu bestimmen, wobei auf Grund der Möglichkeit, mit Material sehr weitgehend übereinstimmender innerer Verfassung zu arbeiten, einwandfreie Resultate zu erwarten sind. Für die uns hier interessierende Frage genügen indessen die bisherigen Ergebnisse. Sie haben gezeigt, daß innerhalb der im Raume der Hauptversuche herrschenden Temperaturgrenzen (3° bis 15°) Keimung jederzeit erfolgen könnte, wenn die Samen ihren inneren Verhältnissen nach jederzeit keimungsfähig wären. Die für die Nachkommen von Individuen ungeschwächter phyletischer Potenz, die durchwegs im Herbst und Winter nach einer ungefähr 5 bis 6 Monate andauernden Ruhe zur Keimung schreiten, näher geschilderte Periode gilt auch für die geschwächten Spätkeimer des folgenden Jahres.

Aus den eben mitgeteilten Versuchen ergibt sich schließlich, daß zwei, besonders in letzter Zeit viel besprochene Faktoren bei der Keimung von *Alectorolophus* nicht in Betracht kommen: Licht und Frost. Das — beim herangezogenen Beispiele — für unsere Pflanze gewiß sehr gute Keimungsergebnis von 78.8% wurde ohne Mitwirkung des Lichtes und Frostes erreicht. Diese Feststellung ist notwendig, da Kinzel¹ den Schmarotzer als Frostkeimer bezeichnet und auf Grund seiner Erfahrungen dem Lichte eine frostersetzende Wirkung zuschreibt. Generell stimmt dies gewiß nicht; inwieweit eine Keimungsförderung durch Frost oder Licht an Samen roher Freilandsernten zur Beobachtung gelangen kann, wird an anderer Stelle besprochen werden.

Bemerkung.

Die Versuche über den Einfluß des Quellungszeitpunktes, über den Einfluß von Treibmitteln und des Lichtes und die sich daran knüpfenden theoretischen Erörterungen über den Charakter der Samenruhe unserer Pflanze werden in einer folgenden Abhandlung mit-

¹ Vgl. die Angabe im einleitenden Kapitel der Arbeit.

geteilt. Hier seien zum Verständnisse gewisser Hinweise in den folgenden Kapiteln die hauptsächlichsten Ergebnisse kurz verzeichnet:

1. Vom Reifemonat Juni bis November ist der Zeitpunkt des Anbaues von keinem Einfluß auf den Zeitpunkt der Keimung; von Dezember ab setzt die Keimung ziemlich gesetzmäßig einen Monat nach dem Anbau (Liegezeit) ein. Die Keimfähigkeit erhält sich durch zwei Monate (Dezember, Jänner) auf der Höhe und klingt rasch gegen den April ab; darüber hinaus wird der keimfähige Zustand erst wieder im Spätherbste erreicht.

2. Weder Licht noch Warmbad oder Ätherisierung haben auf den strengen Keimungsrythmus der Samen einen Einfluß. Ätherisierung zur Zeit der Keimfähigkeit wirkt phyletisch selektiv.

3. Geschwächte Samen (Nachkommen von Individuen oder aus Nodien kleiner phyletischer Potenz) werden durch das Licht in der Keimung auffallend gefördert. Das Licht ist ausschließlich in der Periode vor Erreichung der Keimfähigkeit wirksam, wobei sich seine Einwirkung auf den letzten Abschnitt dieser Periode (Oktober) beschränken kann.

4. Die ungefähr fünf Monate andauernde Sommerruhe der Samen wird als spezifisch bezeichnet: Sie ist ein erbliches, zum Charakter der Pflanze gehöriges Merkmal. Die von äußeren Faktoren weitgehend unabhängig erkannte Samenruhe und die Einschränkung der Art in ihrer Vollkraft auf früh angelegte Keime der frühesten Individuen begründen gemeinsam den Saisoncharakter der im übrigen außerordentlich anpassungsfähigen Pflanze.

III. Teil.

Über Abweichungen von der normalen Gestaltung und vom festen Keimungsrythmus.

Die in den folgenden Kapiteln zur Behandlung gelangenden Bildungsabweichungen schließen alle Fälle aus, deren Zusammenhang mit dem Grade der Ernährung im weitesten Sinne des Wortes offenkundig ist. Daß die ungemein plastischen Arten der grünen Rhinanthoideen besonders rücksichtlich der Wuchsform, der Beblätterung und der Verzweigung in hohem Maße von der Ernährung abhängig sind, derart, daß die zur Artdiagnose herangezogenen Merkmale, die sich auf diese morphologischen Verhältnisse beziehen, strenge genommen sicher nicht in allen Fällen hierzu geeignet sind, geht aus Heinricher's bekannten Studien über diesen Gegenstand hervor.¹ Dem hier dargelegten und in reichem Maße bildlich dargestellten Material läßt sich Neues kaum hinzufügen. Anders liegt die Sache für Abweichungen, die sich als von der

¹ E. Heinricher, Die grünen Halbschmarotzer II, p. 434 ff., IV, p. 287 ff., V, p. 353; hierzu die polemische Schrift: Kritisches zur Systematik der Gattung *Alectorolophus*. Jahrb. f. wiss. Bot. 38, 1903, p. 667.

Ernährung völlig oder mindestens weitgehend unabhängig erwiesen haben. Nur von diesen, also nicht von fluktuierender oder individueller Variabilität oder, wie heute auch gesagt wird, von Modifikationen ist im folgenden die Rede.

1. *Alectorolophus hirsutus* ist am Standorte der Freiland- ernten heterozygotisch.

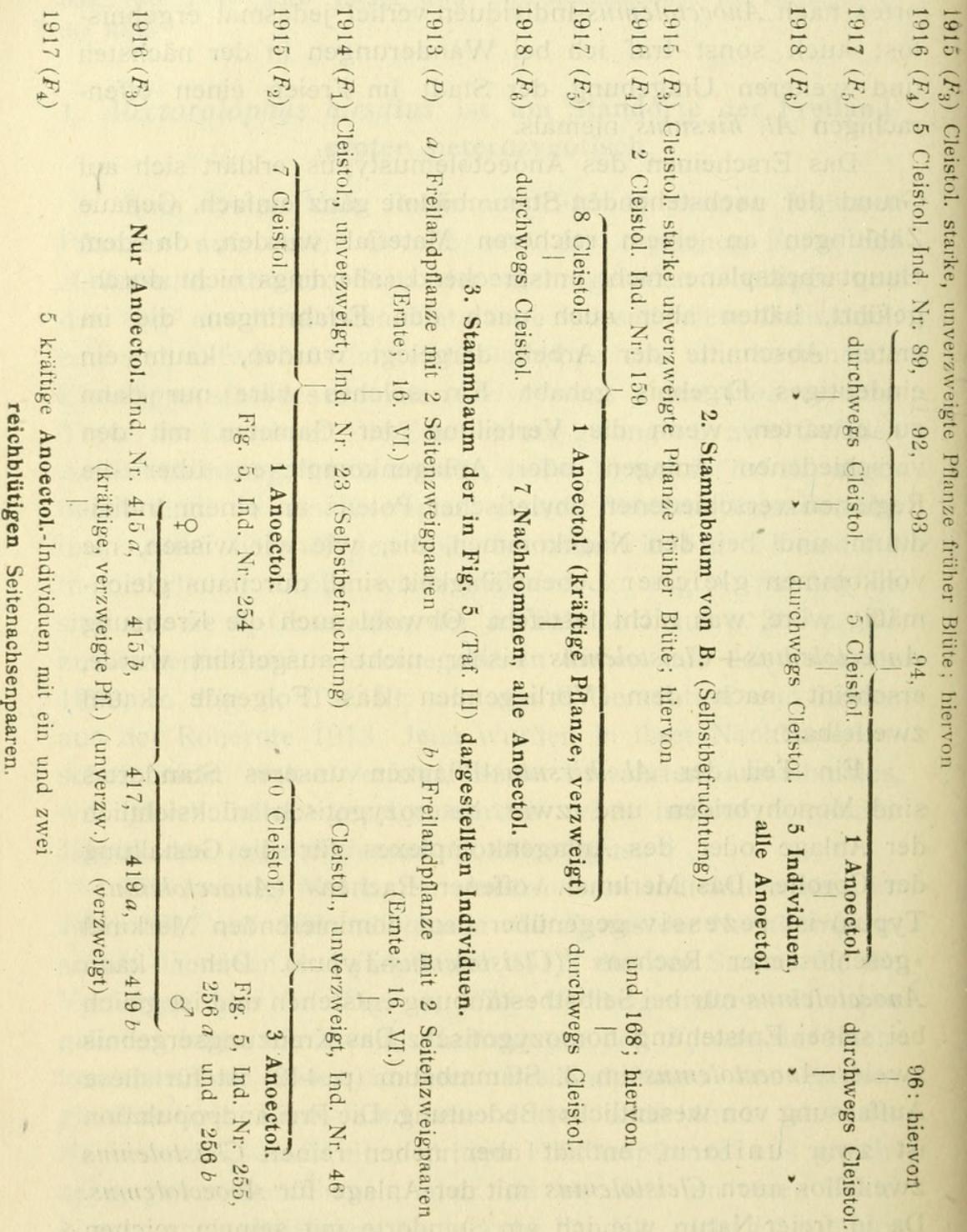
Zum ersten Male fielen mir 1915 in meinen Kulturen Pflanzen auf, deren Corolle von der typischen Form des *A. hirsutus* abwich. Statt der mehr geraden Oberlippe und der eng anschließenden Unterlippe wiesen diese Individuen eine sich aufwärts krümmende Oberlippe und eine abstehende Unterlippe, statt des normalen *Cleistolemus* — den *Anoectolemus*-Typus der Krone auf. Die Erscheinung gelangte in zwei Gefäßen zur Beobachtung, die in den Fig. 4 (Taf. II) und 5 (Taf. III) abgebildet sind. Je ein Exemplar, dessen Beblätterungsanomalie uns später beschäftigen soll, ist zudem in Fig. 4*b* und 5*b* in natürlicher Größe wiedergegeben. In Fig. 4 handelt es sich um die F_3 -Generation der in Tabelle I auf p. 390 u. 391 zusammenfassend wiedergegebenen Linien aus der Rohernte 1912, in Fig. 5, Taf. III, um die F_2 -Generation von Linien aus der Rohernte 1913. Jene wurden in ihrer Nachkommenschaft nicht weiter verfolgt, diese bewahrten ausnahmslos, wie gleich näher gezeigt werden wird, in den folgenden Jahren den angenommenen Corollentypus.

Ein zweites Mal traten *Anoectolemus*-Individuen neu im Jahre 1917 auf: Ein Individuum von F_5 aus der Nachkommenschaft derselben Freilandpflanze 1912, die den Samen für die Vorfahren der in Fig. 4, Taf. II dargestellten Pflanzen geliefert hatte, ein zweites Individuum von F_5 aus der Nachkommenschaft einer anderen Freilandpflanze aus Samen gleichzeitiger Ernte und ein drittes Individuum aus der Nachkommenschaft einer dritten Freilandpflanze aus gleichzeitig geerntetem Samen, aber, da es sich um einen Nachkeimer mit zweijähriger Samenruhe handelt, nicht F_5 , sondern noch F_4 angehörig. Dieses lieferte, seiner Keimung entsprechend, keine lebensfähige Nachkommenschaft, jene hielten sich in F_6 (1918) konstant und sollen kurz als A und B

bezeichnet werden. Meine, von 1915 angefangen, alljährlich vorgenommene gründliche Durchsuchung des Freilandstandortes nach *Anoectolemus*-Individuen verlief jedesmal ergebnislos; auch sonst traf ich bei Wanderungen in der nächsten und weiteren Umgebung der Stadt im Freien einen offenen *Al. hirsutus* niemals.

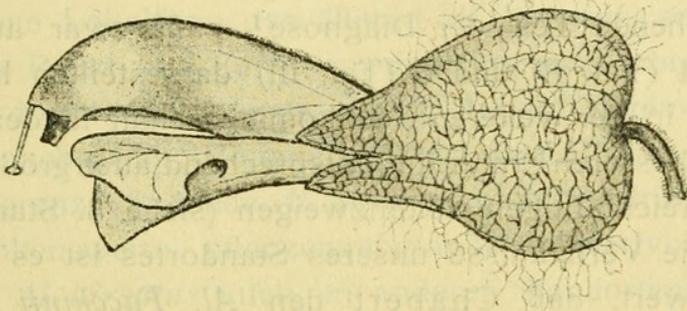
Das Erscheinen des *Anoectolemustypus* erklärt sich auf Grund der nachstehenden Stammbäume ganz einfach. Genaue Zählungen an einem reicheren Material wurden, da dem Hauptarbeitsplane nicht entsprechend, allerdings nicht durchgeführt, hätten aber auch nach den Erfahrungen, die im ersten Abschnitte der Arbeit dargelegt wurden, kaum ein eindeutiges Ergebnis gehabt. Ein solches wäre nur dann zu erwarten, wenn die Verteilung der Gameten mit den verschiedenen Anlagen oder Anlagenkomplexen über die Regionen verschiedener phyletischer Potenz an einem Individuum und bei den Nachkommen, die, wie wir wissen, nie vollkommen gleicher Lebensfähigkeit sind, durchaus gleichmäßig wäre, was nicht feststeht. Obwohl auch die Kreuzung *Anoectolemus*+*Cleistolemus* bisher nicht ausgeführt wurde, erscheint nach dem Vorliegenden das Folgende kaum zweifelhaft:

Ein Teil der *Al. hirsutus*-Pflanzen unseres Standortes sind Monohybriden und zwar heterozygotisch rücksichtlich der Anlage oder des Anlagenkomplexes für die Gestaltung der Corolle. Das Merkmal »offener Rachen« (*Anoectolemus*-Typus) ist rezessiv gegenüber dem dominierenden Merkmal »geschlossener Rachen« (*Cleistolemus*-Typus). Daher kann *Anoectolemus* nur bei Selbstbestäubung entstehen und ist gleich bei seiner Entstehung homozygotisch. Das Kreuzungsergebnis zweier *Anoectolemus* im 3. Stammbaum (p. 442) ist für diese Auffassung von wesentlicher Bedeutung. Die Freilandpopulation ist zwar uniform, enthält aber neben reinen *Cleistolemus* zweifellos auch *Cleistolemus* mit der Anlage für *Anoectolemus*. Da in freier Natur, wie ich am Standorte mit seinem reichen Insektenleben immer wieder zu beobachten Gelegenheit hatte, Kreuzbestäubung Regel ist und Selbstbestäubung nur ausnahmsweise vorkommen dürfte, wird die Tatsache, daß

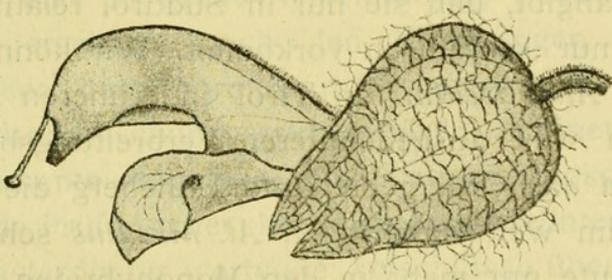


Anoectolemus in unserer Umgebung bisher nicht gefunden wurde, leicht verständlich.

Die weitere Frage ist, woher die Anlage für offenen Rachen bei dem *Al. hirsutus* unseres Standortes stammt. Zunächst ist festzustellen, daß die *Anoectolemus*-Form des *Al. hirsutus* nichts Neues ist, sondern zuerst von A. Chabert



A.



B.

Fig. 2.

A. Die Corollenform des *Cleistolemus*-Typus (*A. hirsutus*).

B. Die Corollenform des *Anoectolemus*-Typus (*A. Facchinii*).

Nach Individuen des Jahres 1918; dreimal vergrößert.

im Jahre 1899 und dann von J. v. Sterneck im Jahre 1901 beschrieben wurde:¹ Es ist *Al. (Rhinanthus) Facchinii*. Freilich stimmt die von den genannten Autoren gegebene Diagnose nur rücksichtlich der Blüte durchwegs mit den Individuen meiner Kultur überein. Das ist aber auch die Hauptsache nach Chabert's eigenen Worten: »*Rh. Facchinii*

¹ A. Chabert, Étude sur le genre *Rhinanthus*. Bull. de l'Herbier Boissier, 7, 1899, p. 506. — J. v. Sterneck, Monographie der Gattung *Alectorolophus*. Abh. der zool.-bot. Gesellsch. in Wien, 1, 1901, p. 38.

ressemble à un petit *Rh. Alectorolophus* (= *hirsutus*), qui aurait la lèvre inférieure déjetée et la gorge ouverte.« Um den Unterschied der Korollenbildung deutlich zum Ausdruck zu bringen, wurden in vorstehender Fig. 2 die Blüten des *Al. hirsutus* und des *Al. Facchinii* nach Exemplaren meiner Kulturen vom Jahre 1918 wiedergegeben. Größe, Beblätterung und Verzweigung der Pflanze erwies sich hingegen neuerlich sehr vom Ernährungsgrade abhängig. Der auf diese Dinge sich beziehende Teil der Diagnose¹ paßt zwar auf die in den Fig. 4 (Taf. II) und 5 (Taf. III) dargestellten Individuen recht gut, in der weiteren Nachkommenschaft fanden sich indessen, der besseren Ernährung entsprechend, auch größere Exemplare mit reichblütigen Seitenzweigen (siehe 3. Stammbaum).

Für die Verhältnisse unseres Standortes ist es nun sehr bemerkenswert, daß Chabert den *Al. Facchinii* nur aus Tirol kannte und daß auch Sterneck über die Verbreitung der Pflanze angibt, daß sie nur in Südtirol relativ häufig ist, sonst aber nur sporadisch vorkommt. Wir können uns vorstellen, daß *Al. Facchinii* in Tirol in früheren Zeiten einen nach Norden weit ausgedehnteren Verbreitungsbezirk hatte² als heute, da das Ortlergebiet und Enneberg die Nordgrenze darstellen,³ im weit verbreiteten *Al. hirsutus* schließlich aufging und heute nur mehr in den Monohybriden des *hirsutus* versteckt enthalten ist. Die Tatsache, daß die offenrachige Form nur in abgeschlossenen Lokalitäten auftritt und nie unter 1200 *m* hinabreicht,⁴ stimmt mit dem rezessiven Charakter der Anlage für *Anoectolemus* sehr gut zusammen.

Freilich wird durch die Feststellung des hybriden Charakters von *Al. hirsutus*-Individuen unserer Umgebung Sterneck's Vorstellung über die Entstehung der *Anoectolemus*-Form als junge, in prähistorischer Zeit in Anpassung an

¹ Simplex vel rarissime ramis duobus abortivis instructus (Chabert).

² Fundorte werden auch aus dem Salzburgischen — also einem weit nördlicheren Gebiete — angegeben.

³ K. W. v. Dalla Torre und L. Graf v. Sarnthein, Flora der gefürsteten Grafschaft Tirol, des Landes Vorarlberg und des Fürstentums Liechtenstein, Innsbruck 1912, VI., 3. Teil, p. 307.

⁴ Vgl. v. Sterneck, a. a. O.

höhere Lagen von *Al. hirsutus* sich ableitende Lokalform¹ einigermaßen beeinträchtigt. Denn der festgestellten Tatsache Rechnung tragend, müßten wir viel eher an eine spätestens gleichzeitige Existenz des *Anoectolemus*- und des *Cleistolemus*-Typus von *Al. hirsutus* und an eine ursprünglich viel ausgedehntere Verbreitung jenes denken. *Al. Facchinii* wäre demnach an seinen unzusammenhängenden alpinen Standorten nicht eine junge, in Anpassung an diese Standorte entstandene Lokalform des älteren *Al. hirsutus*, sondern vielmehr ein Relikt aus Zeiten ausgedehnterer Verbreitung, das sich nur dort halten konnte, wohin der im allgemeinen zwar kräftigere, aber im Höhencharakter des Klimas seine Anpassungsgrenze findende *Al. hirsutus* nicht vordringen konnte. Eine dankenswerte, pflanzengeographisch wertvolle Aufgabe wäre es, *Al. hirsutus* auch an anderen Standorten auf seinen hybriden Charakter bezüglich der Corollenform, die im Bereiche der Gattung eine so große systematische Bedeutung hat, zu prüfen. Es erscheint nach den Erfahrungen an unserem Standorte, der dem nördlichen Talhange mit seiner interessanten Durchmischung arktotertiärer, alpiner und mediterraner Elemente angehört, nicht ausgeschlossen, daß eine vergleichende Prüfung des heute so ausgedehnten *Al. hirsutus* auf seine Bastardnatur wertvolle Aufschlüsse über die Wurzeln des *Cleistolemus*-Typus liefern könnte.

2. Über teratologische Erscheinungen und ihre Ursache.

Obwohl im Freilande bei wiederholter Durchsichtung niemals eine Gestaltungsanomalie angetroffen wurde, konnte das Auftreten teratologischer Fälle in meinen Kulturen nicht befremden, da gerade aus der Familie der *Scrophulariaceae* und in dieser auch bei der Gattung *Alectorolophus* eine reiche Zahl von Abweichungen bekannt sind und mehrfach beschrieben wurden.² Über die Ursachen dieser Anomalien

¹ v. Sterneck, a. a. O., p. 134 und Tafel IV.

² Vgl. O. Penzig, Pflanzenteratologie II., Genua 1894, p. 217. Eine Zusammenstellung der bekanntesten Anomalien findet sich in Penzig-Camus, Anomalies du *Rhinanthus Alectorolophus* (Feuille des jeunes naturalistes, 21, 1885); diese kleine Monographie war mir nicht zugänglich.

ist man bisher völlig im unklaren, wenn auch zumeist Ernährungsänderungen und für gewisse Fälle mechanische Verhältnisse dafür verantwortlich gemacht wurden. Auch die Frage nach der Vererbbarkeit der Abweichungen erfuhr bisher keine allseits befriedigende Lösung, wohl deshalb, weil das Wesen derselben kaum in allen Fällen dasselbe sein dürfte. Am eingehendsten hat sich mit dieser Frage zweifellos de Vries beschäftigt, der sich auf Grund großer Erfahrung für die Vererbbarkeit ausgesprochen hat. Nach de Vries handelt es sich in den meisten Fällen, da an Individuen eines bestimmten Stammbaums Anomalien bemerkbar wurden, entweder um Halbrossen mit einem relativ kleinen Prozentsatz anomaler Individuen oder um Mittelrossen, bei denen die Zahl dieser Individuen annähernd 50% beträgt.¹ Diese Fälle gehören nach de Vries nicht dem Gebiete der heterogenetischen Variation oder Mutation, sondern der mit der Ernährung im innigsten Zusammenhange stehenden fluktuierenden Variabilität an. »Endlich«, so schreibt de Vries,² »hängt es von äußeren Einflüssen und namentlich von Ernährungsbedingungen ab, ob in bestimmten Exemplaren die Monstrosität auftreten wird oder nicht. Und diese letztere Tatsache scheint mir ohneweiters geeignet, das latente Vorhandensein und somit auch die Erbllichkeit im latenten Zustande zu beweisen.« Kreuzungsversuche mit reingezüchteten trikotylen Halb- und Mittelrossen und mit synkotylen Rassen ergaben nach de Vries die Befolgung der Mendel'schen Gesetze.³

Über die Frage der Vererbbarkeit von Monstrositäten gestatten meine Erfahrungen ihrer ganzen Artung nach kein Urteil, wohl aber sind sie in der Lage, wenigstens für die in Betracht kommenden Fälle zu zeigen, daß die Erscheinung der Anomalie in keinem direkten Zusammenhang mit der Ernährung steht, und, indem sie die von de Vries aufgeworfene, aber nicht beantwortete Frage,⁴

¹ H. de Vries, Die Mutationstheorie I. Leipzig 1901, p. 427 und 428.

² A. a. O., p. 337.

³ Die Mutationstheorie II., Leipzig 1903, p. 309 und 345.

⁴ A. a. O., p. 289.

welche Samen einer Frucht aberrante Keimlinge bekommen, oder allgemeiner gesprochen: wann sind Anomalien überhaupt in einer bestimmten Nachkommenschaft mit Sicherheit zu erwarten, einigermaßen befriedigend lösen, das ganze Problem in anderem Lichte erscheinen zu lassen. Im folgenden seien die beobachteten Anomalien, in Auswahl unter Angabe des Zeitpunktes ihrer Entstehung, der Aszendenz und Deszendenz mitgeteilt, wobei ich mit den Anomalien der Beblätterung beginne und die Anomalien der Blüte daran anschließe.

Zum ersten Male kamen Monstrositäten im Jahre 1915, und zwar sowohl in F_3 der Deszendenz der Rohernte 1912 als auch in F_2 der Rohernte 1913 zur Beobachtung. Es handelte sich zunächst um Trikotylie,¹ die, wie de Vries mitteilt und mehrfach abbildet, sehr häufig mit Alteration der Blattstellung verbunden ist.² Zwei Fälle sind in Fig. 4 (Taf. II) und 5 (Taf. III) abgebildet und seien etwas näher besprochen.

Das in Fig. 4b dargestellte Individuum mit konstant dreizähligen Blattwirteln entstammt als einziges seiner Form einer durch schlechte Keimung in F_2 und noch mehr in F_3 charakterisierten Seitenlinie einer im allgemeinen keimkräftigen Stammpflanze aus der frühesten Rohernte des Jahres 1912. Seine durch Selbstbestäubung entstandenen, äußerlich einwandfreien Samen keimten sehr schlecht (5 : 1), die aus dem einzigen lebensfähigen Samen erwachsende Pflanze war normal, entwickelte sich bei guter Ernährung üppig — sie trug sogar ein blühendes Seitenachsenpaar — die ziemlich reichlich entwickelten Samen starben jedoch bald nach der Reife ab. Vollkommen das gleiche Schicksal hatte die Nachkommenschaft der normal beblätterten Geschwister, gleichgültig, ob sie dem *Anoectolemus*- oder dem *Cleistolemus*-Typus angehörten.

Das in Fig. 5 (Taf. III) dargestellte Individuum, dessen Beblätterung, wie Fig. 6b gut überschauen läßt, aus der wirteligen

¹ Diese Anomalie ist bei Scrophulariaceen anscheinend sehr häufig; vgl. auch W. Kinzel, Frost und Licht, p. 155.

² Die Mutationstheorie II., p. 228 ff., Fig. 37, 38 und 44 (*Melampyrum pratense*).

Stellung allmählich in Spiralstellung übergeht, womit schließlich Zwangsdrehungen verknüpft sind, entstammt, ebenfalls als einziges dieser Form, einer schon in der Stammpflanze der Röhernte 1913 geschwächt erscheinenden Linie. Seine Samen, die sich durch Selbstbestäubung entwickelt hatten, keimten mittelmäßig (11 : 7). Die erwachsenden, ausnahmslos normal beblätterten Pflanzen waren trotz gleicher und durchaus vortrefflicher Ernährungsbedingungen untereinander sehr verschieden. Ein Individuum starb schon als Keimling ab, von den sechs anderen ging eines vor der Öffnung der ersten Blütenknospe zugrunde, vier brachten es in verzweigter Form zu Blüte und Frucht, eines, aus der zweiten Kapsel der Mutterpflanze stammend, entwickelte sich zu einer kräftigen Pflanze mit zwei reichlich blühenden Seitenachsenpaaren. Die Samen des gesamten Nachwuchses erwiesen sich sehr bald nach der Reife als tot.

Diesen zwei Beispielen könnte eine stattliche Reihe beigefügt werden. Ihre Geschichte ist immer dieselbe: Wo und wann immer trikotyle (zweimal waren es synkotyle) Keimlinge sich zeigten, waren sie Abkömmlinge von Seitenlinien, die sich entweder schon in der Aszendenz als geschwächt erwiesen hatten oder deren Schwächung im geringen Keimprozent eben hervortrat. Viele dieser Keimlinge starben sehr bald nach der Keimung ab; wenn sie zu Pflanzen, zumeist mit aberranter, und zwar in unglaublich mannigfaltiger Weise variierender Blattstellung heranwuchsen, so waren sie selbst oder ihre nächste Nachkommenschaft unfähig, lebenskräftige Samen oder überhaupt Samen zu entwickeln. Es sei noch festgestellt, daß diese Anomalien in fast allen Linien, die auf die Röhernten der Jahre 1912 und 1913 zurückgehen, Jahr für Jahr wiederholt auftraten und immer nur dann, wenn die Herabsetzung des Keimprozentos oder die in irgendeinem Zeitpunkte des individuellen Lebens zutage tretende mangelhafte Entwicklung der Keimpflanzen die weitgehende Schwächung einer Linie ankündigte. Ist de Vries' Auffassung von der Existenz erblicher Halbrassen richtig, so gehören sämtliche Pflanzen des Standortes meiner Röhernten solchen Halbrassen mit

semilatenter Anlage zu aberranter Beblätterung — Poly- und Synkotylie, im Gefolge Polyphyllie der Wirtel, Chorise, Adhäsion oder Diremption (Displacement) der Blätter, häufig mit Zwangsdrehung der Achse verbunden — an. Eines aber steht fest: Die Überwindung der Latenz ist nicht dem Eingriffe eines Ernährungsfaktors zuzuschreiben, die Anomalien treten vielmehr genau so, wie es im 1. Abschnitte der Arbeit für Keimverzug und Keimungsunfähigkeit nachgewiesen werden konnte, bei Schwächung der phyletischen Potenz und ausschließlich nur in diesem Falle in Erscheinung.¹

Allerdings wird die Vorstellung von der Existenz konstanter Halbrassen dadurch erschwert, daß sich die Beblätterungsanomalien in der Nachkommenschaft einer und derselben Linie in so mannigfaltiger Weise äußern; sie wird es noch mehr, wenn man bedenkt, daß die nunmehr zur Sprache kommenden Blütenanomalien gleichfalls unter denselben Begleitumständen an denselben Linien zur Beobachtung gelangten.

Nicht selten zeigten einzelne Blüten geschwächer Individuen eine Vermehrung der Karpelle von zwei auf drei. Die aus solchen Kapseln stammenden Samen keimten zum geringsten Teile und lieferten durchwegs Pflanzen, die, wenn überhaupt Samen zur Entwicklung gebracht werden konnten, ausschließlich lebensunfähige Samen erzeugten.

Sehr auffallend und in ihrer Tracht höchst befremdend waren Individuen, deren Blüten entweder durchwegs oder im

¹ So dürften sich vielleicht auch die von de Vries in § 29 (Mutations-
theorie I., p. 644 ff.): »Die Wahl der Samen bei der Selektion« besprochenen
Fälle erklären lassen, die der Autor zur Anregung für weitere Forschung
mitteilt, ohne hierüber zu entscheiden. Der Schlußsatz de Vries' (a. a. O.,
p. 648): »Jedenfalls steht es im allgemeinen fest, daß die einzelnen Samen
einer Pflanze, je nach dem Orte ihrer Entstehung und je nach ihrer Größe
und ihrem Gewichte zu Exemplaren von sehr verschiedener individueller
Kraft werden können und daß, den früher besprochenen Regeln entsprechend,
bei stark variablen Sorten damit nicht selten eine geringere oder vollere
Entfaltung des Sortenmerkmals zusammengeht«, wäre nach meinen Ver-
suchen also zu ergänzen: je nach der Zahl der Samen und der
verfügbaren phyletischen Potenz.

oberen Teile der Spica Adesmie der Oberlippe aufwiesen. Zum ersten Male erschienen solche Individuen 1916, in F_4 der Deszendenz von Gruppe II der in Tabelle I (p. 390 u. 391) zusammengefaßten Linien. Eine Pflanze, gut ernährt, mit einem blühenden Seitenachsenpaar, trug durchwegs abnormale Blüten, die vollkommen steril blieben; eine zweite, mit zwei nicht blühenden Seitenachsenpaaren, entwickelte erst vom 7. Nodium der Hauptachse an Blüten mit Oberlippenadesmie. Dies Individuum lieferte zwar Samen, sie starben jedoch sehr bald nach der Reife ab. 1917 und 1918 wiederholte sich die Erscheinung bei Abkömmlingen anderer Stammpflanzen der Rohernten 1912 und 1913. Auch

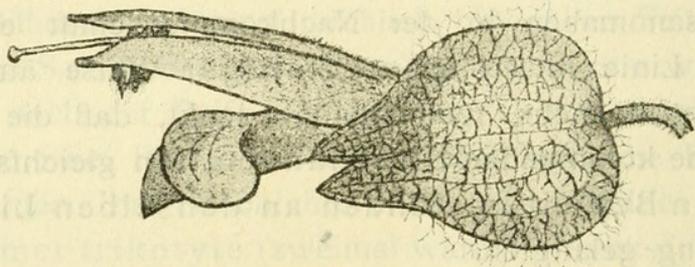


Fig. 3.

Blüte mit Adesmie der Oberlippe; dreimal vergrößert.

in diesen, gegenüber den Blattanomalien sehr seltenen Fällen — es handelte sich nur um ein oder zwei Pflanzen — betraf es Angehörige stark geschwächerter Seitenlinien, die selbst keine lebensfähige Nachkommenschaft mehr erzeugen konnten. 1917 war bei einem Individuum nur die letzte Blüte der jüngsten Seitenachse abnormal. Diese ist in Fig. 3 abgebildet.¹

Die nur einmal, und zwar 1918, knapp vor dem völligen Aussterben einer schwachen Seitenlinie aus der Nachkommenschaft der frühesten Rohernte von 1912 — demnach in F_6 — beobachtete Vermehrung des Androeceums möge den Abschluß bilden. Es handelt sich um ein kleines

¹ Ursprünglich hatte ich die Absicht, das prächtige große Exemplar mit einheitlich abnormalen Blüten des Jahres 1916 photographisch festzuhalten. Das Vorhaben mußte leider unausgeführt bleiben, da ich gerade zur Zeit des schönsten Flors plötzlich von Innsbruck abberufen wurde. Nach meiner Rückkehr war die Pflanze verblüht.

Pflänzchen mit zwei Blüten, das gleich seinen zwei kümmernden Geschwistern — die übrigen waren schon als Keimlinge abgestorben — nicht mehr die Fähigkeit besaß, die Blüten völlig zu entfalten. In Fig. 4 ist eine dieser in Anthese begriffenen Blüten wiedergegeben. Wir sehen neben den vier normalen Staubgefäßen ein vollkommen gleichwertig entwickeltes, median gelegenes fünftes. Da es ein vorderes ist, entspricht die Blüte dem Grundplane der Scrophulariaceen nicht. Zu den gerade bei dieser Familie häufigen Atavismen ist der Fall demnach nicht zu zählen.¹ Daß bei Scrophu-

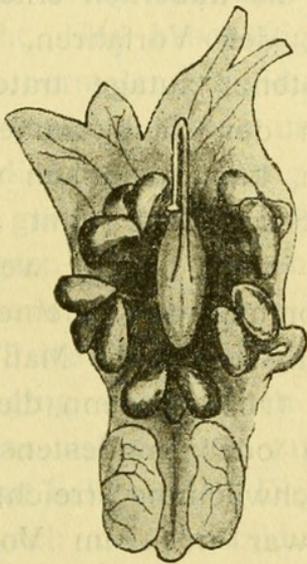


Fig. 4.

Streckungsunfähige Blütenknospe mit Oberlippenadesmie und überzähligem vorderem Staubgefäß; sechsmal vergrößert.

lariaceen nicht selten statt des geforderten hinteren Stamen ein vorderes gebildet werden kann, ist bekannt, doch kommen für unseren Fall die mechanischen Erklärungen Penzig's,² Abort des Mittellappens der Unterlippe oder seitliche Spaltung dieses Lappens, wie aus der Figur deutlich zu ersehen ist, nicht in Betracht.

¹ Vgl. E. Heinricher, Neue Beiträge zur Pflanzenteratologie und Blütenmorphologie, 3. Studien an Blüten einiger Scrophulariaceen, Österr. botan. Zeitschr. 1894, p. 12 ff.

² Pflanzenteratologie II., p. 186.

3. Nanismus und Albinismus.

Die im Vorhergehenden besprochenen, ihrer Aszendenz nach wohl bekannten Fälle von Anomalien haben uns gezeigt, worin die Ursache ihrer Entstehung zu suchen ist. Ausnahmslos traten sie in meinen Versuchsreihen, unbeeinflusst von der Ernährung, dann auf, wenn geringes Keimvermögen, Keimverzug, das baldige Absterben von Keimlingen, die Unfähigkeit zur Erzeugung von Samen überhaupt oder von lebensfähigen Samen als äußerlich erkennbare Merkmale der inneren Schwächung der Vorfahren, der Beeinträchtigung ihrer phyletischen Potenz, zutage traten. Die Frage, wann sind Abnormitäten in der Nachkommenschaft normaler Individuen zu erwarten, kann demnach wenigstens für die Pflanzen unseres Standortes mit aller Bestimmtheit so beantwortet werden: immer dann, wenn für die direkten oder späteren Nachkommen das in einer bestimmten Stammpflanze zur Verfügung stehende Maß phyletischer Potenz nicht mehr ausreicht; früher, wenn die Stammpflanze selbst entweder im ganzen oder mindestens in einzelnen Nodien schon eine gewisse Schwächung erreicht hatte; später, wenn die Stammpflanze zwar noch im Vollbesitze phyletischer Potenz war, aber durch allzureiche Samenproduktion einen großen Teil ihrer Nachkommen in dieser Hinsicht benachteiligte. Ungeklärt bleibt allerdings noch, bis zu welchem Grade die Schwächung gediehen sein muß, um ganz allgemein die genannten Merkmale in Erscheinung treten zu lassen, und, ob für die einzelnen Typen der Anomalie ganz bestimmte gesetzliche Grade der Schwächung verantwortlich zu machen sind.

Den im vorhergehenden Kapitel beschriebenen, sichtbaren Begleiterscheinungen von Generation zu Generation abnehmender phyletischer Potenz füge ich noch eine Form hinzu, die deswegen unser ganz besonderes Interesse beansprucht, weil sie aus verschiedenen Verwandtschaftskreisen Gegenstand der Untersuchung war, auch unter den de Vries'schen Mutanten der *Oenothera Lamarckiana* zu finden ist und

hier in der Reihe der sogenannten Verlustmutanten eine ganz eigentümliche Stellung einnimmt: die Zwergform.¹

Verzwegte Individuen treten bei unserer Pflanze ohne Rücksicht auf ihre innere Verfassung auf Grund schlechter Ernährung sehr häufig auf.² Ja es kann im Gegenteil aus der Tatsache, daß an minder leistungsfähigen Wirten und selbst vollkommen autotroph gewisse Individuen einer Population in bescheidenen Grenzen morphologischer Gestaltung ihren Lebenszyklus vollenden, mit Recht geschlossen werden, daß uns hierbei Pflanzen ganz besonders hoher Lebenskraft vorliegen. Diese Art des Zwergwuchses interessiert uns hier nicht. Uns beschäftigen hier Zwergformen, die als Nachkommen normaler Individuen bei denkbar günstigsten Außenbedingungen auftreten und durch die Unfähigkeit, diese Außenbedingungen richtig auszunutzen, eben beweisen, daß ihre ganze innere Verfassung eine andere geworden ist. Sie zeigten sich in meinen Kulturen alljährlich und immer im Zusammenhange mit der Schwächung der phyletischen Potenz der Linie. Im 4. Kapitel des I. Teiles der Arbeit ging von solchen Individuen schon die Rede und ich verweise auf die dort zur Abbildung gelangten Fälle (Fig. 1, 2 und 3 auf Taf. I und II). Die große Mehrzahl dieser Zwerge geht bald nach der Ausbildung einiger Laubblattpaare oder spätestens nach oder schon während der Blütenentwicklung ein. Vereinzelt gelangen aber die Pflänzchen sogar zur Entwicklung keimfähiger kleiner Samen, deren Keimprozent allerdings ein sehr geringes ist; sie sind mit Rücksicht auf ihre Nachkommenschaft und die dadurch sich offenbarende Vererbbarkeit des Zwergwuchses einer näheren Beachtung wert.

Vor allem geht aus der Möglichkeit einer, wenn auch stark reduzierten Fortpflanzung hervor, daß die durch unsere Versuche bekannt gewordenen Grade innerer Schwächung

¹ Sie beruht nach de Vries im Gegensatze zu den bisher besprochenen Fällen von Anomalie, die der fluktuierenden Variabilität angehören, auf heterogenetischer Variation, ist also ein echter Mutant.

² Die F_2 -Generation meiner Versuche bestand zumeist aus bescheidenen, vielfach zwergigen Individuen.

um eine weitere Stufe vermehrt werden müssen, die darin besteht, daß vereinzelte Samen doch noch wenigstens auf die Dauer einiger Generationen Keimfähigkeit bewahren. Wir können uns dies ungezwungen so vorstellen, daß innerhalb der engen Grenzen des Zwergwuchses der fördernde Einfluß geringer Samenproduktion auf den inneren Wert des einzelnen Samens in positivem Sinne einwirkt, wodurch zwischen den individuellen Maßen und dem Gehalt phyletischer Potenz vorübergehend eine gewisse Harmonie hergestellt erscheint, die sich, wie aus allen Zuchtversuchen hervorgeht, bei normalen Individuen vielleicht überhaupt nicht vorfindet. So können sich Zwerge durch einige Generationen in einzelnen, besonders bevorzugten Nachkommen — Vollkeimung ist stets ausgeschlossen — des Konkurrenzkampfes der freien Natur, dem sie nicht gewachsen sind, enthoben, konstant erhalten. Die Linie, die sich bei meinen Versuchen am längsten, nämlich durch vier Generationen halten konnte, sei dargestellt.

Aus dem vorletzten Nodium einer Freilandpflanze mittlerer Größe vom Jahre 1912, die im allgemeinen Samen sehr niederen Keimprozentages geliefert hatte, keimten im folgenden Jahre von 15 Samen 8. Nur drei Keimlinge hiervon erwachsen zu blühenden Pflanzen; sie blieben zwergig. Die Samenproduktion und -keimung dieser drei Zwerge war die folgende:

- | | | | | |
|----|-----------|-----------------|-------|-----------|
| a) | 15 Samen, | hiervon keimten | 1914: | 12, |
| b) | 12 | > | > | 1914: 1, |
| c) | 24 | > | > | 1914: 17. |

b und *c* lieferten im Jahre 1914 keine erwachsenen Nachkommen, die Keimlinge starben größtenteils sehr frühzeitig ab. Von den 12 Keimpflanzen des Individuums *a* brachten es nur drei zu Blüte und Frucht, sie entstammen dem untersten Nodium von *a*.

Samenproduktion und Keimung 1915:

- a*₁) 1 Same: keimungsunfähig,
- a*₂) 3 Samen: keimungsunfähig,
- a*₃) 9 Samen: es keimten 8.

Es hatte sich somit die phyletische Potenz auf diesen einen Nachkommen (*a*₃) geradezu konzentriert. Von seinen acht Keimpflanzen brachten

es wieder nur drei zu Blüte und Frucht. Sie bewahrten trotz bester äußerer Bedingungen getreulich den Zwergwuchs.

Samenproduktion und Keimung 1916:

- a_2 I) 6 Samen: es keimten 6,
 a_3 II) 15 Samen: es keimten 9,
 a_3 III) 17 Samen: es keimten 14.

Weder die Keimlinge von I noch die von II erwachsen zu fruchtbaren Individuen. Die meisten gingen bald nach Öffnung der ersten Blüte ein. Von der Nachkommenschaft des III brachte es eine einzige Pflanze zur Bildung reifer Samen, von denen keiner mehr zu keimen vermochte. Die Zwerglinie war hiermit, nachdem sie sich durch vier Jahre in vereinzelt Individuen halten konnte, endgültig ausgestorben. Kreuzungsversuche wurden nicht durchgeführt.

Wenn wir auf Grund der vorliegenden Erfahrungen die Geschichte der *Oenothera nanella*,¹ einer aus *Oen. Lamarckiana* und bestimmten Mutanten, zudem aus *Oen. biennis* alljährlich erhaltbaren Form, aufmerksam verfolgen, so sind gewisse Momente auffindbar, welche die Annahme nicht unberechtigt erscheinen lassen, daß an der Entstehung der zwergigen Nachtkerzen ähnliche Umstände zumindest mitbeteiligt sind wie bei *Alectorolophus hirsutus*, aus dessen Kultur wir die Zwergform als einen Ausdruck der in vielfacher Weise sich offenbarenden Schwächung einer Nachkommenschaft erkannt haben; ja es erscheint nicht unbegründet, einen ähnlichen inneren Zusammenhang überall dort wenigstens zu suchen, wo es sich um die Bartlett'sche Massenmutation handelt wie im Falle der im Freien nicht erhaltungsfähigen, also zweifellos weitgehend geschwächten Mutante *Ochracea* aus *Oen. grandiflora*.²

Wie unsere Versuchspflanze zeichnet sich auch *Oenothera* durch reiche Samenproduktion aus, wodurch eine

¹ Die Mutationstheorie I., p. 165 ff.

² H. de Vries, Phylogenetische und gruppenweise Artbildung. Flora, 11. und 12., 1918 (Festschrift Stahl), p. 222.

harmonische Verteilung der Lebensfähigkeit auf alle Nachkommen nach den Erfahrungen mit *Alectorolophus* in Frage gestellt wird. Die bekannte Tatsache, daß ein Großteil der *Oenothera*-Samen, auf deren Entstehungsart und -zeit bisher kaum geachtet wurde, nur unter Anwendung von Druck zur Keimung zu bringen ist und, daß sehr viele Samen verspätet oder überhaupt nicht keimen,¹ deutet wohl darauf hin, daß die bei *Alectorolophus* erkannten Zusammenhänge auch hier bestehen dürften. Hierbei seien jene Samen nicht berücksichtigt, die erstmalig Renner als unvollkommen entwickelt erkannt hat und die nach dem genannten Forscher als Ausdruck lebensunfähiger Kombinationen von Anlagen große genotypische Bedeutung haben.² Auch an die wenigstens für gewisse Fälle als erblich konstant festgestellte Samentaubheit, nach de Vries als Folge eines in gewissen Anlagenkombinationen zur Wirkung kommenden letalen Faktors,³ denke ich nicht. Vielmehr erinnern nur die oben angedeuteten Fälle von Keimverzug und -unwilligkeit sehr an die entsprechenden Verhältnisse von *Alectorolophus*, bei welchem bekanntlich morphologische Anomalien des Samens überhaupt nicht zur Beobachtung gelangt sind. Von den Samen der *Oen. nanella* im Besonderen sagt de Vries selbst, daß sie schwächer scheinen als die der Art.⁴ *Nanella* neigt bei einjähriger Kultur — worauf die bessere Entwicklung als zweijährige Pflanze eigentlich beruht, bleibt zunächst fraglich — wie die *Alectorolophus*-Zwerge zu unvollkommener Blütenentwicklung: Ihre Knospen bleiben stecken, Pollen wird nicht entwickelt, die Narben öffnen sich nicht.⁵ Sie entsteht alljährlich immer und immer wieder nicht nur aus der Stammart, sondern auch aus deren Mutanten, denen sie in den übrigen Merkmalen dann gleicht. Parallelmutation wurde die

¹ H. de Vries, Über künstliche Beschleunigung der Wasseraufnahme durch Druck. Biolog. Zentralbl., 35, 1915, p. 168 ff.

² Siehe Einleitung, Fußnote 2, p. 2.

³ Phylogenetische und gruppenweise Artbildung, p. 225 und Halbmutanten und Zwillingsbastarde, Ber. d. D. B. G. 35, 1917, p. 128 ff.

⁴ Die Mutationstheorie I., p. 186.

⁵ A. a. O., p. 267, Fig. 80.

Erscheinung von Stomps genannt.¹ Man erhält sie meist bei Aussaat von Samen in großer Zahl. Kreuzungsversuche mit *Nanella* geben, von dem aus *Gigas* erhaltenen Zwerge, dessen Bastarde bei rezessivem Charakter des Zwergmerkmals rein mendeln,² abgesehen, höchst verwickelte und noch nicht geklärte Ergebnisse.³ Dies alles scheint mir dafür zu sprechen, daß die Ursachen der Entstehung von *Nanella*, deren Konstanz durch mehrere Generationen uns nach dem angeführten Beispiel aus den *Alectorolophus*-Kulturen kaum mehr befremden kann, wenigstens in vielen Fällen ähnliche sein dürften wie für die Zwergformen des Halbschmarotzers, daß sie dann zu erwarten ist, wenn Individuen mit herabgesetzter phyletischer Potenz zu allzureicher Samenproduktion schreiten. So deute ich de Vries' Angabe, daß die Zahl der Zwerge in einer Nachkommenschaft dann gesteigert werden kann, wenn sehr kräftige Individuen — also Individuen großer Dimensionierung mit reicher Blütenzahl, die, wie wir wissen, innerlich weitgehend geschwächt sein können — zur Kreuzung herangezogen werden.⁴ Der Angabe, daß *Nanella* keineswegs ein Miniaturbild der *Lamarckiana* ist, sondern Unterschiede nach verschiedenen Richtungen zeigt,⁵ möchte ich keine allzugroße Bedeutung beimessen, da es recht wohl verständlich ist, daß bei Schwächung des ganzen innerlichen Ausgestaltungsvorganges gewisse morphologische Ausprägungen der Stammart unterbleiben; so fand ich beispielsweise bei meinen *Alectorolophus*-Zwergen die Brakteen zumeist fast vollkommen laubblattähnlich, die Zähnung der kleinen, schmalen Laubblätter gegenüber der Normalform stark reduziert.⁶

¹ Phylogenetische und gruppenweise Artbildung, p. 212.

² H. de Vries, *Oenothera gigas nanella*, a Mendelian mutant. Botanical Gazette 60, 1915, p. 337.

³ Vgl. O. Renner, Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. a. a. O., p. 260 ff.

⁴ H. de Vries, Über amphikline Bastarde. Ber. d. D. B. G. 33, 1915, p. 465.

⁵ Vgl. de Vries, Die Mutationstheorie I., p. 255.

⁶ In diesem Zusammenhange sei noch eines jüngst von Goebel beschriebenen Zwerges von *Salvia pratensis* (*S. pratensis* f. *acautis*) gedacht

Auf jeden Fall wird es aber angezeigt sein, bei Versuchen, die darauf gerichtet sind, die ziemlich verwickelten Vererbungserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana* und vieler ihrer Mutanten, zumal solcher retrogressiven Charakters, gesetzmäßig zu erfassen, auch auf das dargelegte Moment zu achten. Ob es sich, wie de Vries dies tut, darum handelt, die Versuchsergebnisse auf Grund der Annahme von Halbmutanten und mutierenden Keimzellen zu erklären, oder aber nach Renner's schönen Untersuchungen den habituell komplex-hetrozygotischen Charakter der *Lamarckiana* und ihrer Mutanten als Erklärung heranzuziehen, immer wird es gut sein, nebenbei darauf bedacht zu sein, daß sich bei starker Samenproduktion eine gewisse Disharmonie zwischen der individuellen Entwicklung und der Lebenskraft der Nachkommen einstellen kann, die früher oder später auch zu Gestaltungsanomalien führt. Darum glaube ich, daß das mit Rücksicht auf die möglichst vollkommene Erkenntnis eines bestimmten Individuums gewiß berechtigte Bestreben, sein gesamtes Samenmaterial zur Entwicklung zu bringen, nicht ganz ohne Bedenken ist. Ich halte es nach meinen Erfahrungen nicht für unwahrscheinlich, daß die unwilligen Keimer unter den Samen, die »Trotzer«, wie sie de Vries nennt, Individuen geschwächer phyletischer Potenz darstellen, in deren Nachkommenschaft sich bald früher bald später Abweichungen ergeben könnten, die das Bild des Stammindividuum eher zu trüben denn zu klären imstande sind.¹

(K. Goebel, Zur Kenntnis der Zwergfarne. Flora, 11. und 12., 1918, Festschrift Stahl, p. 280), dessen durch Selbstbefruchtung entstandenen, äußerlich normalen Teilfrüchtchen sich als keimungsuntüchtig erwiesen und deren gleichsam steckenbleibenden Blütenstände sehr an die geschwächte innere Verfassung der *Alectorolophus*-Zwerge erinnern.

¹ Schon de Vries war es aufgefallen, daß Pflanzen aus später keimenden Samen zu Gestaltsveränderungen neigen: »Bei den mutierenden Arten liegt die Möglichkeit offenbar vor, daß diese trotztenden Samen mehr Aussicht auf neue Typen bieten als die schnell keimenden.« (Über künstliche Beschleunigung der Wasseraufnahme durch Druck, a. a. O., p. 161.) Vgl. auch O. Renner, Versuche über die gametische Konstitution der *Oenotheren*, p. 171, Fig. 16 und p. 184.

Die Entstehung der Zwerge von *Alectorolophus*, denen, da im gleichen Zusammenhange und ohne Einfluß von Ernährungsänderungen entstanden, die im vorhergehenden Kapitel behandelten teratologischen Fälle angeschlossen werden können, läßt einen Umstand klar erkennen, der die Bildung solcher abweichender Formen verursacht: Die Schwächung der phyletischen Potenz durch Disharmonie zwischen der im Individuum verfügbaren Menge dieser Potenz und der Zahl seiner Nachkommen. Leider tragen diese in ihrem Zusammenhange erkannten Abänderungen nicht dazu bei, das Problem der Entstehung von neuen lebensfähigen Formen zu klären, da sie an Linien auftreten, die ihrem ganzen Werdegange nach dem sicheren Erlöschen geweiht sind.

Zum Schlusse sei noch in Kürze einer Abweichung gedacht, die sich in meinen Kulturen alljährlich und immer im Zusammenhange mit der Herabsetzung phyletischer Potenz eingestellt hat und gleichfalls Ähnlichkeiten mit gewissen Mutanten von *Oenothera* aufweist: Die Entstehung ganz weißer oder doch wenigstens sehr blasser, chlorotisch aussehender Keimpflanzen.¹ Sie waren durchwegs entweder ganz lebensunfähig, so die weißen, oder fortpflanzungsunfähig, so die blassen, und können daher nicht jenes weitere Interesse beanspruchen, wie die rücksichtlich ihrer Nachkommenschaft geprüften und konstant befundenen Zwerge.²

¹ O. Renner (a. a. O., p. 158) mißt diesen Formen große Bedeutung bei: »Sehr wichtig ist das Auftreten von langsam wachsenden gelben und von bald absterbenden gelblichen oder weißen Keimpflanzen neben den grünen«.

² Die chlorotischen Erscheinungen bei grünen Halbschmarotzern haben seinerzeit schon Heinricher beschäftigt. Ursprünglich sah der Forscher in der Chlorose einen Ausdruck für den Grad des Parasitismus der betreffenden Art: »je unbedingter die parasitische Ernährung zur Vollendung des Lebenszyklus notwendig ist, um so prägnanter tritt, bei mangelnder solcher Ernährung, die Erscheinung der Chlorose auf« (Die grünen Halbschmarotzer II., p. 443). Spätere Versuche ließen jedoch erkennen, daß dieser Zusammenhang nicht immer besteht, daß sich vielmehr das Saatgut bei einer und derselben Art sehr verschieden verhält (Die grünen Halbschmarotzer IV., p. 272). Heinricher nimmt an, daß die Samen mit Eisen

4. Alteration des festen Keimungsrhythmus.

Der im II. Teile der Arbeit als von äußeren Faktoren weitgehend unabhängig erkannte und dort näher besprochene Keimungsrhythmus der Samen von *Aléctorolophus* erwies sich — allerdings nur in zwei Fällen unter den Tausenden geprüfter Samen — derart gestört, daß die Keimung schon während des Sommers nach einer Ruhe von ungefähr einem Monate erfolgte. Und auch diese Anomalie zeigte sich in der Nachkommenschaft einer sowohl durch ihre Aszendenz als auch durch ihre individuelle Entwicklung als innerlich sehr geschwächt gekennzeichneten Pflanze und steht zu irgendwelchen Ernährungseinflüssen in keinerlei Beziehung. Die Beobachtung ist gerade wegen ihrer Seltenheit beachtenswert und scheint mir einen wertvollen Beitrag zur Charakterisierung der Sommerreife des Samens als eines zum Erbgute der Art gehörigen Merkmals zu liefern, an dem wie an den konstant vererbbaaren, spezifischen morphologischen Merkmalen durch Schwächung der inneren Verfassung Änderungen erfolgen können.

Das Individuum mit den zwei abnormal keimenden Samen gehört einer Linie an, die von der Stammpflanze des Jahres 1912 an alljährlich durch sehr schlechte Keimung und reichliches Absterben von Nachkommen gekennzeichnet ist. Es ist das einzige überlebende Exemplar der Linie im Jahre 1917 und hat sich aus einem Samen entwickelt, der erst im zweiten Winter nach erlangter Reife keimte (Spätkeimer). Die Entwicklung der Pflanze war eine sehr träge, erst Mitte Juni kam sie zur Blüte. Ihr Aussehen war kümmerlich; ziemlich langgestreckt (trotz guter Belichtung) und unverzweigt, hatte sie selbst keinen Halt und mußte gestützt werden. In einzelnen Nodien, auf die sich offenbar die ganze Kraft konzentrierte, wurden ziemlich viel Samen entwickelt. Ihre Keimkraft wurde im Dunkeln geprüft.

verschieden bedacht sind. Wenn dem so ist (was keineswegs feststeht), dann lehren meine Versuche, bei welchen Samen diese Benachteiligung zu erwarten ist.

1. Nod. 1 Blüte, 1 Samen, keimt am 18. I., Keimling stirbt.
2. Nod. 1 Blüte, Blüte bleibt stecken.
3. Nod. 1 Blüte, 4 Samen, 3 keimen am 11. I. und 18. I., Keimlinge sterben.
4. Nod. 1 Blüte, kein Same.
5. Nod. 1 Blüte, 4 Samen, 3 keimten am 18. I. und 1. II., Keimlinge sterben.
6. Nod. 2 Blüten, 13 Samen, **1 keimt am 17. VIII.**, 1 am 5. I., 5 am 18. I., 1 am 7. IV., kein Keimling ist lebensfähig.
7. Nod. 1 Blüte, 6 Samen, **1 keimt am 17. VIII.**, 2 am 11. I., 2 am 25. I., kein Keimling ist lebensfähig.
8. Nod. 2 Blüten, 3 Samen, sterben ab.
9. Nod. 1 Blüte, 2 Samen, sterben ab.
10. Nod. 1 Blüte, 4 Samen, sterben ab.

Demnach findet die Linie mit diesem Exemplar, das uns die seltene Keimungsanomalie brachte, ihr Ende. Von den oben verzeichneten Nachkommen interessiert uns das nähere Schicksal der zwei Sommerkeimer. Ich brachte sie bald nach der Keimung in entsprechend mit Wirtspflanzen versehene Gefäße, die im Freien zur Aufstellung gelangten. Die Kotyledonen erschienen noch im August über der Erde, ergrüntem normal, das erste Laubblattpaar entfaltete sich; hiermit war aber das Wachstum zu Ende. In der ersten Septemberwoche starben beide Pflänzchen trotz sorgsamster Pflege ab.¹

Mit den Anomalien der äußeren Gestaltung zusammengehalten, die in den vorhergehenden Kapiteln besprochen wurden und durchwegs in Linien auftraten, die zumeist schon in der direkten Nachkommenschaft dem Untergange geweiht waren, gewinnt die Keimungsanomalie zweifellos Bedeutung. Sie bekräftigt uns in der schon im II. Teile der Arbeit begründeten Auffassung, daß die normale, fünf Monate währende feste Ruhe der *Alectorolophus*-Samen genau so,

¹ In W. Kinzel's Keimungstabellen (Frost und Licht als beeinflussende Kräfte, Tab. XVI) sind für *Rhinanthus hirsutus* im Lichte im August 3⁰/₀, im Dunkeln im August 1⁰/₀ und im Oktober 2⁰/₀ Keimungen verzeichnet. Die Dunkelkeimlinge waren abnormal. Jedenfalls geht aus dieser Angabe hervor, daß die besprochene Keimungsanomalie auch häufiger vorkommen kann. Die Aszendenz dieser Keimlinge ist für mich unzweifelhaft.

wie bestimmte morphologische Merkmale, zu jenen Äußerungen der Organisation gehört, die von Generation zu Generation unverändert übergehen und die Art als solche charakterisieren, daß diese Ruhe also als spezifische zu bezeichnen ist.

Theoretische Erörterungen.

Die Verfolgung der Keimungsverhältnisse in reinen Linien von *Alectorolophus hirsutus*, die den Ausgangspunkt der vorliegenden Untersuchungen gebildet hatte, brachte uns die Erkenntnis, daß der Keimverzug und die Keimungsunfähigkeit vieler, äußerlich vollkommen erscheinender Samen Anzeichen der inneren Schwächung der samentragenden Individuen sind, deren fernere Nachkommenschaft nicht nur diese Erscheinungen in erhöhtem Maße zur Schau trägt, sondern überdies bald früher, bald später durch Reduktion der äußerlichen Gestaltung, durch die Verlangsamung des Wachstums, durch die Herabsetzung der Blütenbildung bis zu vollkommener Sterilität sich als minderwertig erweist und schließlich nicht mehr existenzfähig ist. Der Umstand, daß diese auffälligen Schwächeerscheinungen nicht immer gleichzeitig mit oder unmittelbar nach den Keimungsanomalien zur Offenbarung gelangen, vielmehr gerade schlechte Keimer oft durch einige Generationen noch zu üppiger individueller Entfaltung befähigt sind, konnte und mußte zunächst diesen Zusammenhang verschleiern.

Aus der Tatsache, daß sich durch Reduktion der Samenbildung der Wert der Gesamtnachkommenschaft erhöhen und, daß sich der Wert der Samen der einzelnen Nodien am Individuum innerhalb gewisser Grenzen verschieben läßt, wurde weiter geschlossen, daß jedem Individuum nur ein bestimmtes Maß von Linienerhaltung zukommt, das mit der äußerlich erkennbaren Fertilität durchaus nicht zu harmonieren braucht, das sich im Gegenteil bei allzugroßer Fruchtbarkeit nur um so eher erschöpft. Um die Fähigkeit, vollwertige existenzfähige Linien zu erzeugen, von der gebräuchlichen, sich auf das Verhalten während des Individuallebens beziehenden Auffassung der Fortpflanzungsfähigkeit deutlich und unzweifelhaft zu

trennen, prägte ich für jene den Ausdruck **phyletische Potenz**. Das dem einzelnen Individuum zukommende Maß dieser Potenz ist in jedem Falle abhängig von seiner Aszendenz und erkennbar erst in der Deszendenz. Das letztere erschwert die an und für sich denkbare mathematische Fassung des Begriffes.

Neben der Individualpotenz wurde die Annahme einer Nodialpotenz notwendig, da sich herausgestellt hat, daß zwar, wie schon erwähnt, innerhalb gewisser Grenzen eine Verschiebung der Wertigkeit des Samens von der Basis zur Spitze, von der Hauptachse in die Seitenachsen möglich, daß aber dennoch eine vollkommen gleichwertige Vikariierung nicht erzielbar ist. Die phyletische Potenz ist demnach von der Individualentwicklung abhängig und erreicht in den untersten Nodien der Hauptachsenmitte das Maximum. Vom ersten Nodium oder von den beiden untersten blühenden Nodien abgesehen, kommt den ersterzeugten Nachkommen der Hauptanteil der verfügbaren phyletischen Potenz des Individuums zu.

Bildlich läßt sich das Verhalten der Nachkommenschaft und ihrer Linien und weiteren Seitenlinien rücksichtlich der phyletischen Potenz am besten durch den Vergleich mit den Erscheinungen bei der Teilung einer Erbmasse und deren Folgen fassen: Je größer der ererbte Teil eines Gutes oder Vermögens, um so leichter und gewisser ist bei gleichbleibenden Bedingungen die Erreichung eines vollwertigen Ertrages; fortgesetzte Güterzerstückelung führt unter gleicher Voraussetzung unabwendbar zum Untergange. Die schematische Darstellung, Tafel IV, soll die gefundenen Zusammenhänge in gedrängter Form versinnbildlichen, wobei der Einfachheit halber nur je drei Nodien, je drei Nachkommen und zwei Generationen der Nachkommenschaft eines vollwertigen Individuums gezeichnet sind. Die Kreise in den Blattachsen bedeuten fruchtbare Kapseln, die schwarzen Sektoren in den Kreisen die verfügbare phyletische Potenz. Alles übrige versteht sich von selbst. Die im Interesse der Übersichtlichkeit getroffene Vereinfachung entspricht freilich der Wirklichkeit sehr wenig; vor allem sei nachdrücklich betont, daß alle

Grade der Schwächung bis zum völligen Untergange vielleicht nur bei Massenproduktion von Nachkommenschaft eines vollkräftigen Ahnen schon innerhalb zweier Generationen noch möglich sind. Der Vorstellung indes, wie sich die Weiterexistenz der Art gleichsam auf das Majoratsrecht gründet, während Seitenlinien schließlich verschwinden müssen wie die verdorrten Äste eines Baumes, möge die Darstellung dienlich sein.

Es fragt sich nun, was dieser nachgewiesene und zweifellos quantitativ faßbare Faktor, die phyletische Potenz, deren Schwächung sich äußerlich zunächst nicht beobachten läßt, eigentlich ist. Von selbst drängt sich vorerst der Gedanke auf, eine stoffliche Grundlage zu suchen. Leicht nachweisbare Reservestoffe, deren Reichtum im allgemeinen von dem Grade der individuellen Ernährung abhängig ist, kommen hierbei nicht in Betracht. Denn, wenn auch eine völlige Unabhängigkeit des Faktors von der Ernährung des Individuums ausgeschlossen erscheint und eine andauernd kärgliche Ernährung aufeinanderfolgender Generationen selbst Linien bester innerer Verfassung schließlich zum Verfall führen müßte, so ergaben doch andererseits die Versuche ganz eindeutig, daß ein einfacher und direkter Zusammenhang zwischen individueller Ernährung und Linienhaltung nicht besteht. Es konnte vielmehr gezeigt werden, daß auf der einen Seite eine bescheidene individuelle Entwicklung bei innerlich kräftigen Individuen wie jede andere Reduktion der Samenbildung den Wert der einzelnen Nachkommen erhöht, daß auf der anderen Seite innerlich geschwächte Individuen auf Grund kräftiger Ernährung oft knapp vor dem völligen Aussterben ihrer Linie noch zu üppigster Entfaltung befähigt sind. Samen solcher Individuen zeigen unter dem Mikroskope keine anderen stofflichen Verhältnisse als die willigen Keimer und es erscheint sehr wenig wahrscheinlich, daß eine genaue quantitative Analyse irgendwelche Unterschiede im Eiweiß-, Fett- oder Aschengehalt zwischen diesen und jenen ergeben könnte.¹

¹ Es sei auch daran erinnert, daß die Entscheidung über das Schicksal des Samens spätestens bei der Befruchtung oder knapp nachher erfolgt und

Der Unterschied kann nur in der feineren Zusammensetzung des Plasmas liegen und wir dürfen vielleicht annehmen, daß die enzymatische Ausrüstung nicht in allen Fällen den Erfordernissen des regelrechten Stoffwechsels entspricht. Hierbei genügt es, wenn auch nur ein unbedingt nötiges Glied in irgend einem stofflichen System fehlt, nicht oder zu spät aus dem ererbten Substrat zur Entwicklung gelangt. Die eben erwähnte Tatsache, daß geschwächte Individuen noch zu üppiger Entfaltung und zur Produktion nährstoffreicher Samen befähigt sind, die keimungsunfähig bleiben, deutet darauf hin, daß die Beeinträchtigung der Katalysatoren im Plasma der Nachkommen zunächst die Dissimilationsphase betreffen dürfte, wodurch eine Herabsetzung der Betriebsenergie unter das erforderliche Maß und bis zur völligen Betriebseinstellung zustande käme. Hierfür spricht nun die bemerkenswerte Tatsache, daß Samen gerade solcher Individuen noch durch das Licht, wenn es in der Zeit zwischen Schnittreife und Keimreife zur Einwirkung gelangt, zur Keimung gebracht werden können. Die Wirkung des Lichtes bei der Samenkeimung ist nicht anders denkbar als katalytisch. Heinricher hat diesen Gedanken zum erstenmal ganz allgemein ausgesprochen,¹ genauer formuliert und, wenn auch nicht restlos begründet, so doch wesentlich gestützt wurde die Sachlage durch die Untersuchungen Lehmann's und Ottenwälder's.² In unserem Falle erscheint das Licht geradezu als Ersatz

die daraufhin sich abspielenden Vorgänge der weiteren Ausgestaltung und Füllung mit Reservestoffen keinen Einfluß mehr haben. Vgl. die Ausführung auf p. 415.

¹ »Die fördernde Wirkung des Lichtes auf den Keimungsprozeß.... liegt zweifelsohne in chemischen Wirkungen, welche die Reaktivierung der Reservestoffe betreffen.« E. Heinricher, Ein Fall beschleunigender Wirkung des Lichtes auf die Samenkeimung. (Vorl. Mitteilung). Ber. d. D. B. G. 17, 1899, p. 308 und Beeinflussung der Samenkeimung durch das Licht. Wiesner-Festschrift, Wien 1908, p. 278.

² E. Lehmann und A. Ottenwälder, Über katalytische Wirkung des Lichtes bei der Keimung lichtempfindlicher Samen, Zeitschr. f. Bot. 5, 1913, p. 337 und E. Lehmann, Über katalytische Lichtwirkung bei der Samenkeimung. Biochem. Zeitschr. 50, 1913, p. 388.

für die Benachteiligung des ererbten Substrats in seiner dissimilatorischen Leistungsfähigkeit und wir können uns vorstellen, daß die in der Zeit äußerlicher Samenruhe sich normalerweise selbsttätig entwickelnden erforderlichen Katalysatoren — vielleicht ein einziger ganz bestimmter — hier durch eine arbeitsspeichernde photochemische Reaktion geschaffen werden. Diese Ersetzbarkeit für den Energiegewinn fehlender stofflicher Grundlagen durch einstrahlende Energie zur festgestellten Zeit des Samenlebens kommt aber nicht nur der dargelegten Hypothese über die Natur der phyletischen Potenz zugute, sondern läßt uns überdies die in einem früheren Kapitel als spezifisch charakterisierte Ruhe der Samen als eine für den Keimling und seine fernere Entwicklung sehr bedeutende und entscheidende Periode erscheinen. Wie weit diese begünstigende Einwirkung des Lichtes zur Zeit der Samenruhe in die Zukunft reicht, wurde noch nicht festgestellt.

Auf die Störung der Dissimilation folgt die Herabsetzung der assimilatorischen Leistungsfähigkeit und geht weiter mit ihr Hand in Hand; die ferneren Nachkommen schlechter Keimer tragen ihre mangelhafte innere Verfassung ganz offen zur Schau. Zu den aus früheren Abschnitten bekannten Erscheinungen der Wachstumsverzögerung, der Verzwegung, Sterilität der Blüten, Blühunfähigkeit und Chlorose gesellen sich dann noch die beschriebenen morphologischen Anomalien. Ihr Zusammenhang mit der Schwächung der phyletischen Potenz ist, ohne an eine Verallgemeinerung zu denken,¹ für unseren Fall zweifellos. Wenn die morphologische Ausprägung schließlich und endlich auf einen bestimmten geregelten Verlauf ineinandergreifender und gesetzmäßig voneinander abhängender assimilatorischer und dissimilatorischer Vorgänge zurückzuführen ist, so macht

¹ Wesentlich anders muß beispielsweise die aus E. Baur's Vererbungsversuchen bekannte pelorische Form des Löwenmauls mit zweifellos starker phyletischer Potenz entstanden sein. (Vgl. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, Berlin 1911 und die Behandlung der Bastardierung durch denselben Verfasser im Handbuch der Naturwissenschaften I., Jena 1912.)

die Vorstellung dieses Zusammenhanges auch keine weiteren Schwierigkeiten. Es braucht hierbei an den Ausfall ganz spezifischer Stoffe, etwa im Sinne Sachs' gar nicht gedacht zu werden. Gewisse, innerhalb der Grenzen eines sonst normalen Individuums zur Beobachtung gelangende Anomalien, wie beispielsweise die Reduktion in der Zahl der Blütenteile, Unterdrückung der Carpelle, Vereinfachung von Blättern an den letzten Ausgliederungen eines Vegetationspunktes wurden seit jeher mit der Erschöpfung des plastischen Materials in Zusammenhang gebracht.¹ Setzen wir an Stelle des groben plastischen Materials die feineren, bisher nur geahnten chemischen Systeme des Plasmas und denken wir uns die Erzeugnisse, über das individuelle Maß hinaus, aus einem und demselben nicht unerschöpflichen hypothetischen Grundsystem geworden, so ist die Art des Zusammenhanges dieselbe. Dieses Grundsystem muß aber in unserem Falle, da seine Erschöpfung erst jenseits der Grenzen des Individuums bemerkbar wird, demnach die Keimzelle als Brücke zwischen den Generationen benützt, auch dem Keimplasma angehören. So gelangen wir mit zwingender Notwendigkeit zur Vorstellung, daß die stofflichen Grundlagen der phyletischen Potenz im Keimplasma zu finden sind und dieses demnach im Rahmen des Individuums nicht gleichwertig sein kann. Ob diese Grundlagen dem eigentlichen Idioplasma, dessen gleichmäßige Kontinuität und Differenzierung die Basis aller theoretischen Verwertung der Vererbungsgesetze darstellen, angehören oder außerhalb desselben zu denken sind, läßt sich zunächst nicht entscheiden. Hierzu fehlen vor allem ausreichende Erfahrungen über die Beeinflussung der phyletischen Potenz der Nachkommenschaft durch Kreuzung von Individuen, die in dieser Hinsicht weitgehend verschieden sind. Wie erinnerlich (siehe p. 417 ff.) ergaben

¹ So hat auch Heinricher die zahlreichen, nicht mit Rückschlagserscheinungen zusammenhängenden Blütenanomalien bei *Iris pallida* Lam. *abavia*, die zumeist an sehr reichblütigen Pflanzenstöcken gegen Ende der Blütezeit zur Beobachtung gelangten, erklärt. (Versuche über die Vererbung von Rückschlagserscheinungen bei Pflanzen. Jahrb. f. wissensch. Bot. 24, 1892, p. 80.)

die bisherigen Erfahrungen keinerlei Andeutung einer Änderungsmöglichkeit durch Hinzuführung von Pollen besserer oder schlechterer Individuen, ausgedehntere Versuche über diese gewiß sehr wichtige Frage stehen jedoch noch aus. Deswegen möchte ich auch die offenkundig mit der Schwächung der phyletischen Potenz zusammenhängenden morphologischen Abänderungen, selbst wenn sie, wie im Falle unserer Zwerge, sich durch die noch möglichen Generationen als erblich erweisen, nicht zu den eigentlichen Mutationen rechnen, bei denen Änderungen im Idioplasma selbst angenommen werden müssen. Da diese von jenen vielfach äußerlich nicht unterschieden werden können, habe ich in einem der letzten Kapitel auf die Möglichkeit, vielleicht auch Wahrscheinlichkeit aufmerksam gemacht, daß manche der bekannten Mutationen, zumal die sogenannten Verlustmutanten, jenen angehören.

Die erkannten und dargelegten Zusammenhänge gestatten schließlich auch die Beantwortung einer die Züchtung hochwertiger Sorten unserer Kulturpflanzen interessierenden Frage mit einiger Wahrscheinlichkeit. Es ist bekanntlich das Verdienst Johannsen's, in exakter Weise gezeigt zu haben, worauf die auf Grund fortgesetzter Selektion des Besten schließlich erreichbare Konstanz einer hochwertigen Kulturrasse beruht.¹ Gleichzeitig ist aber bekannt, daß jede solche Rasse nur durch andauernde Zucht vollwertig bleibt, während sie, sich selbst überlassen, früher oder später im Werte zurückgeht. Originalsaat, erster, zweiter Nachbau sind die üblichen Bezeichnungen der landwirtschaftlichen Praxis. Wenn nun auch zugegeben sei, daß in vielen Fällen die Entwertung in der unvermeidlichen Kreuzung der betreffenden Edelrasse mit gleichzeitig auf benachbarten Feldern angebauten Mischrassen ihren Grund hat,² so halte ich doch die Bemerkung,

¹ W. Johannsen, *Erblichkeit in Populationen*, Jena 1903.

² Vgl. E. Baur, *Die Bedeutung der primitiven Kulturrasse und der wilden Verwandten unserer Kulturpflanzen für die Pflanzenzüchtung*. Jahrb. d. deutsch. Landwirtschafts-Gesellsch. 1914, p. 104.

die Jost anlässlich der Besprechung dieser Dinge in seinen Vorlesungen macht,¹ nicht für unberechtigt.

Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß die Entwertung auch bei Ausschluß des Einflusses minderwertiger Sorten, etwa in einem Gebiete, wo die betreffende Art nur in der hochgezüchteten Form zum Anbau gelangt, sich einstellen wird, und daß diese Entwertung dann lediglich dem Umstande zuzuschreiben ist, daß die phyletische Potenz eben nicht gleichmäßig auf alle Nachkommen der Samenträger verteilt wird.² Auch der in der landwirtschaftlichen Praxis da und dort übliche Ausdruck, der Same einer Kulturpflanze sei im eigenen Betriebe »abgebaut«, und die Notwendigkeit, in solchen Fällen den Ertrag durch Erwerbung fremden Saatgutes zu heben, erfahren hiermit eine neue Beleuchtung.

Alectorolophus hirsutus ist eine typische Saisonpflanze. Im Abschnitte, der von seinem Keimungsrythmus handelt, wurde auseinandergesetzt, daß diese Erscheinung vor allem auf der charakteristischen festen, von äußeren Faktoren anscheinend unabhängigen Ruhe der Samen beruht. Sie allein könnte jedoch die beschränkte Vegetationsperiode des Schmarotzers nicht herbeiführen. Denn es ist einleuchtend, daß Samen später blühender Nodien, etwa des Gipfels und noch mehr der Seitenachsen erster und gar zweiter Ordnung bei zeitlich gleich lange andauernder Ruhe auch später keimen müßten, wodurch die ganze Entwicklung der Pflanze um dieselbe Zeitspanne gegen den Sommer verschoben würde. Bei Wiederholung in aufeinanderfolgenden Jahren müßte sich die Vegetationsperiode immer weiter ausdehnen, vorausgesetzt, daß die geänderten Lichtverhältnisse der zweiten Jahreshälfte das Gedeihen der Pflanze ermöglichen. Dies unterliegt aber keinem Zweifel, da *Alectorolophus hirsutus* als Getreideschmarotzer, zumeist reich verzweigt, noch tief

¹ 3. Aufl., Jena 1913, p. 526, Fußnote 6a.

² Über die Veränderlichkeit der Keimungskurve in reinen Linien vgl. beispielsweise die Auseinandersetzung auf p. 435.

im August blühend und fruchtend angetroffen wird. Durch die früher oder später zum Untergange aller Nachkommen spät entstandener Keime führende Ungleichmäßigkeit in der Verteilung der phyletischen Potenz wird die eben geschilderte und mögliche Ausdehnung der Vegetationsperiode wirksam unterbunden. So sehen wir den Saisoncharakter der Pflanze nicht so sehr durch die Anpassung der einzelnen Schritte in der Entwicklung des Individuums an die klimatischen Verhältnisse des Frühlings unserer Breiten gegeben, sondern durch zwei Momente, die gewiß nicht sehr naheliegend sind und erst durch vertiettere Kenntnis der Pflanze erkennbar werden: Die feste, zeitlich streng gesetzmäßige Samenruhe und die Einschränkung der Erhaltung der Art in ihrer Vollkraft auf früh angelegte Keime der frühesten Individuen.

Es fällt schwer, sich die Ahnen des *Alectorolophus hirsutus* mit Bedachtnahme auf seine reiche Fruchtbarkeit, die, wie wir gesehen, heute zum großen Teile zwecklos erscheint, anders vorzustellen als über die ganze, nur durch die klimatischen Verhältnisse eingeengte Zeit des Jahres werdend, blühend und fruchtbringend wie etwa eine *Capsella* oder *Sinapis*.

Wettstein's Gedanke von der Entstehung zeitlich getrennt blühender, saisondimorpher Formen aus einheitlichem Ursprung¹ ergibt sich somit von einer ganz anderen Erfahrung aus und wird hierdurch wesentlich gestützt. Bevor indes an eine eingehendere Auswertung des zweifellos vorhandenen Zusammenhanges der Zwillingsformen geschritten werden kann, müssen erst Keimungs- und Entwicklungsrhythmik einer ausgesprochenen Herbstform vollkommen aufgeklärt sein.

Zusammenfassung.

Die sehr unregelmäßigen und wechselnden Keimerfolge bei Aussaaten von *Alectorolophus*-Samen erklären sich nicht

¹ R. v. Wettstein, Der Saison-Dimorphismus als Ausgangspunkt für die Bildung neuer Arten im Pflanzenreiche. Ber. d. D. B. G. 13, 1895.

durch Vermischung von Linien verschiedener Keimkraft oder durch Bastardierung früh- und spätkeimender Rassen. Auch in reinen Linien bleibt der Keimungserfolg nicht konstant.

Die Zunahme von spätkeimenden Samen und die Steigerung in der Produktion von äußerlich zwar vollkommen einwandfreien, aber keimungsunfähigen Samen, die sich bei Reinzucht in jeder Deszendenz früher oder später einstellt, deutet darauf hin, daß die Samenträger, auch wenn sie selbst noch zu bester Individualentwicklung befähigt sind, nicht lebensfähigen und dem sicheren Untergange entgegengehenden Abzweigungen des Stammbaumes angehören.

In der Nachkommenschaft solcher geschwächter Individuen gesellt sich in verschiedenem Grade die Herabsetzung der individuellen Entwicklungsmöglichkeit hierzu, die aber häufig auch schon bei den Geschwistern bemerkbar wird. Sie äußert sich durch das Absterben von Keimlingen bald nach der Keimung, abnormalen Keimvorgang, Chlorose, durch das Eingehen der Pflanzen vor Erreichung der Blühreife, durch Steckenbleiben von Blütenknospen, mangelhafte Entwicklung der Makro- oder Mikrosporen oder beider zugleich, schließlich durch Verlangsamung des Wachstums und der Entwicklung und ein harmonisches Zurückbleiben in allen Maßen auch bei günstigsten äußeren Bedingungen, also durch ausgesprochenen Nanismus. Die Samen geschwächter Individuen sind zudem kurzlebig; sie vertragen, dem Grade der Schwächung entsprechend, längeres trockenes Aufbewahren nicht.

Die Ausprägung der Schwächung ist abhängig von der Rangordnung der Kapsel, aus welcher der Samen stammt und von der Fruchtbarkeit des Individuums: Je später ein Individuum entstanden ist, um so schwächer ist seine Deszendenz, um so früher müssen die ihm entstammenden Linien zugrundegehen. Je fruchtbarer ein Individuum ist, um so eher wird dieser Zusammenhang bemerkbar.

Bei allen Individuen — die bis zur Unfruchtbarkeit geschwächten selbstverständlich ausgenommen — hat eine Reduktion der Samenerzeugung — gleichviel, auf welche Weise erreicht — eine Erhöhung des Wertes der Deszendenz

zur Folge. Die Entfernung schwellender Kapseln hat jedoch auf die Keimkraft der verbleibenden Samen keinen Einfluß. Das Schicksal des Nachkommens entscheidet sich daher spätestens bei der Befruchtung selbst oder knapp nachher. Soweit bisher feststellbar, ändert Pollen einer Pflanze von anderer inneren Verfassung an der Keimkraft der Samen eines bestimmten Individuums nichts, weder im positiven noch im negativen Sinne.

Vollkeimung der Samen eines Individuums im ersten Frühjahr nach der Reife ist erreichbar. Sie kann erwartet werden, wenn die Mutterpflanze selbst einer frühen Ernte entstammt und ihre Aszendenz Jahr für Jahr aus frühen Nodien erwuchs, wenn sie jedoch zudem ein bestimmtes Maß individueller Entwicklung nicht überschreitet.

Die Fähigkeit, vollwertige, die Weiterexistenz der Art verbürgende Nachkommen zu erzeugen, wird phyletische Potenz genannt. Eine Scheidung vom gebräuchlichen Ausdruck Fortpflanzungsfähigkeit (Fertilität), der sich auf das Verhalten des Organismus in den Grenzen seines individuellen Lebens bezieht, war um so notwendiger, als auch fortpflanzungsfähige Individuen über wenig phyletische Potenz verfügen können.

Jedem Einzelwesen kommt ein von seiner Aszendenz abhängiges und in seiner Deszendenz erkennbares Maß phyletischer Potenz zu; es ist innerhalb gewisser Grenzen am Individuum derart verschiebbar, daß bei Unterdrückung der Fruchtbarkeit älterer Nodien die jüngeren Nodien phyletisch wertvoller werden. Die Grenzen, die einer reinen Ersetzbarkeit der Nodien gesteckt sind, erklären sich durch Änderung in der inneren Verfassung während der individuellen Entwicklung: Neben dem Individualmaß phyletischer Potenz sind von diesem abhängige, aber unter sich verschiedene Nodialmaße anzunehmen. Diese erreichen in den untersten Nodien der Blütenstandsmitte ihren höchsten Wert.

Die Samen von *Alectorolophus hirsutus* keimen frühestens Ende November des Reifejahres, die höchste Zahl keimender

Samen wird anfangs Jänner erreicht; hierauf fällt die Zahl rasch, verzögerte Keimungen sind bis zum April möglich. Die Keimungsfrequenz ist bei ausgewählt vollkräftigen Samen durch eine symmetrische, steil ansteigende und abfallende Kurve mit hohem Gipfel darstellbar. Sie muß sich, entsprechend der zunehmenden Schwächung der phyletischen Potenz in aufeinanderfolgenden Generationen mit zunehmender Bevölkerung, allmählich verflachen und unregelmäßig werden und wird hierdurch ein Beispiel für die Veränderungsmöglichkeit von Frequenzkurven auch in reinen Linien.

Licht und Frost sind für vollwertige Samen des Schmarotzers zur Keimung unnotwendig. Die Temperaturgrenzen, innerhalb welcher zur Zeit der Keimfähigkeit Keimung erfolgt, sind annähernd 0° und 18° .

Vom Reifemonat Juni bis November ist der Zeitpunkt des Anbaus von keinem Einfluß auf den Zeitpunkt der Keimung; von Dezember ab setzt die Keimung ziemlich gesetzmäßig einen Monat nach dem Anbau (Liegezeit) ein. Die Keimfähigkeit erhält sich durch zwei Monate (Dezember, Jänner) auf der Höhe und klingt rasch gegen den April ab; darüber hinaus wird der keimfähige Zustand erst wieder im Spätherbste erreicht.

Weder Licht noch Treibmittel haben auf den strengen Keimungsrhythmus der *Alectorolophus*-Samen Einfluß. Ätherisierung zur Zeit der Keimfähigkeit wirkt phyletisch selektiv.

Geschwächte Samen (Nachkommen von Individuen oder aus Nodien kleiner phyletischer Potenz) werden durch das Licht in der Keimung auffallend gefördert. Das Licht ist ausschließlich in der Periode vor Erreichung der Keimfähigkeit wirksam, wobei sich die Einwirkung auf den letzten Abschnitt dieser Periode (Oktober) beschränken kann. Die Ersetzbarkeit von Mängeln in der inneren Verfassung durch das Licht, die bisher allerdings nur für die Keimung festgestellt wurde, ist für die Frage nach dem Wesen der phyletischen Potenz bedeutungsvoll.

Die ungefähr fünf Monate andauernde Sommerruhe der Samen wird als spezifisch bezeichnet: Sie ist ein erbliches,

zum Charakter der Pflanze gehöriges Merkmal. Daneben treten in freier Natur nach der Keimung und während des unterirdischen Lebens durch Frost verursachte, verschieden lang andauernde und jederzeit aufhebbare Ruheperioden in Erscheinung. Bei vollkommen frostfreier Kultur wird die Pflanze um einen Monat früher blühreif.

Die von äußeren Faktoren weitgehend unabhängig erkannte Samenruhe und die Einschränkung der Art in ihrer Vollkraft auf früh angelegte Keime der frühesten Individuen begründen gemeinsam den Saisoncharakter der im übrigen außerordentlich anpassungsfähigen Pflanze.

Die in sämtlichen kultivierten Linien auftretenden Gestaltungsanomalien — Tri- oder Synkotylie, Polyphyllie der Wirtel, Chorise, Adhäsion und Diremption der Blätter (mit Zwangsdrehung der Achse verbunden), Vermehrung der Carpelle und Stamina, Oberlippenadesmie der Blüte — konnten als Ausprägungen geschwächter phyletischer Potenz und von der Ernährung unabhängig erkannt werden. Damit ist wenigstens für *Alectorolophus* die Frage, wann sind teratologische Erscheinungen in der Nachkommenschaft normaler Individuen zu erwarten, beantwortet. Im gleichen Zusammenhange wurden chlorotische Keimpflanzen und Alterationen des festen Keimungsrhythmus festgestellt.

Die Einschränkung der Fortpflanzung bei Zwergen schafft die Möglichkeit, daß sich der Zwergwuchs als Ausprägung geschwächter phyletischer Potenz durch einige Generationen lebensfähig erhält und derart als erblich erscheint. Da Zwerge aus phyletisch geschwächter Aszendenz mit Zwergmutanten sehr viel Ähnlichkeit haben und von ihnen äußerlich kaum zu unterscheiden sind, wird auf die Möglichkeit aufmerksam gemacht, daß manche beschriebene Zwergformen in einer reichen Nachkommenschaft — vielleicht auch sonstige sogenannte Verlustmutanten — keine echten Mutanten mit geforderten Änderungen im Idioplasma seien.

Alectorolobus hirsutus ist am Standorte der Freiland-
ernten (Mühlau bei Innsbruck) heterozygotisch. Er enthält
die offenrachige Form (*Anoectolemus*) *Al. Facchini* (Chab.)
Stern. Das Merkmal ist rezessiv. Mit Rücksicht auf die
unzusammenhängende, auf wenige alpine Standorte be-
schränkte Verbreitung der Art wäre vom Standpunkte der
Frage nach der ursprünglichen Ausdehnung des *Anoectolemus*
die Prüfung auch an anderen Standorten durchzuführen.



Sperlich, Adolf. 1919. "Die Fähigkeit der Linienerhaltung (phyletische Potenz), ein auf die Nachkommenschaft von Saisonpflanzen mit festem Rhythmus ungleichmäßig übergehender Faktor. Auf Grund von Untersuchungen über die Keimungsenergie, Rhythmik und Variabilität in reinen Linien von *Alectorolophus hirsutus* All." *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* 128, 379–475.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/34249>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/232989>

Holding Institution

MBLWHOI Library

Sponsored by

MBLWHOI Library

Copyright & Reuse

Copyright Status: NOT_IN_COPYRIGHT

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.