

Formen, Mutationen und Kreuzungen bei einigen *Oenotheren* aus der Lüneburger Heide.

Von **H. Klebahn.**

Mit elf Tafeln.

I. Vorbemerkungen.

Die Versuche und Beobachtungen, über die im Nachfolgenden berichtet werden soll, liegen meinen bisherigen wissenschaftlichen Arbeiten etwas fern. Das allgemeine Interesse für den Gegenstand hatte aber durch die Besorgung der deutschen Ausgabe von de Vries' *Species and Varieties*¹⁾ besondere Nahrung erhalten, und die Aufgabe, in Vorlesungen am Hamburgischen Kolonialinstitut die Grundlagen der Pflanzenzüchtung zu behandeln, führte mich beständig darauf zurück. So mußte der Wunsch entstehen, eigene Erfahrungen zu sammeln.

Die nähere Veranlassung verdanke ich Beobachtungen meines früheren Schülers, Herrn G. Schwantes in Hamburg. Herr Schwantes hatte 1907 die damals wohl nur von dem Originalstandorte von de Vries in den holländischen Dünen bekannte *Oenothera biennis cruciata* sowie drei andere Formen von *Oenothera biennis* in der Nähe von Bevensen in der Lüneburger Heide aufgefunden, wobei ihm namentlich das Nebeneinander-vorkommen aller vier Formen an einem eng begrenzten Standorte aufgefallen war, das den Gedanken einer gemeinsamen Entstehung derselben erweckte. Er hatte die Fundorte wiederholt besucht und auch selbst einige Kulturen in seinem Garten angelegt, bei denen sich ergab, daß die Pflanzen erblich konstant zu sein schienen. Herr Schwantes machte mich dann auf seine Beobachtungen aufmerksam, führte mich an die Standorte und ermöglichte mir dadurch, Kulturen in größerem Maßstabe einzuleiten. Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Schwantes für das dem Gegenstande entgegengebrachte Interesse und seine Bemühungen wärmsten Dank auszusprechen.

Da die Notwendigkeit der zweijährigen Kultur der *Oenotheren* den Fortschritt der Untersuchungen sehr verzögert, scheint es mir zweckmäßig, über das bisher Erreichte jetzt einen Bericht zu geben. Ich sehe mich dazu auch deshalb veranlaßt, weil einige meiner Ergebnisse inzwischen auch von anderer Seite gewonnen und mitgeteilt sind²⁾. Auch das bisher

¹⁾ Arten und Varietäten. Berlin 1906.

²⁾ Stomps, Th. J., Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. XXXI, 1913, S. 166; XXXII, 1914, S. 179.

Vorliegende dürfte einiges Interesse beanspruchen können, da es sich um eine Gruppe von *Oenotheren* handelt, die bisher weniger zu Untersuchungen herangezogen ist, und da verschiedene neue Erfahrungen gewonnen wurden¹⁾.

II. Ziele und Arbeitsverfahren.

Die leitenden Gesichtspunkte für die Untersuchung waren durch die Mutationstheorie gegeben. Die *Cruciata*-Varietät erscheint als eine sporadische Mutation. Ihr wiederholtes Vorkommen läßt es nicht ausgeschlossen erscheinen, ihr Auftreten auch einmal in der Kultur zu beobachten. Auch die andern Formen verdienen nach dieser Hinsicht der Prüfung. Es wurden daher Kulturen in möglichst großem Umfange eingerichtet. Ferner mußte das Verhalten der Formen bei der Kreuzung untersucht werden. Die Bestäubung der Narbe findet bei *Oe. biennis* zwar schon innerhalb der Knospe statt, aber die blühenden Pflanzen werden doch fleißig von Insekten besucht. Bei dem Nebeneinandervorkommen verschiedener Formen ist das Zustandekommen von Kreuzungen in der Natur also durchaus möglich, und es mußte damit gerechnet werden, daß die im Freien beobachteten Formen zum Teil Kreuzungen seien.

In Anlehnung an die neueren Ergebnisse der *Oenothera*-Forschung wäre es erwünscht gewesen, auch die cytologischen Verhältnisse zu berücksichtigen. Auf Untersuchungen dieser Art mußte ich verzichten, weil ich neben meinen andern Arbeiten die dazu erforderliche Zeit nicht aufbringen konnte und mir auch keine andern geeigneten Hilfskräfte zur Verfügung standen, denen ich diese Arbeit hätte übertragen können.

Die Versuche begannen im Sommer 1909. Leider erlitten dieselben zweimal eine unangenehme Störung. Eine im Sommer 1912 im Botanischen Garten zu Hamburg angelegte Pflanzung mußte wegen baulicher Veränderungen im Garten im Winter umgepflanzt werden, wobei eine größere Zahl von Pflanzen verloren ging. Ich verlegte dann die Kulturen in den zweiten Botanischen Garten in Fuhlsbüttel. Auch hier trat eine Störung ein, indem die Baudeputation im Frühjahr 1914 unerwartet die Räumung eines Fünftels des Gartens zu Zwecken der Alsterregulierung durchsetzte. Es gelang zwar, den größten Teil der Pflanzen zu retten, aber ein Teil blieb doch in der Entwicklung sehr zurück.

¹⁾ An Literatur zitiere ich nur das für den vorliegenden Zweck Notwendigste. Man findet ausführliche Listen in mehreren der erwähnten Schriften, z. B. bei Heribert Nilsson, Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre VIII, 1912, Gates, Transact. Linn. Soc. London 2. s., Bot. VIII, 1913, und de Vries, Gruppenweise Artbildung, Berlin 1913.

Die in der Vererbungs-literatur von einigen Verfassern beliebten, nach ausländischem Muster gebildeten Ausdrücke „der Elter“ und „selbstst“ (!), die der deutschen Sprache Gewalt antun und sich leicht vermeiden lassen, werden in der vorliegenden Arbeit nicht gebraucht.

Bei der Ausführung der Versuche leistete mir anfangs Herr W. Schnell, Gärtner am Botanischen Garten, und dann namentlich dessen Nachfolger, Herr Ph. Beermann, wesentliche Hilfe.

Die ursprünglichen Pflanzen, im Freien entnommene Rosetten, wurden in Töpfen bis zur Samenreife kultiviert. Zur Weiterzucht verwandte ich ausschließlich durch Selbstbefruchtung gewonnene Samen. Von den dazu ausgesuchten Pflanzen, bezugsweise Blütenähren, wurden zunächst alle bereits befruchteten Fruchtknoten und alle geöffneten Blüten, sowie der jüngere Teil der Ähre abgeschnitten und der Rest dann in eine Pergamenttüte eingebunden. Das Abschneiden der Spitze des Blütenstandes ist nötig, um das Durchwachsen der Tüte zu verhindern. Zum Schutz gegen Vögel und gegen Verlust von Samen habe ich es zweckmäßig gefunden, die Tüte bis zur Reife über den Stengeln zu lassen, was nach meinen Erfahrungen ohne Schaden geschehen kann. Auch halten die Tüten in der Regel so lange die Witterung aus. Nötigenfalls wurden sie durch neue ersetzt oder mit einer zweiten umbunden.

Kreuzungen müssen an den noch nicht voll entwickelten Knospen ausgeführt werden, da in denjenigen Knospen, die dem Aufblühen nahe sind, der Blütenstaub bereits aus den Staubbeuteln entleert und auf die Narben übertragen ist. In der Regel kann man in einer Ähre etwa vier Knospen finden, die sich zur Kreuzung eignen. Man entfernt alle andern Fruchtknoten, offenen Blüten, jüngeren und älteren Knospen, öffnet die ausgewählten Knospen, nimmt die Staubbeutel heraus, biegt die noch zusammengelegten Narbenlappen vorsichtig auseinander und überträgt den Blütenstaub aus einer dem Aufblühen nahen aber noch geschlossenen Knospe. Erfahrungsgemäß kommen an den auf diese Weise behandelten Blüten die Fruchtknoten und Samen gut zur Entwicklung. Unterläßt man die Bestäubung der kastrierten Blüten, so fallen die Fruchtknoten ab. Parthenogenetische oder apogamische Entwicklung findet also nicht statt¹⁾. Nach der Vornahme der Kreuzung werden die Blütenstände in eine Pergamenttüte eingebunden und ebenso behandelt, wie die selbstbefruchteten.

Das Ankeimen der Samen geschah nach einem Verfahren, das in der Abteilung für Samenkontrolle am Institut für angewandte Botanik in Gebrauch ist. Die Samen wurden in angefeuchtete, viereckige Schalen aus porösem Ton gelegt. Die Schalen wurden in einem heizbaren, mit Glasdeckel versehenen Kasten nebeneinander auf feuchten Sand gesetzt. Um ein Verschleppen von Samen durch Tropfwasser u. dgl. zu verhüten, wurde jede Tonschale mit einer Petrischale noch besonders zugedeckt. Der Sandkasten wurde jeden Morgen auf 30° erwärmt und dann sich

¹⁾ Zu einem abweichenden Ergebnis ist allerdings Gates (Science XXX, 1909, S. 691) an *Oe. lutea* gekommen. Er erhielt aber aus zahlreichen kastrierten Blüten nur eine einzige entwickelte Kapsel und in dieser nur drei Samen.

selbst überlassen. Auf diese Weise fand die Keimung ziemlich regelmäßig nach 7—14 Tagen statt. Die ausgekeimten Samen wurden in Schalen mit Erde übertragen und hier in regelmäßigen Reihen und Abständen ausgepflanzt, selbstverständlich jede Sorte in eine oder mehrere besondere Schalen, die genau etikettiert wurden. Auf diese Weise war es leicht möglich, die Weiterentwicklung zu beobachten, und das Aufgehen von Pflanzen, die nicht zur Aussaat gehörten, war ausgeschlossen. Wenn die Pflanzen genügend groß waren, wurden sie im Freien in regelmäßigen Reihen und in gleichen Abständen auf Beete ausgepflanzt, so daß auch hier die Entwicklung der Rosetten bis zum Durchtreiben der Stengel leicht zu kontrollieren war.

Der Versuch, die *Oenotheren* einjährig zu kultivieren, gelang nur mangelhaft. Pflanzen, die von Dezember bis Anfang Februar ausgesät, dann im Gewächshaus weiter gezogen und vom 5. bis 11. Juni im Freien ausgepflanzt worden waren, kamen teilweise im August oder September mehr oder weniger gut zur Blüte, und die Zeit bis zum Winter reichte dann zur Samenreife noch eben aus. Ebenso früh gesäte Pflanzen, die erst Mitte Juli ausgepflanzt wurden, blühten erst Ende September und mit Zweigen, die sich wenig über den Boden erhoben. Diese Angaben beziehen sich nur auf die grünstengeligen Pflanzen. Die rotstengelige Form und deren rotstengelige Kreuzungen kamen im Herbst mit ein oder zwei Ausnahmen überhaupt nicht zur Blüte, und diese Ausnahmen sehr mangelhaft. Durch die einjährige Kultur wurde zwar für einige Kulturen etwas Zeit gewonnen, da ein Jahr früher neue Samen erhalten werden konnten, andererseits erschwerte das ungleichzeitige Blühen innerhalb derselben Stämme die Feststellung der Ergebnisse.

An den spät im Herbst blühenden Pflanzen erfolgte das Öffnen der Blüten in mangelhafter Weise. Die Kelchzipfel trennten sich in der Mitte, blieben aber an der Spitze in Zusammenhang, und die Krone kam nicht zur Entfaltung.

III. Die Standorte bei Bevensen.

Herr Schwantes war so liebenswürdig, mir seine Beobachtungen schriftlich zusammenzustellen, und ich lege seine Mitteilungen der nachfolgenden Charakterisierung der Fundorte zum Teil wörtlich zugrunde.

Bevensen ist eine Station der Bahnstrecke zwischen Lüneburg und Ülzen.

Bestand 1.

Sandgrube der Gemeinde Bevensen, in der Nähe der Gasanstalt, am Wege von Bevensen nach Eppensen, nordwestlich von demselben. „Hier blühten alljährlich hunderte von Pflanzen der normalen grünstenge-

ligen, großblütigen Form. 1907 fand ich (Schwantes) hier eine geschlossene kleine Gruppe mit helleren Blüten, umgeben von normalen Pflanzen. Abseits standen mitten zwischen den dunkler blühenden noch ein bis zwei Pflanzen der hellblütigen Varietät.“ Die hellblütige Form wurde hier auch später beobachtet.

Bestand 2.

Nordöstlich vom Schützenplatze bei Bevensen, da, wo von der Chaussee nach Rümstedt der Landweg nach Niendorf abzweigt, und zwar in dem Winkel zwischen diesen beiden Straßen. Hier hat man vor Jahren die Heide bearbeitet und dann Bäume angepflanzt. Der Boden scheint sehr unfruchtbar zu sein. An dieser Stelle wächst in losen Beständen ausschließlich die rotstengelige Form. Sie hat sich, so lange Herr Schwantes sie beobachtet, völlig konstant gehalten.

Bestand 3 und 4.

Sandfeld östlich vom Schützenplatze. Der Besitzer, Herr Damet (Bevensen), versuchte vor Jahren, das Feld zu kultivieren, gab die Bewirtschaftung aber wegen zu geringer Fruchtbarkeit des Bodens wieder auf und säte Kiefern an. Inzwischen hat sich *Oenothera* angesiedelt und gedeiht mit einer gewissen Üppigkeit. Herr Schwantes berichtet: „Als ich 1907 das Feld zuerst betrat, gehörte die weitaus überwiegende Zahl der Pflanzen der grünstengeligen Varietät an. Daneben trat *Oenothera biennis cruciata* auf. Diese hatte besonders eine Stelle im Westen des Feldes inne. Dort standen etwa 50 Pflanzen nahe beisammen, einzelne normale Pflanzen zwischen ihnen. In größerer Entfernung fanden sich noch einige cruciate Pflanzen vereinzelt zwischen den normalen. Am östlichen Rande des Bestandes trat 1907 in geringer Zahl auch die rotstengelige Varietät auf. Vereinzelte Pflanzen derselben standen hier zwischen den grünstengeligen. Im Süden fand sich eine Pflanze der blaßblütigen Varietät zwischen normalen grünstengeligen. Im Juli 1908 hatte sich die *cruciata* viel weiter ausgebreitet als im vorigen Jahre. Jetzt fanden sich sogar auf dem östlichen Teile des Feldes Cruciaten, wo sie im vorigen Jahre ganz fehlten. Auch die rotstengelige Form wurde nun in sehr vielen Exemplaren beobachtet, oft in einem geschlossenen Bestande mit Cruciaten vermischt, die aber auch dann immer grünstengelig waren. In den folgenden Jahren hat sich besonders die rotstengelige Varietät auf dem Felde sehr stark weiterverbreitet, so daß die grünstengelige immer mehr zurücktritt.“

Das ganze Feld bildet eigentlich nur einen Bestand, ich unterscheide aber zwei Stellen als Bestände 3 und 4 in der zu Anfang des nächsten Abschnitts angedeuteten Weise.

Bestand 5.

In der Nähe von Bestand 2 an der Chaussee nach Römstedt, nordöstlich von dem Wege nach Medingen. „Hier liegt ein mit kleinen Kiefern besetztes Heidefeld, auf dem die rotstengelige Varietät in derselben Konstanz wie auf Bestand 2 alle Jahre hindurch beobachtet wurde.“

Bestand 6.

Am Wege von Bevensen nach Jastorf, südöstlich der Straße bis in die Nähe der Teichanlagen des Herrn C. W. Wölper (Bevensen), Bestände der normalen grünstengeligen Varietät. „Verschiedentlich wurden hier inmitten normaler Pflanzen Exemplare der blaßblütigen Varietät beobachtet.“

Bestand 7.

Sandgrube am Wege nach Gollern. Ausschließlich gewöhnliche grünstengelige *Oenotheren*.

Im Sommer 1909 besuchte ich mit Herrn Schwantes die Standorte und überzeugte mich von der Richtigkeit seiner Angaben. Der Bestand Nr. 3 und 4 bot durch das Durcheinander der drei Formen und das massenhafte Vorkommen der ungewöhnlichen *Cruciata*-Varietät ein besonderes Interesse. Es wurde die Gelegenheit benutzt, um außer blühenden Stengeln an den Stellen der Hauptverbreitung der einzelnen Formen eine große Zahl von Keimpflanzen mitzunehmen, die zur Weiterkultur benutzt werden sollten. Leider fanden wir die blasser Varietät nur in Bestand Nr. 6 und nur sehr spärlich, so daß keine Aussicht war, sie in mitgenommenen Keimpflanzen mit nach Hause zu bringen. Sie trat aber, wie noch gezeigt werden wird, später spontan in meinen Kulturen auf. Außerdem besorgte mir im Sommer 1911 Herr Schwantes eine Anzahl Keimpflanzen von einem der Standorte.

IV. Beschreibung der Formen.

1. *Oenothera biennis*.

(n)

(Abbildungen Taf. I; VII; IX. Fig. 1.)

Der Stengel ist hoch, auf gutem Boden über 1,5 m, im oberen Teile rein grün. Kurze, feine, dichtstehende Drüsenhaare bekleiden denselben. Sie sind gerade, dünn zylindrisch, oben rund und kaum verdickt, stehen senkrecht zum Stengel und haben reichen Protoplasmahalt. An der lebenden Pflanze erscheinen sie durch einen oben ausgeschiedenen Sekrettropfen kopfig (vgl. Taf. XI, Fig. 15.) Dazwischen finden sich in geringerer Zahl große borstenförmige, meist gekrümmte Haare, die einem vorspringenden

Gewebehöcker aufgesetzt sind. Die Höcker sind grün und fallen daher wenig auf. Nur am mittleren und unteren Teil des Stengels findet sich oft eine rote Färbung; hier sind auch die Höcker rot gefärbt. Noch zwei andere Haarformen kommen vor, weniger am Stengel als an andern Teilen der Pflanze, nämlich Borstenhaare ohne Höcker und nur mikroskopisch nachweisbare Härchen von keulenförmiger Gestalt, die gleich am Grunde senkrecht umgebogen sind, der Epidermis anliegen und auch wohl Drüsenhaare sind¹⁾.

Die stengelständigen Blätter sind lanzettlich; das Verhältnis der Länge zur Breite wurde zu 4—6:1 bestimmt. Die Größe (z. B. 9—12:2—2,5 cm in 30 cm Abstand von der Spitze) wechselt sehr nach der Stellung am Stengel und dem Ernährungszustand der Pflanze. Der Blattrand ist zwischen den entferntstehenden winzigen Zähnen kaum ausgebuchtet und erscheint glatt. Die Blattspreite ist beiderseits locker aber gleichmäßig mit anliegenden Borstenhaaren (ohne Höcker) besetzt. Ferner finden sich beiderseits die winzigen gebogenen Keulenhärchen und unterseits auch zylindrische Drüsenhaare.

Die Blumenkrone ist groß, tiefgelb, die Kronblätter sind breit, verkehrt herzförmig und ganzrandig. Die Maße der Blütenteile betragen ungefähr: Blütenlänge 72, Fruchtknoten 13, Röhre 32, Kronblätter 27 mm. Die Narbe ragt meist ein wenig über die Staubgefäße und aus der Blüte hervor, auch aus der welken. Die fadenförmigen Enden der Kelchzipfel sind gegen 4 mm lang und spreizen im Knospenzustande etwas auseinander. Die Größe der Blüte unterliegt übrigens gewissen Schwankungen. Doch konnte ich zwischen den größer und kleiner blühenden Pflanzen sonstige Unterschiede nicht finden (Taf. IX, Fig. 1).

An den Blüten finden sich die Haarbildungen in folgender Verteilung: Am Fruchtknoten Höckerborsten, zylindrische Drüsenhaare, wenig mikroskopische gebogene Keulenhärchen, an der Röhre gewöhnliche Borsten, Keulenhärchen, viel zylindrische Drüsenhaare, an den Kelchblättern Keulenhärchen, viel zylindrische Drüsenhaare und ziemlich viel gewöhnliche Borsten, an den fadenförmigen Spitzen der Kelchblätter Borsten, sehr wenig zylindrische Drüsenhaare und sehr viel Keulenhärchen.

An jungen Pflanzen sind die Rosettenblätter breitlanzettlich, die Spreite verjüngt sich nach unten ziemlich plötzlich in den Stiel, der dann noch schmal geflügelt ist; das Verhältnis der Länge zur Breite beträgt ungefähr 2:1. Die breiteste Stelle liegt oberhalb der Mitte. Gemessen wurde im April 1910 an den in dem Gruppenbild (Taf. VI, Nr. 318—321, 326—329) wiedergegebenen Rosetten die durchschnittliche Größe 44:21 mm. An im Freien wachsenden Rosetten werden die Blätter erheblich größer,

¹⁾ Haare dieser Art habe ich vor Jahren bei *Anemone nemorosa* beschrieben, vgl. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. XV, 1897, S. 527.

15—22 : 5—6,5 cm, mit etwa 2 cm langem Stiel. Auch hier ist der Rand zwischen den Zähnen nicht ausgebuchtet, er erscheint glatt, und die Spreite, obgleich sie merkliche Buckel haben kann, ist im ganzen ziemlich schlicht (Taf. VII). Die Farbe des Laubes ist grasgrün. Übrigens wird in älteren Teilen oft viel roter Farbstoff gebildet.

Die Pflanze entwickelt sich zwar im Freien zweijährig; sie läßt sich aber, wenn man die Rosetten zeitig genug anspflanzt (s. unten), oft schon in einem Jahre zur Blüte bringen.

Ich sehe diese *Oenothera* als typische *biennis* an, vermag aber, da ich andere Formen außer den folgenden im lebenden Zustande nicht damit vergleichen konnte, nicht zu sagen, ob sie irgendeiner besonderen, von andern Beobachtern erwähnten Unterart oder Abart entspricht. Herr Professor de Vries, dem ich ein Exemplar einschickte, urteilte darüber, daß sie nach seiner Meinung zu der in Europa verbreiteten Unterart von *Oenothera biennis* gehöre, die wohl Linné zu seiner Beschreibung gedient habe.

Eine sehr eingehende Beschreibung der *Oe. biennis* hat kürzlich H. H. Bartlett¹⁾ nach Pflanzen gegeben, die er aus von de Vries erhaltenen Samen gezogen hatte. Er gibt die Narbenlänge als im Knospenzustande kürzer als die Kronblätter und Staubgefäße an [„stigma lobes 6—7 mm long, appressed, lying at the center of the unopened bud (therefore shorter than the corolla after expansion) surrounded by the slightly longer anthers“], äußert sich aber nicht über den blühenden Zustand. Die Angaben über die Verteilung der Haarbildungen stimmen zwar nicht ganz, aber doch im wesentlichen mit den von mir im voraufgehenden gemachten überein. Auch bezeichnet Bartlett die vierte Haarform, offenbar die mikroskopischen von mir als umgebogen und keulenförmig beschriebenen als „ampulliform“. Im übrigen finde ich in der Beschreibung keine Unterschiede, die auf eine Verschiedenheit schließen ließen.

2. *Oenothera biennis sulfurea*.

(b)

(Abbildung Taf. II.)

Diese Form entspricht in der Höhe, Farbe und Behaarung der Stengel, in der Belaubung, im Bau und in der Gestaltung der Blüten völlig der normalen *Oenothera biennis* und unterscheidet sich nur durch die blasse, gelblichweiße Farbe der Blüten, die im frisch blühenden Zustande neben dem tiefen Gelb der Hauptform gesehen fast einen Stich ins bläuliche oder grünliche zu haben scheinen. Beim Welken wird die Farbe etwas rötlich.

¹⁾ Rhodora XV. 1913, S. 52.

De Vries¹⁾ erwähnt die blasse Abart, soviel ich sehe, zuerst 1913. Der Name *sulfurea* ist von de Vries nach Beschreibungen von Hermannus²⁾ gebildet, die von Tournefort³⁾ und teilweise von Linné⁴⁾ aufgenommen wurden und sich anscheinend auf diese Pflanze beziehen, so daß dieselbe also schon 1687 in Europa beobachtet wäre. Die Färbung der Blüten ist übrigens nach meinem Urteil wesentlich weißlicher, als die Bezeichnung „schwefelgelb“ annehmen läßt.

3. *Oenothera biennis cruciata*.

(+)

(Abbildungen Taf. III; IX, Fig. 2 und 3.)

Auch diese Form entspricht in der Höhe, Farbe und Behaarung der Stengel und in der Belaubung vollkommen der gewöhnlichen *Oenothera biennis*. Sie unterscheidet sich aber auffällig durch die Blüten, und zwar durch eine eigentümliche Umgestaltung der Kronblätter, die man als das *Cruciata*-Merkmal bezeichnet hat.

Bei typischer Ausbildung sind die Kronblätter (Taf. IX, Fig. 2; Taf. XI, Fig. 1 und 2) schmal linealisch, mitunter oben am Rande mit ein paar Zähnchen besetzt, zwar im wesentlichen gelb, aber mit unregelmäßigen grünen Längsstreifen versehen. Die Länge bleibt beträchtlich hinter der der normalen Kronblätter zurück, 20 mm werden kaum erreicht; die Breite beträgt nur 2—4 mm. Die noch geschlossenen Blütenknospen haben zwar annähernd dieselbe Größe wie die der normalen *Oenothera biennis*, erscheinen aber magerer und welk, weil ihr Hohlraum nicht von den bei der Normalform vorhandenen, in der Knospenlage zusammengerollten breiten Kronblättern ausgefüllt wird.

Von den Abweichungen von diesem Typus wird unten die Rede sein.

Oenothera biennis cruciata ist zuerst im August 1900 von Dr. Ernst de Vries, dem Sohne von H. de Vries, in den Dünen bei Sandpoort gefunden worden; sie wurde, soviel ich sehe, zuerst in der „Mutationstheorie“⁵⁾ und später auch in „Species and Varieties“⁶⁾ erwähnt. Ich hielt die Stelle bei Bevensen für den zweiten Fundort, erfuhr aber von Herrn Prof. de Vries, daß die Pflanze inzwischen noch an einer zweiten Stelle in den Dünen bei Amsterdam sowie an einer Stelle am Rhein in Deutschland gefunden worden sei⁷⁾. Die ziemlich entfernte Lage von

¹⁾ Gruppenweise Artbildung S. 297 (1913).

²⁾ Hort. Lugd.-Bat. Cat. S. 396 (1687). Florae Lugd.-Bat. Flores S. 95 (1690).

³⁾ Institutiones rei herbariae Ed. II (1700), S. 302, T. I.

⁴⁾ Hortus Cliffortianus S. 144 (1737). Diese Zitate zum Teil nach Bartlett, Rhodora XV (1913), S. 48.

⁵⁾ Bd. II S. 599. Leipzig 1903.

⁶⁾ S. die deutsche Ausgabe: Arten und Varietäten S. 126 u. 359. Berlin 1906.

⁷⁾ S. auch de Vries, Gruppenweise Artbildung S. 298. Berlin 1913.

wenigstens dreien dieser Standorte läßt es möglich erscheinen, daß sie wiederholt durch Mutation aus *Oe. biennis* entstanden ist, wie auch de Vries¹⁾ geneigt ist anzunehmen. Allerdings kann es nicht als unbedingt ausgeschlossen gelten, daß die verhältnismäßig kleinen Samen von dem ersten Standorte aus auf irgendeine Weise verbreitet worden sind. Verschleppung durch den Wind, die bei der Kleinheit und Leichtigkeit der Samen an sich wohl möglich wäre, möchte ich deshalb nicht annehmen, weil dann die Pflanze sich zunächst in der Umgebung der Originalstandorte weiter ausbreiten müßte als es tatsächlich der Fall ist. Nun gibt es zwar noch mancherlei andere Möglichkeiten. Immerhin aber ist es schwer verständlich, wie die Pflanze aus den holländischen Dünen oder aus der Rheingegend gerade in die Lüneburger Heide gelangt sein sollte, oder umgekehrt, und die Annahme einer wiederholten Entstehung derselben durch Mutation bleibt daher, wenn auch in der Kultur Mutation bisher nicht beobachtet worden ist, das wahrscheinlichere.

Die oben zunächst allein beschriebene Form der *Oenothera biennis cruciata* mit schmal linealischen Kronblättern kann als der Idealtypus dieser Varietät bezeichnet werden. Es scheint, als ob die Pflanzen, die de Vries beobachtet hat, durchweg diesem Idealtypus angehört haben, denn de Vries²⁾ schreibt ausdrücklich, daß die Kronblätter an über 100 Nachkommen „ausnahmslos schmal, linealisch, mehr oder weniger verkümmert und verhältnismäßig wenig variabel“ waren und daß die neue Varietät als „völlig konstant zu betrachten“ sei.

Schon bei der Berichtigung des Standorts bei Bevensen wurde ich darauf aufmerksam, daß hier zahlreiche Pflanzen von diesem Idealtypus abwichen. Es machte sich eine mehr oder weniger starke Verbreiterung der Kronblätter geltend, die oft nur einseitig, mitunter auch beidseitig war, und der verbreiterte Teil war eingeschnitten und unregelmäßig zerschlitzt (Taf. IX, Fig. 3). Von den eingebuchteten Stellen laufen grüne Streifen abwärts, während die Blätter im übrigen gelb sind. Im Verlaufe meiner Kulturen wurden noch weitere Abweichungen gefunden. Dies mag hier zunächst nur angedeutet sein. Auch Herrn Prof. de Vries fiel an den eingesandten Pflanzen die Neigung zur Verbreiterung der Kronblätter auf.

Über das Wesen der cruciaten Veränderung liegt eine schon vor zehn Jahren erschienene Arbeit von H. Hus²⁾ vor. Der Verfasser kommt zu dem Ergebnis, daß es sich um einen Fall von Sepalodie der Kronblätter handelt. Er weist dies durch anatomische Vergleichung der veränderten Kronblätter mit normalen und mit Kelchblättern nach. Die Unter-

¹⁾ A. a. O.

²⁾ Botanisch Jaarboek, uitgeg. door het Kruidk. Genootschap Dodonaea te Gent. XIII, 1901—1907. Geschrieben 1. März 1902.

suchungen beziehen sich allerdings nicht auf *Oenothera biennis cruciata*, sondern auf *Oe. rubiennis cruciata* und *Oe. Lamarckiana cruciata*, alle Abbildungen auf die letztgenannte. Von diesen zwei Formen ist die zweite durch Kreuzung von *Oe. Lamarckiana* mit Blütenstaub der ersten erhalten worden¹⁾, und die erste ist wahrscheinlich selbst eine Kreuzung der *Oe. cruciata* Nutt (vgl. Abschnitt V, am Schlusse). Mit der hybriden Natur hängt offenbar die von Hus gefundene große Breite der Variabilität zusammen, auf die auch im folgenden noch zurückzukommen sein wird.

Die von Hus beschriebenen anatomischen Verhältnisse finde ich bei *Oe. biennis cruciata* in gänzlich ähnlicher Weise wieder. Ich möchte auf Grund meiner Untersuchungen noch einige Punkte besonders hervorheben. Wenn an einem Kronblatt die mehrfach erwähnten grünen Streifen vorhanden sind, so ist an dieser Stelle das Gewebe des Blattes meist über doppelt so dick, die Epidermiszellen sind größer, und die Zahl der Mesophyllzellschichten, die an den normalen gelben Stellen nicht über vier beträgt, ist mindestens verdoppelt. Während das normale Kronblatt unbehaart ist, finden sich an den vergrünenden Stellen reichlich ähnliche Haarbildungen wie an den Kelchblättern. Die Zahl der Spaltöffnungen ist vermehrt, oder, was vielleicht richtiger ist, sie sind hier mehr zusammengedrängt, da die Veränderung in vieler Beziehung den Eindruck einer Zusammenschrumpfung des in den Kronblättern weit ausgebreiteten Gewebes macht. Dies ist besonders auffällig hinsichtlich der langgestreckt spindelförmigen, mit Schleim gefüllten Zellen, in deren Mitte sich je ein Raphidenbündel befindet. Diese Zellen sind an den vergrünenden Stellen nicht nur zahlreicher, sondern auch größer als an den gelben Stellen. Man sieht sie am bequemsten bei Behandlung mit aufhellenden Mitteln wie Chorallhydrat oder flüssigem Phenol. Im Blattquerschnitt unterscheiden sie sich durch ihre Weite von den übrigen Zellen. Die Farbe der vergrünenden Teile rührt von Chlorophyll her, das sich im Mesophyll befindet, während dort in den normalen gelben Teilen nur kleine gelbe Chromoplasten vorhanden sind²⁾.

¹⁾ de Vries, Mutationstheorie II, S. 618 und 622.

²⁾ In einer kürzlich erschienenen Arbeit von H. H. Bartlett (Americ. Journ. of Bot I, 1914, S. 226), die wesentlich die systematischen Verhältnisse der cruciaten Oenotheren zur Darstellung bringt, macht der Verfasser den Vorschlag, *Oe. biennis cruciata* *Oe. stenomeres* zu nennen. Meines Erachtens ist die von de Vries gegebene Bezeichnung *Oe. biennis cruciata* völlig klar und eindeutig, von *Oe. cruciata* Nutt. ohne Schwierigkeiten zu unterscheiden und besonders deshalb vorzuziehen, weil die Pflanze sich nur durch ein Merkmal von *Oe. biennis* unterscheidet und daher sehr deutlich den Charakter einer Varietät im Sinne von de Vries zeigt. Angaben über *Oe. cruciata* Nutt., insbesondere den Nachweis verschiedener Formen derselben enthält auch die Arbeit von Macdougal, Vail, Shull und Small, Publ. 24 Carnegie Institution Washington 1905, S. 12 ff.

4. *Oenothera rubricaulis*.

(v)

(Abbildungen Taf. IV: V; VIII: IX, Fig. 4 und 5; X, Fig. 1.)

Diese Form weicht in einer größeren Zahl von Merkmalen von der erstgenannten auffällig ab. Der Stengel ist weniger hoch als bei *Oe. biennis* und erscheint im oberen Teile dunkelrot. Die Höhe der Stengel wird zwar durch den Zustand des Erdbodens sehr beeinflusst, aber der Höhenunterschied wird auffällig, wenn die beiden Formen unter denselben Verhältnissen nebeneinander kultiviert werden. Die rote Färbung beruht wesentlich darauf, daß die kleinen Höcker, auf denen die langen Borstenhaare sitzen, und die in der Längsrichtung daran anschließenden Stengelteile durch Anthocyan gefärbt sind. Außerdem ist die von den Blattbasen abwärts laufende Längskante des Stengels in ihrem oberen Teile rot gefärbt (Taf. X, Fig. 1). Feine zylindrische Drüsenhaare sind außer den den Höckern aufsitzenden Haaren wie bei der grünen Form vorhanden. Keulenhärchen finden sich nur spärlich.

Die stengelständigen Blätter sind lanzettlich, das Verhältnis der Länge zur Breite wurde zu 3—4 : 1 bestimmt. In 30 cm Abstand von der Spitze wurde die Größe etwa 9—11 : 2—3 cm gefunden. Der Blattrand ist zwischen den Zähnen etwas mehr ausgebuchtet und etwas welliger als bei *Oe. biennis*. Die Blattfläche ist auf beiden Seiten locker mit anliegenden Borsten bekleidet. Dazwischen sind mikroskopische Keulenhärchen vorhanden. Drüsenhaare fand ich nicht. Die Hauptader ist rosa gefärbt.

Die Blüten, namentlich die Blumenkronen sind wesentlich kleiner als bei der erstgenannten Form (Taf. IX, Fig. 4 und 5). Die ungefähren Maße sind: Blütenlänge 56—59, Fruchtknoten 13—14, Röhre 24, Krone 19—21 mm. Die Kronblätter sind ganzrandig oder auch mehr oder weniger ausgerandet, gezähnt oder etwas zerschlitzt. Diese Zerteilung ist aber ganz anderer Art als die an den mit dem *Cruciata*-Merkmal behafteten Blättern; es fehlen an den Einbuchtungen die grünen Streifen, die das charakteristische Zeichen der *Cruciata*-Abänderung sind. Die Farbe der Blumenkrone ist tiefgelb, vielleicht noch einen Ton satter als die Färbung der *Oe. biennis*. Die Fruchtknoten sind wie die oberen Stengelteile mit roten Höckerhaaren besetzt; sie haben außerdem zwei rote Kanten, und zwar sind es diejenigen, die in der Ebene liegen, die zu der durch Stengel und Deckblatt gelegten senkrecht steht (Taf. X, Fig. 1). Der Griffel mit der Narbe ist so lang oder oft etwas kürzer als die Blumenkrone oder die Staubgefäße und ragt aus den welken Blüten nicht hervor. Die fadenförmigen Enden der Kelchzipfel sind nur etwa 2 mm lang und spreizen etwas an der geschlossenen Knospe. Die vier Lappen am oberen Ende der reifen Früchte sind ungeteilt.

Die Behaarung der Blütenorgane ist ähnlich wie bei *Oe. biennis*;

doch fand ich außen an den Kelchspitzen keine oder wenig Keulenhärchen und an der Röhre wenig Borsten. Besonders hervorgehoben sei, daß der Fruchtknoten mit zahlreichen senkrecht abstehenden zylindrischen Drüsenhaaren besetzt ist und dazwischen ziemlich viele Höckerborsten mit rotem Grunde und spärliche winzige Keulenhärchen trägt (Taf. XI, Fig. 15).

An den Rosetten sind die Blätter lanzettlich, die Spreite verjüngt sich nach unten sehr allmählich in den Stiel, das Verhältnis der Länge zur Breite beträgt ungefähr 3,5:1. Gemessen wurde April 1910 an den in der Photographie (Taf. VI, Nr. 322—325, 330) wiedergegebenen Rosetten die durchschnittliche Größe 49:13,7 mm. An im Freien wachsenden Rosetten (Taf. VIII) werden die Blätter erheblich größer, 11—20:4—5,8 cm mit 2—3 cm langem Stiel. Der Blattrand ist zwischen den Zähnen erheblich stärker ausgebuchtet als bei *Oe. biennis*, besonders nach unten zu, und außerdem wellig kraus. Die breiteste Stelle der Spreite liegt annähernd in der Mitte. An den schmälern, eigentümlich krausen Blättern sind die Rosetten dieser Form von denen der drei ersten, wenn sie nebeneinander wachsen, leicht zu unterscheiden.

Auch die Färbung des Laubes unterscheidet die rotstengelige Pflanze von den drei andern. Dieses Merkmal ist aber nicht ganz zuverlässig. An den im Sommer 1914 neugepflanzten Rosetten zeichnete sich die rotstengelige Form im September bei sonnigem Wetter außer durch die Blattgestalt durch eine bläulichgrüne oder graugrüne Färbung des Laubes aus. Als ich die Pflanzen Mitte Oktober bei trübem Wetter wieder besichtigte, fiel es auf, daß die Rosetten der rotstengeligen Form jetzt heller, fast gelbgrün erschienen gegenüber den dunkelgrasgrünen Rosetten der drei grünstengeligen Formen. Ob hier ein Einfluß von Jahreszeit oder Witterung vorliegt, wird sich vielleicht durch weitere Beobachtung entscheiden lassen. An getrockneten Blättern tritt an der Mittelrippe eine schwache Rotfärbung hervor.

Die rotstengelige Pflanze hält mit weit größerer Zähigkeit als *Oe. biennis* an der zweijährigen Entwicklung fest. Es gelingt nur ausnahmsweise einmal, sie in einem Jahre zur Blüte zu bringen.

Herr Prof. de Vries hielt auch diese Pflanze nach der ihm übersandten Probe für eine Form von *Oe. biennis*. Sie steht auch insofern der *Oe. biennis* nahe, als wie bei dieser die Bestäubung der Narbe schon innerhalb der Knospe vor sich geht. Wenn man sie aber neben der erstgenannten Form wachsen sieht und beide genau vergleicht, so muß man doch zu der Überzeugung kommen, daß sie sich in so zahlreichen Merkmalen und so auffällig unterscheidet, daß es wohl richtiger ist, sie nicht als eine bloße Form, sondern als eine besondere Art anzusehen.

Es gelingt mir aber nicht, sie zu bestimmen. In den floristischen Werken, die allerdings von der neueren *Oenothera*-Literatur unbeeinflusst

sind, wird, falls sie nicht bloß *Oe. biennis* L. angeben, neben dieser in der Regel *Oe. muricata* L. als einzige weitere Art genannt, so bei Koch¹⁾, Sonder²⁾, Buchenau³⁾, Reichenbach⁴⁾, Ascherson und Graebner⁵⁾, Schinz und Keller⁶⁾, Prahl⁷⁾, v. Hayek⁸⁾, Garcke-Niedenzu⁹⁾. Daneben erscheint der Name *Oe. parviflora* L. bzw. Torr. u. Gray, z. B. bei Sonder, Reichenbach und Garcke-Niedenzu für eine kleinblütige Form der *Oe. biennis*, bei Ascherson und Graebner als ein fragliches Synonym der *Oe. muricata*. Nur Coste¹⁰⁾ bringt noch vier weitere Arten (*rosea*, *stricta*, *longiflora*, *suaveoleus*), die aber nicht in Betracht kommen.

Die Diagnosen der *Oe. muricata* passen teilweise einigermaßen auf die mir vorliegende Pflanze, ebenso entspricht derselben ziemlich gut die Abbildung bei Reichenbach. Dennoch bekommt man nicht die bestimmte Überzeugung, daß es sich um dieselbe Pflanze handelt. Mehrere Autoren erwähnten eine rote Färbung des Stengels oder die Haare mit rotem höckerförmigem Grunde, aber keiner hebt eine Anhäufung der roten Färbung bezugsweise der roten Haare an den oberen Stengelteilen hervor, wie sie gerade für die vorliegende Art das auffälligste Merkmal bildet, und da Rotfärbung des Stengels und rote Haare auch bei *Oe. biennis* vorkommen, hier aber mehr an den mittleren Stengelteilen, so ist mit diesen unbestimmten Angaben nicht viel anzufangen. Die Färbung des Laubes wird von einigen Autoren als blaugrün bezeichnet, Sonder¹¹⁾ erklärt sie dagegen ausdrücklich für gelbgrün. Als ein für *Oe. muricata* charakteristisches Merkmal geben mehrere Autoren an, daß der oberste, noch nicht aufgeblühte Stengelteil übergebogen sei, so L. Schneider¹²⁾, Buchenau¹³⁾, Graebner¹⁴⁾, Ascherson und Graebner¹⁵⁾, Prahl¹⁶⁾ und

1) Synopsis Flora Germanicae I, S. 268 (1843).

2) Flora Hamburgensis S. 213—214 (1851).

3) Flora der nordwestdeutschen Tiefebene S. 359 (1894).

4) Icones Florae Germanicae XXIII, S. 24, Taf. 21 (1898/99).

5) Flora des nordostdeutschen Flachlandes S. 508 (1898/99).

6) Flora der Schweiz I, S. 346 (1905).

7) Flora der Provinz Schleswig-Holstein S. 221 (1907).

8) Flora von Steiermark S. 1125 (1908/11).

9) Flora von Deutschland S. 513 (21. Aufl., 1912).

10) Flore de la France Bd. II, S. 82 (1903).

11) A. a. O.

12) Flora von Magdeburg II, S. 88 (1877). Nach Graebner, Zur Flora der Kreise Putzig usw. S. 379.

13) Flora d. nordwestd. Tiefebene S. 359.

14) Zur Flora der Kreise Putzig, Neustadt Wpr. und Lauenburg in Pommern. Schriften der naturf. Gesellsch. in Danzig IX, 1896 S. 379.

15) Flora d. nordostd. Flachl. S. 508.

16) Flora d. Prov. Schlesw.-Holst. S. 221.

auch Junge¹⁾. Dieses Merkmal trifft aber für die vorliegende Pflanze, bei der auch die noch nicht entwickelte Stengelspitze gerade ist, nicht zu.

Wie wenig Klarheit herrscht, oder wie schwierig es ist, die Merkmale dieser nahe verwandten Formen in Beschreibungen untrüglich festzulegen, zeigen vielleicht am besten die Ansichten der Autoren über eine in Ostpreußen vorkommende Form mit „oberwärts am Stengel häufigeren, starren, auf roten Knötchen stehenden Haaren“, die von Sanio²⁾ anfangs als *Oe. muricata*, später als *Oe. biennis parviflora* gedeutet wurde, die dann Graebner³⁾ für *Oe. muricata* var. *latifolia* Ascherson und endlich Abromeit⁴⁾ wieder für *Oe. biennis parviflora* erklärt.

An Vergleichsmaterial lag mir zunächst eine Anzahl unter dem Namen *Oe. muricata* von verschiedenen Sammlern eingelegter Pflanzen des Herbariums der botanischen Staatsinstitute in Hamburg vor. Diese Pflanzen, von Magdeburg, Charlottenburg, Wittenberge, Lenzen (Provinz Brandenburg) und Rochester (Nordamerika) stammend, sind in erfreulicher Übereinstimmung untereinander und unterscheiden sich von meiner Form durch die durchweg schmäleren Blätter, sowohl an den Stengeln wie an den miteingelegten Rosetten, die stärkere Besetzung derselben mit anliegenden Borstenhaaren, sowie durch das Fehlen oder die Spärlichkeit der roten Haare am Stengel. Inbezug auf die nachfolgenden Maße der Blätter ist zu berücksichtigen, daß die Pflanzen überhaupt klein sind und von schlechtem Boden zu stammen scheinen: Rosettenblätter Spreite 9—10 : 1—1,5 cm, Stiel 4 cm, Stengelblätter 30—40 cm von der Spitze 5—6,5 : 0,5—0,8 cm.

Ferner wurde mir das im Städtischen Museum zu Bremen vorhandene Material durch die Liebenswürdigkeit der Verwaltung zur Vergleichung überlassen. Es waren Pflanzen von den Inseln Wangeroog, Langeoog und Baltrum, ferner von Duhnen bei Cuxhaven, Lanenburg an der Elbe, Steinwärder bei Hamburg, von Mannheim, Wien (Dörffler Herb. norm. 5056) und außerdem einige amerikanische. Sie stimmen in den schmalen, buchtig gezähnten Blättern und der ziemlich starken, etwas seidigen Behaarung der Fruchtknoten und der Kelche miteinander und mit den Pflanzen des Hamburger Instituts überein. Die Pflanzen von Wien, Lauenburg, Langeoog, und Duhnen zeigen die Krümmung des oberen Stengelteils. Rote Haare sind an den oberen Stengelteilen der Pflanzen von Baltrum, Langeoog, Wangeroog, Duhnen und Wien kenntlich, an anderen erschwert das Alter der Pflanzen das Urteil über ihr Vorhandensein. Die Maße der Blüten,

¹⁾ Schul- und Exkursionsflora von Hamburg-Altona-Harburg S. 193 (1909).

²⁾ In herb. 1869 und 1878, nach Abromeit, Flora von Ost- u. Westpreußen S. 276 (1898).

³⁾ Zur Flora der Kreise Putzig usw. S. 379.

⁴⁾ Flora von Ost- u. Westpreußen S. 276 (1898).

soweit solche genügend erhalten vorhanden waren, wichen von denen der Pflanzen von Bevensen nicht wesentlich ab, doch war die Blumenkrone etwas kleiner, z. B. Gesamtlänge 55, Fruchtknoten 12, Röhre 29, Kronblätter 13, Kelchblätter 15 mm. Soweit das trockene Material ein Urteil zuläßt, sind die Pflanzen also von der mir vorliegenden verschieden.

Einer der auffälligsten oder wenigstens der am leichtesten auffaßbaren Unterschiede schien mir die seidene Behaarung der Fruchtknoten bei *Oe. muricata* zu sein. Dies veranlaßte mich, zuletzt noch eine mikroskopische Vergleichung der Behaarung vorzunehmen. Kleine Teilchen der Oberflächenschicht wurden abgelöst und mit Laktophenol aufgeheilt. Es ergab sich das bemerkenswerte Resultat, daß die Behaarung erheblich von der der Pflanze von Bevensen abweicht (Taf. XI. Fig. 14 und 15). An Stelle der zylindrischen Drüsenhaare, die fast ganz fehlen, finden sich zahlreiche feine, meist gekrümmte und anliegende Borsten. Den dazwischen befindlichen großen Borsten fehlt meist der Gewebehöcker. Kentelhärchen sind wie bei der andern Form spärlich vorhanden. Der aus der äußerlichen Vergleichung abgeleitete Schluß, daß die Pflanze von Bevensen etwas anderes ist als diese als *Oe. muricata* bestimmten Pflanzen, erfährt durch diesen Befund eine wertvolle Bestätigung. Es ergibt sich zugleich, daß sie in dieser Hinsicht der *Oe. biennis* näher steht als der *Oe. muricata*.

Wenden wir uns zu den Angaben der neueren *Oenothera*-Forscher, so ist zunächst hervorzuheben, daß A. M. Vail in der gemeinsam mit Macdougall und Shull herausgegebenen Arbeit¹⁾ genauere Beschreibungen und auch Abbildungen von *Oe. muricata* und *Oe. parviflora* bringt. Die Blütengröße von *Oe. muricata* wird folgendermaßen angegeben: Fruchtknoten 10, Röhre 25—30, Kronblätter 10—12, Kelchblätter 12—15 mm lang. Die Blüten, namentlich die Kronblätter, sind also erheblich kleiner als an der mir vorliegenden Form. Über die Behaarung der Stengel sagt Vail: „pubescent with short appressed as well as longer spreading hairs throughout“, über die Farbe nur: „turning red“. Auch daraus ist eine Übereinstimmung mit der Form von Bevensen nicht zu entnehmen. Die Pflanzen von Vail stammten aus Nordamerika (Long Island). Sie waren der aus Samen von de Vries gezogenen *Oe. muricata* zwar ähnlich, aber nicht völlig damit identisch.

Später hat Gates²⁾ zweimal einen Bestimmungsschlüssel für die *Oenotheren* veröffentlicht, ohne aber genauere Beschreibungen zu geben. Er scheint die Angaben von Vail benutzt zu haben und verwendet die Größe der Blumenkronen als oberstes Einteilungsmerkmal. Dieselbe soll

¹⁾ Macdougall, Vail und Shull, *Mutations, Variations and Relationships of the Oenotheras* S. 71—74. Publ. 81. Carnegie Instit. Washington 1907.

²⁾ Missouri Botanical Garden 20th annual report, 1909 S. 123. — Transact. Linn. Soc. 2. ser. Bot., VIII, 1913, S. 1—67 (S. 12).

für *Oe. biennis* 12—30, für *Oe. muricata* 9—15, für *Oe. parviflora* nur 8 mm betragen. Es soll ferner für *Oe. muricata* im Gegensatz zu *Oe. parviflora* charakteristisch sein, daß die Grundrosetten im zweiten Jahre erhalten bleiben. Falls damit trockene verschrumpfte Überreste der vorjährigen Blätter gemeint sind, so trifft dieses Merkmal in der Tat für mehrere der Exsikkaten (von Baltrum, Langeoog und Wangeroog) und ebenso für die Pflanzen von Bevensen zu. Das oben ausgesprochene Urteil über das Verhältnis dieser Pflanzen zueinander wird dadurch aber nicht geändert. Was endlich de Vries als *Oe. muricata* bezeichnet, ist sicher etwas ganz anderes als die mir vorliegende Pflanze, obgleich beide in der schmalen Blattform der Rosetten und in der bläulichgrünen Farbe des Laubes miteinander übereinstimmen. Ein Blick auf die Abbildung bei de Vries (Tafel VII¹⁾) genügt, um dies zu zeigen. Die Blüten dieser *Oe. muricata* sind viel kleiner, die Knospen stehen an der Stengelspitze viel gedrängter, von einer Rotfärbung des Stengels ist in der Abbildung nichts angedeutet. Nicht klar ersichtlich ist in der Abbildung die Krümmung der Stengelspitze, die auch nach de Vries bei *Oe. muricata* vorhanden sein soll²⁾, und die in der auf Tafel X abgebildeten Kreuzung *Oe. biennis muricata* deutlich hervortritt. Als entscheidend aber ist der Umstand anzusehen, daß die beiden reziproken Kreuzungen, die ich zwischen *Oe. biennis* und der roten Form hergestellt habe und unten näher beschreiben werde, sich ganz anders verhalten, als die beiden von de Vries erzeugten und in seinem letzten Buche eingehend beschriebenen und abgebildeten Bastarde³⁾. Unter der Voraussetzung, daß die Pflanze von de Vries richtig bestimmt ist, kann die mir vorliegende also nicht *Oe. muricata* sein.

Auch mit *Oe. parviflora* hat meine Pflanze nichts zu tun. Nach der Beschreibung von Vail⁴⁾ sind bei dieser Art die Blüten noch kleiner als bei *Oe. muricata*, die Blätter junger Rosetten sind kurz und breit spatelförmig mit langem Stiel, erst die älteren werden gestreckter, und die vier Lappen am oberen Kapselrand sind oft zweispaltig, alles Merkmale, die für die mir vorliegende Pflanze nicht zutreffen. De Vries⁵⁾ erwähnt *Oe. parviflora* nur kurz, hebt aber auch hervor, daß die „Kapsel achtspaltig statt vierspaltig aufspringt“.

Neuerdings hat Blaringhem⁶⁾ eine Pflanze von Fontainebleau als

¹⁾ Gruppenweise Artbildung.

²⁾ Gruppenweise Artbildung S. 45.

³⁾ Gruppenweise Artbildung S. 39—51, Taf. IX—XII.

⁴⁾ Macdonald, Vail, Shull a. a. O.

⁵⁾ Mutationstheorie I, S. 330—331.

⁶⁾ Revue générale de Bot. Tome XXV bis. (Livre dédié à Gaston Bonnier) Paris 1911. S. 35—50.

Oe. biennis parviflora beschrieben, die wieder etwas anderes zu sein scheint. Sie ist sehr hochwüchsig. Über Farbe und Behaarung des Stengels finde ich keine Angaben. An kümmerlichen Herbstblüten sind die Kronblätter zwar nur 10 mm lang, an kräftigen Sommerblüten aber erreichen sie eine Länge von 31 mm, so daß die Bezeichnung *parviflora* nicht sehr passend scheint. Abbildungen sind nicht vorhanden. Für die Bestimmung der vorliegenden Art kommt diese Form anscheinend nicht in Betracht.

Einige getrocknete als *Oe. parviflora* bezeichnete Pflanzen fand ich im Herbar der Botanischen Staatsinstitute. Sie hatten sehr kleine Blüten. Zwei der Pflanzen, von Ulm und von Freiburg, waren schmalblättrig ähnlich der *Oe. muricata*. Die beiden andern, mit „W.“ und „Frölich“ bezeichnete, anscheinend in botanischen Gärten kultivierte Pflanzen, hatten breitere Blätter und größere, mehr laubartige Deckblätter.

Endlich ist noch die von W. O. Focke¹⁾ beschriebene *Oe. ammophila* zu berücksichtigen. Sie unterscheidet sich von der ähnlichen *Oe. muricata* durch größere Blüten, die indessen kleiner bleiben als die von *Oe. biennis*. Die geöffneten Blüten überragen die Knospen. Am Stengel finden sich spitze Haare auf rötlichen Knötchen, ähnlich wie bei der Pflanze von Bevensen; die Diagnose enthält aber keine Angaben, aus denen zu schließen wäre, daß eine Anhäufung der roten Färbung an den oberen Stengelteilen vorhanden ist. Nach Gates²⁾ soll auch bei *Oe. ammophila* die Spitze des Stengels übergebogen sein. Die Rosetten sollen wie bei *Oe. muricata* im zweiten Jahre erhalten bleiben. Focke meint, daß *Oe. ammophila* erst neuerdings aufgetreten sein müsse, sagt aber nicht, ob er dabei an Einschleppung, Kreuzung oder Mutation denkt. Shull³⁾ hat an einer Pflanze, die aus von Focke erhaltenem Samen gezogen war, als Knospenvariation einen gewöhnlichen *biennis*-Zweig erhalten und ist deshalb geneigt, *Oe. ammophila* für eine Kreuzung zu halten. Die Pflanzen von Bevensen haben bisher kein Anzeichen einer gemischten Natur ergeben.

Ich hoffte im Herbarium des städtischen Museums in Bremen reichliches Vergleichsmaterial der *Oe. ammophila* zu finden, es waren aber nur zwei Pflanzen vorhanden, die eine von W. O. Focke auf Wangeroog, die andere von Siebs bei Arendsch, Amt Ritzebüttel, gesammelt. Die Pflanzen haben große Ähnlichkeit mit den oben erwähnten Exsikkaten von *Oe. muricata*. An den oberen Stengelteilen sind rote Höckerborsten kenntlich. Vertrocknete Reste der vorjährigen Rosetten sind vorhanden. Die Blätter sind schmal, klein und entfernt gezähnt, aber zwischen den Zähnen wenig ausgebuchtet.

¹⁾ Abhandl. d. naturwiss. Vereins in Bremen XVIII, 1906, S. 182—186. Gedruckt 1904.

²⁾ Rhodora XV, 1913. S. 47.

³⁾ Macdougal, Vail, Shull a. a. O., S. 60.

Messungen ergaben: Rosettenblätter Spreite 70–80 mm lang, 9–12 mm breit, Stiel 25–30 mm; Stengelblätter 60–65 mm lang, 8–11 mm breit, Stiel 10–20 mm. Die Maße der Blüten entsprechen an der Pflanze von Wangerooq einigermaßen denen meiner Pflanzen, doch ist die Röhre etwas länger und die Kronblätter sind kleiner (Blütenlänge 60, Fruchtknoten 11, Röhre 35, Kronblätter 13, Kelchblätter 15 mm). An der Pflanze von Arendsch sind die Blüten etwas kleiner. Die Fruchtknoten sind an beiden Pflanzen ziemlich stark seidig behaart. Ein sicheres Urteil ist nach dem Aussehen der trockenen Pflanzen schwer zu fällen. Die schmalen Blätter und die stark behaarten Fruchtknoten und Kelche sprechen für die Verschiedenheit.

Dieses Ergebnis erhält eine kräftige Stütze durch das mikroskopische Bild der Behaarung der Fruchtknoten, die der von *Oe. muricata* gleicht und sich auffällig von der der Pflanzen von Bevensen unterscheidet. (Taf. XI, Fig. 13.)

Nach der Gesamtheit der mitgeteilten Beobachtungen und Literaturangaben gewinnt man den Eindruck, daß unter den Namen *Oe. muricata*, *parviflora* und *ammophila* eine Mehrzahl ähnlicher, aber doch verschiedener Formen verborgen ist. Inwieweit diese Vermutung richtig ist, läßt sich aus den Beschreibungen oder selbst an gut erhaltenen Exsikkaten nur schwer erkennen. Man wird die Pflanzen lebend vergleichen oder besser sie der gemeinsamen Kultur unterwerfen müssen, um ihr gegenseitiges Verhältnis festzustellen. Die rotstengelige Pflanze von Bevensen entspricht sicher nicht der von de Vries untersuchten *Oe. muricata* und, soviel das getrocknete Material zu erkennen zuläßt, auch nicht den mir vorliegenden Exsikkaten von *Oe. muricata*, ebensowenig der *Oe. parviflora* und anscheinend auch nicht der *Oe. ammophila*. Wie sie sich zu der *Oe. muricata* des Floristen verhält, muß ich unentschieden lassen. Für die Oenotheren-Forschung muß jetzt wohl die de Vries'sche Definition der *Oe. muricata* als maßgebend angesehen werden. Ich sehe mich daher genötigt, der mir vorliegenden Pflanze wenigstens für die Zwecke der vorliegenden Veröffentlichung einen besonderen Namen zu geben und nenne sie *Oenothera rubricaulis*.

V. Kultur in reinen Linien.

Die von Bevensen mitgenommenen Pflanzen wurden einzeln in Töpfe gepflanzt, mit Nummern und außerdem mit römischen Zahlen versehen, und zwar entstammten die Pflanzen

- | | |
|---------|---|
| I. . . | dem Bestande 1, Gemeinde-Sandgrube, |
| II. . . | „ „ 2, Winkel zwischen den Straßen nach Römstedt
und Niendorf, |

III... dem Bestande 3. einer Stelle auf dem Sandfelde des Herrn
Damet, wo vorwiegend normale Pflanzen
wuchsen,

IV... „ „ 4. einer Stelle auf demselben Felde, wo vor-
wiegend cruciate Pflanzen wuchsen.

Das Aussehen eines Teils der Rosetten im April 1910 wird durch
die auf Taf. VI wiedergegebene Photographie zur Anschauung gebracht.
Das nachfolgende Schema zeigt den Ursprung dieser Pflanzen und das
Ergebnis beim Blühen

IV	IV	III	II	I
334 +	330 r	326 n	322 r	318 n
335 +	331 +	327 n	323 r	319 n
336 +	332 +	328 n	324 r	320 n
337 +	333 +	329 n	325 r	321 n

Die Bezeichnungen *n*, *r* und + sind oben und auch im folgenden
erklärt. Auf das abweichende Aussehen der *r*-Rosetten sei besonders
aufmerksam gemacht.

Ende Juni 1910 fand eine Gesamtaufnahme der blühenden Pflanzen
statt; dieselbe ergab

- I... 14 Pflanzen, sämtlich großblütige grünstengelige normale
Oe. biennis (*n*).
- II... 14 „ sämtlich kleinblütige rotstengelige *Oe. rubri-*
caulis (*r*).
- III... 15 „ davon 14 normale *Oe. biennis* (*n*) und 1 *Oe.*
biennis cruciata (+).
- IV... 39 „ davon 4 normale *Oe. biennis* (*n*), 34 *Oe. biennis*
cruciata (+) und 1 *Oe. rubricaulis* (*r*).

Es schien, als ob die Pflanzen der Gruppe I noch etwas größere
Blumenkronen hätten als die normalen Pflanzen der Gruppen III und IV.
Daß die cruciaten Pflanzen im Bau ihrer Blumenkronen sehr variabel sind,
wurde oben schon hervorgehoben. Dies zeigte sich jetzt besonders auf-
fällig. Nur wenige hatten ganz schmale Kronblätter, an den meisten
Pflanzen waren die Kronblätter mehr oder weniger verbreitert. Bläß-
blühende Pflanzen zu erhalten war nicht gelungen.

Ein Teil der blühenden Pflanzen wurde der Selbstbefruchtung unter-
zogen, um das Verhalten derselben in reinen Linien zu untersuchen.
Dabei wurden auch einige der stärker abweichenden Cruciaten heran-
gezogen.

Im allgemeinen erwiesen sich die *Oenotheren* bei der Weiterzucht
aus durch Selbstbefruchtung gezogenen Samen konstant. Doch traten
einige bemerkenswerte Ausnahmen auf. Das Verhalten der einzelnen
Formen soll im folgenden gesondert besprochen werden.

1. *Oenothera biennis*.

(n)

Aus den durch Selbstbefruchtung gewonnenen Samen der im Sommer 1910 blühenden hoch- und grünstengeligen, groß- und gelbblütigen Pflanzen (n) erhielt ich acht Stämme, von denen sechs im Sommer 1912 genau den Elternpflanzen entsprechend blühten (1. Generation). Es waren

9 Pflanzen Nr. 320* aus Bestand 1,					
34	"	"	321*	"	1,
12	"	"	326*	"	3,
47	"	"	328*	"	3,
5	"	"	329*	"	3,
6	"	"	404	"	4.

Die Ausgangsrosetten der an der Nummer mit * versehenen Pflanzen sind in der auf Taf. VI wiedergegebenen Photographie enthalten.

Einige Frühblüher waren schon im Herbst 1911 zur Samenbildung gebracht worden. Von weiteren der Pflanzen wurden im Sommer 1912 Samen gewonnen, wie immer, nur durch Selbstbefruchtung. Hieraus erhielt ich die zweite Generation, und zwar

45 Nachkommen von Nr. 320,					
102	"	"	"	321,	
52	"	"	"	328.	

Auch diese Pflanzen entsprachen sämtlich genau den Eltern, waren also hoch- und grünstengelig und hatten große, breit- und ganzblättrige, tiefgelbe Blumenkronen.

Ebenso verhielten sich, aber mit den unten (Abschnitt VI) näher zu besprechenden Ausnahmen:

1. die Nachkommen der Pflanze Nr. 319* aus Bestand 1, und zwar:
etwa 40 Pflanzen erster Generation im Jahre 1912,
über 500 " zweiter Generation im Herbst 1913 und Sommer 1914, Nachkommen von 5 selbstbefruchteten Exemplaren der Pflanzen von 1912.
2. 27 Nachkommen zweiter Generation der oben erwähnten Pflanze Nr. 404 aus Bestand 4, aus Samen von 1911, die zum Teil für Sommerblüte 1913, teils für 1914 zur Aussaat gekommen waren.

2. *Oenothera biennis sulfurea*.

(b)

Die Nachkommen zweier Zweige der 1912 aufgetretenen Mutation (s. unten, Abschnitt VI), zusammen 36 Pflanzen, die teilweise 1913, größtenteils erst 1914 blühten, sowie die Nachkommen einer von Herrn Schwantes besorgten blaßblütigen Pflanze entsprachen genau den Eltern. Oktober 1914 blühten bereits einige Nachkommen zweiter Generation der in meinen

Kulturen aufgetretenen Mutation (Nr. 4 und 5, 1913), sämtlich blaß. Eine größere Zahl der gelblichweiß blühenden Pflanzen macht neben den gewöhnlichen tiefgelb blühenden einen sehr eigenartigen Eindruck.

3. *Oenothera biennis cruciata*.

(+)

Aus den Samen der im Sommer 1910 selbstbefruchteten Pflanzen erhielt ich im Sommer 1912 203 blühende Nachkommen (erste Generation), die sich folgendermaßen auf die aus Bestand 4 stammenden Mutterpflanzen verteilten:

21	Pflanzen	von	Nr.	139,
81	"	"	"	196,
14	"	"	"	331*,
13	"	"	"	334*,
74	"	"	"	548.

Die Stammrosetten der mit * ausgezeichneten Pflanzen sind in der auf Taf. VI wiedergegebenen Photographie enthalten.

Diese Pflanzen zeigten sämtlich das *cruciata*-Merkmal; viele wichen aber von dem Idealtypus mit linealischen Kronblättern durch die oben bereits beschriebenen Verbreiterungen der Kronblätter ab. Ihr Verhalten entsprach in dieser Beziehung also völlig dem der 1910 blühenden Stamm-pflanzen und auch den Beobachtungen, die schon an dem Standorte bei Bevensen gemacht worden waren.

Die zweite Generation, die teils im Herbst 1913, teils im Sommer 1914 blühte, verhielt sich ebenso, nämlich

28	Nachkommen	von	Nr.	139,
37	"	"	"	196.

Unter den im Sommer 1910 blühenden Stammpflanzen waren zwei gewesen, die eine stärkere Abweichung vom *cruciata*-Typus aufwiesen und deshalb als „etwas abweichend“ bezeichnet und isoliert worden waren. Die erste Generation der Nachkommen dieser Pflanzen, und zwar

83	Nachkommen	von	Nr.	1001,
53	"	"	"	1002

verhielt sich jedoch nicht wesentlich anders als die große Masse der Vor-fahren. Eine der Pflanzen aus Stamm Nr. 1001 näherte sich allerdings stark dem Typus der normalen großblütigen *Oe. biennis* (*n*), indem die breiten Kronen nur Spuren des *cruciata*-Merkmals aufwiesen. Die davon gewonnenen Samen sind noch nicht zu weiterer Aussaat gekommen. Eine zweite Pflanze aus demselben Stamme hatte neben einem cruciaten Zweige (+) einen fast normalen (*n*) entwickelt. An beiden Zweigen wurden getrennt durch Selbstbefruchtung Samen erhalten, aus denen die zweite Generation herangezogen wurde. Von den 32 Nachkommen des cruciaten Zweiges (Nr. 1001 +) blühten die meisten wieder cruciat, zum Teil in der wieder-

holt erwähnten Weise mit mehr oder weniger stark verbreiterten Kronblättern, aber eine war fast normalblütig (*n*). Auch von den 37 Nachkommen des normalen Triebes (Nr. 1001 *n*) waren die meisten mehr oder weniger ausgeprägt cruciat (+), eine Pflanze war normalblütig und eine verband die blasse Färbung der *Oe. biennis sulfurea* (*b*) mit dem *Cruciata*-Merkmal (s. unten, S. 33). Die an der Pflanze von 1912 aufgetretene Knospensvariation scheint also eine wesentliche Änderung des Keimplasmas nicht im Gefolge gehabt zu haben. Es kann hier zunächst nur geschlossen werden, daß das *Cruciata*-Merkmal in hohem Grade der fluktuierenden Variabilität unterliegt.

4. *Oenothera rubricaulis*.

(*r*)

Aus den Samen der rotstengeligen, kleinblütigen Form kam nach streng zweijähriger Entwicklung im Sommer 1912 die erste Generation von vier Stämmen zur Blüte, nämlich

29	Pflanzen	von	Nr. 131	aus	Bestand	2,
14	"	"	"	323*	"	2.
6	"	"	"	325*	"	2.
21	"	"	"	330*	"	4.

Diese Pflanzen blieben dem roten Typus tren. Bemerkenswert ist, daß die Ausgangsrosette der Pflanze Nr. 330 von der Stelle in dem gemischten Bestande stammte, wo vorwiegend cruciate Pflanzen wuchsen. Sie ist wie die beiden andern mit * bezeichneten Stammpflanzen in der Photographie Taf. VI enthalten.

Die zweite Generation blühte im Sommer 1914 und verhielt sich ebenso, nämlich

32	Nachkommen	von	Nr. 131,
40	"	"	325.

Ferner wurden Samen von 8 rotstengeligen Pflanzen ausgesät, die schon im Sommer 1911 geblüht hatten: es waren Nachkommen einer von Herrn Schwantes mir übergebenen Topfpflanze. Davon gelangten im Sommer 1914 etwa 88 Pflanzen (zweite Generation) zur Blüte, sämtlich dem roten Typus entsprechend.

Unter den in reinen Linien gezogenen Nachkommen der *Oe. rubricaulis* hat sich bisher keine Abweichung von der typischen Form gezeigt.

5. Ein spaltender Stamm.

Ein sehr überraschendes Resultat ergab die Aussaat der durch Selbstbefruchtung gezogenen Samen einer aus dem Bestande 4 (*Cruciata*-Gegend) stammenden Pflanze, die als Nr. 347 bezeichnet war. Sie hatte hoch- und grünstengelig, mit großer, ganzblättriger, tiefgelber Blumenkrone geblüht.

Gegenüber den normalen Pflanzen aus Bestand 1 und gegenüber der gleichfalls aus Bestand 4 stammenden Nr. 404, deren Nachkommen, abgesehen von der noch zu besprechenden Mutation (Abschnitt VI), dem Typus der Stammpflanze treugeblieben sind, war keinerlei Unterschied bemerkt worden.

Die Zahl der im Sommer 1912 blühenden Nachkommen erster Generation betrug 140. Dieselben waren unter sich sehr verschieden und entsprachen teils der normalen großblütigen *Oe. biennis* (n), teils der *Oe. biennis cruciata* ($+$), teils waren die mannigfaltigsten Übergänge zwischen diesen beiden Formen vorhanden (Taf. XI, Fig. 1–12).

Die einfachsten Abweichungen bestanden in einseitiger oder beiderseitiger Verbreiterung der Kronblätter, mit der in der Regel eine Zerschlitzung des verbreiterten Teils Hand in Hand ging. Es waren Zustände, wie sie auch schon an einigen von dem Standorte bei Bevensen gehaltenen Pflanzen beobachtet wurden (vgl. Taf. IX, Fig. 3). In dem vorliegenden Stamme kamen aber weitergehende Abweichungen vor, die in allen Übergängen bis zur normalen Kronblattform bestanden. Oft waren die Blätter breit herzförmig und ganzrandig wie die normalen und von diesen nur dadurch zu unterscheiden, daß an irgendeiner Stelle des Randes eine kleine Einkerbung vorhanden war, von der ein kleiner grüner Streifen eine Strecke weit abwärts verlief. Diese grünen Streifen sind das letzte Anzeichen des *Cruciata*-Merkmals. Zwischen den noch eben damit behafteten und ganz normalen Pflanzen ist aber auch kaum eine Grenze zu ziehen, weil die einzelnen Blüten derselben Pflanze sich verschieden verhalten können. Man kann also nicht wissen, ob an einer heute normal blühenden Pflanze nicht morgen an irgendeinem Kronblatt das *Cruciata*-Merkmal in Spuren hervortritt.

Die vorliegende höchst auffällige Erscheinung verlangt nach einer Erklärung. Da die Stammpflanze an einer Stelle entstanden war, wo normale und cruciate Pflanzen durcheinander wachsen, liegt der Gedanke nahe, daß es sich um eine Kreuzung gehandelt habe, die in der folgenden Generation der Spaltung anheimgefallen sei. Die Beschaffenheit der Stammpflanze würde dieser Vermutung nicht widersprechen, da, wie unten gezeigt werden wird, beide reziproken Kreuzungen zwischen *Oe. biennis* und *Oe. biennis cruciata* ($n \times +$ und $+ \times n$) der *Oe. biennis* (n) gleichen.

Es würde also die Frage entstehen, ob es möglich ist, die vorhandene Spaltung mit den Mendel'schen Regeln in Einklang zu bringen. Dies erscheint aber unmöglich. Die beiden Grenzfälle, rein ganzblättrige Blumenkronen und ausgeprägt cruciate Kronen, waren nur in verhältnismäßig geringer Zahl vorhanden. Die Mehrzahl der Pflanzen trug die verschiedenartigsten Übergänge zur Schan (vgl. Taf. IX, Fig. 3), die nicht so bestimmt gekennzeichnet werden konnten, daß eine Zählung möglich war. An manchen Pflanzen waren sogar Haupt- und Seitentriebe voneinander

verschieden. Der Gesamtzustand der Kultur kann nicht als eine Spaltung in bestimmte Formen, sondern nur als eine Aufsplitterung in alle möglichen Übergangsstufen zwischen rein normalen und ausgeprägt cruciaten Pflanzen aufgefaßt werden. Ich habe den Versuch nicht unterlassen, Gruppen zu bilden und die einzelnen Pflanzen zu zählen. Das Ergebnis ist folgendes:

Kronblätter ganz	16
„ ganz, kaum zerschlitzt	13
„ teils ganz, teils zerschlitzt	5
„ etwas zerschlitzt	18
„ mehr oder weniger stark zerschlitzt	16
„ stark zerschlitzt	39
„ „ „ , teilweise cruciat	7
„ „ „ , fast cruciat	13
„ fast vollkommen cruciat	5
„ cruciat	1

Mit verschieden entwickelten Zweigen (a und b):

a) ganz und b) kaum zerschlitzt	1
a) „ „ b) zerschlitzt	2
a) „ „ b) cruciat	2
a) stark zerschlitzt und b) wenig zerschlitzt	1
a) „ „ „ b) fast cruciat	1

Summe 140

Die Mendel-Spaltung würde, wenn man nach dem Verhalten der Bastarde (s. unten S. 38, 40, 47) die normale Krone als das dominierende Merkmal ansehen dürfte, 105 normale und 35 cruciate Pflanzen voraussetzen. Das umgekehrte Verhältnis könnte den gefundenen Zahlen einigermaßen nahekommen, wenn man die 13 Pflanzen der zweiten Gruppe, die nur Spuren des *Cruciata*-Merkmals zeigten, als normal rechnet; aber das ist nicht zulässig, weil die Mendel-Spaltung eine reinliche Scheidung voraussetzt.

Trotzdem wäre es nicht ausgeschlossen, daß das Verhalten des vorliegenden Stammes die Folge einer Kreuzung ist. Dies kann nach den Ergebnissen der inzwischen vorgenommenen Kreuzungsversuche sogar als sehr wahrscheinlich angesehen werden.

Außerdem sprechen die Ergebnisse der schon oben erwähnten Arbeit von Hus¹⁾ dafür. Die Untersuchungen dieser Arbeit bezogen sich auf Kreuzungen, die offenbar sehr vielgestaltig waren; es gelang alle Übergänge von rein cruciaten zu rein normalen Kronen aufzufinden. Hus gibt davon eine Reihe von Abbildungen. Die de Vriessche Rasse von *Oe. biennis cruciata* war, wie oben schon bemerkt, sehr einförmig.

¹⁾ Botanisch Jaarboek Dodonaea Gent XIII.

Unbekümmert um die Ursache der Erscheinung mußte die Entscheidung der Frage von Bedeutung sein, wie sich die aus der Spaltung hervorgehenden Typen, namentlich die Grenzfälle bei der weiteren Fortpflanzung verhalten würden. Ich habe daher von ausgeprägt normalen Pflanzen aus diesem Stamme, von ausgeprägt cruciaten und endlich von solchen Pflanzen, die verschieden entwickelte Zweige hatten, Samen gezogen und die Nachkommen untersucht. Die Zählungen wurden dadurch erschwert, daß die Pflanzen teilweise schon im Herbst 1913, teilweise erst im Sommer 1914 zur Blüte kamen. Genane Zahlen sind aber namentlich deshalb nicht zu erhalten, weil auch zwischen rein normalen Pflanzen und solchen, die nur eine Spur des *Cruciata*-Merkmals haben, eine Grenze kaum zu ziehen ist. Oft wurden an ganz normal erscheinenden Pflanzen schließlich doch Spuren der sepalodischen Veränderung gefunden. Zwischen rein cruciaten und verbreitert blühenden ist überhaupt keine Grenze vorhanden. Die nachfolgenden Zahlenergebnisse haben also nur angenäherten Wert.

A. Nachkommen normalblütiger Mutterpflanzen:

- Nr. 24. 1913: 4 normal, 1 an derselben Ähre in verschiedenem Grade cruciat.
1914: 24 normal, 4 cruciat.
- Nr. 32. 1913: 12 normal, 4 mit Spuren des *Cruciata*-Merkmals.
1914: 7 rein normal, 18 in geringem oder höherem Grade cruciat.
- Nr. 38. 1913: etwa 30 normal, 3 cruciat, 1 normal blaßblütig (s. Abschnitt VI, S. 32).
1914: 16 normal, zum Teil mit Spuren des *Cruciata*-Merkmals, eine davon an einem Triebe in höherem Grade. 1 auffällige normalblütige Mutante (*rubricalyx*, s. S. 34).
- Nr. 45. 1913: 7 normal, 3 mehr oder weniger cruciat.
1914: 21 normal, 2 mehr oder weniger cruciat.

B. Nachkommen cruciater Mutterpflanzen:

- Nr. 25. 1913: etwa 25 cruciat, zum Teil mit verbreiterten Kronblättern, 1 fast normal.
1914: 4 cruciat.
- Nr. 26. 1913: etwa 20 cruciat, 3 mit etwas breiterer Krone, 1 fast normal, 1 mit cruciaten und fast normalen Blüten an derselben Ähre.
1914: 9 cruciat, 1 mit blaß-cruciaten und gelb-cruciaten Trieben (s. S. 33).

C. Nachkommen verschiedener Zweige derselben Mutterpflanze.

a) Pflanze 19, 1912:

Nr. 27. Normaler Zweig. 1913: 13 normal, 6 mehr oder weniger cruciat, 1914: 18 normal oder mit Spuren des *Cruciata*-Merkmals, 2 cruciat.

Nr. 42. Cruciater Zweig. 1913: 15 meist deutlich cruciat, einzelne fast normal mit Spuren des *Cruciata*-Merkmals. Rein normal ist keine.

1914: 1 normal, 17 in verschiedenem Grade cruciat.

b) Pflanze 26, 1912:

Nr. 39. Normaler Zweig. 1913: etwa 16 normal, 4 mehr oder weniger cruciat.

1914: 18 normal, 2 ziemlich hochgradig cruciat.

Nr. 31. Cruciater Zweig. Kronblätter ziemlich breit. 1913: 20 verschieden-gradig cruciat, 6 normal. Eine Pflanze hat einen blassen normalen und einen blassen cruciaten Zweig (s. S. 33).

1914: 12 verschiedengradig cruciat.

c) Pflanze 44, 1912.

Nr. 41. Normaler Zweig. 1913: etwa 20 normal, 1 fast rein cruciat, 4 mehr oder weniger cruciat.

1914: 3 normal, 16 verschiedengradig cruciat.

Nr. 37. Cruciater Zweig. 1913: 8 cruciat, 1 normal mit Spuren des *Cruciata*-Merkmals, 1 normal.

1914: 25 cruciat, 3 normal.

Das Ergebnis dieser Versuche läßt sich folgendermaßen zusammenfassen:

1. Die Nachkommen normalblütiger Pflanzen waren vorwiegend wieder normalblütig (*n*). In kleiner Zahl kamen aber stets Pflanzen darunter vor, die das *Cruciata*-Merkmal mehr oder weniger ausgeprägt zeigten (Verhältnis insgesamt etwa 121 *n*:35 +).

2. Die Nachkommen der cruciaten Pflanzen waren fast alle mehr oder weniger cruciat (+). Sehr vereinzelt kamen solche vor, die normale Kronen und kaum eine Spur des *Cruciata*-Merkmals hatten (Verhältnis 2 *n*:61 +).

3. Wenn an denselben Pflanzen normalblütige und cruciate Zweige nebeneinander vorhanden gewesen waren, lieferte der normale Zweig vorwiegend normale (Verhältnis etwa 88 *n*:35 +), der cruciate vorwiegend cruciate Nachkommen (Verhältnis etwa 12 *n*:97 +).

4. Die aus der Spaltung hervorgehenden Grenzformen sind also nicht vollständig von dem Vermögen, die entgegengesetzte Grenzform zu

bilden, befreit, sondern bringen dieselbe in einer kleinen Zahl von Einzelpflanzen wieder hervor.

Ähnliche Erscheinungen, wie sie an dem vorliegenden spaltenden Stamme auftraten, hat de Vries¹⁾ bei einer unter dem Namen *Oe. cruciata* Nutt. aus einem botanischen Garten bezogenen Pflanze gemacht. Auch hier entstanden rein cruciate Pflanzen, die de Vries „sepalodische“ nennt, normale, die er als „atavistische“ bezeichnet und Zwischenformen oder „breite“. Bei der Weiterzucht gingen aus sepalodischen Pflanzen vorwiegend wieder sepalodische, aus atavistischen vorwiegend atavistische hervor. De Vries nennt die Pflanze *Oe. cruciata varia*; er vermutet, daß sie eine Kreuzung der reinen *Oe. cruciata* Nutt. mit *Oe. muricatu* war²⁾. Die Abweichungen zwischen den Beobachtungen von de Vries und den meinigen bestehen sachlich darin, daß die Stammpflanze bei de Vries eine cruciate, bei meinen Versuchen eine anscheinend völlig normale war, hinsichtlich der Methode darin, daß de Vries die drei Spaltungsprodukte scharf auszählt, während ich es unmöglich fand, Grenzen zu ziehen.

VI. Mutationen.

Gegen die Anschauungen von de Vries über die Bedeutung der Mutationen bei *Oe. Lamarckiana* sind wiederholt verschiedenartige Einwände erhoben worden.

Zuerst ist von Bateson und Saunders³⁾, dann von Lotsy⁴⁾ und andern⁵⁾ geltend gemacht worden, daß *Oe. Lamarckiana* wahrscheinlich ein Kreuzungsprodukt sei, und daß das Auftreten der Mutationen daher einem Ausklingen der Bastardspaltungen entspreche. Experimentelle Stützen für diese Ansicht hat Davis⁶⁾ zu bringen versucht. Es ist ihm gelungen, durch Kreuzung gewisser *Oenothera*-Arten Bastarde herzustellen, die *Oe. Lamarckiana* sehr ähnlich sehen und auch in späteren Generationen in einer Weise spalten, die sich mit dem Auftreten der Mutationen vergleichen läßt. Daß auch bei andern Pflanzen in der Nachkommenschaft der Bastarde Formen entstehen können, die über die Grenzen ihrer Vor-

¹⁾ Mutationstheorie II S. 602 ff.

²⁾ Mutationstheorie II S. 100.

³⁾ Report to the Evolution Committee of the Royal Society. Report I, S. 153, Fußnote. London 1902.

⁴⁾ Vorlesungen über Deszendenztheorien S. 233. Jena 1906.

⁵⁾ Plate, Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung S. 415. Leipzig 1913. Leclerc du Sablon, Rev. gén. de Bot. XXII, 1910, S. 266; Comptes rendus Bd. 151, 1910, S. 330.

⁶⁾ American Naturalist XLV, 1911, S. 193 ff.; XLVI, 1912, S. 377 ff.; XLVII, 1913, S. 449 ff.

fahren hinaus variieren und sich ähnlich verhalten wie elementare Arten, zeigen u. a. in sehr bemerkenswerter Weise die Versuche von F. Rosen¹⁾ mit *Erophila verna*.

In allgemeinerer Form äußert sich Gates²⁾ in einer seiner neueren Arbeiten in dem Sinne, daß die Entstehung von Mutationen in vielen Fällen auf Störungen des Keimplasmas infolge früherer Kreuzungen beruhe.

Auf die zusammengesetzte Natur der *Oe. Lamarckiana* weist auch Honing³⁾ hin, der zu zeigen versucht, daß die in den Zwillingsbastarden sichtbar werdenden Typen (*laeta*, *velutina*) bereits in der Stammart enthalten seien.

Andere Einwände gehen davon aus, daß *Oe. Lamarckiana* in höherem Grade der Variabilität unterliege, als de Vries angenommen habe, und fassen die Mutationen als Folgen oder als Grenzfälle dieser Variabilität auf. Weldon⁴⁾ und andere Biometriker. Weismann⁵⁾. Tower⁶⁾ knüpfen an die fluktuierende Variabilität an. Boulenger⁷⁾ findet *Oe. Lamarckiana* mit *Oe. biennis* dergestalt durch Übergänge verbunden, daß eine Grenze überhaupt nicht zu ziehen sei. Dies hat aber bereits Honing bestritten. Heribert-Nilsson⁸⁾ betrachtet die Frage, ob *Oe. Lamarckiana* hybriden Ursprungs sei, als von nicht so großer Bedeutung wie die, ob sie eine einheitliche Art (Elementarart) oder eine polymorphe Art (Kollektivart) sei. Er findet, daß innerhalb derselben gerade hinsichtlich solcher Eigenschaften, durch welche die Mutanten sich von der Stammart und voneinander unterscheiden. Differenzen vorhanden sind, und meint daher, daß die Mutationen nicht in progressiver oder regressiver Artbildung bestehen, sondern in der Neukombination bereits vorhandener Eigenschaften. Auch die Mutanten seien variabel und durch Abstufungen miteinander verknüpft. Es sei daher, wie auch schon Johannsen⁹⁾ hervorgehoben hat, ein Fehler, daß de Vries bei seinen Kulturen von einer Mehrzahl von Individuen ausgegangen sei.

Weitere Bedenken gegen die Mutationstheorie, die sich zum Teil darauf beziehen, daß die Mutationen wegen ihrer Seltenheit nur geringe

¹⁾ Beiträge zur Biologie X, 1911. S. 379 ff.

²⁾ Transact. Linn. Soc. London 2. s., Bot. VIII. 1913. S. 44.

³⁾ Zeitschr. f. induct. Abst.- u. Vererbungslehre IV, 1910/11. S. 227.

⁴⁾ Biometrika I, 1902, S. 365 ff.

⁵⁾ Vorlesungen über Deszendenztheorie S. 220 u. 234. Jena 1904.

⁶⁾ Carnegie Instit. of Washington Publ. Nr. 48, 1906. S. 307.

⁷⁾ Journ. of Botany XLV, 1907, S. 353.

⁸⁾ Zeitschr. für ind. Abst.- u. Vererbungslehre VIII, 1912, S. 89—231 (S. 94, 191, 217).

⁹⁾ Elemente der exakten Erblchkeitslehre S. 446. Jena 1909.

Bedeutung haben können¹⁾, zum Teil auf die schwierige Frage, ob progressive Mutationen möglich sind oder nicht²⁾, und auf andere Punkte³⁾, seien hier nur angedeutet.

Mögen diese Einwände berechtigt sein oder nicht, die Wertschätzung der Mutationen bei *Oe. Lamarckiana* als Beispiele für die Entstehung neuer Arten wird dadurch nicht erhöht. Um so wichtiger ist es, wenn es gelingt, an andern Arten von *Oenothera* oder an andern Pflanzen, die mit größerer Sicherheit als der Kreuzung unverdächtig und weniger der Variabilität unterworfen aufgefaßt werden können, Vorgänge zu beobachten, die den Charakter von Mutationen haben. Zwar hat de Vries neuerdings einen Teil der Einwände gegen *Oe. Lamarckiana* zu entkräften versucht⁴⁾, aber er gibt doch selbst zu, daß die Beobachtung von Mutationen „in reinen, gut überwachten Rassen“ von besonderer Bedeutung sei⁵⁾.

Oe. biennis erfüllt die für solche Beobachtungen zu fordernden Vorbedingungen sicher in viel höherem Maße als die nach ihrer Herkunft und ihrer Vorgeschichte trotz allem etwas dunkle *Oe. Lamarckiana*. Durch die bereits in der geschlossenen Knospe stattfindende Selbstbestäubung ist sie der störenden Einwirkung von Kreuzungen weit weniger zugänglich, und die mir vorliegende Rasse macht den Eindruck der Einheitlichkeit und geringer Variabilität.

Auf die Möglichkeit des Vorkommens von Mutationen bei *Oe. biennis* weist das zwar sehr seltene, aber doch inzwischen wiederholt festgestellte Auftreten der *Oe. biennis cruciata* hin. Man wird also erwarten können, die cruciate Form gelegentlich auch in der Kultur erscheinen zu sehen, und es war neben anderen besonders dieser Gedanke, der die Inangriffnahme der vorliegenden Untersuchungen veranlaßte. Ich habe daher, wie bereits mitgeteilt, größere Mengen der gewöhnlichen *Oe. biennis* von Bevensen ausgesät, da man in dieser das Vermögen zur Hervorbringung der cruciaten Mutante vermuten konnte. Die Versuche sind bisher ohne den erwünschten Erfolg geblieben. Wahrscheinlich war die Zahl der ausgesäten Pflanzen für einen derartigen Versuch noch nicht groß genug; man wird also die Versuche in wesentlich vergrößertem Maßstabe ausführen oder sie längere Zeit fortsetzen müssen.

¹⁾ Correns, Archiv f. Rassen- u. Gesellschafts-Biologie I, 1904, S. 52. — Groß, Biolog. Centralbl. XXVI, 1906, S. 550—551. — Plate, Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung S. 422—424. Leipzig 1913.

²⁾ Vgl. hierzu Johannsen, Elemente der exakten Erblchkeitslehre S. 460. Jena 1909. — Nilsson-Ehle, Verhandl. naturf. Verein Brünn XLIX, 1910, S. 155—156. — Baur, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre S. 197. Berlin 1911. — Goldschmidt, Einführung in die Vererbungswissenschaft S. 414 u. 428. Leipzig 1913.

³⁾ Groß, a. a. O. S. 550, 551, 561. — Plate, a. a. O.

⁴⁾ Botan. Gazette LVII, 1914, S. 345.

⁵⁾ Die Mutationen in der Erblchkeitslehre S. 42. Berlin 1912.

Dagegen gelang es, drei andere Mutationen auftreten zu sehen, wie im folgenden des Näheren geschildert werden soll.

1. *Oenothera biennis sulfurea*

als Mutation.

In dem Stamme Nr. 319*, der im Sommer 1912 im Botanischen Garten in Hamburg zur Blüte kam, trat unerwartet eine Pflanze mit auffällig blassen, im übrigen aber völlig normal beschaffenen Kronblättern auf, während sämtliche Geschwister, im ganzen etwa 40, die gewöhnliche, tiefgelbe Blütenfarbe hatten. Es zeigte sich später, daß die Pflanze der *Oe. biennis sulfurea* entspricht. Die Mutterpflanze war einer der von Bevensen im Sommer 1909 mitgebrachten Sämlinge; sie findet sich zufällig unter den 20 zu einer Gruppe zusammengestellten und photographierten Rosetten (Taf. VI). Sie hatte im Sommer 1910 geblüht, gleichfalls mit normaler, tiefgelber Krone. Die Samen waren durch Selbstbefruchtung im Schutze von Pergamintüten gewonnen worden.

An der blaßblütigen Pflanze wurden zwei blühende Sprosse, gleichfalls in Pergamintüten, der Selbstbestäubung unterzogen. Die erhaltenen Samen kamen im folgenden Winter zur Aussaat und brachten teilweise bereits im Herbst 1913 blühende Pflanzen, die wie die Mutterpflanze blasse Kronblätter hatten. Im Juli 1914 blühten 36 Pflanzen, sämtlich genau der blassen Mutterpflanze entsprechend.

Das Auftreten der blassen Form erfolgte also unter Erscheinungen, die nach de Vries für die Mutationen charakteristisch sind. Es fand sich unter einer großen Zahl von Pflanzen, die der Mutter glichen, eine abweichende, und diese erwies sich bei der Weiterkultur sogleich als samenbeständig. Da nur die blasser Mutation und nicht daneben gleichzeitig noch andere beobachtet wurden, hätten wir es zunächst nur mit einer sporadischen Mutation zu tun, nicht mit gruppenweiser Artbildung, wie de Vries das gleichzeitige Erscheinen mehrerer neuer Formen innerhalb der *Oe. Lamarckiana* neuerdings genannt hat.

Es entstand die Frage, ob die Mutation sich häufiger zeigen würde.

Um vor allem über das Wiederauftreten der Mutation in demselben Stamme Aufschluß zu erhalten, wurden die Samen von fünf gelbblühenden Schwesterpflanzen der im Jahre 1912 entstandenen blassen, bezeichnet Nr. 319a—e, ausgesät. Sie waren sämtlich durch Selbstbestäubung in Pergamintüten, Nr. 319a schon im Jahre 1911, also bevor die Mutation beobachtet worden war, erhalten. In der Tat wiederholte sich die Erscheinung an den teils im Herbst 1913, teils im Sommer 1914 blühenden Pflanzen, also in der zweiten Generation reiner Linien, und zwar wurden erhalten

2 blasse in Nr. 319 a unter 104 Pflanzen,					
—	"	"	"	319 b	" 100 "
3	"	"	"	319 c	" 112 "
2	"	"	"	319 d	" 112 "
—	"	"	"	319 e	" 86 "
					514

Ferner wurden Samen anderer Pflanzen von demselben Standorte (Nr. 1) ausgesät. Es blühten 1913 und 1914:

Nr. 320 . . . 45 Pflanzen zweiter Generation.

"	321 a . . . 16	"	"	"
"	321 b . . . 56	"	"	"
"	321 c . . . 56	"	"	"

Hier trat die Mutation bisher nicht auf. Die Mutterpflanzen Nr. 321 a—c waren drei Schwestern erster Generation.

Dagegen erschienen blaßblütige Mutanten auch in zwei Stämmen aus dem Bestande 4, nämlich:

1. Eine blaßblütige Pflanze im Sommer 1913 unter 27 Nachkommen zweiter Generation der Nr. 404, die zum Teil 1913, zum Teil 1914 blühten und mit der einen Ausnahme wie die Stammpflanze normale gelbe Kronen hatten (vgl. S. 21).

2. Eine blaßblütige Pflanze im Herbst 1913 unter etwa 40 Nachkommen zweiter Generation (bezeichnet Nr. 38, 1913) der Stammpflanze Nr. 347. Diese war, wie oben (S. 23 ff.) genauer dargestellt wurde, normal- und gelbblütig gewesen, ihre Nachkommen erster Generation spalteten aber in normale und cruciate, was einen hybriden Ursprung vermuten läßt. Die besondere Mutterpflanze der Mutanten war gleichfalls normal- und gelbblütig gewesen. Ebenso verhielt sich die Mehrzahl der Geschwister, während ein kleiner Teil das *Cruciata*-Merkmal zeigte.

3. Eine Pflanze, die an einem Seitentriebe normal- und blaßblütig, am Haupttriebe aber cruciat und blaßblütig war, in einer andern Enkelfamilie (Nr. 31, 1913) derselben Stammpflanze Nr. 347. In diesem Falle war die besondere Mutterpflanze eine cruciate mit verbreiterten, stark zerschlitzten Kronblättern gewesen; von den 35 Geschwistern waren die meisten mehr oder weniger cruciat, ein kleiner Teil normalblütig.

Zu diesen drei Befunden ist noch zu bemerken, daß an dem Standorte 4, von dem die Stammpflanzen entnommen waren, die blasse Form auch im Freien beobachtet worden ist (s. oben S. 5).

Endlich zeigte sich die blasse Mutation in der Nachkommenschaft zweier von mir hergestellter Kreuzungen, nämlich:

1. Eine blaßblütige normale Pflanze im Herbst 1913 unter 27 Nachkommen zweiter Generation der Kreuzung *Oe. biennis cruciata* \times *biennis* (+ \times n, Nr. 104, 1913).

2. Drei blaßblütige normale und gleichzeitig eine blaßblütige cruciate Pflanze unter 44 Nachkommen zweiter Generation der Kreuzung *Oe. biennis cruciata* \times *rubricaulis* (+ \times r, Nr. 116, 1913).

Von dem sonstigen Verhalten dieser Kreuzungen wird unten die Rede sein.

2. *Oenothera biennis cruciata sulfurea* als neue Mutation.

Es ist von besonderem Interesse, daß auch in der *Cruciata*-Form blaßblütige Mutanten auftreten können. Die Verbindung der blassen Farbe mit dem *Cruciata*-Merkmal ist eine, soweit ich weiß, bisher nicht bekannt gewordene Erscheinung. Die beobachteten Fälle sind folgende:

1. Unter den Nachkommen erster Generation der 1910 wegen breiterer Kronblätter mit der Bezeichnung „Nr. 1001, etwas abweichend“ abgesonderten cruciaten Stammpflanze aus Bestand 4 war im Sommer 1912 ein normalblütiger Zweig einer sonst cruciaten Pflanze mit eigenem Blütenstaub befruchtet worden. Die Samen lieferten die Familie Nr. 22, 1913. Hierin fand sich unter 37 Pflanzen, die teils 1913, teils 1914 blühten, und von denen die meisten cruciat und gelbblütig waren (s. oben S. 23), im Herbst 1913 eine blasse cruciate. Diese Mutante trat also in der zweiten durch Selbstbestäubung erhaltenen Generation auf.

2. Unter den spaltenden Nachkommen erster Generation der Pflanze Nr. 347 aus Bestand 4 (s. oben S. 27) war 1912 eine cruciate Pflanze mit verbreiterten, stark zerschlitzten Kronblättern abgesondert worden. Unter den aus den Samen erhaltenen 36 Nachkommen dieser Pflanze (zweite Generation, Nr. 31, 1913), die zum größeren Teil cruciat, zum kleinen Teil normal- und alle gelbblütig waren, fand sich im Herbst 1913 eine Pflanze, die am Haupttrieb blaßblütig und cruciat, an einem Seitentriebe blaß- und normalblütig war. In diesem Falle war die Stammpflanze von Bevensen vermutlich eine Kreuzung oder gehörte einer späteren Generation einer solchen an.

3. In der zweiten Generation derselben Stammpflanze zeigte sich im Sommer 1914 eine Pflanze, die einen blassen cruciaten und einen gelben cruciaten Zweig hatte, unter etwa 30 gelben, meist cruciaten Pflanzen. Die Mutterpflanze (Nr. 26, 1913) war cruciat gewesen (vgl. S. 26).

4. In der zweiten Generation der Kreuzung *Oe. biennis cruciata* \times *rubricaulis* (+ \times r), bezeichnet Nr. 116, 1913, trat im Herbst 1913 außer drei blassen normalblütigen auch eine blasse cruciate Pflanze auf (vgl. S. 44).

Auch die blaß-cruciate Mutante ist, soweit bisher festgestellt werden konnte, erblich konstant. Im Herbst 1914 kamen von dreien dieser Pflanzen bereits einige Nachkommen zur Blüte, die wieder die Verbindung der blassen Färbung mit dem *Cruciata*-Merkmal zeigten. Es blühten zugleich cruciat und blaß:

3	Nachkommen von Nr. 22,	Stammpflanze	+	1910,
3	"	"	"	31,
				Nr. 347,
1	Nachkomme	"	"	116,
				+

Die neue Form kann zweckmäßig *Oe. biennis cruciata sulfurea* genannt werden.

3. *Oenothera biennis rubricalyx*, eine weitere Mutation?

In der spaltenden Nachkommenschaft der wiederholt erwähnten Stammpflanze Nr. 347 aus Bestand 4 in Bevensen war im Sommer 1912 eine normalblütige Pflanze mit eigenem Blütenstaub befruchtet worden. Die aus den Samen erhaltene zweite Generation (Nr. 38, 1913) blühte 1913 und 1914. Unter diesen Pflanzen (etwa 44), von denen wenige *cruciat*, die meisten normal, aber zum Teil mit Spuren des *Cruciata*-Merkmals behaftet blühten, wurde außer der im Voraufgehenden schon erwähnten blaßblütigen im Sommer 1914 eine sehr auffällige Pflanze beobachtet.

Dieselbe war kräftig und groß, das Laub dunkelgrün mit roten Mittelrippen. Der Stengel war im mittleren Teil mit roten Höckerborsten besetzt, die sich, spärlicher werdend, bis in die Spitze fortsetzten. Die Kelche hatten auf jedem Blatte zwei rote Längsstreifen, die etwas über dem Grunde begannen und sich bis zu $\frac{2}{3}$ der Höhe erstreckten. Die Blumenkrone war reingelb und groß, die Kronblätter verkehrt herzförmig, ganzrandig, 2,2—2,5 cm lang und fast 3 cm breit.

Ich habe die Pflanze einstweilen als *Oe. biennis rubricalyx* bezeichnet.

4. Allgemeine Erörterungen und Folgerungen.

Oenothera biennis gehört, wie wiederholt hervorgehoben wurde, zu denjenigen Arten, bei denen die Bestäubung schon in der noch geschlossenen Blütenknospe vor sich geht. Wenn auch gelegentliche Fremdbestäubung durch Insektenbesuch nach dem Öffnen der Blüte keineswegs ausgeschlossen ist, so wird doch auch im Freien die Hauptmasse der Pflanzen sich wesentlich durch Selbstbefruchtung, also in reinen Linien fortpflanzen. Wirkliche Kreuzungen können nur zustande kommen, wenn verschiedene Arten oder Formen nebeneinander wachsen; in reinen und gleichartigen Beständen werden auch die gelegentlich durch Insekten ausgeführten Pollenübertragungen nicht zu echten Bastardierungen führen. Man kann also damit rechnen, daß die aus reinen Beständen stammenden Pflanzen solche sind, die sich schon seit einer größeren Zahl von Generationen in reinen Linien fortpgepflanzt haben.

Der Bestand 1, aus dem die Stammpflanze Nr. 319 entnommen war, unter deren Nachkommen die *Oe. biennis sulfurea* als Mutation auftrat, entsprach den eben angegebenen Bedingungen. Er enthielt, als ich den-

selben im Sommer 1909 sah, nur die normale *Oe. biennis* in völlig gleichmäßiger Ausbildung, keine cruciata, keine *Oe. rubricaulis* und damals auch keine blühende *sulfurea*.

Es liegt also aller Wahrscheinlichkeit nach eine reine Familie vor. Die Zufuhr von Blütenstaub durch umherfliegende Insekten von dem einzigen Standorte der *Oe. biennis cruciata*, der mindestens zwei Kilometer entfernt liegt, oder von den wenigen ebenso weit entfernten Stellen, wo *Oe. rubricaulis* wächst, ist recht unwahrscheinlich. Auch würde das Ergebnis dieser Kreuzungen nach den bisher darüber gewonnenen Erfahrungen wohl nicht zur Entstehung der blassen Form führen. Es bliebe also nur die Möglichkeit einer Kreuzung mit der blassen Form selbst, und diese ist allerdings in Betracht zu ziehen, weil Herr Schwantes die blasse Form an jener Stelle und auch sonst vereinzelt beobachtet hat.

Eine Bastardpflanze erster Generation aus der Kreuzung *Oe. biennis biennis sulfurea* ($n \times b$) kann die Stammpflanze Nr. 319 nicht gewesen sein, da diese hätte blaßblütig sein müssen (s. unten). Daß sie die durch Befruchtung mit Blütenstaub einer gelbblütigen entstandene Tochter einer der selten auftretenden blassen Pflanzen gewesen wäre ($b \times n$), hat auch sehr wenig Wahrscheinlichkeit für sich. Da die zweite Generation der beiden reziproken Kreuzungen noch nicht bekannt ist, so läßt sich einstweilen nicht sagen, ob die späteren Generationen dieser beiden Kreuzungen sich etwa so verhalten können, daß unter zahlreichen gelbblühenden Pflanzen vereinzelte blaßblühende auftreten. Sehr wahrscheinlich ist dies gerade nicht, wenngleich in dem unten zu besprechenden Verhalten der Kreuzung *Oe. rubricaulis* \times *biennis cruciata* ein bisher vereinzelt Analogon dafür vorliegt. Aber selbst wenn die Möglichkeit zugegeben würde, daß die Stammpflanze Nr. 319 eine blasse unter ihren Vorfahren hatte, so wäre immer noch die Frage zu stellen, woher die erste blaßblühende Pflanze stammt. Größere Bestände derselben sind bisher nirgends beobachtet worden. Die nächstliegende Annahme bleibt also einstweilen auf alle Fälle die, daß wir es in dem Bestande 1 mit einer reinen Familie der gelbblühenden Pflanzen zu tun haben, und daß die am Fundort gelegentlich beobachteten blassen Pflanzen in derselben Weise aus dieser entstanden sind wie in meiner Kultur, nämlich als vereinzelte, von Kreuzung unabhängige Mutationen.

Es mag besonders hervorgehoben sein, daß die Mutation zur *Sulfurea*-Form in zwei aufeinander folgenden, durch Selbstbestäubung erhaltenen Generationen sich wiederholte.

Was den Stamm Nr. 404 betrifft, so liegt hier die Möglichkeit einer Kreuzung näher, weil er von dem Standorte stammt, wo alle vier Formen nebeneinander wachsen. Trotzdem kann auch dieser Stamm eine reine Linie sein. Es ist kein Grund vorhanden, der dagegen spräche.

Von den übrigen Stämmen, in denen die *Sulfurea*-Mutation auftrat,

war Nr. 347 wahrscheinlich aus einer im Freien zustandegekommenen Kreuzung entsprossen, während die beiden andern künstlich hergestellte Kreuzungen waren. Die Beobachtungen geben aber keinen Anlaß, anzunehmen, daß die Mutationen im vorliegenden Falle auf Bastardspaltungen beruhen; es liegt weit näher, sie auf erbliche Übertragung des in den Eltern enthaltenen Mutationsvermögens zurückzuführen.

In einem der vorliegenden Fälle, nämlich der Mutation in der Kreuzung *Oe. biennis cruciata* \times *rubricaulis* (+ *r*, Nr. 116, 1913), müßte dann die cruciate Mutterpflanze, die, wie die Erfahrungen über die Mutation *Oe. biennis cruciata sulfurea* zeigen, gleichfalls das Vermögen besitzt, blasse Blumenkronen hervorzubringen, der Überträger des Mutierens gewesen sein. Beachtenswert ist aber doch die verhältnismäßig große Zahl der gerade unter den Nachkommen der letzterwähnten Kreuzung beobachteten Mutationen, sowie überhaupt das häufige Vorkommen der Mutationen im Gefolge der Kreuzungen. Man wird zu der Frage geführt, ob nicht trotz der gegenteiligen Meinung von de Vries¹⁾ die allgemeine Erschütterung der Organisation durch die Kreuzung einen steigernden Reiz auf das Mutationsvermögen auszuüben vermag.

Die blasse Mutation der cruciaten Form, *Oe. biennis cruciata sulfurea*, trat in einem Falle in einem Stamme auf, der, so lange ich ihn in Kultur habe, eine reine Linie darstellt. Die Frage, ob in der Vorgeschichte desselben Kreuzungen vorgekommen sein können, wird noch einmal gestreift werden (s. unten S. 55 und 56). Die andern Stämme, in denen diese Mutation auftrat, waren Kreuzungen oder der Kreuzung verdächtig.

Auch diese Mutante scheint, soweit die wenigen bisher blühenden Nachkommen schließen lassen, sogleich erblich konstant zu sein.

Über die als *Oe. biennis rubricalyx* bezeichnete Form wird sich ein Urteil erst gewinnen lassen, wenn aus dem Samen blühende Pflanzen herangezogen sein werden. Die Rotfärbung des Kelches ist ein Merkmal, das bei den Oenotheren häufiger vorkommt. Ich sah es z. B. auch an einer Pflanze unbekannten Ursprungs, die im Botanischen Garten in Hamburg im Sommer 1914 blühte, und die mir eine *Gigas*-Form der *Oe. Lamarckiana* zu sein schien. De Vries²⁾ gibt allerdings, soviel ich sehe, die Rotfärbung nicht unter den Merkmalen der *Oe. gigas* an. Dagegen beschreibt er sie für *Oe. rubrinervis*³⁾ und bildet sie ab für *Oe. rubrinervis*, *Hookeri*, (*Lamarckiana* \times *Hookeri*) *velutina* und (*muricata* \times *Lamarckiana*) *velutina*⁴⁾. Gates⁵⁾ hat das Verhalten dieser Rotfärbung

¹⁾ Mutationstheorie II, S. 425.

²⁾ Mutationstheorie S. 225 ff.

³⁾ Mutationstheorie S. 231 ff.

⁴⁾ Gruppenweise Artbildung Taf. VIII, XIV, XVIII, XXI.

⁵⁾ Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre XI, 1914, S. 209—279.

bei *Oe. rubrinervis* und bei der als *Oe. rubricalyx* bezeichneten Mutante derselben, die einen noch höheren Grad davon aufweist, genauer untersucht. Über die letztere hat Shull¹⁾ weitere Erfahrungen mitgeteilt.

Beobachtungen über Mutationen bei *Oe. biennis* hat kürzlich auch Th. J. Stomps²⁾ veröffentlicht. Er erhielt gleichfalls *Oe. biennis sulfurea* und außerdem zwei Mutanten, die solchen entsprechen, die auch bei *Oe. Lamarckiana* gefunden wurden, nämlich eine *Nanella*-Form und eine *Semi-gigas*-Form. Aus dem Auftreten der beiden letzteren, die als denen von *Oe. Lamarckiana* parallele Mutationen bezeichnet werden können, folgert Stomps, daß das Vermögen zu mutieren bei den Oenotheren älter sei als die Art *Oe. Lamarckiana*, und daß es von den Vorfahren der *Oe. Lamarckiana*, zu denen vermutlich *Oe. biennis* gehöre, auf jene Art vererbt sei. Dagegen ist aber zu bemerken, daß die blaßblütige Mutation, die bei *Oe. biennis* häufig zu sein scheint, soweit ich sehe, bei *Oe. Lamarckiana* bisher noch nicht beobachtet worden ist.

Die *Nanella*- und die *Semi-gigas*-Form der *Oe. biennis* entstanden bei den Versuchen von Stomps zuerst in der Nachkommenschaft von Kreuzungen, später aber auch in reinen Linien, die *Sulfurea*-Form wurde wie bei meinen Versuchen in reinen Linien erhalten.

Faßt man die Beobachtungen von Stomps mit den meinigen zusammen, so lassen sich die folgenden allgemeinen Ergebnisse hervorheben:

1. Hinsichtlich des Abwerfens der *Sulfurea*-Mutation zeigen Stämme der *Oe. biennis* von weit entfernten Standorten das gleiche Verhalten. Dagegen wurde bei meinen Kulturen, obgleich sie ziemlich umfangreich waren, das Vermögen, Zwerg- und Riesenformen hervorzubringen, bisher vermißt.

2. Die Beobachtungen sprechen dafür, daß Mutationen auch in reinen Linien auftreten können. Kreuzung und Mutation sind also voneinander unabhängige Erscheinungen. Zu ähnlichen Ergebnissen sind auch andere Beobachter gekommen³⁾.

3. Da das Vermögen zu mutieren vererbt wird und daher auch auf Kreuzungen übertragen werden kann, so ergibt sich, daß nicht alle in der Nachkommenschaft von Kreuzungen auftretenden Mutationen Folgen der Kreuzung zu sein brauchen. Ein Teil der in den späteren Bastardgenerationen erscheinenden Neubildungen wird zwar aus verwickelten Spaltungen entspringen, ein Teil aber kann auf dem von den Eltern des

¹⁾ Journal of Genetics IV, 1914, S. 83.

²⁾ Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. XXXII, 1914, S. 279; Biolog. Centralbl. XXXII 1912, S. 521.

³⁾ Nilsson-Ehle, Verh. naturf. Verein Bräun XLIX, 1910, S. 139—156. — Johannsen, Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre I, 1908, S. 1; Biologiske Arbejder tilegnede Eug. Warming S. 127—138. Kopenhagen 1911. — Kießling, Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre VIII, 1912, S. 48—78 (S. 75). — Gates, Transact. Linn. Soc. 1913, S. 5. 44, 59; Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre XI, 1914, S. 211 u. 276.

Bastards ererbten Mutationsvermögen beruhen. Hinsichtlich der zu dieser letzteren Gruppe gehörenden dürfte die Frage, ob etwa ihre Häufigkeit durch die Störung des Gleichgewichts, welche die Kreuzung hervorruft, eine Steigerung erfahren kann, erneuter Prüfung wert sein.

VII. Kreuzungen.

Um die Erblchkeitsverhältnisse der *Oenothera* kennen zu lernen, hat de Vries sehr zahlreiche Kreuzungsversuche ausgeführt, die sich der überwiegenden Mehrzahl nach auf *Oe. Lamarckiana* und deren Mutanten beziehen. Es ist bekannt, daß dabei eine Reihe von Beobachtungen gemacht wurde, die von den Vererbungserscheinungen in anderen Pflanzengruppen abweichen. Die vorliegende Arbeit würde unvollständig sein, wenn die in derselben behandelten *Oenothera*-Formen nicht auch dem Kreuzungsversuch unterzogen worden wären. Solche Versuche schienen mir um so mehr erwünscht zu sein, als mit *Oe. biennis* und den ihr nahestehenden Formen nicht in gleichem Maße wie mit *Oe. Lamarckiana* Kreuzungsversuche angestellt worden sind.

1. *Oenothera biennis* × *biennis cruciata*.

(*n* × +)

Die Kreuzung *Oe. biennis* × *biennis cruciata* wurde im Juni 1910 an einer grünstengeligen, groß- und gelbblütigen normalen Mutterpflanze (*n*, Nr. 21) mit Blütenstaub einer typischen *cruciata* (+) ausgeführt.

Generation F₁. Die im Herbst 1911 und im Sommer 1912 blühenden Bastarde glichen in jeder Beziehung der Mutter (*n*), hatten also große, ganzrandige Kronblätter ohne Spuren des *Cruciata*-Merkmals. Von vier Pflanzen wurden Samen gewonnen (Nr. 76 und 77, 1911; Nr. 74 und 75, 1912).

Generation F₂. In der zweiten Bastardgeneration fand eine Spaltung in normalblütige und *cruciata* Pflanzen statt. Die Spaltung war aber keine strenge. Nur wenige der normalen Pflanzen schienen ganz rein zu sein; an scheinbar normalen Blüten waren meistens in Gestalt kleiner Einkerbungen oder einzelner grüner Streifen an den Kronblättern Spuren des *Cruciata*-Merkmals zu finden. Die *cruciata* Pflanzen zeigten das Merkmal in allen möglichen Abstufungen und oft so, daß *cruciata* und fast normale Blüten nebst Übergängen und einzeln auch verschieden blühende Zweige nebeneinander auf derselben Pflanze vorkamen (vgl. Taf. XI, Fig. 1—12). Diese Abstufung des Merkmals macht eine Zählung der verschieden entwickelten Pflanzen unmöglich oder sehr schwer. Folgende nur angenäherte Zahlen wurden gefunden:

- Nr. 74. 1913: 13 mehr oder weniger cruciat, 1 fast normal.
 1914: 24 mehr oder weniger cruciat, 2 normal mit Spuren des *Cruciata*-
 Merkmals, 2 mit normalen und cruciaten Trieben, 1 blaß-normal.
- Nr. 75. 1913: 2 cruciat, 6 normal.
 1914: 4 cruciat, 17 normal, 1 mit normalen und cruciaten Trieben.
- Nr. 76. 1912: 4 cruciat, 1 mit breiteren Kronblättern.
- Nr. 77. 1913: 8 cruciat, 1 normal.
 1914: 12 cruciat, 1 blaß-cruciat.

In der Familie Nr. 75 überwiegen die normal erscheinenden Pflanzen, $6 + : 23 n$; in den drei übrigen ist die überwiegende Mehrzahl cruciat, etwa $63 + : 5 n$; insgesamt herrschen die cruciaten stark vor, $69 + : 28 n$.

Zurückführung dieser Zahlen auf eine Mendel-Spaltung scheint ausgeschlossen, und zwar aus drei Gründen: Erstens tritt das in der F_1 -Generation unterdrückte *Cruciata*-Merkmal in der F_2 -Generation an der Mehrzahl der Pflanzen auf, während bei einer Mendel-Spaltung das Umgekehrte der Fall sein müßte. Zweitens spricht das zu verschiedene Verhalten der vier Familien gegen eine Regelmäßigkeit. Dagegen ließe sich nur einwenden, daß die Zahl der Versuchspflanzen zu klein gewesen sei. Drittens aber, und das ist vielleicht der wichtigste Grund, gestattet es der fluktuierende Charakter des Merkmals, wie bereits hervorgehoben wurde, überhaupt nicht, bestimmte Zahlen oder eine zahlenmäßige Regelmäßigkeit festzustellen. Das würde auch nicht anders werden, wenn der Umfang der Versuche wesentlich vergrößert würde. Damit soll nicht gesagt sein, daß die weitere Fortsetzung der Versuche zwecklos wäre. Aber man wird versuchen müssen, das Auftreten des *Cruciata*-Merkmals unter andern Gesichtspunkten, zu denen z. B. der Einfluß äußerer Lebensfaktoren gehören könnte, zu studieren. Auch die in den oben erwähnten Versuchsergebnissen liegenden Widersprüche bedürfen einer Klärung.

Das Verhalten der vorliegenden Kreuzung erinnert lebhaft an das der Pflanze Nr. 347 von Bevensen und ihrer Nachkommen, von dem oben in einem besonderen Abschnitt (S. 23 ff.) die Rede war, und macht es in hohem Grade wahrscheinlich, daß jene Pflanze ein gleichartiger Bastard oder der Nachkomme eines solchen gewesen ist.

2. *Oenothera biennis cruciata biennis*.

($+$ \times n)

Die Kreuzung *Oe. biennis cruciata* \times *biennis* wurde im Juni 1910 an vier cruciaten Mutterpflanzen ($+$) Nr. 132, 332*, 333*, 337* vorgenommen, die mit Blütenstaub normaler *Oe. biennis* (n), d. h. grünstengeliger, normal groß- und gelbblütiger Pflanzen befruchtet wurden¹⁾.

¹⁾ Die mit * bezeichneten Pflanzen sind in der auf Taf. VI wiedergegebenen Photographie enthalten.

Generation F₁. Die Mehrzahl der Bastarde entsprach genau der Vaterpflanze, war also von der gewöhnlichen *Oe. biennis* (*n*) nicht zu unterscheiden.

Nr. 333. 1911 u. 1912: 14 Pflanzen *n*.

„ 132, 332, 337. 1911 u. 1912: Die meisten Pflanzen *n*, genaue Zahl nicht notiert.

Daneben traten einzelne cruciate auf, und zwar je eine in Nr. 132 und 337. Es entsteht die Frage, ob diese Cruciaten darauf zurückzuführen sind, daß beim Entfernen der Staubgefäße unbemerkt eine Verletzung der letzteren eingetreten und etwas Blütenstaub auf die Narben gelangt, also neben der Kreuzung Selbstbefruchtung der cruciaten Pflanzen zustande gekommen ist, oder ob einzelne Bastarde wirklich cruciat sein können. Um dieser Frage näherzutreten, wurden zur Weiterzucht außer normalblütigen auch diese cruciaten Pflanzen herangezogen.

Folgende Samenproben wurden geerntet:

1. von normalblütigen Pflanzen

von Nr. 132... Nr. 104, 106, 107 (1911), 100 (1912),

„ „ 332... „ 111 (1911),

„ „ 333... „ 102, 103 (1912),

„ „ 337... „ 109, 110 (1911);

2. von cruciaten Pflanzen

von Nr. 132... Nr. 105 (1911),

„ „ 337... „ 108 (1911), 99 (1912).

Generation F₂.

1. Das Verhalten der zweiten Generation der normalblütigen Bastarde war kein gleichmäßiges. Einige Stämme behielten den Typus des Großvaters (*n*) bei, in andern kamen dagegen einzelne Rückschläge zum großmütterlichen Typus (+) vor.

Im einzelnen ergaben sich folgende, wegen des schwankenden Charakters des *Cruciat*-Merkmals auch hier nur angenäherte Zahlen:

Nr. 103... 1913: 30 *n*; 1914: 6 *n*;

„ 104... 1913: 18 *n*, 8 +, 1 b (*sulfurea*),

„ 106... 1913: 12 *n*; 1914: 10 *n*;

„ 107... 1913: 8 *n*; 1914: 16 *n*, 1 +;

„ 111... 1913: 8 *n*, 4 +; 1914: 24 *n*, 9 +.

In den drei Stämmen Nr. 104, 107 und 111 trat also eine Spaltung ein, auf 74 normalblütige kamen 22 cruciate Pflanzen. Dieses Verhältnis könnte einer Mendelspaltung ungefähr entsprechen, braucht aber darum eine solche nicht zu sein. Auffällig ist demgegenüber, daß in zweien der Stämme (Nr. 103 und 106) keine cruciaten Pflanzen auftraten, obgleich die Zahl der Pflanzen (36 und 22) nicht kleiner war als bei den andern

Versuchen. Eine bestimmte Regelmäßigkeit läßt sich hier also einstweilen nicht erkennen.

2. Die Nachzucht der aus der Kreuzung hervorgegangenen cruciaten Pflanzen ergab folgendes:

Aussaat 1911:

Nr. 108...1913: 14 + (verschiedengradig).

Aussaat 1912:

Nr. 108...1913: 1 fast n , 3 +; 1914: 20 +;

„ 105...1913: 15 n , 1 +; 1914: 4 n , 1 +.

Die beiden geprüften Stämme verhielten sich also verschieden. Der Stamm Nr. 108, der kaum Spuren normaler Nachkommenschaft enthält, könnte das Produkt einer Selbstbefruchtung sein. Stamm Nr. 105 dagegen, der überwiegend normale Pflanzen brachte, ist wohl ein Bastard. Wenn das richtig ist, würde also die Kreuzung $+ \times n$ gelegentlich auch cruciat ausfallen können. Ich gebe diesen Gedanken mit allem Vorbehalt. Trotz aller angewandten Vorsicht könnte doch einmal durch einen unglücklichen Zufall eine Störung eingetreten sein; jedes unerwartete oder auffällige Ergebnis muß so lange kritisch behandelt werden, bis es durch neue Beobachtungen einwandfrei sichergestellt ist.

3. *Oenothera biennis* \times *rubricaulis*.

($n \times r$)

Die Kreuzung *Oe. biennis* \times *rubricaulis* wurde im Juni 1910 an zwei normalen grünstengeligen, groß- und gelbblütigen Pflanzen (n) Nr. 153 und 327* und im Juli 1911 an sechs solchen Pflanzen Nr. 40, 41, 42, 49, 50, 51 mit Blütenstaub der rotstengeligen Form (*Oe. rubricaulis*) ausgeführt¹⁾.

Generation F₁. Sämtliche aus den Samen erhaltenen und 1911 bis 1914 blühenden Bastarde, nicht weniger als 132, glichen der Mutterpflanze (n). Von den Eigenschaften der Vaterpflanze war weder in der Höhe und in der Färbung der Stengel, noch in der Belaubung und in der Größe der Blüten eine Spur zu erkennen. Es waren alle oben erwähnten Kreuzungen darunter vertreten, und zwar mit folgenden Zahlen:

Nr. 153...13 Pflanzen. Nr. 42...12 Pflanzen,

„ 327...13 „ „ 49...16 „

„ 40...19 „ „ 50...21 „

„ 41...18 „ „ 51...20 „

Aus einer Anzahl Pflanzen aus den 1911 und 1912 blühenden Familien wurden durch Selbstbefruchtung Samen gezogen, nämlich

aus Nr. 153...Nr. 78, 80, 81,

„ „ 327... „ 79, 88, 89.

¹⁾ Die mit * ausgezeichneten Rosetten sind in der Photographie, Taf. VI, enthalten.

Generation F₂. Die Nachkommen zweiter Generation aus vier der Samenproben waren der ersten Generation und somit der Mutterpflanze des Bastards gleich, entsprachen also in jeder Beziehung der normalen *Oe. biennis*, zusammen 64 Pflanzen, nämlich

Nr. 78...1913: 2 Pflanzen, 1914: 14 Pflanzen,

„ 88...1913: 8 „ 1914: 20 „

„ 89...1913: 5 „ 1914: 15 „

Hiermit steht ein Ergebnis in merkwürdigem Widerspruch, das im Sommer 1913 an den von Nr. 81 stammenden Pflanzen erhalten wurde. Unter 17 blühenden Pflanzen entsprachen 8 der *Oe. biennis* und 9 der *Oe. rubricaulis*. Gegenüber den übereinstimmenden Ergebnissen der vier anderen Linien muß ich annehmen, daß hier ein Versehen vorliegt. Es wäre möglich, daß bei dem oben erwähnten, im Winter 1912/13 notwendig gewordenen Umpflanzen eine Verwechslung stattgefunden hat. Auch das Verhalten der Kreuzung *Oe. biennis cruciata* *rubricaulis* (+ = *r*) läßt sich dafür geltend machen, daß die hier scheinbar eingetretene Spaltung durch einen Versuchsfehler entstanden ist. Es wird aber nötig sein, durch weitere Versuche eine Nachprüfung vorzunehmen.

4. *Oenothera rubricaulis* × *biennis*.

(*r* = *n*)

Die Kreuzung *Oe. rubricaulis* *biennis* wurde im Juni 1910 an zwei typisch rotstengeligen, von Bevensen stammenden Pflanzen Nr. 26 und 51 und im Juli 1911 an drei Nachkommen, Nr. 137, 139, 147, einer von Herrn Schwantes erhaltenen rotstengeligen Topfpflanze mit Blütenstaub normaler *Oe. biennis* (*n*) vorgenommen.

Generation F₁. Es wurden 87 Bastardpflanzen zur Blüte gebracht, und zwar

1912..... 6 Pflanzen aus Nr. 26,

1912.....21 „ „ „ 51,

1914... je 20 „ „ „ 137, 139, 147.

Alle glichen der roten Mutterpflanze (*Oe. rubricaulis*). Im Vergleiche mit der reinen rotstengeligen erschienen sie vielleicht ein wenig höher und blasser, doch sind derartige Schätzungen sehr unsicher und diese Merkmale auch wohl etwas von den Kulturbedingungen abhängig. Durch Selbstbefruchtung wurden an Samen gewonnen

von Nr. 26...Nr. 92 und 93,

„ „ 51... „ 94, 95 und 236.

Generation F₂. Die schon im Februar 1913 ausgesäten Pflanzen kamen mit ein oder zwei Ausnahmen erst im Sommer 1914 zur Blüte. Sie blieben sämtlich dem *Rubricaulis*-Typus (*r*) treu. Im einzelnen waren es:

Nr. 93...32 Pflanzen,

„ 94...28 „

„ 95...16 „

„ 236... 5 „

Zu den für die Kreuzung charakteristischen Merkmalen ist auch das Festhalten an der zweijährigen Entwicklung, das bei *Oe. rubricaulis* viel ausgeprägter ist als bei *Oe. biennis*, zu rechnen.

Anhangsweise sei hier erwähnt, daß ich zwischen den beiden letztgenannten Kreuzungen im Herbst 1913 die doppeltreziproken Kreuzungen hergestellt habe, und zwar zwischen den beiden Versuchsnummern 40 und 236. Die im Winter ausgesäten Samen haben bis jetzt nur Rosetten ergeben. Ein endgültiges Urteil über die Pflanzen ist also noch nicht möglich. Die Rosetten entsprechen aber insofern den von andern doppeltreziproken Kreuzungen her bekannten Verhältnissen, als die von *Oe. (biennis × rubricaulis) (rubricaulis × biennis) [(n × r) × (r × n)]* denen von *Oe. biennis* gleichen, die von *Oe. (rubricaulis × biennis) × (biennis × rubricaulis) [(r × n) × (n × r)]* dagegen denen von *Oe. rubricaulis*.

5. *Oenothera biennis cruciata × rubricaulis*.

$(+ \times r)$

Die Kreuzung *Oe. biennis cruciata* \times *rubricaulis* wurde im Juni 1910 an vier typisch cruciaten Pflanzen (+) Nr. 143, 155, 335*, 336* von Bevensen und im Juli 1911 an zwei solchen Pflanzen Nr. 55 und 56, Nachkommen der Nr. 196 von Bevensen, mit Blütenstaub typischer *Oe. rubricaulis* (r) ausgeführt ¹⁾.

Generation F₁. Die überwiegende Mehrzahl der im Sommer 1912 und einiger im Sommer 1914 blühender Bastarde entsprach weder der Mutterpflanze (+) noch der Vaterpflanze (r), sondern war von der normalen großblütigen und grünstengelligen *Oe. biennis* (n) nicht zu unterscheiden. Dieses Verhalten zeigten

2 Nachkommen von Nr. 143 (1912).

7 „ „ „ 155 (1912).

57 „ „ „ 335 (1912).

8 „ „ „ 336 (1912).

27 „ „ „ 56 (1914).

* Daneben traten einzelne cruciate auf, nämlich einer in Nr. 143, zwei in Nr. 335. Es entsteht auch hier wie bei der Kreuzung $+ \times n$ die Frage, ob diese Abweichungen Bastarde oder durch zufällige Selbstbestäubung entstanden sind.

¹⁾ Die mit einem * bezeichneten Rosetten sind in der Photographie, Taf. VI, enthalten.

Für die Weiterzucht wurden folgende Samen gewonnen:

a) von normalblütigen Pflanzen

aus Stamm Nr. 143...Nr. 117, 118.

„ „ „ 155... „ 114, 123, 133,

„ „ „ 335... „ 113, 116, 119, 120, 122,

„ „ „ 336... „ 112.

b) von cruciaten Pflanzen

aus Stamm Nr. 335...Nr. 115 und 121.

Generation F₂.

1. Die von normalblütigen Bastarden stammenden, teils im Herbst 1913, teils im Sommer 1914 blühenden Nachkommen zeigten der überwiegenden Mehrzahl nach wieder den Typus der normalen *Oe. biennis* (*n*). Nur sehr vereinzelt cruciate (+) und einige blasse normalblütige (*b*) und blasse cruciate (*b* +) Mutanten traten darunter auf. Das Nähere zeigt folgende Zusammenstellung:

	1913	1914
Nr. 116...	7 <i>n</i> , 3 <i>b</i> , 1 <i>b</i> +	32 <i>n</i> , 1 +
„ 118...	5 <i>n</i>	8 <i>n</i>
„ 119...	13 <i>n</i> , 1 +	24 <i>n</i>
„ 120...	18 <i>n</i>	12 <i>n</i>
„ 122...	2 <i>n</i>	20 <i>n</i>
„ 123...	9 <i>n</i> , 2 +	29 <i>n</i> , 1 +
„ 133...	2 <i>n</i>	3 <i>n</i>

Die Gesamtzahlen waren also 184 *n*, 5 +, 3 *b*, 1 *b* +.

Zu bemerken ist noch, daß eine Pflanze aus Linie Nr. 123 an einem Trieb normale, an einem andern cruciate Blüten hatte, und daß eine zweite Pflanze aus derselben Linie durch hellfleckige Laubblätter auffiel (1913).

2. Die Nachkommen der cruciaten Pflanzen waren sämtlich wieder cruciat, alle mit Neigung zur Verbreiterung der Kronblätter, teilweise fast normal, aber nicht rein.

	1913	1914
Nr. 115	2 +	32 +,
„ 121	28 +	2 +.

Abgesehen von der Neigung zur Verbreiterung der Blumenkronen spricht dieses Ergebnis nicht dafür, daß diese Pflanzen Bastarde waren.

6. *Oenothera rubricaulis* × *biennis cruciata*.

(*r* = +)

Die Kreuzung *Oe. rubricaulis* × *biennis cruciata* wurde im Juni 1910 an einer rotstengelige Pflanze (*r*, Nr. 324*) von Bevensen mit Blütenstaub einer typisch cruciaten ausgeführt¹⁾.

¹⁾ Die Pflanze Nr. 324 ist in der Photographie, Taf. VI, enthalten.

Generation F₁. Die im Sommer 1912 zur Blüte gebrachten Bastarde (21 Pflanzen) ähnelten fast genau der roten Mutterpflanze (*r*). Sie waren anscheinend ein wenig höher und ein wenig blasser; doch sind, wie schon oben bemerkt wurde, solche Unterschiede schwer sicher festzustellen, zumal die Ernährung darauf einen gewissen Einfluß zu haben scheint. Vielleicht gilt dies auch von der Blumenkrone, die ein wenig kleiner war wie bei der roten Mutter, im übrigen aber wie bei dieser nicht selten kleine Einschnitte oder Einkerbungen hatte.

Durch Selbstbefruchtung wurden von zwei Pflanzen Samen gezogen (Nr. 90 u. 91).

Generation F₂. Die von Nr. 90 und 91 herstammenden Pflanzen blieben im Herbst 1913 größtenteils im Rosettenzustande, nur sieben blühten; im Sommer 1914 blühten etwa 40 Pflanzen. Mit einer Ausnahme waren dieselben alle gleichmäßig und entsprachen dem Typus der *Oe. rubricaulis*. Die Stengel waren oben rot und rothaarig, die Fruchtknoten grün mit einzelnen roten Haaren, das Laub hellgrün mit etwas geröteten Mittelrippen. Kleine fluktuierende Abweichungen von der roten Stammform sind schwer sicher festzustellen. Auffallend klein waren aber die Kronblätter, nur 1—1.2 cm lang und 1 cm breit, dabei fast kreisrund, nur nach unten etwas verjüngt, und von tiefgelber Farbe (Taf. XI, Fig. 16).

Die eine abweichende Pflanze verband das *Cruciata*-Merkmal mit diesem roten Typus. Die Kronblätter waren nur wenig länger als bei den übrigen Pflanzen, kaum über 1.2 cm; teilweise waren sie schmal linealisch wie bei ausgeprägten Cruciaten, teilweise aber zeigten sie ähnliche ein- oder beiderseitige, oft mit Zerschlitzung verbundene Verbreiterungen, wie sie für *Oe. biennis cruciata* und die daraus hervorgegangenen Formen im Voraufgehenden wiederholt erwähnt wurden (Taf. XI, Fig. 17). Diese neue Form kam als *Oe. rubricaulis cruciata* bezeichnet werden.

Die Neigung der Bastarde, die zweijährige Entwicklung der *Oe. rubricaulis* beizubehalten, macht sich auch hier bemerkbar, wenn auch nicht in so strenger Weise wie bei der Kreuzung *Oe. rubricaulis* \times *biennis*.

7. Kreuzungen mit *Oenothera biennis sulfurea*.

Mit der blaßblühenden Form konnten erst im Sommer 1912 die möglichen sechs Kreuzungen ausgeführt werden. Ich kann daher nur über das Verhalten der ersten Bastard-Generation berichten. Zu den Versuchen dienten die Pflanzen, die aus den von Herrn Schwantes aus Bevensen besorgten Rosetten hervorgegangen waren. Die im Winter gesäten Pflanzen kamen teilweise schon im Herbst 1913 zur Blüte, der Rest blühte 1914. Das Ergebnis war folgendes:

1. *Oenothera biennis* - *biennis sulfurea*.
($u \times b$)

Im September 1913 blühten zwei, im Juli 1914 20 Pflanzen (Nr. 131). Sie glichen sämtlich der blaßblütigen Vaterpflanze (b).

2. *Oenothera biennis sulfurea* - *biennis*.
($b \times u$)

Als Vaterpflanze war eine normale *Oe. biennis* gewählt worden, aber leider versehentlich aus dem spaltenden Stamme Nr. 347. Im September 1913 blühten fünf, im Juli 1914 24 Bastarde (Nr. 130). Sie glichen sämtlich dem Vater, schienen also reine *Oe. biennis* (u) zu sein.

3. *Oenothera biennis cruciata* \times *biennis sulfurea*.
($+$ \times b)

Diese Kreuzung wurde zweimal ausgeführt. Von dem einen Bastard (Nr. 126) blühten im Herbst 1913 und im Juli 1914 zusammen 23 Nachkommen, sämtlich mit normaler aber blasser Krone, also dem Vater *Oe. biennis sulfurea* (b) entsprechend. Von dem andern (Nr. 125) blühten gleichzeitig 38 Nachkommen ebenso. Daneben waren aber eine gelbblühende normale (u) und zwei gelbblühende *cruciata* ($+$) vorhanden. Es ist zu beachten, daß es wieder die Kreuzung mit einer *cruciata* Mutter ist, bei der Abweichungen dieser Art auftreten.

4. *Oenothera biennis sulfurea* - *biennis cruciata*.
($b \times +$)

Im Herbst 1913 und Juli 1914 blühten zusammen 17 Bastarde (Nr. 129), die sämtlich große, gelbe, normale Blumenkronen hatten, ohne Andeutungen des *Cruciata*-Merkmals, also der *Oe. biennis* (u) entsprachen.

5. *Oenothera rubricaulis* - *biennis sulfurea*.
($r \times b$)

Von diesem Bastard (Nr. 128) blühten im Herbst 1913 und Sommer 1914 zusammen 13 Pflanzen *Oe. rubricaulis* (r) entsprechend. Eine Pflanze, gleichfalls niedrig und kleinblütig, hatte grüne Stengel. Es ist bemerkenswert, daß in diesem Falle einige der rotstengeligen Bastarde bereits im ersten Jahre zur Blüte kamen. Die meisten blieben aber im Rosettenzustande.

6. *Oenothera biennis sulfurea* - *rubricaulis*.
($b \times r$)

Im Herbst 1913 und Sommer 1914 blühten zusammen 46 Bastarde (Nr. 127), sämtlich großblütig, gelb, mit oben grünen Stengeln, also *Oe. biennis* (u) entsprechend.

8. Folgerungen aus den Kreuzungsversuchen.

Zur Vergleichung für die folgende Darstellung seien die Ergebnisse der Kreuzungsversuche zunächst übersichtlich zusammengestellt.

Ergebnisse der Kreuzungsversuche.

	Kreuzung ♀ ♂	Erste Gene- ration	Zweite Generation			Bemerkungen
			Spaltung		Mutationen	
			Mehrheit	Minderheit		
1.	<i>n</i> +	<i>n</i> (5)	+ (63) <i>n</i> (23)	<i>n</i> (5) + (6)		
2.	+ <i>n</i>	<i>n</i> (21) + (1) + (1)	<i>n</i> (58) <i>n</i> (74) <i>n</i> (19) + (37)	+ (22) + (2) <i>n</i> (17)	<i>b</i> (1)	Vereinzel beobachtete abweichende Form des Bastard in F ₁ . Wahrscheinlich Selbst- befruchtung.
3.	<i>n</i> <i>r</i>	<i>n</i> (132)	<i>n</i> (64) <i>r</i> (9)	<i>n</i> (8)		Wahrscheinlich Versuchs- fehler.
4.	<i>r</i> <i>n</i>	<i>r</i> (87)	<i>r</i> (81)			
5.	+ <i>r</i>	<i>n</i> (101) + (3)	<i>n</i> (184) + (64)	+ (5)	<i>b</i> (3) <i>b</i> + (1)	Vielleicht Selbst- befruchtung.
6.	<i>r</i> +	<i>r</i> (21)	<i>r</i> (40)		<i>r</i> + (1)	
7.	<i>n</i> <i>b</i>	<i>b</i> (22)				
8.	<i>b</i> <i>n</i>	<i>n</i> (29)				
9.	+ <i>b</i>	<i>b</i> (61) <i>n</i> (1) + (2)				Vereinzel beobachtete abweichende Formen des Bastards in F ₁ , noch nicht geprüft.
10.	<i>b</i> +	<i>n</i> (17)				
11.	<i>r</i> <i>b</i>	<i>r</i> (13) <i>r</i> (1)				Eine Pflanze ohne rote Haare, sonst anscheinend von gleichem Typus.
12.	<i>b</i> <i>r</i>	<i>n</i> (46)				

Unter den vorliegenden Beobachtungen ist die in fünf von den sechs Fällen und bis zu einem gewissen Grade auch in dem sechsten Falle vorhandene Verschiedenheit der reziproken Kreuzungen besonders auffällig. Für *Oe. biennis* \times *biennis sulfurea* und *Oe. biennis sulfurea* \times *biennis* ($n \times b$ und $b \times n$) hat bereits de Vries¹⁾ dieses Verhalten angegeben; genauere Untersuchungen hat er namentlich über die Verschiedenheit der reziproken Kreuzungen von *Oe. biennis* und *Oe. muricata* angestellt. De Vries versucht die Erscheinung durch die Annahme zu erklären, daß bei bestimmten Arten, z. B. bei *Oe. biennis*, gewisse Eigenschaften nur mittels der Pollenzellen, andere nur mittels der Eizellen auf die Nachkommen vererbt würden; er bezeichnet dieses hypothetische Verhalten als Heterogamie. Es liegt auch der Versuch vor, zu ermitteln, welche Eigenschaften durch den Pollen und welche durch die Eizellen vererbt werden. Dabei kommt de Vries hinsichtlich *Oe. biennis* zu dem Ergebnis, daß die meisten sichtbaren Eigenschaften und außerdem die Neigung zur zweijährigen Entwicklung durch den Blütenstaub vererbt werden. Die Eigenschaften, die mittels der Eizellen vererbt werden, sollen dagegen darin bestehen, daß die Pflanzen schon im ersten Jahre ihren Stengel treiben, und daß dieser hoch, wenig verzweigt und schwach verholzt ist²⁾. Bestimmteres vermag ich aus de Vries' Darstellung nicht zu entnehmen.

Von den von mir untersuchten Kreuzungen würden auch die zwischen *Oe. biennis* und *Oe. rubricaulis*, für sich allein betrachtet, die Deutung der Heterogamie zulassen. Die Vergleichung ihres Verhaltens mit den Folgerungen von de Vries führt aber zu Widersprüchen. Das Ergebnis der Kreuzung *Oe. rubricaulis* \times *biennis* ($r \times n$) gleicht sowohl in der ersten wie in der zweiten Generation *Oe. rubricaulis*. Es bewährt sich also in diesem Falle nicht, daß die wesentlichen Eigenschaften der *Oe. biennis* mit dem Blütenstanbe übertragen werden. Umgekehrt weist die reziproke Kreuzung ($n \times r$) alle äußeren Eigenschaften der *Oe. biennis* auf, obgleich diese nur mittels der Eizellen vererbt sein können, und zeigt keine Merkmale der *Oe. rubricaulis*. Die Heterogamie setzt aber voraus, daß bestimmte Merkmale stets im Pollen, die übrigen stets in der Eizelle vererbt werden, und nicht, daß dieses Verhalten sich bei verschiedenen Kreuzungen verschieden gestaltet.

Einen weiteren Widerspruch ergeben die beiden Kreuzungen *Oe. biennis* \times *biennis sulfurea* und *Oe. rubricaulis* \times *biennis sulfurea*. Im ersteren Falle ($n \times b = b$) wird die weißliche Blütenfarbe mittels des Pollens übertragen, im zweiten Falle ($r \times b = r$) dagegen nicht. Allerdings lassen hier die vorliegenden Beobachtungen deshalb noch keine sicheren Schlüsse zu, weil das Verhalten der zweiten Bastardgeneration

¹⁾ Gruppenweise Artbildung S. 30—83.

²⁾ Gruppenweise Artbildung S. 63 u. 68.

noch nicht bekannt ist. Es wäre möglich, daß in der Kreuzung $r \times b$ der für die blasse Farbe bestimmende Faktor zwar übertragen wäre, aber in der ersten Bastardgeneration nicht zur Geltung käme. Daß ein derartiges Verhalten möglich ist, dafür geben die Kreuzungen zwischen *Oe. biennis* und *Oe. biennis cruciata*, auf die noch zurückzukommen sein wird, gute Beispiele.

Auch die Beobachtungen über die Entwicklungsdauer entsprechen nicht den Anschauungen von de Vries, nach welchen die Neigung zur zweijährigen Entwicklung bei *Oe. biennis* dem Pollenbilde angehören soll¹⁾. Nach meinen Beobachtungen kommen die Pflanzen vom Typus der *Oe. biennis* viel leichter im ersten Jahre zur Blüte als *Oe. rubricaulis*; die Kreuzung *Oe. rubricaulis* - *biennis* verweigerte die einjährige Entwicklung, während von *Oe. biennis* - *rubricaulis* ein merklicher Teil im ersten Jahre blühte. Hier waren also die Eigenschaften der Eizellen entscheidend gewesen.

Goldschmidt²⁾ hat versucht, die Verschiedenheit reziproker Kreuzungen wie *Oe. biennis* - *muricata* und *Oe. muricata* - *biennis* auf Merogonie zurückzuführen. Er nimmt an, „daß die beiderlei Zellkerne sich nicht in einer Zelle vertragen, und daß es in diesem Falle der väterliche Kern ist, der den mütterlichen von der Entwicklung ausschließt“³⁾. Der Bastard *Oe. biennis* - *muricata* würde danach also aus *Biennis*-Protoplasma mit *Muricata*-Kernen, der reziproke Bastard aus *Muricata*-Protoplasma mit *Biennis*-Kernen aufgebaut sein; der erstgenannte kann daher nur *Muricata*-Eigenschaften, der andere nur *Biennis*-Eigenschaften zeigen. Mit dieser Hypothese lassen sich von den im Vorliegenden mitgeteilten Beobachtungen nur die über *Oe. biennis* \times *biennis sulfurea*, *Oe. biennis sulfurea* - *biennis* und *Oe. biennis cruciata* \times *biennis sulfurea* ($n = b$, $b = n$, $+$ \times b) in Einklang bringen, aber auch diese nur unter der noch nicht geprüften Voraussetzung, daß in den späteren Generationen keine Spaltung mehr auftritt, durch die das im Bastard unsichtbar gewordene Merkmal der Mutter wieder zum Vorschein kommt. Die Mehrzahl der übrigen Versuchsergebnisse widersetzt sich dieser Deutung. Die beiden reziproken Kreuzungen *Oe. biennis* \times *biennis cruciata* und *Oe. biennis cruciata* - *biennis* ($n \times +$ und $+$ - n), sowie auch die Kreuzung *Oe. rubricaulis* - *biennis cruciata* ($r \times +$) zeigen klar, daß sowohl mütterliche wie väterliche Eigenschaften übertragen werden. Die beiden Kreuzungen *Oe. biennis* - *rubricaulis* und *rubricaulis* \times *biennis* ($n \times r$, $r \times n$) würden sogar, wenn man sie im Sinne Goldschmidts deuten wollte, geradezu die entgegengesetzte Hypothese nötig machen, nämlich den Ausschluß des väterlichen

¹⁾ Gruppenweise Artbildung S. 65.

²⁾ Archiv f. Zellforschung IX, 1913, S. 331.

³⁾ A. a. O. S. 333.

Kerns von der Vererbung, also eine Art Parthenogenesis. Auf eine Beurteilung der zytologischen Beweisgründe, die Goldschmidt anführt, habe ich keine Veranlassung, hier einzugehen.

Die Parthenogenesis zur Erklärung derartiger Kreuzungsergebnisse heranzuziehen, ist in der Tat auch bereits versucht worden. Ähnlich den beiden eben genannten Bastarden verhält sich nach de Vries¹⁾ *Oe. Lamarckiana* × *biennis*, in diesem Falle nur diese eine Kreuzung, nicht die reziproke *biennis* × *Lamarckiana*. Sie erinnert an die Erdbeerkreuzungen Millardets²⁾, die größtenteils der Mutter gleichen. Hinsichtlich dieser „*faux hybrides*“ stellt Tschermak³⁾ die Frage, ob sie wirklich Bastarde seien oder auf Parthenogenesis beruhen. Ferner hat Gates⁴⁾ versucht, das Auftreten von *Oe. lata* bei der Spaltung der Kreuzung *Oe. lata* × *Lamarckiana* durch Parthenogenesis zu erklären. Da aber nach meinen Versuchen kastrierte *Oenothera*-Blüten keine Frucht ansetzen oder nach Gates⁵⁾ dies nur äußerst selten und spärlich tun, so müßte bei der parthenogenetischen Entwicklung die Mitwirkung eines von dem Pollenschlauch oder dem männlichen Kern ausgehenden Reizes angenommen werden. Daß derartige Vorgänge möglich sind, läßt sich vielleicht aus den Beobachtungen von L. Pace⁶⁾ schließen. Danach dringt bei *Atamosco* der männliche Kern zwar in die Eizelle ein, verschmilzt aber nicht mit deren Kern, der diploid ist und sich apogamisch weiter entwickelt. Es ist aber nicht zulässig, diese Verhältnisse ohne weiteres auf *Oenothera* zu übertragen.

Fassen wir das Gesagte zusammen, so würde sich mit Merogonie also nur das Verhalten einzelner Fälle erklären lassen; für andere müßte genau das Entgegengesetzte, eine Art Parthenogenesis, angenommen werden, und in einer dritten Gruppe von Fällen tritt sicher beiderseitige Vererbung ein. Wir wären also genötigt, für jeden besonderen Fall eine besondere Hilfhypothese aufzustellen und kämen dabei in der Erklärung selbst doch nicht viel weiter, weil der wichtigste Punkt, warum gegebenenfalls der eine oder der andere Kern von der Weiterentwicklung ausgeschlossen wird, durch die Hypothese nicht erklärt wird.

Bemerkenswert ist das Auftreten des *Biennis*-Bildes bei den Bastarden *Oe. biennis sulfurea* × *rubricaulis* und *Oe. biennis sulfurea* × *biennis cruciata* (*b* × *r*) und (*b* × $\frac{+}{-}$). In beiden Fällen wird die blasse Blütenfarbe

¹⁾ Mutationstheorie II, S. 31. Gruppenweise Artbildung S. 156.

²⁾ Mém. soc. sc. phys. et nat. de Bordeaux 4. ser., Bd. IV., 1894. Nach Mutationstheorie II, S. 31.

³⁾ Beiheft XVI, 1904, zum Botan. Centralbl. S. 14.

⁴⁾ Botan. Gazette XLIV, 1907, S. 7 u. 13.

⁵⁾ Science XXX, 1909, S. 691.

⁶⁾ Botan. Gazette LVI, 1913, S. 376 ff.

ausgeschaltet, sei es, daß der sie hervorrufende Faktor mittels der Eizelle nicht vererbt wird, was auf Heterogamie im Sinne von de Vries hinweisen würde, sei es, daß derselbe infolge eines andern, den rotstengelligen und den cruciaten Pflanzen gemeinsamen Faktors oder zweier verschiedener darin enthaltenen, aber in dieser Beziehung gleichsinnig wirkender Faktoren nicht zur Geltung kommt, oder endlich, daß durch derartige Faktoren die latent vorhandene Anlage für die normale gelbe Farbe aktiv gemacht wird. Nach der letzten Auffassung würde es sich um Fälle handeln, die der Kryptomerie Tschermaks¹⁾ vergleichbar sind. Zur vollen Beurteilung dieser beiden Kreuzungen fehlt noch die Kenntnis ihres Verhaltens in den späteren Generationen. Eine Erklärung durch Merogonie oder Parthenogenesis kommt nicht in Frage.

Auch die Kreuzung *Oe. biennis cruciata* \times *rubricaulis* (+ \times r) ergibt einen Bastard, der äußerlich *Oe. biennis* vollkommen gleicht und veranlaßt daher zu ähnlichen Betrachtungen. Aber sie ist noch erheblich interessanter. Die *Rubricaulis*-Merkmale scheinen hier völlig beseitigt zu sein, auch in der zweiten Generation. Dies steht in Übereinstimmung mit den übrigen Erfahrungen über Kreuzung mit *Rubricaulis*-Blütenstaub und könnte auf Heterogamie hinweisen, während es zugleich zeigt, daß Merogonie völlig ausgeschlossen ist. Aber auch das *Cruciata*-Merkmal ist in der ersten Bastardgeneration anscheinend ganz unterdrückt. Von der einzigen zur Beobachtung gekommenen Ausnahme kann nicht entschieden werden, ob sie nicht vielleicht auf ungenügende Kastrierung zurückgeführt werden muß. In der zweiten Generation tritt das *Cruciata*-Merkmal wieder auf, allerdings nur an einer kleinen Minderzahl der Pflanzen. Es ist also mittels der Eizelle vererbt worden. Aber die starke Zurückdrängung desselben läßt vermuten, daß mit dem Blütenstaub der rotstengelligen Pflanzen ein Faktor eingeführt wird, der die sonst die Sepalodie der Kronblätter herbeiführenden Kräfte wesentlich hemmt. Daraus wäre aber weiter zu schließen, daß die erblichen Faktoren des *Rubricaulis*-Blütenstaubs, wenn sie auch hinsichtlich der auffälligen Merkmale der Pflanze von der Teilnahme am Aufbau des Bastards ausgeschlossen oder durch entgegenwirkende Faktoren der cruciaten Mutter in latenten Zustand versetzt werden, doch wenigstens zum Teil in das Kreuzungsprodukt übergehen und hier ihren Einfluß geltend machen.

Für die Beurteilung dieses Falles müssen auch die beiden reziproken Kreuzungen *Oe. biennis* \times *biennis cruciata* und *Oe. biennis cruciata* \times *biennis* ($n \times +$ und $+ \times n$) herangezogen werden. Die F₁-Generation ist hier in der Regel normalblütig, sowohl wenn die *Cruciata*-Form Vater wie wenn sie Mutter gewesen ist. Die Anlage für das *Cruciata*-Merkmal

¹⁾ Beiheft XVI, 1904, zum Botanischen Centralblatt S. 11 ff.

wird aber trotzdem vererbt; bei der Spaltung, die in der F_2 -Generation eintritt, kommt es wieder zum Vorschein. Dabei ist der Umstand besonders bemerkenswert, daß es bei einer größeren Zahl der Enkel auftritt, wenn der Großvater cruciat gewesen ist ($n = +$), bei einer kleineren Zahl dagegen, wenn die Großmutter cruciat war ($+ \times n$).

Eine Erklärung für dieses Verhalten zu finden, gelingt einstweilen nicht. Es ließen sich Gründe angeben, die für eine beschränkte Heterogamie sprechen würden, dergestalt, daß das *Cruciata*-Merkmal in bevorzugter Weise durch den Blütenstaub, in geringerem Maße durch die Eizellen übertragen würde, und damit würden dann auch die im Voraufgehenden besprochenen Verhältnisse der Kreuzung *Oe. biennis cruciata* \times *rubricaulis* ($+ \times r$) in einem andern Lichte erscheinen. Aber dem gegenüber muß doch hervorgehoben werden, daß der Einfluß eines andern Faktors, der bei den Kreuzungen *Oe. biennis* \times *biennis cruciata* ($n \times +$) und *Oe. biennis cruciata* \times *biennis* ($+ \times n$) in den Sexualzellen der gewöhnlichen *Oe. biennis*, bei der Kreuzung *Oe. biennis cruciata* \times *rubricaulis* ($+ \times r$) im Blütenstaub der *Oe. rubricaulis* zu suchen wäre, und der in der ersten Bastardgeneration zur Entstehung des normalen *Biennis*-Bildes führt, wohl nicht geleugnet werden kann. Als der allein wirksame Faktor kann dieser aber auch nicht betrachtet werden, denn dann bliebe wieder unerklärt, warum die zweite Generation der beiden reziproken Kreuzungen so verschieden ausfällt. Noch wäre darauf hinzuweisen, daß sich die einzelnen Stämme bei diesen Versuchen nicht ganz gleichmäßig verhielten. Weitere Versuche werden zu zeigen haben, ob es sich dabei um zufällige oder um regelmäßige Erscheinungen handelt.

Von der Regel, daß diese Bastarde in der ersten Generation wie *Oe. biennis* aussehen, gab es einige Ausnahmen, wo sie cruciat waren. Dabei war zunächst auffällig, daß dies nur bei der Kreuzung *Oe. biennis cruciata* \times *biennis* ($+ \times n$) vorkam, also wenn die cruciate Form die Mutter war. Es mußte zunächst der Verdacht entstehen, daß trotz der angewandten Vorsicht etwas eigener Blütenstaub auf die Narbe gelangt war. Aber die Spaltung, die in der zweiten Generation eintrat, scheint doch zu beweisen, daß es sich um wirkliche Bastarde gehandelt hat. Immerhin wird es erwünscht sein, diese Versuche zu wiederholen, zumal da Stomps¹⁾, der dieselben Versuche gemacht hat, von einem derartigen Verhalten nichts erwähnt.

Daß schon in der ersten Generation von *Cruciata*-Bastarden das *Cruciata*-Merkmal neben der normalen Blütenform sichtbar werden kann, zeigen zwar auch Versuche von de Vries²⁾ mit *Oe. lata* \times *cruciata curia*, wo von den Bastarden, die anfangs alle normalblütig waren, einige

¹⁾ Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XXXI, 1913, S. 169—170.

²⁾ Mutationstheorie II S. 612.

im Herbst anfangen, cruciate Blüten zu bringen. Aber diese Ergebnisse stützen den vorliegenden Fall nicht, denn bei den Kreuzungen von de Vries war die cruciate Pflanze Vater, und damit zugleich war eine quantitativ sehr hohe Übertragung des *Cruciata*-Merkmals eingetreten, die sich in ähnlicher Weise wie bei meiner Kreuzung *Oe. biennis* \times *biennis cruciata* durch starkes Überwiegen der cruciaten Pflanzen in der zweiten Generation bemerkbar machte. De Vries stellte 60 % sepalodische Pflanzen fest.

Das Auffällige besteht also weniger darin, daß das *Cruciata*-Merkmal sich gelegentlich schon in der ersten Generation zeigt, als vielmehr darin, daß es in der ersten Generation zurücktritt, obgleich es in der zweiten vorherrscht.

Mit diesem letzteren Verhalten zeigen Spaltungen, die Eruwirth¹⁾ an Erbsen und Wicken beobachtete, eine gewisse Ähnlichkeit. Es handelte sich dabei aber nicht um Kreuzungen, sondern um spontane Knospenvariationen in Linien, die einige Zeit rein fortgepflanzt waren. Eruwirth faßt einen Teil der Ergebnisse in dem Satze zusammen: „Bei Spaltung in der Nachkommenschaft spontaner Variationen ist nicht immer das bei Bastardierung dominierende Merkmal der Zahl nach stärker vertreten“.

Sucht man ferner für die also anscheinend wirklich bestehende Zweigestaltigkeit der ersten Generation dieser Bastarde nach einem Analogon, so würde zunächst wohl nur an die „Zwillingsbastarde“ von de Vries²⁾ gedacht werden können, doch ist sogleich der Unterschied festzustellen, daß die eine Bastardform der *Cruciata*-Kreuzungen nur in einem ganz kleinen Prozentsatze auftritt. Renner³⁾ betrachtet die konstanten Bastardrassen als einen Sonderfall der Zwillingsbastarde, der dadurch entstanden sei, daß die eine Zwillingsform gleich nach der Befruchtung infolge einer Unverträglichkeit der vereinigten Sexualzellen zugrunde gehe. Es liegt nahe, zu fragen, ob hier ein ähnliches, nicht so weit fortgeschrittenes Verhalten angenommen werden könnte, dergestalt, daß von der einen Zwillingsform nur ein kleiner Prozentsatz übrig bleibt. Dies dürfte aber deshalb ausgeschlossen sein, weil in der zweiten Generation die in der ersten meist fehlende Spaltung wirklich eintritt. Ob die Theorie von Renner für die Erklärung des Verhaltens der übrigen im vorausgehenden untersuchten Bastarde eine Bedeutung gewinnen kann, muß unentschieden bleiben, weil die erforderlichen Beobachtungstatsachen fehlen.

Die Kreuzung *Oe. rubricaulis* \times *biennis cruciata* ($r \times +$) bedarf wegen ihres Verhaltens noch einer besonderen Erwähnung. Sie zeigt nicht die Spaltung in der zweiten Generation, die man nach dem Verhalten der

¹⁾ Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie VI, 1909, S. 455 ff.

²⁾ Bot. Gazette XLIV, 1907, S. 401. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. XXVIa, 1908, S. 667. Gruppenweise Artbildung S. 108 ff.

³⁾ Flora Bd. 107, 1914, S. 115 ff.

Oe. biennis — *biennis cruciata* ($n \times +$) erwarten sollte, sondern nähert sich in ihrem Verhalten der Kreuzung *Oe. rubricaulis* — *biennis* ($r \times n$). Fast ausnahmslos behielten die Pflanzen auch in der zweiten Generation den rotstengeligen Typus der Großmutter und des Bastards bei. Ob die Kleinheit und rundliche Form der Kronblätter auf einen Einfluß des cruciaten Großvaters zurückweisen, muß einstweilen unentschieden bleiben: sicher sind es keine Merkmale, die mit der Sepalodie der Kronblätter bei der cruciaten Form einen unmittelbaren Zusammenhang erkennen lassen. Daß aber der Faktor für *Cruciata* doch in latenter Form in den Bastard übergegangen ist, zeigt die eine und einzige abweichende Pflanze (*Oe. rubricaulis cruciata*), die das *Cruciata*-Merkmal in Verbindung mit den sonstigen Merkmalen der Form *rubricaulis* aufwies. Es ist kaum zweifelhaft, daß es sich hierbei um eine Spaltungserscheinung handelt, denn eine von der Kreuzung unabhängige Mutation zur Sepalodie ist wenig wahrscheinlich, erstens weil diese in der Kultur überhaupt noch nicht beobachtet worden ist, und zweitens weil das Mutationsvermögen der *Oe. rubricaulis* eigen gewesen sein müßte, die bisher auch im Freien keine cruciate Form hervor gebracht hat. Ob diese Spaltung nach Mendelschen Regeln erfolgt ist, oder welche andern Gesetzmäßigkeiten dabei herrschen, läßt sich einstweilen nicht übersehen. Auf alle Fälle wird es sich rechtfertigen, mit diesen Kreuzungen weitere Versuche anzustellen.

Das *Cruciata*-Merkmal nimmt unter den in der vorliegenden Arbeit besprochenen Gegenständen hinsichtlich seiner erblichen Verhältnisse ein besonderes Interesse in Anspruch. Es weicht insofern von den sonstigen die Arten und Formen unterscheidenden Merkmalen ab, als es den Charakter einer Mißbildung oder, man könnte fast sagen einer krankhaften Veränderung hat. Der Idealtypus der cruciaten Pflanzen, die Form mit schmallinealischen, fast ungezähnten Kronblättern, macht vielleicht am wenigsten diesen Eindruck. Die verbreiterten Formen aber erscheinen wie die Wirkungen eines Kampfes der normalen Pflanze mit einer Kraft, die bald mit größerem, bald mit geringerem Erfolge der Pflanze eine Veränderung aufzwingt. Diese wechselnde Intensität der Erscheinung legt den Gedanken nahe, daß die Veränderung eine stoffliche Ursache hat, die in größerer oder in geringerer Menge in den veränderten Pflanzen anwesend ist.

Daß die Erscheinung in der ersten Bastardgeneration in der Regel vollständig zurücktritt, kann gegen die Krankheitsnatur des *Cruciata*-Zustandes nicht geltend gemacht werden, da zur Genüge Beispiele bekannt sind, daß erbliche Krankheiten einzelne Generationen ganz überspringen und von den Nachkommen desselben Paares nur einen Teil befallen¹⁾.

¹⁾ Plate, Vererbungslehre S. 327 ff. Leipzig 1913. = Goldschmidt, Einführung in die Vererbungswissenschaft S. 173 ff.

Das Nacheinander- und Nebeneinandervorkommen normaler und veränderter Pflanzen ist auch für die erblichen Rassen der Bildungsabweichungen bezeichnend. Sie vererben sich nach de Vries¹⁾ in der Weise, daß sowohl aus normalen wie aus veränderten Eltern eine Nachkommenschaft hervorgeht, die sich wieder in annähernd demselben Verhältnis aus normalen und veränderten Pflanzen zusammensetzt. Mit diesen „beständig umschlagenden“ Varietäten zeigen die cruciater Oenotheren in ihrem Verhalten manche Ähnlichkeit; doch weichen sie auch in andern Punkten nicht unwesentlich ab.

Die Erbllichkeit des *Cruciata*-Merkmals ist insofern vollkommen, als die Nachkommen ausgeprägt cruciater Pflanzen wieder sämtlich cruciat sind. Aber der Grad der Erscheinung unterliegt bei den Nachkommen oft erheblichen Schwankungen.

Ganz rein cruciate Pflanzen kamen in meiner Rasse verhältnismäßig selten vor. Meist war eine gewisse, bald geringe, bald größere Neigung zur Verbreiterung der Kronblätter vorhanden. De Vries gibt an, daß die Pflanzen von Sandpoort das *Cruciata*-Merkmal in reiner Ausprägung zeigten und auch rein vererbten²⁾. Es gibt zwei Möglichkeiten, dieses verschiedene Verhalten zu erklären. Entweder sind die beiden Mutationen, durch welche die Pflanzen von Sandpoort und von Bevensen unabhängig voneinander entstanden, in bezug auf die Ausprägung des Merkmals verschiedengradig gewesen, oder die mir vorliegende Form war einer Kreuzung entsprungen. In der Tat entstehen, wie die Versuche zeigen, in der zweiten Generation der Kreuzungen Pflanzen von außerordentlich hoher Veränderlichkeit, rein cruciate und rein normale mit allen dazwischen liegenden Übergangsstufen. Bei weiterer Vermehrung scheint dann aber die Vererbung dem Grade der Ausprägung des *Cruciata*-Merkmals mehr oder weniger parallel zu gehen, die normalen Pflanzen liefern vorwiegend wieder normale, die cruciater vorwiegend cruciate, aber einzelne normale enthalten das *Cruciata*-Merkmal in latenter Form und spalten einige mehr oder weniger cruciate Nachkommen ab, und unter den Nachkommen cruciater Pflanzen finden sich nicht selten solche mit verbreiterten oder selbst mit fast ganz oder sogar ganz normalen Kronen. Diese Art zu spalten erinnert besonders auch an Ausgaben, die Tschermak über Gerstenkreuzungen³⁾ macht, und die er folgendermaßen kurz formuliert: „Und zwar erscheint in jeder Gruppe das vorwiegend ausgeprägte Merkmal an Vererbungskraft bevorzugt: die Mischlinge mit nur schwach entwickelter Kapuze bzw. Granne liefern nur mehr wenig Deszendenzen mit vollausgebildeter Kapuze bzw. Granne“. Da sich die vorliegenden

¹⁾ Mutationstheorie III, S. 541—593: Arten und Varietäten S. 190—263: usw.

²⁾ Mutationstheorie II, S. 599—600.

³⁾ Biolog. Centrallbl. XXVI, 1906, S. 883.

Verhältnisse erst nach und nach bei der Kultur herausstellten, ist es jetzt schwer zu ermitteln, inwieweit meine ursprünglichen cruciaten Pflanzen teilweise Nachkommen von Kreuzungen waren und aus diesem Grunde die Neigung zur Verbreiterung der Kronen bereits in sich trugen.

Daß das *Cruciata*-Merkmal der *Oe. biennis cruciata* bei der Kreuzung den Mendelschen Regeln nicht folgt, hat bereits Stomps¹⁾ hervor- gehoben, dessen Ergebnisse nach den kurzen Mitteilungen, die er darüber macht, mit den meinigen im wesentlichen übereinstimmen. Wenn es doch der Fall wäre, müßten sich die beiden reziproken Kreuzungen zwischen *Oe. biennis* und *Oe. biennis cruciata* einander gleich verhalten, und das Merkmal, das in der ersten Generation dominiert, müßte in der zweiten bei der Mehrzahl der Pflanzen auftreten. Dies trifft aber nur für die Kreuzung *Oe. biennis cruciata* \times *biennis* (+ \times n) einigermaßen zu, in der zweiten Generation von *Oe. biennis* \times *biennis cruciata* (n \times +) herrschen die cruciaten Pflanzen vor, während die erste Generation auch hier normal- blütig ist. Dazu kommt, daß eine genaue Anszählung wegen des fluktuieren- den Charakters des Merkmals überhaupt nicht möglich ist. Deshalb wird man auch der Annäherung an Mendelsche Verhältniszahlen, die in einigen Familien vorhanden zu sein schien, keinen Wert beilegen dürfen.

Um so merkwürdiger ist es, daß sich, wie Stomps²⁾ gefunden hat, die beiden reziproken Kreuzungen von *Epilobium hirsutum* und *E. hirsutum cruciatum* einander gleich verhalten und beide den Mendelschen Regeln folgen. Die veränderten Kronblätter von *Epilobium hirsutum cruciatum* zeigen keine Spur kronblattartiger Entwicklung; es liegt, wie Stomps hervor- hebt, ein Fall reiner Sepalodie vor. Ob das verschiedene Verhalten bei der Bastardspaltung mit dieser Verschiedenheit in der Ausprägung des Merkmals in Zusammenhang stehen könnte, ist einstweilen nicht ersichtlich.

VIII. Bildungsabweichungen.

Eine sehr bemerkenswerte Erscheinung, die in den *Oenothera*-Kulturen beobachtet wurde, war das Vorkommen zahlreicher Bildungsabweichungen. Schon Penzig³⁾ gibt an, daß *Oe. biennis* zu Verbänderungen und andern Bildungsabweichungen neige. De Vries⁴⁾ bestätigt dies und teilt eigene Beobachtungen namentlich über *Oe. Lamarckiana* mit. Er fand Ver- bänderungen, Becher, Tricotylen und Veränderungen in den Blüten. Auch

¹⁾ Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. XXXI, 1913, S. 171.

²⁾ A. a. O. S. 170.

³⁾ Pflanzen-Teratologie S. 481. Genua 1890.

⁴⁾ Mutationstheorie I, S. 340. Gruppenweise Artbildung S. 302.

Heribert-Nilsson¹⁾, Gates²⁾ und andern Beobachtern fiel das häufige Vorkommen von Bildungsabweichungen auf.

Bis zu einem gewissen Grade kann das Auftreten von Bildungsabweichungen mit den Mutationen verglichen werden. Sie scheinen plötzlich zum Vorschein zu kommen und sind dann nicht selten in geringerem oder in höherem Grade erblich konstant. De Vries³⁾ hat die durch einige Maßregeln der Auslese geförderte Entstehung konstanter Rassen von Bildungsabweichungen (Pelorien bei *Linaria* und gefüllte Blüten bei *Chrysanthemum*) zur Stütze seiner Mutationstheorie herangezogen. Auch Gates⁴⁾ findet zwischen Variationen, Mutationen und Bildungsabweichungen keine scharfe Grenze. Die im Voraufgehenden besprochene *Oe. biennis cruciata* ist eine durch Bildungsabweichung gekennzeichnete erblich konstante Varietät.

Die Häufung des Vorkommens von Bildungsabweichungen ist daher auf alle Fälle beachtenswert. Wenn auch eine Erbllichkeit in dem Sinne, daß aus den veränderten Formen Nachkommen hervorgehen, welche die Abweichung in annähernd gleichem Grade wieder zeigen, nicht immer vorhanden ist, so könnte doch zwischen der Neigung eines Stammes, bestimmte Bildungsabweichungen häufiger hervorzubringen, und dem Vermögen desselben, Mutanten abzuwerfen, ein innerer Zusammenhang bestehen, dergestalt, daß beide Erscheinungen auf einer gemeinsamen Grundursache, die man sich, ohne damit eine Erklärung zu geben, als eine gewisse Erschütterung der inneren Konstitution denken könnte, beruhen würden.

Die an meinen Kulturen beobachteten Bildungsabweichungen mögen im folgenden kurz beschrieben werden.

Die auffälligste und am häufigsten vorkommende Bildungsabweichung bestand in Verbänderungen. Die Stengel waren oft bis zu mehreren Zentimetern verbreitert, dabei mitunter gespalten und gekrümmt und gewährten durch die Häufung der Blüten und der Knospen im oberen Teile einen auffälligen Anblick. Da es mir ohne größere Bedeutung schien, habe ich eine genaue Statistik über das Vorkommen der Verbänderungen nicht aufgenommen. Aus den festgestellten Zahlen geht aber hervor, daß alle vier hier untersuchten *Oenothera*-Formen in ziemlich derselben Weise zur Bildung dieser Veränderung neigen. Es wurden z. B. gezählt

¹⁾ Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre VIII, 1912, S. 183.

²⁾ Transact. Linn. Soc. 2. s. Bot., VIII, 1913, S. 25 u. 30. — Missouri Bot. Garden 21st annual report, 1910, S. 175.

³⁾ Mutationstheorie I, S. 523 ff., 552 ff. Arten und Varietäten S. 281—313.

⁴⁾ Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre XI, 1914, S. 265.

	verbänderte Stengel	
	1912	1914
<i>Oc. biennis</i>	11	8.
„ <i>biennis sulfurea</i>	— ¹⁾	5.
„ <i>biennis cruciata</i>	8	4.
„ <i>rubricaulis</i>	2	4.

Unter diesen Umständen kann es nicht auffallen, daß auch unter den Kreuzungen und deren Nachkommen sich häufige Verbänderungen zeigten.

Hinsichtlich des Falles von *Oenothera* vertritt Miß A. A. Knox²⁾ die Ansicht, daß die Ursache der Verbänderungen in Verletzungen zu suchen sei, die gewisse Insekten hervorrufen. Damit würde sowohl das häufige wie das sich wiederholende Auftreten der Erscheinung eine Erklärung finden können. Ich vermisste aber den experimentellen Nachweis für die Wirksamkeit dieser Ursache und verstehe vor allem nicht, warum die vermuteten Verletzungen gerade Verbänderungen hervorrufen sollen und nicht daneben noch zur Entstehung aller möglichen andern Verunstaltungen führen. Zwar scheint es nicht, daß die Neigung zur Verbänderung unter den Nachkommen stark verbänderter *Oenotheren* in höherem Grade auftritt als unter den Nachkommen nicht verbänderter. Es wurden einige Male durch Selbstbefruchtung gewonnene Samen von stark verbänderten Pflanzen ausgesät, ohne daß die daraus hervorgehenden Pflanzen sich durch merklich größere Zahl von Verbänderungen oder einen höheren Grad derselben ausgezeichnet hätten. Es ist daher auch fraglich, ob es möglich wäre, die Monstrosität durch Auslese zu steigern, wie es z. B. an einer vor Jahren im Botanischen Garten zu Hamburg im Auftrage von Prof. Dr. E. Zacharias durch den Obergärtner Hildebrandt kultivierten verbänderten Rasse von *Chrysanthemum Leucanthemum* in hohem Grade gelungen war³⁾. Das schließt aber keineswegs aus, daß eine allgemeine erbliche Neigung zur Verbänderung vorhanden ist, und deren Annahme dürfte auch dann kaum zu umgehen sein, wenn es sich beweisen ließe, daß Verletzungen bestimmter Art Verbänderungen auslösen. In dem Falle von *Chrysanthemum* besteht kein Zweifel, daß eine erbliche Anlage vorhanden war.

Eine zweite Form häufiger vorkommender Bildungsabweichungen möchte ich als Vermehrungen in der Zahl der Blütenorgane zusammen-

¹⁾ 1912 nicht kultiviert.

²⁾ The induction, development and heritability of fasciations. Carnegie Institute Washington Publ. Nr. 98, S. 11 u. 12 (1908).

³⁾ Vgl. die Abb. 24, S. 251 in de Vries-Klebahn, Arten und Varietäten. Es sind später stark verzweigte Pflanzen erhalten worden, die an allen Zweigen verbändert waren. Eine Photographie davon ist vorhanden, eine Veröffentlichung liegt noch nicht vor.

fassen. Manche dieser Erscheinungen dürften sicher Folgen derselben Grundursache sein, wie die Verbänderungen, denn es handelte sich nicht selten um Verbreiterungen der gesamten Blüte mit einer entsprechenden Vermehrung aller ihrer Teile. Als ein Beispiel sei eine Blüte genannt, die mir schon Herr Schwantes beschrieben hatte, und in der sich fanden: 8 Kelchblätter, 8 Kronblätter, 16 Staubgefäße und 16 Narbenlappen. Drei der Kronblätter waren etwas zerschlitzt. Sie stammte von einem Bastard *Oe. biennis cruciata* \times *rubricaulis* (+ *r*), der keine Verbänderung zeigte. Ähnliche Fälle habe ich später wiederholt gesehen, ohne sie im einzelnen aufzuzeichnen. Ein gewisses Interesse verdienen vielleicht regelmäßig fünfzählige Blüten, von denen ich eine Anzahl an *Oe. biennis cruciata* gesammelt und konserviert habe. Es kam aber auch häufig vor, daß nur einzelne Organe, z. B. häufig nur die Narbenlappen an Zahl vermehrt waren.

Unter den Keimpflanzen waren häufig solche mit drei Keimblättern vorhanden, sogenannte Tricotylen, namentlich unter den von *Oe. biennis* und *Oe. biennis cruciata*, und den Nachkommen einiger Kreuzungen, z. B. *Oe. biennis* \times *rubricaulis*, *Oe. rubricaulis* \times *biennis sulfurea*, *Oe. biennis cruciata* \times *biennis*, *Oe. biennis cruciata* \times *rubricaulis*. Die unter den zuletzt angesetzten Aussaaten vorhandenen sind besonders bezeichnet worden, um künftig zu sehen, ob aus ihnen irgendwie abweichende Pflanzen hervorgehen. Die Nachkommen von Tricotylen enthalten nach de Vries¹⁾ wieder einen kleinen Prozentsatz Tricotylen, meist weniger als 1.5 %, selten bis zu 3.8 %; die Beobachtungen bezogen sich auf Mutanten von *Oe. Lamarckiana*.

Einzelne Laubblätter waren nicht selten in Becher oder Ascidien umgewandelt. Dieselben waren meist kegelförmige Tüten von ziemlich gleichmäßigem Bau. Die Spitze des umgewandelten Blattes überragt den oberen offenen Teil, so daß der Saum der Mündung schräg zur Längsachse liegt (Taf. X, Fig. 2). Der größte dieser Becher war vom Grunde bis zur Spitze 28, an der der Hauptader gegenüberliegenden Seite 11 mm lang, der Querdurchmesser an der Öffnung betrug etwa 11 mm, der Stiel war 12 mm lang. Für einen kleineren waren die drei charakteristischen Zahlen in gleicher Reihenfolge 22, 17, 11, Stiel 14 mm, für einen ganz kleinen 8, 5, 3, Stiel 5 mm.

Einmal beobachtete ich einen besonders großen und abweichend gebauten Becher (Taf. X, Fig. 3). Die eben beschriebene Grundform war zwar wieder zu erkennen, und die entsprechenden Maße betrugen 55, 18, 15 mm, Stiel 30 mm, aber die Gestalt war mehr sackförmig. Die Haupteigentümlichkeit bestand aber darin, daß sich an der Spitze auf der morphologischen Unterseite eine Verdoppelung der Spreite gebildet hatte, die zu

¹⁾ Mutationstheorie I, 341.

einem zweiten kleineren, unten sackförmigen Becher umgestaltet war, dessen charakteristischen Maße 16. 6. 6 mm betrugen. De Vries¹⁾ betrachtet die Becher als verhältnismäßig selten und macht 10 von ihm beobachtete Fälle namhaft. Es ist dabei aber zu beachten, daß sie klein sind und daher leicht übersehen werden. Ich habe den Eindruck, daß sie viel häufiger vorkommen, habe aber keine Zählungen vorgenommen und kann nur bemerken, daß ich sie oft und in verschiedenen Stämmen beobachtet habe.

Eine genauere Beschreibung verdienen noch zwei besonders merkwürdige Becherbildungen, die an Keimpflanzen auftraten. Im ersten Falle handelte es sich um einen Sämling von *Oe. rubricaulis*, dessen Mutterpflanze aber nicht den Pflanzen von Bevensen angehörte, sondern aus der Gegend von Buchholz zwischen Hamburg und Bremen stammte. Die auf die Kotyledonen folgenden beiden ersten Blätter der jungen Pflanze waren mit ihren Spreiten zu einem unregelmäßig sackförmigen, etwas seitlich zusammengedrückten Becher verwachsen, dessen Höhe 9 mm und dessen zwei zueinander senkrechten Querdurchmesser 9 beziehungsweise 6 mm betrugen. Die oben befindliche, ovale und quergestellte Mündung hatte die Maße 8 : 5 mm. Der Becher erhob sich auf einem Stiel, den ich als wesentlich aus den beiden Blattstielen entstanden auffassen möchte, etwa 15 mm über die Ursprungsstelle der Kotyledonen. Der Stammscheitel war offenbar beim Aufbau dieser Gebilde mitverbraucht worden, denn es kam zu keiner Weiterentwicklung; wochenlang trug das Pflänzchen nur die allmählich welkenden Keimblätter und den gestielten Becher. Endlich entwickelte sich eine Rosette von Blättern in der Achsel eines der Kotyledonen. Von diesem Zustande gibt die Abbildung Taf. X, Fig. 4 eine Vorstellung.

Das zweite Beispiel beobachtete ich bei den Aussaaten zu Anfang 1914 an einem Sämling dritter Generation der Kreuzung *Oe. biennis cruciata* — *biennis* (+ — n). Der Becher war in diesem Falle schief und die Zusammensetzung aus zwei Blättern war weniger klar ersichtlich. Aber der Stammscheitel war auch hier außer Entwicklung gesetzt, und es bildeten sich neue Knospen in der Achsel der Kotyledonen. In diesem Zustande stellt die Abbildung Taf. X Fig. 5 diese Bildungsabweichung dar.

Von ähnlichen Becherbildungen bei *Antirrhinum majus* gibt de Vries²⁾ einige Abbildungen. An einer andern Stelle³⁾ berichtet er über Ascidien, welche den Stengel abschlossen und somit das Blühen am Hauptsproß verhinderten, gibt aber keine genauere Beschreibung. Ich selbst sah auch einmal einen bereits höheren Stengel, der oben nicht weiter wuchs, weil der Vegetationspunkt bei der Entstehung der Mißbildung eines

¹⁾ Mutationstheorie I, S. 348, 349; II, S. 238.

²⁾ Mutationstheorie II, S. 236 u. 238.

³⁾ Mutationstheorie I, S. 319.

Blattes anscheinend in Mitleidenschaft gezogen war; ich vermag nicht zu erkennen, ob es sich dabei um etwas Ähnliches gehandelt hat.

Vereinzelte kamen auch andere abweichende Bildungen an den Blättern vor. z. B. fand ich an einem Keimling dritter Generation der Kreuzung *Oe. biennis rubricaulis* ($n = r$) eine Blattspreite in der Weise verdoppelt, daß vier spreitenartige Flügel von der Mittelrippe ausgingen, so daß der Querschnitt des Blattes annähernd die Gestalt eines Kreuzes hatte. Einen weiteren, wesentlich verwickelteren Fall stellt die Abbildung Taf. X, Fig. 6 von zwei verschiedenen Seiten dar. Es waren mehrfache leisten- und spreitenartige, zugleich verkrümmte Auswüchse auf der Blattoberfläche vorhanden. Diese eigentümliche Bildung entstand im Frühjahr 1914 an einem Keimling in einer reinen Linie von *Oe. rubricaulis*.

IX. Hauptergebnisse.

1. Bei Bevensen in der Lüneburger Heide kommen vier verschiedene Oenotheren vor, *Oenothera biennis*, *Oe. biennis sulfurea*, *Oe. biennis cruciata*, *Oe. rubricaulis*. An einer Stelle finden sich alle vier nebeneinander.

2. *Oe. rubricaulis* entspricht vielleicht einer Form der *Oe. muricata* der Floristen, ist aber von den mir vorliegenden Exsikkaten dieser Art sowie der *Oe. ammophila* verschieden und sicher etwas ganz anderes als die *Oe. muricata* von de Vries.

3. Daß, obgleich diese Pflanzen sich in der Regel selbst bestäuben, in der Natur doch Kreuzungen vorkommen, wurde durch die Beobachtung der spaltenden Nachkommenschaft einer aus dem Freien geholten Pflanze sehr wahrscheinlich gemacht.

4. *Oe. biennis sulfurea* wurde in gewissen reinen Linien von *Oe. biennis* wiederholt als Mutation erhalten. Sie tritt auch im Freien auf, anscheinend als sich wiederholende Mutation, breitet sich aber nicht oder sehr wenig aus.

5. Als neue Mutation wurde *Oe. biennis cruciata sulfurea* in einer (soweit bisher möglich) reinen Linie von *Oe. biennis cruciata* erhalten.

6. Beide Mutationen traten auch im Gefolge von Kreuzungen auf.

7. Als weitere neue Form erschien *Oe. biennis rubricaulis* in einem Exemplar unter den spaltenden Nachkommen einer Pflanze, die wahrscheinlich ein im Freien entstandener Bastard von *Oe. biennis* ♀ mit *Oe. biennis cruciata* ♂ war. Diese Form bedarf weiterer Prüfung.

8. Die Ergebnisse der zwischen den vier Formen möglichen 12 reziproken Kreuzungen sind in einer besonderen Tabelle (Seite 47) übersichtlich zusammengestellt.

9. Die reziproken Kreuzungen verhalten sich in allen Fällen ungleich.

10. Die *Rubricaulis*-Kreuzungen gleichen der Mutter (Ausnahmen *Oe. biennis sulfurea* = *rubricaulis* und *Oe. biennis cruciata* = *rubricaulis*), die zweite Generation gleicht in der Regel der ersten.

11. Das *Sulfurea*-Merkmal wird anscheinend nur vom Vater übertragen, aber nicht in allen Fällen. Die zweite Generation der *Sulfurea*-Kreuzungen ist noch nicht bekannt.

12. Das *Cruciata*-Merkmal wird in der ersten Bastardgeneration zurückgedrängt oder ganz unterdrückt, tritt aber in der zweiten wieder auf, und zwar vorherrschend (Ausnahme *Oe. rubricaulis* = *biennis cruciata*), wenn der Vater cruciat war.

13. Das *Cruciata*-Merkmal unterliegt bei *Oe. biennis* der fluktuierenden Variabilität und folgt den Mendelschen Regeln nicht.

14. Die Form *Oe. rubricaulis cruciata* entstand einmal, wahrscheinlich als Spaltungsergebnis, unter 40 gleichmäßigen, der Großmutter gleichenden Nachkommen zweiter Generation der Kreuzung *Oe. rubricaulis* = *biennis cruciata*.

15. Der Versuch, das Verhalten der reziproken Kreuzungen durch Heterogamie zu erklären, führt zu Widersprüchen.

16. Der Versuch, dasselbe auf Merogonie oder Parthenogenesis zurückzuführen, bedingt für jeden Sonderfall eine Sonderhypothese.

17. Die vorliegenden *Oenothera*-Rassen haben eine starke allgemein erbliche Neigung zur Hervorbringung von Bildungsabweichungen.

18. Erbliche Anlage einzelner Linien, eine bestimmte Bildungsabweichung besonders häufig hervorzubringen, konnte bisher nicht nachgewiesen werden.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I—IV nach Aquarellen von Prof. H. Stühr (Altona), die übrigen teils nach Photographien,
teils nach Zeichnungen des Verfassers.

- Tafel I. *Oenothera biennis*.
 „ II. *Oenothera biennis sulfurca*.
 „ III. *Oenothera biennis cruciata*.
 „ IV. *Oenothera rubricaulis*.
 „ V. *Oenothera rubricaulis*.
 „ VI. Gruppe in Töpfen weiterkultivierter Rosetten von vier Standorten bei Bevensen.
 Erläuterung im Text Seite 20.
 „ VII. *Oenothera biennis*. Im Freien wachsende Rosette, Oktober 1914.
 „ VIII. *Oenothera rubricaulis*. Im Freien wachsende Rosette, Oktober 1911.
 „ IX. Blüten.
 Fig. 1. Von *Oe. biennis*.
 „ 2. Von *Oe. biennis cruciata* mit schmalen Kronblättern.
 „ 3. Desgl. mit verbreiterten Kronblättern.
 „ 4. Von *Oe. rubricaulis* mit ungeteilten Kronblättern.
 „ 5. Desgl. mit stark ausgebuchteten Kronblättern. Sämtlich etwas vergrößert ($1\frac{1}{10}$).
 „ X. Fig. 1. Teil einer Blütenähre von *Oe. rubricaulis*. Die roten Höckerborsten und die roten Längsstreifen am Stengel und an den Fruchtknoten sind angedeutet. Vergrößerung $15\frac{1}{10}$.
 „ 2—5. Verschiedene Formen von Becherbildung (Ascidien) an *Oenothera*-Arten.
 „ 2. Gewöhnliche Form am Stengel erwachsener Pflanzen. Vergrößerung $14\frac{1}{10}$.
 „ 3. Doppelte Becherbildung unter teilweiser Verdoppelung der Spreite am Blatte einer größeren Keimpflanze von *Oe. biennis cruciata* \times *rubricaulis*. Vergrößerung $11\frac{1}{10}$.
 „ 4. Becherbildung der beiden auf die Keimblätter folgenden Blätter an *Oe. rubricaulis*. Die Stammknospe ist unterdrückt. Als Ersatz hat sich eine Rosette in der Achsel des einen Keimblatts gebildet. Vergrößerung $20\frac{1}{10}$.
 „ 5. Ähnliche Becherbildung an *Oe. biennis cruciata* \times *biennis*. Jüngerer Zustand. Vergrößerung $20\frac{1}{10}$.

- Tafel X. Fig. 6. Blatt mit verdoppelter Spreite von einem Keimling von *Oe. rubricaulis* von zwei entgegengesetzten Seiten dargestellt. Vergrößerung $^{11}/_{10}$.
- „ XI. „ 1—12. Kronblätter von *Oe. biennis cruciata* in typischer Ausbildung (Fig. 1 und 2) und in verschiedenen Graden der besonders bei Kreuzungen vorkommenden Verbreiterung (Fig. 3—12). Die in Fig. 6 fehlenden, in Fig. 5 und 12 wenig entwickelten grünen Streifen sind durch dichte Schraffierung angedeutet. Fig. 9—12 sind Blätter derselben Blüte, Fig. 4—6 drei Blätter einer andern, deren viertes Fig. 6 ähnlich war. Vergrößerung $^{14}/_{10}$.
- „ 13—15. Oberhautstückchen der Fruchtknotenwand mit den darauf befindlichen Haarbildungen: Fig. 13 von *Oe. ammophila*, Vergrößerung $^{82}/_1$; Fig. 14 von *Oe. muricata*, Vergrößerung $^{73}/_1$; Fig. 15 von *Oe. rubricaulis*, Vergrößerung $^{65}/_1$.
- „ 16. Umrisse der Kronblätter einer Blüte der F₂-Generation von *Oe. rubricaulis* \times *biennis cruciata*, Zustand der Mehrzahl der Pflanzen. Natürliche Größe.
- „ 17. Desgl. aus einer Blüte der in einem Exemplar entstandenen Verbindung *Oe. rubricaulis cruciata*. Natürliche Größe.

Berichtigung.

Bei dem Druck der Unterschriften auf den Tafeln hat sich leider ein Druckfehler eingeschlichen. Es darf in der Unterschrift zu Tafel IX nicht heißen: 2, 3. *Oe. cruciata*, sondern es muß richtig heißen: 2, 3. *Oe. biennis cruciata*.



Oenothera biennis.



Oenothera biennis sulfurea.



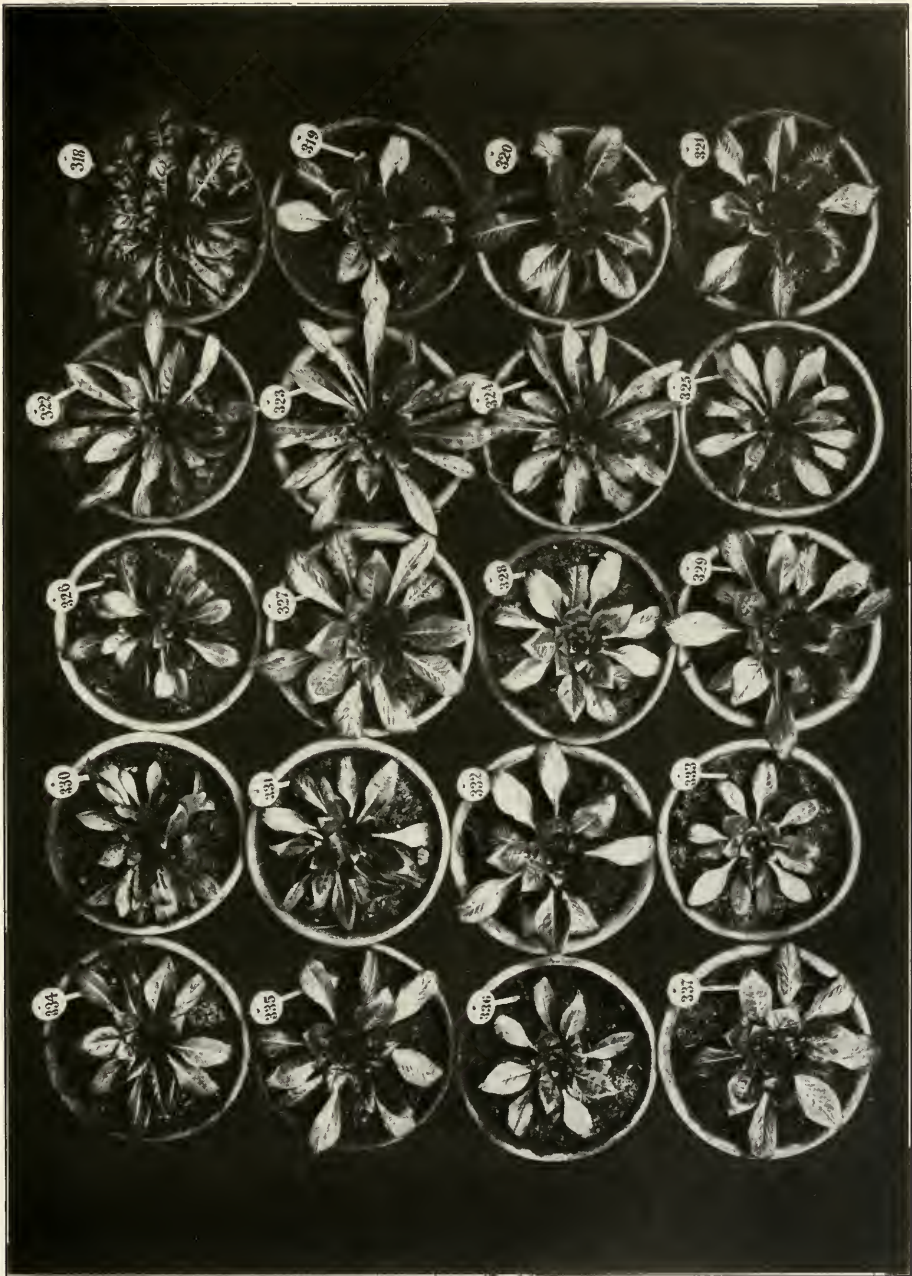
Oenothera biennis cruciata.



Oenothera rubricaulis.



Oenothera rubricaulis.



Gruppe in Töpfen kultivierter Rosetten,
enthaltend *Oenothera biennis*, *Oe. biennis cruciata* und *Oe. rubricaulis*.
Näheres im Text.



Oenothera biennis.



Oenothera rubricaulis.





Gez. von H. K.

1. *Oe. rubricaulis*. 2-6. *Oenothera*, Bildungsabweichungen.

