

80. O. Renner: Die tauben Samen der *Oenothera*.

(Eingegangen am 12. Dezember 1916.)

Herr Professor DE VRIES hat sich die Mühe gemacht¹⁾, meine hypothetische Deutung²⁾ der bei *Oenothera Lamarckiana* und anderen Formen der Gattung vorkommenden tauben Samen an sehr umfangreichem Material zu prüfen, und ist dabei zu einer, wie es nach seinen Protokollen den Anschein hat, gut begründeten Ablehnung meiner Annahme gekommen. In den letzten drei Jahren habe ich selber *Oenotheren* gezüchtet, während ich zur Zeit meiner genannten Publikation nur die drei Hauptarten, aber keinen Bastard aus eigener Anschauung kannte, und die seinerzeit aus spärlichem Material abgeleitete Vorstellung hat sich dabei durchaus bewährt. Die ausführliche Mitteilung meiner Ergebnisse ist fast fertig geschrieben, der völlige Abschluß kann aber jeden Tag verhindert werden, weil ich Soldat bin, und deshalb möchte ich die Punkte, die von der DE VRIESschen Veröffentlichung berührt werden, kurz behandeln.

Die Eigentümlichkeit der *O. Lamarckiana*, bei Kreuzung mit anderen Arten in der ersten Generation eine zweiförmige Nachkommenschaft, „Zwillingsbastarde“, zu erzeugen, beruht nach meiner früher begründeten Annahme darauf, daß *O. Lamarckiana* im Pollen wie in den Samenanlagen zweierlei Keimzelltypen bildet. Ich nenne den haploiden Faktorenkomplex, der den *laeta*- und den *densa*-Typus hervorruft, jetzt *gaudens*, den anderen, der für die Bildung des *velutina*- und des *laxa*-Typus verantwortlich zu machen ist, *velans*. Bei Selbstbestäubung der *O. Lamarckiana* entwickeln sich nur die heterozygotischen Kombinationen *gaudens* ♀ · *velans* ♂ und *velans* ♀ · *gaudens* ♂ zu lebensfähigen Individuen, während die Homozygoten *gaudens* · *gaudens* und *velans* · *velans* in Form tauber Samen mit frühzeitig gehemmten Embryonen zur Erscheinung kommen. Bei gleicher Häufigkeit der beiderlei Keimzellen müssen gesunde und taube Samen in gleicher Zahl auftreten, was die DE VRIESschen Zählungen ebenso wie meine eigenen im allgemeinen bestätigen.

1) DE VRIES, Gute, harte und leere Samen von *Oenothera*. Zeitschrift für indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 1916, Bd. 16, S. 239.

2) O. RENNER, Befruchtung und Embryobildung bei *Oenothera Lamarckiana* und einigen verwandten Arten. Flora 1914, Bil. 107, S. 115.

Die Hypothese läßt sich prüfen an folgenden Forderungen, die sich aus ihr ergeben: 1. Wenn *O. Lamarckiana* ♀ durch den Pollen einer anderen Art in das Bastardpaar *laeta* und *velutina* gespalten wird, müssen die Samen alle gesund sein, es darf nicht die Hälfte der Samen taub ausfallen. 2. Die Umkehrung: Wenn *O. Lamarckiana* ♀ mit dem Pollen einer anderen Art lauter gesunde Samen gibt, muß die Nachkommenschaft mindestens zweiförmig sein. 3. Wenn *O. Lamarckiana* ♀ mit dem Pollen einer anderen Art einen einzigen Bastardtypus gibt, muß etwa die Hälfte der Samen taub sein, falls die durch den Pollen anderer Arten hervorgerufenen Zwillinge *laeta* und *velutina* in gleichen Zahlen auftreten. 4. Wenn eine Art mit dem Pollen der *O. Lamarckiana* die Zwillinge *laeta* und *velutina* oder *densa* und *laxa* erzeugt, darf das Zahlenverhältnis zwischen gesunden und tauben Samen bei dieser Kreuzung nicht anders ausfallen als bei Selbstbestäubung. 5. Aus den in den Zwillingsbastarden getrennten Komplexen *gaudens* und *velans* muß sich durch Kreuzung der Bastarde die *O. Lamarckiana* wieder zusammensetzen lassen.

Zu 1. DE VRIES teilt mit (1916 S. 265) daß die Früchte der *O. Lamarckiana* nach der Kreuzung mit *O. Cockerelli*, *O. Hookeri*, *O. von North Town Junction* — sämtliche Kreuzungen liefern die Zwillinge *laeta* und *velutina* — meist weit über 90 % gesunde Samen enthalten. 100 % keimhaltiger Samen treten überhaupt nie auf, die Forderung 1 kann also als erfüllt gelten.

Zu 2. Bei Bestäubung mit dem Pollen von *O. atrovirens* und von *O. muricata* (*syrticola*) bildet *O. Lamarckiana* 93 bzw. 99 %, also praktisch wieder lauter gesunde Samen. (DE VRIES 1916, S. 266). Für *O. muricata* kann ich das Ergebnis nach meiner eigenen Erfahrung an der italienischen Rasse bestätigen. Aus den beiden Kreuzungen entwickelt sich je ein einziger lebensfähiger Bastardtypus, eine *gracilis*. DE VRIES gibt aber an, daß zahlreiche Keimlinge mit mangelhaftem Chlorophyllgehalt absterben. Er glaubt, es handle sich hier um hohe fluktuierende Variabilität bei allgemeiner Schwäche der betreffenden Bastarde¹⁾. Ich selber kann bei meinem *muricata*-Material in aller Schärfe zwei Typen unterscheiden: grüne, zwar ziemlich schwache und langsam wachsende, aber immer voll entwicklungsfähige Keimlinge, die den von DE VRIES *gracilis* genannten Typus liefern, und vollkommen chlorophyllfreie, die nach normaler Wurzelbildung die rein weißen Kotyledonen entfalten, ohne sie zu vergrößern, und die nach wenigen Tagen zugrunde

1) DE VRIES, „Gruppenweise Artbildung“, Berlin 1913, S. 163.

gehen. Daß sorgfältige Prüfung der Materialien von DE VRIES diese Zweiförmigkeit ebenfalls an den Tag bringen wird, ist mir nicht im geringsten zweifelhaft.

DE VRIES steht bei der Beschreibung der hier vorliegenden Erscheinungen vielleicht unter dem Eindruck der Beobachtungen, die er bei der Kreuzung von *O. Cockerelli*, *Hookeri* und *biennis-Chicago* mit *atrovirens* ♂ und *muricata* ♂ macht. Hier sind die Keimlinge „fast nur gelb“¹⁾ und die Unterschiede zwischen den Individuen müssen — von Mutanten und „metaklinen“ Bastarden (DE VRIES 1913 S. 308) abgesehen — der Ausdruck fluktuierender Variation sein, weil die betreffenden als Mütter verwendeten Arten zur Hauptsache nur einen einzigen Typus von Eizellen besitzen. Die Zahl der voll entwickelten Embryonen ist fast 100% (DE VRIES 1916 S. 251), die Variabilität geht also nicht so weit, daß die Embryonen durch die im späteren Verlauf der Entwicklung ans Licht tretende Unverträglichkeit der mütterlichen und der väterlichen Anlagen teilweise schon sehr früh im Wachstum gestört werden. DE VRIES gibt selber zu, daß die „Schwächung der Keime“ nicht „mit einer Abnahme ihrer Anzahl verbunden ist“ (S. 251).

Zu 3. Die Kreuzung *O. Lamarckiana* × *biennis* liefert in den Versuchen von DE VRIES wie in den meinigen einen zweifellos einförmigen Bastard, den ich *fallax* nenne. Neben den gesunden *fallax*-Samen habe ich früher bei einem *Lamarckiana*-Material unbekannter Herkunft und ebenso bei der weißnervigen Rasse von HERIBERT-NILSSON ziemlich genau gleich viele taube Samen erhalten. Die *fallax* halte ich für eine *velans*-Verbindung, die tauben Samen stellen die *gaudens*-Verbindung dar, die nicht lebensfähig ist. DE VRIES findet, wenn er seine Rasse von *O. Lamarckiana* mit dem Pollen von *O. biennis* bestäubt, die gesunden Samen zu 92, 92, 89, 76, 72, 79, 69 %; ich selber habe bei seiner Rasse denselben Gehalt ge-

1) 1916, S. 251. Auf derselben Seite heißt es noch einmal: „... sind die Keimlinge fast alle oder doch zum weitaus größten Teil gelb und dadurch zu schwach, um sich weiter zu entwickeln“. Bis zum Jahr 1913 hatte aber DE VRIES, wie es scheint, noch nicht einen einzigen Keimling gesehen, der sich zur vollen Entwicklung bringen ließ. In „Gruppenweise Abbildung“ lesen wir S. 76: „Gelbe, früh absterbende Keimlinge lieferten mir *O. Hookeri* × *cruciata* (= *atrovirens*) und *O. Cockerelli* × *cruciata*; grüne Schwächlinge dagegen *O. biennis-Chicago* × *cruciata* S. 163: „So gaben *O. biennis-Chicago*, *O. Hookeri* und *O. Cockerelli* nach der Befruchtung mit *O. muricata* nur gelbe, bald sterbende Keimlinge“; derselbe Befund S. 79. Diese Angaben machen es doch sehr wahrscheinlich, daß hier überall die Nachkommenschaft recht gleichförmig ist im Gegensatz zu den weit verschiedenen Keimlingstypen etwa in der Kreuzung *O. Lamarckiana* × *muricata*.

zählt, 79 %. Das Ergebnis kann durch die Annahme erklärt werden, daß die fragliche Rasse etwa 80 % *velans*-Samenanlagen und nur 20 % taugliche *gaudens*-Samenanlagen erzeugt. Die Probe ist leicht zu machen durch Feststellung des Zahlenverhältnisses, in dem aus anderen Kreuzungen der *O. Lamarckiana* ♀ die Zwillinge hervorgehen; die *velutina* müßte viel zahlreicher sein als die *laeta*. Man schlage DE VRIES, Gruppenweise Artbildung, nach und findet diese Erwartung bestätigt (S. 118, 119, 124):

	% <i>Laeta</i>	% <i>Velutina</i>
<i>O. Lamarckiana</i> × <i>Cockerelli</i>	7, 15	93, 85
„ × <i>Hookeri</i>	11, 11, 41, 34	89, 89, 59, 66
„ × <i>strigosa</i>	6, 13	94, 70
„ × <i>biennis</i> -Chicago	3, 15, 12, 13, 29	97, 85, 88, 87, 71.

Bei Selbstbestäubung muß trotz der verschiedenen Häufigkeit der beiden Eizelltypen doch das Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen wie 1 : 1 werden, wenn nur im Pollen beide Typen gleich zahlreich vertreten sind; es bilden sich eben 50 % *Lamarckiana*-Samen aus 10 % *gaudens*·*velans* und 90 % *velans*·*gaudens*, und ebenso 50 % taube Samen aus 10 % *gaudens*·*gaudens* und 40 % *velans*·*velans*.

DE VRIES gibt für den immerhin geringen Prozentsatz gesunder Samen in der Kreuzung *O. Lamarckiana* × *biennis* eine andere Erklärung. Er sagt, der Bastard sei „im Verhältnis zu beiden Eltern schwach“, was ich übrigens für mein Material nicht bestätigen kann, und glaubt, es handle sich um „einen annähernd vollen, aber durch die Kreuzung bedeutend geschwächten Keimgehalt“ (S. 273). Diesem Argument stelle ich den Befund von DE VRIES entgegen, daß in den Kreuzungen von *O. Hookeri* usw. mit *muricata* ♂ der Keimgehalt so voll ist wie nur irgendwo, trotzdem die betreffenden Bastarde immer in frühester Jugend absterben (vergleiche unter 2).

Zu 4. Die Kreuzungen von *O. biennis*, *muricata*, *biennis*-Chicago mit *Lamarckiana* ♂ geben ebensoviele keimhaltige Samen wie bei Selbstbestäubung, um 90 % herum (DE VRIES 1916, S. 266). Dieselben Samenanlagen, die bei Bestäubung mit dem arteigenen Pollen den einförmigen Arttypus reproduzieren, liefern jetzt *laeta* oder *velutina*, je nachdem ein *gaudens*- oder ein *velans*-Pollenschlauch die Befruchtung vollzieht, aber weil beide Bastardtypen gleich lebensfähig sind, besteht kein Anlaß für die Entstehung tauber Samen.

Zu 5. Die wichtigste Probe auf die Richtigkeit meiner Deutung der *laeta-velutina*-Spaltung ist natürlich der Versuch, aus den beiden getrennten Komplexen die Kombination *gaudens*·*velans*

bzw. *velans-gaudens* herzustellen, die, falls meine Vermutung den Sachverhalt trifft, mit *O. Lamarckiana* identisch sein muß. Tatsächlich haben mir die beiden Kreuzungen zwischen *O. (biennis × Lamarckiana) laeta* und *O. (biennis × Lamarckiana) velutina* zur Hauptsache *O. Lamarckiana* geliefert. Daneben tritt noch *laeta* auf, wenn dieser Zwilling als Vater verwendet wird, und *velutina* bei der reziproken Kreuzung zu der *velutina* den Pollen hergibt. DE VRIES findet als Ergebnis der Kreuzung, *velutina × laeta* nur *laeta*, als Resultat der Kreuzung *laeta × velutina* beide Zwillingformen, aber die auftretende *laeta* soll häufig mehr der *O. Lamarckiana* ähnlich sein (Gruppenw. Artb. S. 142, 143). Sein Befund ist also augenscheinlich der gleiche wie in meinen Kulturen, aber die Deutung die er gibt ist nicht richtig. DE VRIES hat bei der Kreuzung *velutina × laeta* die auftretende *Lamarckiana* mit der *laeta* zusammengeworfen, und bei der Kreuzung *laeta × velutina* hat er die *Lamarckiana* als *laeta* angesprochen. Die beiden Formen können aber gar nicht miteinander verwechselt werden, wenn man auf die Anthokyanbildung achtet. *O. Lamarckiana* hat in den kleinen Parenchympolstern, die als Sockel der stärkeren Borstenhaare am Stengel und an den Fruchtknoten entwickelt sind, viel rotes Anthokyan, so daß die betr. Organe fein rot getupft erscheinen, und außerdem sind auch die Kelchzipfel und die jungen Früchte mit rotbraunen — bei der DE VRIESschen Rasse schwächeren, bei der HERIBERT-NILSSONschen, auch der weißnervigen Form, stärkeren — Streifen gezeichnet. Beide Merkmale gehen in der Kreuzung mit *biennis* ♀ nur auf die *velutina*, nicht auf die *laeta* über — sie gehören also dem *velans*-Komplex an und fehlen dem *gaudens*-Komplex — und lassen deshalb die *O. Lamarckiana* von dem Bastard *O. (biennis × Lamarck.) laeta* mit absoluter Sicherheit unterscheiden.

Die Anthokyanbildung in den Haarpolstern und an den Kelchen und Früchten hat der Bastard *O. (Lamarckiana × biennis) fallax* mit der *O. (biennis × Lam.) velutina* gemein, er erweist sich somit als von seiten der *O. Lamarckiana* mit der *velutina* gleichwertig, als *velans*-Verbindung, wie ich schon früher nach den Beschreibungen angenommen habe. Daß *velutina* und *fallax* trotzdem weit verschieden sind, rührt von der Heterogamie der *O. biennis* her. Sie werden von seiten der *O. biennis* eben ganz verschieden begabt, je nachdem diese Art zur Kreuzung den Pollen oder die Eizellen beisteuert. Die entscheidende Probe ist leicht zu machen durch die Kreuzung *O. biennis × O. (Lamarckiana × biennis) fallax*, in der *biennis*-Eizellen mit *velans*-Pollen verbunden werden. Das Resultat ist zur Hauptsache typische *velutina*, wie erwartet, da-

neben treten *biennis* und noch andere Formen auf, aber keine *laeta*. Damit ist wohl unwiderleglich dargetan, daß die *fallax* ein „verwaister Zwilling“ ist und daß die *O. Lamarckiana* nicht bloß spaltbar ist, sondern tatsächlich in jeder Kreuzung gespalten wird.

Daß „*Laeta* $\times$ *Velutina* einen einförmigen Bastard geben müßte“ (DE VRIES 1916, S. 281), habe ich nicht behauptet. Meine Hypothese fordert nur, daß die *Lamarckiana*-Anteile der Zwillinge *laeta* und *velutina* — ich habe diese Anteile früher als *L* und *l* bezeichnet und jetzt *gaudens* und *velans* genannt — miteinander die *Lamarckiana* rekonstruieren. Der *biennis*-Anteil, der in jedem der Zwillinge steckt, kann sich bei der Kreuzung eben-
sogut bemerkbar machen, und tatsächlich tritt dieser *biennis*-Anteil wieder als *laeta* bzw. als *velutina* in die Erscheinung, je nachdem der zur Bestäubung verwendete Pollen den Typus *gaudens* repräsentiert (das ist der Fall, wenn *laeta* Vater ist), oder den Typus *velans* (wenn der *velutina*-Pollen die Befruchtung ausführt). Die Kreuzung der beiden Zwillinge zeigt noch etwas Wichtiges, nämlich daß die im Bastard verbundenen, von zwei Arten stammenden Faktorenkomplexe sich in der Hauptsache bei der Keimzellbildung des Bastardes ebenso glatt von einander trennen wie es die beiden Komplexe in der *O. Lamarckiana* tun.

Weshalb die homozygotischen Kombinationen *gaudens*·*gaudens* und *velans*·*velans* (keineswegs *Laeta* $\times$ *Laeta* und *Velutina* $\times$ *Velutina*, wie DE VRIES 1916 S. 281 schreibt) existenzunfähig sind, kann ich auch heute noch nicht angeben; ein Wort nach Analogie der von meinem verehrten Opponenten angenommenen „semiletalen Eigenschaft“ (1916 S. 264) möchte ich nicht als Ersatz für eine Erklärung prägen.

DE VRIES beobachtet selber, daß bei selbstbestäubter *O. Lamarckiana* zwei einigermaßen unterscheidbare Typen tauber Samen vorkommen, nämlich solche mit ganz winzigen, aus wenigen Zellen bestehenden Embryonen und andere mit beträchtlich größeren, vielzelligen Keimkugeln. Er nimmt an, nur die Samen der ersten Gruppe seien „erblich taub“, dagegen sollen „die kugeligen Embryonen der fluktuierenden Variabilität der normalen Samen angehören“ (S. 280). Vorausgesetzt, daß diese Unterscheidung das Wesen der Erscheinung trifft, so kann ich doch den Schluß nicht für zwingend halten, daß das Vorkommen eines einzigen Typus von „erblich tauben“ Samen gegen die Existenz von zwei verschiedenen lebensunfähigen Homozygoten spreche. Die Kombinationen *gaudens*·*gaudens* und *velans*·*velans* können ja ganz gut

auf dem gleichen Stadium und unter denselben Störungserscheinungen gehemmt werden. Weiter kann ich aber die Überzeugung von DE VRIES nicht teilen, daß alle Embryonen, die es bis zum Zustand der vielzelligen Keimkugel bringen, durch zufällige Ernährungsstörungen in der Entwicklung aufgehalten werden und als Repräsentanten lebensfähiger Kombinationen anzusehen sind. Die tauben Samen der *O. suaveolens* sind fast alle ebenso groß wie die gesunden und enthalten einen ganz ansehnlichen Embryo, was DE VRIES allerdings noch nicht gesehen hat. DE VRIES ist aber ebenso wie ich davon überzeugt, daß diese Samen von *O. suaveolens* aus inneren Gründen, nicht durch individuelle Zufälligkeiten steril werden. Wenn die Hemmung der Entwicklung spät eintritt, kann man nach meinen Erfahrungen einem Embryo nicht ansehen, ob er zufällig verhungert (ich glaube wie DE VRIES, daß das vorkommt) oder genotypisch ungünstig konstituiert ist. Im extremsten Fall bildet sich ja eine Zygote, die eine nicht lebensfähige Kombination darstellt, zu einem anscheinend vollkommen normalen Embryo aus, der sogar zu keimen vermag, dann aber früher oder später abstirbt, wie der eine Typus der Kreuzung *O. Lamarckiana* $\times$ *muricata* (vgl. oben S. 859). — Die Frage, ob die *gaudens*·*gaudens*- und die *velans*·*velans*-Samen sich unterscheiden lassen, habe ich nicht weiter verfolgt, ich halte es aber nicht für unmöglich. Dagegen wird jeder, der die kranken Embryonen und Endosperme in den klein bleibenden Samen gesehen hat, überzeugt sein, daß es sich hier immer um tief liegende, im vererbten Wesen begründete Störungen handelt. In diesem Punkt befinde ich mich wieder nicht in Übereinstimmung mit meinem verehrten Gegner. Er glaubt, die tauben Samen, die ich in der Kreuzung *O. Lamarckiana* $\times$ *biennis* neben den gesunden fand, seien zufällig zurückgeblieben (1916 S. 267). Als Beleg dafür spricht er die von mir hervorgehobene Ähnlichkeit des zytologischen Bildes der kranken Embryonen und Endosperme mit den in der Kreuzung *O. muricata*·Venedig $\times$ *biennis* beobachteten Erscheinungen an. Ich habe aber noch keinen gesunden Samen von *O. muricata* $\times$ *biennis* gesehen, die beiden Arten lassen sich also aus genotypischen Gründen in dieser Richtung nicht mit Erfolg kreuzen. Die Ähnlichkeit der Hälfte der Embryonen der Kreuzung *O. Lamarckiana* $\times$ *biennis* mit den Embryonen der Kreuzung *O. muricata* $\times$ *biennis* war mir ein Hinweis darauf, daß in der *O. Lamarckiana* zwei „Arten“ stecken, von der die eine mit *O. biennis* ♂ mit Erfolg gekreuzt wird und die andere ohne Erfolg. Meine seitherigen Erfahrungen haben immer wieder bestätigt: es gibt keine Kreuzung der *O. Lamar-*

ckiana mit einer anderen Art, sondern es gibt nur Kreuzungen der Komplexe *gaudens* und *velans* mit anderen Arten.

Die Erkenntnis der Heterozygotie der *O. Lamarckiana* zwingt dazu auch die aus der Stammform hervorgegangenen Mutanten auf den Zustand der beiden unterschiedenen Komplexe hin zu prüfen. Die *O. Lamarckiana-rubrinervis* besitzt, wie meine Züchtungen gezeigt haben, statt des *gaudens*-Komplexes einen *velans*-ähnlichen Komplex, sie ist *velans · subvelans*. Sie gibt nämlich in der Kreuzung *biennis* × *rubrinervis* eine gewöhnliche *velutina* und einen zweiten mehr der *velutina* als der *laeta* ähnlichen Typus — er ist z. B. rot getupft — den ich *subvelutina* nenne, statt *laeta* wie DE VRIES. Die reziproke Kreuzung *O. rubrinervis* × *biennis* soll nach DE VRIES¹⁾ einen einzigen *fallax*-Typus liefern (vgl. oben). Ich habe die Samen der *O. rubrinervis* nach der Bestäubung mit *biennis*-Pollen alle gesund gefunden, während sie bei Selbstbestäubung zu etwa 40 % taub sind²⁾, und deshalb zweiförmige Nachkommenschaft erwartet. Das ist auch eingetroffen. Die Zwillinge, die ich *fallax* und *subfallax* nenne, unterscheiden sich ähnlich wenig voneinander wie die beiden *velutina*-Typen der reziproken Kreuzung. Daß der *subvelans*-Komplex seine Entstehung einem Faktorenaustausch zwischen den Komplexen *velans* und *gaudens* verdankt, liegt recht nahe, und auf analoge Weise werden wohl auch andere Mutationen zustande kommen.

Über den Zwerg *O. Lamarckiana-nanella* läßt sich dem umfangreichen Züchtungsmaterial von DE VRIES so viel entnehmen, daß der Zwergcharakter dem *velans*-Komplex zukommt und nicht auf *gaudens* übergeht³⁾, aber über die hohe Statur von *gaudens* dominiert. Der Zwerg hat also die Formel *gaudens · nanovelans*. Gegenüber den Komplexen anderer Arten ist das Zwergmerkmal rezessiv, der Zwergfaktor geht aber auf die betreffenden Komplexe über, kann also homozygotisch verwirklicht werden. Solche Bastarde sind in F₁ gleichförmig, von hoher Statur, und spalten in F₂ homozygotische Zwerge ab.

Verschiedene Eigentümlichkeiten im züchterischen Verhalten der *O. Lamarckiana-gigas* lassen sich erklären durch die Annahme, daß die diploiden Keimzellen der *gigas* die Konstitution *gaudens*

1) „Gruppenweise Artbildung“, S. 194.

2) DE VRIES findet dasselbe Verhältnis, führt die *rubrinervis* aber unter den Mutanten mit hohem Keimgehalt auf, 1916 S. 262.

3) Gewisse Angaben von DE VRIES über eine „Assoziation der Zwergmerkmale mit der *Laeta*“ (1913 z. B. S. 222) beruhen wahrscheinlich auf einer nicht ganz richtigen Deutung gewisser Bastardformen.

+ *velans* haben. Das Ausbleiben der Zwillingspaltung z. B. in der Kreuzung *O. biennis* $\times$ *gigas* ist dann ebenso verständlich wie die Zwitterigkeit der apospor erzeugten diploiden Gametophyten von Moosen, die im haploiden Zustand diöcisch sind. Die Bastarde aus der *gigas* wären so die einzigen wirklichen *Lamarckiana*-Bastarde in denen beide Konstituenten der *O. Lamarckiana* vertreten sind statt eines einzigen Komplexes.

Die von DE VRIES entdeckte Heterogamie der *O. muricata* und anderer Arten erweist sich durch meine Erfahrungen nur als ein Spezialfall der Heterogametie oder Heterozygotie mit isogam sich verhaltenden Komplexen, wie wir sie bei *O. Lamarckiana* finden. Auch *O. muricata* besteht aus zwei Faktorenkomplexen, von denen aber der eine nur im Pollen, der andere nur in den Eizellen aktiv ist. Ich nenne den ersten *curvans*, weil er bei Kreuzung mit anderen Arten die nickenden Sproßgipfel der *O. muricata* vererbt, den anderen *rigens*, weil er aufrechte Stengel vererbt. Homozygoten kommen überhaupt nicht zur Bildung, das Fehlen tauber Samen bei Selbstbestäubung ist deshalb hier wie bei anderen heterogamen Arten leicht zu verstehen. Die Formel der Art ist, wenn wir auch gleich die Geschlechtsbegrenzung zum Ausdruck bringen, *rigens* ♀ · *curvans* ♂. Die isogame *O. Lamarckiana* können wir jetzt entsprechend *gaudens* ♀♂ · *velans* ♀♂ schreiben.

O. biennis ist bei DE VRIES ebenfalls streng heterogam. Die Eizellen vererben z. B. in der Kreuzung *O. biennis* $\times$ *Lamarckiana* weiße Nerven, trotzdem *biennis* selber rotnervig ist, denn die Zwillinge *laeta* und *velutina* sind beide weißnervig; ich nenne den fraglichen Komplex *albicans*. Der Pollen vererbt die roten Nerven der *biennis* z. B. auf die *O. (Lamarckiana* $\times$ *biennis*) *fallax*, er mag deshalb *rubens* heißen. Bei meiner *biennis*-Rasse kommen nun aber auch *rubens*-Eizellen vor, wenn auch in geringer Zahl, denn die Kreuzung *O. biennis* $\times$ *Lamarckiana* bringt mir immer Drillinge, nämlich weißnervige *laeta*, weißnervige *velutina*, rotnervige *fallax*. Die vierte mögliche Kombination *rubens* · *gaudens* ist ebenso wie in der Kreuzung *O. Lamarckiana* $\times$ *biennis* nur durch taube Samen vertreten. Diese *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana*) *fallax* ist mit der auf reziprochem Weg gewonnenen, DE VRIES bekannten *fallax* im ganzen züchterischen Verhalten identisch. Meine Rasse der *O. biennis* ist demnach halbheterogam, ihre Formel ist *albicans* ♀ · *rubens* ♀♂. Die tauben Samen sind bei ihr viel zahlreicher als bei der holländischen Rasse.

O. suaveolens gibt bei Selbstbestäubung etwa 30% keimhaltiger Samen (DE VRIES 1916 S. 275; bei mir ähnlich), ist also derselben

Art von Heterogametie verdächtig wie *O. Lamarckiana*. Mit dem Pollen von *O. biennis* befruchtet erzeugt sie etwa 80 % gesunden Samen, bei DE VRIES sogar 93 % (1916 S. 376), es sind also Zwillinge zu erwarten, die auch schon bei der ersten Keimung sich differenzieren. Der eine ist grün und von der *O. biennis* nicht zu unterscheiden, der andere ist fast gelb, rotnervig, und bleibt zeitlebens schwach; ich nenne ihn *flava*. Die reziproke Kreuzung *O. biennis* × *suaveolens* gibt denselben gelben Bastard *flava* und einen grünen, den ich nicht von *suaveolens* unterscheiden kann. Ich erkläre das Kreuzungsergebnis so: Die *O. suaveolens* ist halb heterogam, wie meine *biennis*. Sie besitzt denselben Eizellenkomplex *albicans*, wie *biennis*, aber statt *rubens* hat sie im Pollen und in einem Teil der Samenanlagen einen anderen Komplex, *flavens*. Ihre Formel ist also *albicans* ♀ · *flavens* ♂, und der Bastard *flava* entsteht als *flavens* · *rubens* oder als *rubens* · *flavens*. — DE VRIES findet die Nachkommenschaft bei beiden Kreuzungen einförmig (S. 275/278). Vielleicht ist bei ihm der *flava*-Typus nicht entwicklungsfähig. Dieser kann zudem bei ihm nur in der Kreuzung *O. suaveolens* × *biennis* gebildet werden, weil die Amsterdamer *O. biennis* keine *rubens*-Eizellen hat.

Wenn *O. suaveolens* mit *O. biennis* gekreuzt Zwillinge liefert, muß sie bei Kreuzung mit *O. Lamarckiana* günstigenfalls Vierlinge geben, nämlich dann, wenn ihre beiderlei Eizelltypen von den beiden Pollentypen der *O. Lamarckiana* mit Erfolg befruchtet werden. Die reziproke Kreuzung *O. Lamarckiana* × *suaveolens* kann im besten Fall Zwillinge zuwege bringen, weil der Pollen der *O. suaveolens* einheitlich *flavens* ist. Beide Erwartungen sind bestätigt; dazu gehört natürlich, was kaum hervorgehoben zu werden braucht, daß sowohl bei *O. Lamarckiana* wie bei *O. suaveolens* fast sämtliche Samen keimfähig sind, wenn der Pollen der anderen Art zur Bestäubung verwendet wird (vgl. DE VRIES 1916 S. 277). Aus der Kreuzung *O. suaveolens* × *Lamarckiana* gehen hervor: Erstens ein Zwillingsspaar *laeta* und *velutina*, das von dem aus *O. biennis* gewonnenen Paar sich nicht unterscheiden läßt, und an dem die *albicans*-Eizellen der *O. suaveolens* beteiligt sein müssen. Zweitens ein neues sehr stattliches Zwillingsspaar, das deutliche Ähnlichkeit mit der schwachen *flava* aus *O. biennis* zeigt; die *suavi-laeta* = *flavens* · *gaudens* ist wieder ungetupft und grünelichig, die *suavi-velutina* = *flavens* · *velans* ist rot getupft und hat gestreifte Kelche. Bei der reziproken Kreuzung *O. Lamarckiana* × *suaveolens* entsteht nun das zweite Zwillingsspaar aus dem *flavens*-Pollen. — DE VRIES findet die Nachkommenschaft der Kreuzung *O. Lamar-*

ckiana $\times$ *suaveolens* einförmig (S. 282) und die der reziproken Verbindung zweiförmig, als *laeta* und *velutina* unterscheidbar (S. 278); das Ergebnis ist mir unverständlich.

Über die mutmaßliche Konstitution der *O. grandiflora* möchte ich nicht reden, ohne die Art und ihre Bastarde gesehen zu haben. Schwer wäre es nicht, nach den Angaben von DE VRIES (1916) ihr Verhalten auf das Schema der Heterogametie zu bringen. Augenscheinlich ist die Mehrzahl der bis jetzt studierten *Oenothera*-Formen heterogametisch. — *O. Hookeri*, *Cockerelli* usw. scheinen homozygotisch zu sein —, und der oben ausgesprochene Satz läßt sich allgemein so fassen: es gibt keine Bastarde zwischen den heterogametischen *Oenothera*-Arten, sondern nur Verbindungen zwischen den haploiden Komplexen, die je zu zweien eine Art zusammensetzen.

Was die Beschaffenheit der von einem künstlich hergestellten, konstanten Bastard bei Selbstbestäubung erzeugten Samen betrifft, so ist darüber folgendes zu sagen: Wenn die vereinigten Komplexe sich beide heterogam verhalten, so kann der Bastard ebensoviele gesunde Samen bilden wie *O. biennis* und *muricata*. Sind beide Komplexe isogam oder ist nur einer heterogam, so wird der Bastard taube Samen neben den keimhaltigen produzieren. Nach meinen bisherigen Erfahrungen bleibt ein Komplex im allgemeinen im experimentell hergestellten Bastard heterogam, wenn er in der „Art“ heterogam war, und er bleibt isogam, wenn er sich vorher isogam verhielt. Dagegen besitzen die Bastarde der heterogamen Arten *O. biennis* und *muricata* 50 % taube Samen (vgl. DE VRIES 1916, S. 253), wie wenn die in ihnen enthaltenen Komplexe isogam geworden wären, was aber zu ihrem sonstigen züchterischen Verhalten nicht stimmt. — Von den Bastarden aus den isogamen Arten *O. Lamarckiana* und *Hookeri* hat der Zwilling *laeta* im Mittel 92 % guter Samen (DE VRIES 1916, S. 270). Das spricht aber noch nicht gegen isogames Verhalten der Komplexe im Bastard, weil die *laeta* nicht konstant ist, sondern „*velutina*“ abspaltet (Gruppenw. Artb. S. 131); in Wirklichkeit dürfte die abgespaltene Form dem einen Elter, der *O. Hookeri*, entsprechen. Auch der zugehörige Zwilling *velutina* hat noch 78,5 % keimhaltiger Samen und ist dabei konstant; hier wäre also die Möglichkeit der Heterogamie eher gegeben.

Meine neueren Kreuzungen sind fast sämtlich mit weißnervigen Stämmen der von HERIBERT-NILSSON isolierten Rasse von *O. Lamarckiana* ausgeführt worden, nur wenige (*O. Lamarckiana* $\times$ *biennis*

und reziprok) mit der DE VRIESschen; das Ergebnis war bei Verwendung der beiden Rassen ganz gleich, bis auf gewisse Zahlenverhältnisse (vgl. oben S. 860). Wenn DE VRIES aber z. B. bei den Kreuzungen zwischen *O. Lamarckiana* und *suaveolens* andere Erfahrungen machte als ich, so mag das auf Verschiedenheiten zwischen der holländischen und der schwedischen *O. Lamarckiana* zurückzuführen sein; meine *O. suaveolens* verdanke ich der Güte von Herrn Professor DE VRIES. Daß die Entstehung der rotnervigen *Lamarckiana*-Stämme von HERIBERT-NILSSON auf eine Mutation zurückzuführen ist, wie DE VRIES meint (1916 S. 284), halte ich für weniger wahrscheinlich, als daß sie ihre Rotnervigkeit von einer Kreuzung mit *O. biennis* ♂ herleiten, wofür ich einige experimentelle Belege habe. Die Anlage für Rotnervigkeit gehört nämlich wie die Gene für Blütengröße, Griffellänge zu den Faktoren, die sich regelmäßig, nach Mendelschen Verhältnissen, von den im ganzen fest zusammenhängenden Komplexen losreißen und im Austausch auf den antagonistischen Komplex übergehen können. Die Rotnervigkeit kann nun in der *O. Lamarckiana* sowohl dem *gaudens*- wie dem *velans*-Komplex angegliedert werden — die Kreuzung *O. biennis* × *Lamarckiana*-rotnervig liefert nämlich die *laeta* und die *velutina* mit weißen und mit roten Nerven — aber homozygotisch ist sie nach den Studien von HERIBERT-NILSSON nicht realisierbar.

C o n f l a n s , November 1916.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [34](#)

Autor(en)/Author(s): Renner Otto

Artikel/Article: [Die tauben Samen der Önotheren. 858-869](#)