

Die Variabilität der *Oenothera biennis* L.

Von O. Renner, Jena.

Oenothera biennis ist bei ihrer weiten Verbreitung von erstaunlicher Gleichförmigkeit. Auch genauer Vergleich bei Kultur im Garten deckt keine Unterschiede auf zwischen Sippen, die aus weit entfernten Gegenden Europas zusammengetragen sind, von den Kanalinseln bis zur Kurischen Nehrung und von Rügen bis Kiew. Nur eine einzige Form, von Dr. Franz Köhler bei Stockstadt am Main neben der gewöhnlichen gesammelt, hat schmälere Laub- und Kronblätter; vielleicht verdankt sie diesen Unterschied dem Durchgang durch eine Kreuzung.

Die var. *sulfurea* de Vries (f. *ochroleuca* Hermann).

Wohl überall, wo *O. biennis* in größerer Zahl vorkommt, findet sich die var. *sulfurea*, mit hellschwefelgelben, am Abend fast weißlich erscheinenden Blüten statt der sattgelben. Es handelt sich dabei um die in dem *sulfurea*-Charakter homozygotisch gewordene Form (ss), die überall dort entstehen kann, wo die gelbe Stammform in bezug auf die Blütenfarbe heterozygotisch ist (sS). Wie die meisten *Oenothera*-Arten stellt *O. biennis* ja ein sehr stark heterozygotisches Wesen dar, geradezu etwas wie einen Artbastard, der sich aber mit Hilfe eines besonderen Vererbungsmechanismus so gut wie völlig konstant hält, und die beiden in *O. biennis* vereinigten „Arten“ unterscheiden sich u. a. in der Blütenfarbe. Bis jetzt haben alle geprüften Sippen sich als sS erwiesen, mit Ausnahme der auch sonst abweichenden von Stockstadt und einer äußerlich nicht unterscheidbaren, vor 30 Jahren im Botanischen Garten in München-Nymphenburg angetroffenen Rasse unbekannter Herkunft, die beide homozygotisch tief gelb sind (SS). Das Auftreten der var. *sulfurea* beruht also auf seltener, durch crossing-over verursachter Bastardspaltung; gelegentlich vermehrt sich die s-Homozygote, die ebensogut fruchtbar ist wie die Heterozygote, durch Selbstbestäubung zu kleinen Beständen.

Die var. *cruciata* de Vries

Die sehr auffällige Form hat ihren Namen von der Gestalt der Blumenkrone, die ein schmalarmiges Kreuz darstellt. Die Kronblätter

sind nämlich nicht umgekehrt herzförmig wie beim Normaltypus, sondern schmal linealisch, dazu grünlichgelb, den Kelchblättern ähnlich. Die var. *cruciata* ist da und dort in Deutschland angetroffen worden, ich selber habe sie wild nie gesehen.

Die zwergige var. *nanella* de Vries.

Durch H. de Vries und Th. Stomps sind von *O. biennis* ähnliche Mutanten bekannt geworden wie von *O. Lamarckiana*. Als Mutante wurde ursprünglich auch die Zwergform *nanella* angesehen, zierlich, niedrig, kleinblütig, in dem Erbfaktor für Zwergstatur homozygotisch (rn), in dem die normale *O. biennis* und ebenso die normale *O. Lamarckiana* heterozygotisch sind (nN). Das Auftreten der Zwergform kommt also auf dieselbe Weise zustande wie das der var. *sulfurea*, durch crossing-over. Schon im Garten trifft man die *nanella* von *O. biennis* sehr selten (viel seltener als die von *O. Lamarckiana*), und sie ist so schwach, daß man sie pflegen muß. Im Freien dürfte sie wohl gelegentlich auch entstehen, aber sie wird bei ihrer Schwächlichkeit kaum einmal zur vollen Entwicklung kommen.

Die Riesenmutanten *gigas* de Vries und *semigigas* Stomps.

Das Gegenstück zu *nanella* ist die Riesenform *gigas*, in allen Teilen gröber als die normale, mit dicken Stengeln, dicken breiten Blättern, großen Blüten, plumpen Knospen. Diese echte Mutation ist ebenfalls zuerst bei *O. Lamarckiana*, später auch bei *O. biennis* gefunden worden. Sie hat 28 Chromosomen statt 14, 4-lappige Pollenkörner statt 3-lappiger, ist durch die Verdoppelung der Chromosomenzahl homozygotisch geworden, bei Selbstbestäubung recht fruchtbar und so gut wie völlig konstant. In unseren Jenaer Kulturen ist sie ein paarmal aufgetreten, im Freien habe ich sie nie gefunden. Weil die Veränderung des Kernzustandes in Körperzellen vor sich zu gehen pflegt, kann man Individuen antreffen, die teilweise normal, teilweise *gigas* sind, und solche werden am leichtesten als Abweicher erkannt. — Statt des halb lateinischen und halb griechischen Wortes *semigigas* schreibe ich *hemigigas*.

Die wichtigste aller Mutanten der *O. biennis* ist die Halbriesenform *hemigigas* mit 21 Chromosomen und teils 3-, teils 4-lappigem, aber zu einem sehr großen Teil schlechtem Pollen in ziemlich dünnen Staubbeuteln. Schon bei zehnfacher Lupenvergrößerung ist die Gestalt der Pollenkörner zu erkennen, wenn man den klebrigen Blütenstaub in Wasser oder Glycerin verteilt und unter einem Deckglas betrachtet; es ist also leicht möglich, verdächtige Pflanzen schon im Gelände auf die Pollenbeschaffenheit hin zu beurteilen. Vereinzelt vierlappige Körner kommen übrigens auch bei der gewöhnlichen Form vor — sie besitzen wohl in der Regel 14 Chromosomen statt 7 und liefern dann beim Zusammentreffen mit 7-chromosomigen Eizellen die 21-chromosomige *hemigigas* —, und solche einzelnen Körner dürfen nicht als Hinweis auf *hemigigas*-Natur angesehen werden.

Wer die mut. *gigas* besitzt, kann die *hemigigas* leicht durch Kreuzung mit der gewöhnlichen *O. biennis* herstellen, und zwar besser durch die Kreuzung normal ♀ × *gigas* ♂ als umgekehrt. Die *hemigigas* ist im Grunde nichts anderes als ein Bastard zwischen der 14- und der 28-chromosomigen Form. Und wie man Bastarde zwischen den Arten im Gelände am sichersten findet, wenn man sie vorher im Garten gemacht und in allen Entwicklungszuständen beobachtet hat, erkennt man einzelne *hemigigas*-Individuen am ehesten, wenn man die 21-chromosomige Form schon familienweise gesehen hat.

Was an der mut. *hemigigas* zuerst auffällt, sind die großen dicken, stärker behaarten Blütenknospen, die denen der mut. *gigas* näher kommen als der Normalform. In der Größe der Laubblätter steht der Halbriese zwischen der 14- und der 28-chromosomigen Form, in der Höhe des Wuchses übertrifft er beide; in der Menge des Blütenstaubes, in der Größe der Früchte, in der Zahl der Samen bleibt er hinter beiden zurück.

Spät im Jahr trifft man mitunter einzelne Stängel oder Zweige mit Blüten, die durch ihre Größe an *hemigigas* erinnern, aber gut gefüllte Staubbeutel mit lauter 3-lappigen Pollenkörnern besitzen. Es handelt sich dabei um spät entwickelte und gut ernährte Blütenstände, die der Hochblüte noch näher stehen und neben den schon recht kleinen letzten Blüten der früheren Pflanzen durch die Größe der Knospen auffallen. Aus den reichlichen Samen solcher „falschen Riesen“ gehen normale Pflanzen hervor.

Aus gewöhnlicher *O. biennis* entsteht die mut. *hemigigas* im Garten viel häufiger als *gigas*. Unter der Absaat aus Wildsamen ist sie mitunter in erstaunlich großer Zahl zu finden; aus Samen vom Saalbahnhof in Jena kamen einmal 7 Halbriesen unter 71 Pflanzen, aus solchen von Bunzlau in Schlesien 3 Halbriesen unter 12 Pflanzen. Wahrscheinlich hatten die betr. Elternindividuen in einzelnen Blüten viele 14-chromosomige Pollenkörner gebildet. An dem Material von Jena wurde beobachtet, daß gerade die am langsamsten wachsenden Sämlinge sich zu Halbriesen entwickelten. Dieser Unterschied der Wüchsigkeit in den ersten Wochen des Daseins wird der Normalform am natürlichen Standort einen beträchtlichen Vorteil gegenüber der weniger harmonisch konstituierten *hemigigas* verschaffen, und deshalb ist es nicht verwunderlich, daß ich sichere *hemigigas* im Freien erst zweimal gefunden habe, an der Bahnstrecke Jüterbog-Luckenwalde-Woltersdorf (südlich von Berlin), über deren Oenotherenreichtum schon mehrmals berichtet wurde.

Vielleicht das Merkwürdigste an *O. biennis* mut. *hemigigas* ist die Nachkommenschaft. Im Experiment wird man nach dem Vorgang von de Vries und van Overeem zur Bestäubung den Pollen normaler *O. biennis* verwenden, weil der eigene Blütenstaub der *hemigigas* zu wenige taugliche Körner enthält, aber im Freien wird die Bestäubung aus demselben Grunde ebenfalls zur Hauptsache durch den Pollen der 14-chromosomigen Nachbarpflanzen erfolgen. Auch bei Verwendung einheitlichen Pollens, etwa von *O. biennis*, ist die Nachkommenschaft mehr-

förmig, weil die Eizellen ganz verschiedene Chromosomensortimente erhalten. Am häufigsten sind Typen mit einem überzähligen Chromosom, seltener solche mit zweien, selten ist auch normale *biennis*, und typische *hemigigas* hat sehr geringe Wahrscheinlichkeit; die meisten Samen sind nicht keimfähig, sie enthalten wohl früh gehemmte Embryonen mit den verschiedensten Chromosomenzahlen.

Von etwa 80 Samen der einen *hemigigas* von Woltersdorf keimten nur neun, sechs Pflanzen kamen zur Blüte und erwiesen sich sämtlich als *biennis* mut. *incana* (vgl. unten). Von der zweiten Pflanze keimten 20 unter etwa 100 Samen, 10 Sämlinge kamen im Beet zur vollen Entwicklung, darunter war nur eine Pflanze, die ihre Entstehung einem *biennis*-Pollenkorn verdankte, und zwar gehörte sie zu der schon genannten mut. *incana*. Die übrigen waren alle Bastarde von — sagen wir der Einfachheit halber — *O. ammophila* Focke, die in großer Zahl unter der *O. biennis* wächst, aber nur eine Pflanze stellte den typischen Mischling *biennis* × *ammophila* dar, 3 waren von der charakteristischen *incana*-Prägung, 2 *dependens*-artig (vgl. unten), 1 *scintillans*-artig (vgl. unten), 2 waren undefinierbare schmalblättrige Abweicher.

Die Mutante *scintillans* de Vries.

Von den 15-chromosomigen Mutanten, die am leichtesten aus der Mutante *hemigigas* zu gewinnen sind, aber auch aus der gewöhnlichen *O. biennis* dann und wann hervorgehen, ist die auffälligste die *scintillans*. Auch dieser Abweicher ist zuerst bei *O. Lamarckiana* entdeckt worden und hat seinen Namen nach den glänzenden dunkelgrünen Blättern erhalten. Wesentlicher aber ist, daß die ganze Pflanze klein und schwächlich ist, mit kleinen, schmalen, spitzen Blättern, die schon an der Rosette sehr auffallen, mit langen lockeren Blütenständen, kleinen Blüten, sehr zarten, wenig Pollen enthaltenden Staubbeuteln, dünnen samenarmen Früchten. Bei Selbstbestäubung wie bei Bestäubung mit dem Pollen gewöhnlicher *O. biennis* entstehen zu etwa gleichen Teilen normale *biennis* und mut. *scintillans*, daneben auch noch andere Mutanten mit 15 Chromosomen. Im Garten habe ich sie in mehreren Stämmen gefunden, im Freien ein paarmal bei Woltersdorf. Trotz ihrer Schwächlichkeit kommt sie also hin und wieder neben der sicher weit überlegenen Normalform unter günstigen Bedingungen zur Reife. Die Absaat aus Wildsamem lieferte einmal eine typische *scintillans* neben normaler *biennis*, und einige undefinierbare Formen, ein anderes Mal nur wenige *scintillans*-artige Sämlinge, die bald eingingen.

Die Mutante *incana*.

Unter den Abkömmlingen der *O. biennis* mut. *hemigigas* ist der häufigste 15-chromosomige Abweicher durch blaß graugrüne, kleine, stark gezähnte, um den fast farblosen Mittelnerv nach oben zusammengefaltete Blätter, durch sehr lockere, verlängerte Infloreszenzen, kleine Blüten, verlängerte Fruchtknoten, pollenarme Antheren, dünne samenarme

Früchte charakterisiert. De Vries glaubte wegen der Laubfarbe, daß diese Mutante mit der mut. *cana* von *O. Lamarckiana* wesensgleich sei und benannte sie demnach. Wir haben sie, weil sie in Wirklichkeit der *cana* nicht entspricht, *incana* genannt, was „fast grau“ gegenüber „grau“ bedeutet. Im Garten fand ich sie zweimal unter der Absaat von Wildsamen, nämlich bei *O. biennis* von Nidden (auf der Kurischen Nehrung) und bei *O. biennis sulfurea* von Luckenwalde, und sonst in verschiedenen länger gezüchteten Stämmen, auch als Bastard mit anderen Arten: in jeder Zusammensetzung ist das Gepräge von *incana* unverkennbar. Am Standort begegnete mir einmal eine *incana*-artige Pflanze mit langen, aber sterilen Blütenständen bei Luckenwalde. Bei Bestäubung mit gutem Pollen entsteht fast nur *incana*. Die Sämlinge sind noch zarter als die von *O. biennis* mut. *scintillans*, die Form hat also wenig Aussicht, sich in freier Konkurrenz zu halten.

Die Mutante *dependens* Herib. Nilsson.

Am seltensten ist mir bei *O. biennis* eine 15-chromosomige Mutante vorgekommen, die bei *O. Lamarckiana* die gewöhnlichste ist. Dort hat Heribert Nilsson ihr den Namen *dependens* gegeben, wegen der herabhängenden, bogig gekrümmten Stengelblätter, die oft auch noch dachartig nach unten gefaltet sind; de Vries nennt sie, bei *O. Lamarckiana* wie bei *O. biennis*, *palescens*, ohne aber mitzuteilen, worauf der Name sich beziehen soll. Im Wuchs ist sie wieder schwächer als die Normalform, die Blütenstände sind locker, die Blüten etwas kleiner, die Früchte ärmer, aber alles in allem entfernt sich die mut. *dependens* vom Typus viel weniger als die Mutanten *scintillans* und *incana* und kann leicht für kümmerliche gewöhnliche *biennis* gehalten werden. Eines der sichersten Merkmale aller *dependens*-Verbindungen sind die verlängerten Zähne an der Spitze der noch nicht vertrockneten Früchte. Im Garten habe ich die Mutante selten, am Standort nie gesehen, aber es ist kaum zu bezweifeln, daß sie im Freien vorkommen wird, weil sie weniger beeinträchtigt zu sein scheint als *scintillans* und *incana*.

Eine wichtige Rolle in der Erzeugung der 15-chromosomigen Mutanten spielt wahrscheinlich die nicht zu seltene 21-chromosomige Riesenform. Man wird das Auftreten 15-chromosomiger Abweicher deshalb am ehesten an einem Fleck erwarten dürfen, an dem eine *hemigigas* gestanden hat.

Bei der wie schon betont ungewöhnlichen Gleichförmigkeit der *O. biennis* darf man jedes auffällig schwache lockerblütige wie jedes besonders starke großblütige Individuum unter den Verdacht stellen, daß eine Mutante mit gestörtem Chromosomenbestand vorliegt. Sicherem Aufschluß gibt immer die Aufzucht der Nachkommenschaft. Weil alle Mutanten mit Ausnahme der *gigas* schlechten Pollen haben, darf man sich auch nicht wundern, gerade unter ihren Kindern Bastarde zu finden, falls andere Arten in der Nähe wachsen.

Neueste Literatur

- O. Renner: Wilde Oenotheren in Norddeutschland. Flora 131, 182 bis 226 (1937). — Ders.: Alte und neue Oenotheren in Norddeutschland. Bornmüller-Festschrift, Feddes Repertor. Beih. C, 94—105 (1938).
- Gudrun Herzog: Genetische und cytologische Untersuchungen über 15-chromosomige Mutanten von *O. biennis* und *O. Lamarckiana*. Flora 134, 377—432 (1940).
- In den Arbeiten von 1937 und 1940 auch die ältere Literatur.