

Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den Önotheren.

Von

Otto Renner.

Mit Unterstützung der Münchener Samson-Stiftung ausgeführte
Untersuchungen III.

Mit 5 Abbildungen im Text.

Die Vermutung von de Vries (1911), daß bei den heterogamen Önotheren von dem eigentlich zweiförmigen Pollen die eine Sorte von Sporen zugrunde geht, ist durch die Untersuchung des Pollens zahlreicher Sippen durchaus bestätigt worden (Renner 1919)¹. Neben den aktiven Pollenkörnern kommen bei den heterogamen Typen in genau gleicher Zahl inaktive, keimungsunfähige, aber ziemlich weit entwickelte, plasma- und stärke-reiche Körner vor. Der dritte Sporentypus, der der ganz leeren, sehr früh gehemmten Körner, hat mit der Heterogamie nichts zu tun, weil er auch den isogamen Sippen zukommt, soweit sie komplexheterozygotisch sind. Im Gynäzeum finden sich ebenfalls sterile Elemente, nämlich befruchtungsunfähige Samenanlagen, in denen nach Beobachtungen von Geerts an *Oe. Lamarckiana* die sämtlichen 4 Megasporen nach der Tetradenteilung absterben. Bei der isogamen *Oe. Lamarckiana* können diese sterilen Ovula wieder nicht einen inaktiven Typus darstellen, und bei den heterogamen Sippen sind sie nicht zahlreicher als bei *Oe. Lam.*, bei *Oe. muricata* sogar eher spärlicher (1917, S. 133), sie müssen also den ganz leeren, nicht den inaktiven Pollenkörnern entsprechen.

¹) Nilsson-Ehle (1921, S. 60) meint, die Heterogamie der Önotheren sei »noch nicht genügend aufgeklärt«, und hält es für wahrscheinlich, daß hier Koppelung mit einem Geschlechtsfaktor, nicht Fehlschlagen von Keimzellen vorliegt. Ich lasse den morphologischen und experimentellen Tatsachen das Wort.

Am einfachsten sind diese Verhältnisse auf ein geläufiges Schema zu bringen durch die Annahme, daß die in den spontanen komplexheterozygotischen Sippen vereinigten Erbanlagenkomplexe sich im allgemeinen jeweils in zweien von den sieben Chromosomen unterscheiden¹, und daß lebensfähig etwa die Kombinationen ABCDEFG und abcDEFG sind, nicht lebensfähig die Mischkombinationen AbcDEFG und aBCDEFG. Entstehen bei der heterotypischen Mitose Ab und aB, so wird die ganze Gonentetrad verworfen; im Pollen sind das 4 Mikrosporen, im Gynäzeum ist es eine ganze Samenanlage. Verläuft die heterotypische Mitose günstig, führt sie zur Bildung von AB und ab, dann entstehen im Pollen bei Isogamie 4 taugliche Körner, 2 AB und 2 ab, bei Heterogamie 2 aktive, etwa AB,

¹) Für *Oe. Lamarckiana* hat Heribert-Nilsson (1920) aus den züchterischen Erfahrungen den Schluß gezogen, daß die Komplexe *velans* und *gaudens* sich in zwei Faktoren unterscheiden. Er erklärt die Tatsache, daß gewisse Faktorenkombinationen nicht in die Erscheinung treten, aus absoluter Repulsion, berücksichtigt also die sterilen Keimzellen nicht. — H.-N. läßt sich dort über den *albicans*-Komplex der *Oe. biennis* aus, den er aus der einzigen Kreuzung mit *Oe. Lamarckiana* kennt. Er erklärt: »Renner selbst nennt keine andere Wirkung als die Weißnervigkeit«; die Differenz gegenüber *gaudens* und *velans* »wird nie phänotypisch festgelegt, nur durch den sehr vagen Hinweis auf die Nervenfarbe angedeutet, ohne daß Renner dabei bemerkt, daß die Nervenfarbe nicht different ist« (!). Für jemand, der sich der presence-absence-Doktrin mit Haut und Haaren verschrieben hat, wäre daraus die Folgerung zu ziehen: »Der *albicans*-Komplex ist nur die allelomorphe Eigenschaft des Faktors für Rotnervigkeit«; er »ist mit dem Faktor r der *O. Lamarckiana* identisch«; »er existiert als positiver Komplex nicht«. Diese und andere »bizarre Inkonssequenzen meiner Auffassung« soll ich wieder nicht bemerkt haben. Ich verweise demgegenüber auf die Tabelle, in der die Unterschiede zwischen den 7 mir damals bekannten Haploidkomplexen aufgeführt sind (1917, S. 238); es sind 10 Merkmale außer der Nervenfarbe. Für *albicans* habe ich den Namen nach der Nervenfarbe gewählt, nicht weil Weißnervigkeit an und für sich etwas besonderes ist, sondern weil der Komplex in der *Oe. biennis* mit dem Rotnervigkeit übertragenden Komplex *rubens* zusammengespannt ist, ohne jemals den Rotnervenfaktor von *rubens* zu übernehmen; bis heute ist es mir nicht gelungen, den R-Faktor in *albicans* einzulagern, ich wüßte also heute noch keinen bezeichnenderen Namen. Aber selbst wenn der Name nichtsagend wäre, bedürfte er als Symbol keiner Rechtfertigung; er bedeutet nicht mehr und nicht weniger als der Name *biennis*, den ein Landsmann von H.-N. einer Spezies der an zweijährigen Arten nicht armen Gattung *Oenothera* gegeben hat. H.-N. findet allerdings, meine Methode die Haploidkomplexe der *Önotheren* zu benennen, sei »sicher nicht glücklich«, und er macht sich über mein Verfahren und meine Benennungsweise lustig, indem er den zweierlei Gonen einer Farben-Monohybride die sinnlosen Namen *arans* und *serens* gibt. Jedes Wort der Verteidigung wäre zuviel.

und 2 inaktive, ab; im Gynäzeum bei Isogamie bald eine Samenanlage, in der der Embryosack die Konstitution AB hat, bald eine solche mit einem Embryosack ab, wobei wie sonst nur die Lage der Gone in der Reihe der 4 Megasporen entscheidet, bei strenger Heterogamie lauter Samenanlagen, in denen immer der eine Komplex ab zur Embryosackbildung gelangt, wenn AB im Pollen aktiv ist.

Der Nachweis, daß im Pollen die ganz schlechten Körner zu vieren entstehen, aus Tetraden die je als ganzes verworfen werden, hat sich mit morphologischen Methoden nicht erbringen lassen; auch diese Körner entwickeln sich bis zu einem Stadium, in dem keine Andeutung des Zusammenhangs der Tetraden mehr zu erkennen ist. Geerts gibt zwar an, er habe bei *Oe. Lamarckiana* aus einer Vierergruppe zwei gute und zwei schlechte Pollenkörner hervorgehen sehen, aber nach meinen Untersuchungen an lebendem Material und an Paraffinschnitten verstehe ich diese Angabe nicht. Auch daß bei Heterogamie zwei aktive und zwei inaktive Körner einer Sporenmutterzelle entstammen, ist morphologisch nicht nachzuweisen, weil die Differenzierung zwischen aktiven und inaktiven Körnern noch viel später erfolgt als das Stehenbleiben der inhaltlos werdenden Körner. — Wenn die sterilen Samenanlagen nicht so zahlreich sind wie die fertilen, und die ganz leeren Pollenkörner andre Häufigkeit haben als die inhaltführenden, wird man den Schluß kaum umgehen können, daß eine Chromosomenkombination, etwa AB, häufiger ist als die andre, Ab, daß es also eine Chromosomenkoppelung gibt.

Wie kommt aber bei Heterogamie im weiblichen Geschlecht die Inaktivierung des einen Komplexes zustand. Zu ab gehört notwendig das Korrelat AB. Eine Polarisierung der Kernspindeln in dem Sinn, daß immer die Chromosomenkombination ab mikropylenwärts wandert, AB gegen die Chalaza, ist nicht wahrscheinlich, wenn auch, nach der schönen Entdeckung von Seiler an dem Heterochromosom der Eier der Psychiden, nicht undenkbar. Mehr Wahrscheinlichkeit hat die öfter ausgesprochene Annahme (z. B. 1917, S. 148), daß nicht die Lage der Gone in der Reihe für die Entwicklung zum Embryosack den Ausschlag gibt, sondern die genotypische Beschaffenheit der Gonon. Das

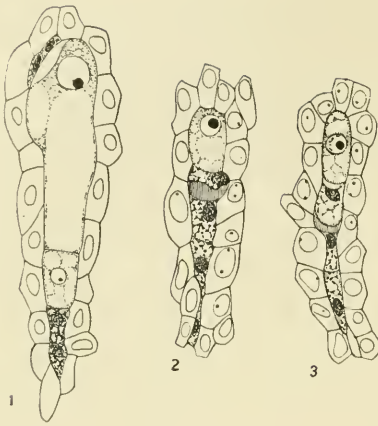


Abb. I.

müßte morphologisch darin zum Ausdruck kommen, daß bald die oberste, bald die unterste Gone den Embryosack liefert.

Fürs erste müssen wir das Verhalten der isogamen Formen kennen. Bei der homozygotischen *Oe. Hookeri* geht der Embryosack, nach Beobachtungen an einigen Dutzend Samenanlagen günstigen Entwicklungszustands, immer aus der »obersten«, der Mikropyle zugewandten Gone hervor. Die beiden unteren, der Chalaza zu-

gekehrten Tetradenzellen werden sehr früh von dem benachbarten Gewebe zusammengedrückt, später degeneriert die zweite Zelle von oben (Abb. I, 1).

Bei der isogamen *Oe. Lamarckiana* ist es ebenso (Abb. I, 2 und 3). Daß hier gelegentlich die unterste Gone den Embryosack liefert, ist wahrscheinlich, beobachtet wurde das Vorkommen bei der geringen Zahl der Präparate nicht.

Am eingehendsten wurde die heterogame *Oe. muricata* untersucht. Bis zur

Fertigstellung der Tetrade verhalten sich alle

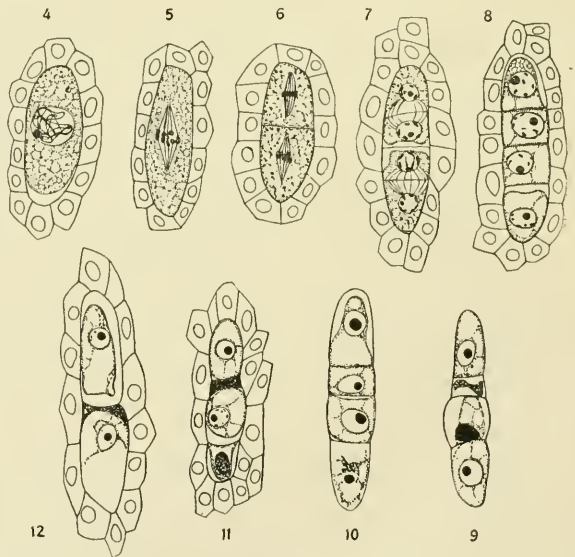


Abb. II.

Samenanlagen gleich. Abb. II, 4 gibt eine Embryosackmutterzelle in Synapsis wieder, 5 die heterotypische, 6 die homöotypische Mitose, 7 die Wandbildung nach der homöotypischen Mitose, 8 die fertige Tetrade. Die Kerne der Megasporen sind groß und haben größere Nukleolen als die Kerne der benachbarten Nucelluszellen. Erst nach der Ausbildung der Tetrade sondern sich die Ovula in solche, in denen die Sporentetrade degeneriert, und solche, in denen ein Embryosack entsteht. Bei den ganz degenerierenden Tetraden (Abb. II, 9—12) ist die

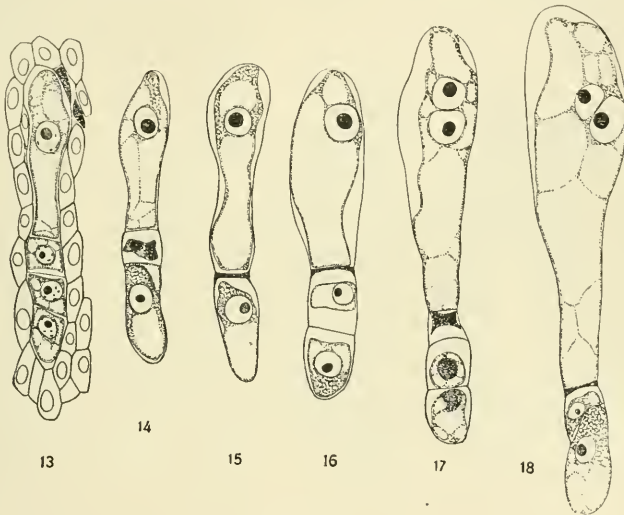


Abb. III.

Reihenfolge, in der die Zellen verfallen, wechselnd; nicht selten werden die beiden mittleren Zellen zuerst zerstört, und wenn sie in vorgerückterem Zustand von den beiden polaren Zellen zusammengedrückt sind, kann die Täuschung entstehen, die Embryosackmutterzelle sei über den ersten Teilungsschritt nicht hinausgekommen (Abb. 12).

In den anderen Samenanlagen, die nicht steril werden, entwickelt sich oft die obere, der Mikropyle zugekehrte Zelle zum Embryosack (Abb. III, 13—18) wie bei *Oe. Hookeri* und *Lamarckiana*. Von den übrigen Gonen verfällt häufig die zweite Zelle von oben zuerst (Abb. 14, 16, 17, 18), mitunter die

beiden mittleren gleichzeitig (Abb. 15); die unterste bleibt immer lange erhalten, mitunter vergrößert sie sich sogar noch (Abb. 14, 15, 18). Dasselbe berichtet Ishikawa von seinem Material.

Statt der obersten kann aber, wie erwartet, hier auch die unterste Zelle den Embryosack liefern. Dabei verhalten sich die oberen Zellen verschieden. Entweder werden sie von dem auswachsenden Embryosack zerdrückt (Abb. IV, 19, 20), oder nur die beiden mittleren Gonen werden zusammengequetscht, die oberste wächst zunächst eine Zeitlang, wenn auch schwächer als die unterste (Abb. IV, 21); die obere polare Zelle verzichtet augenscheinlich nicht ohne weiteres auf den Anspruch, der ihr aus ihrer Lage erwächst.

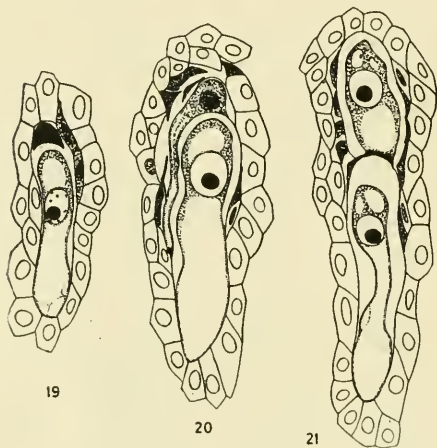


Abb. IV.

Gewöhnlich ist die »Illegitimität« der unteren Zelle im Verhalten der Tetrade noch stärker ausgeprägt: die unterste Gone biegt seitwärts aus der Zellreihe heraus und wächst an den oberen Zellen vorbei (Abb. V, 22—27). Die oberste Zelle scheint mitunter gutwillig nachzugeben (Abb. 23, 24), aber vielleicht öfter ge-

schieht es, daß sie den Kampf aufnimmt. In Abb. 26 ist der von unten kommende Embryosack schon zweikernig, die obere Zelle ist gewachsen, doch ihr Kern ungeteilt. In Abb. 27 sind zwei zweikernige Embryosäcke vorhanden, der untere ist beträchtlich größer. — Samenanlagen mit oberem und mit unterem Embryosack sind ungefähr gleich häufig; eine Zählung ist nicht vorgenommen worden.

Der entwicklungsgeschichtliche Befund ist wohl so zu deuten. Der Lage nach ist bei *Oe. muricata* wie bei allen anderen Önotheren die oberste Gone begünstigt. Wenn sie die genotypische Konstitution rigens hat, entwickelt sie sich unweigerlich zum Embryosack; eine untere Gone von der Konstitution

curvans entwickelt sich nie. Gerät aber die Chromosomenkombination rigens bei der Reduktionsteilung in die untere Tochterzelle der Embryosackmutterzelle, curvans in die obere, so kommt es zum Konflikt. Die curvans-Gone hat nach ihrer Lage Anspruch auf Entwicklung, die untere Gone erhebt Anspruch kraft ihrer rigens-Konstitution, und in dem sich entspinrenden Kampf siegt fast immer rigens. Fast immer, aber nicht ohne Ausnahme. Es ist jetzt verständlich, warum es in den Embryosäcken eine strenge Heterogamie nicht gibt. Von *Oe. biennis-Chicago* und von *Oe. cruciata* Nutt. beschreibt de Vries »metakline« Bastarde (1913, S. 308). Den curvans-Komplex der *Oe.*

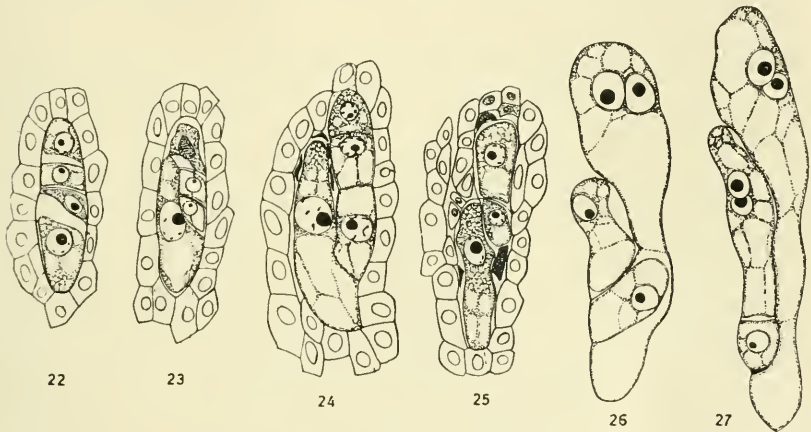


Abb. V.

muricata habe ich ziemlich oft in den Eizellen angetroffen (1919, S. 313). Der im allgemeinen nicht aktive Komplex verfällt in den Samenanlagen ja nicht, wie es im Pollen geschieht, unerbittlich der Sterilisierung, sondern er unterliegt nur in der Konkurrenz dem genotypisch bevorzugten Partner. Wird der gewöhnlich überlegene Partner durch irgendeinen Zufall gehemmt, so kann der meistens unterliegende Konkurrent, also bei *Oe. muricata* der curvans-Komplex, die Entwicklung bis zum fertigen Embryosack durchführen. In seltenen Fällen kommen sogar zwei ausgebildete Embryosäcke in einer Samenanlage vor. Ishikawa (S. 286) hat das bei seinem Material oft unmittelbar beobachtet, und ich habe ein paarmal bei ver-

schiedenen Sippen aus einem Samen zwei Sämlinge hervorgehen sehen. Zwei Tetraden in einer Samenanlage sind sehr selten angetroffen worden (Literatur bei Ishikawa S. 285), wo also zwei Embryosäcke sich finden, werden sie wohl meist aus den beiden polaren Zellen einer Tetrade entstanden sein, und dann müssen sie genotypisch verschieden sein.

Die anderen im ♀ Geschlecht ausgeprägt heterogamen Typen werden sich, was die Entwicklung der Embryosäcke betrifft, ebenso verhalten wie *Oe. muricata*. Nach Davis (S. 648) geht bei *Oe. »biennis«* der Embryosack öfter (?) aus der unteren als aus der oberen Zelle hervor; es handelt sich dabei um eine kleinblütige Sippe, die vielleicht mit der heterogamen *Oe. biennis-Chicago* von de Vries identisch ist. Ishikawa findet Beteiligung der untersten Gone an der Embryosackbildung bei *Oe. nutans* und *pycnocarpa*¹⁾; nach den Züchtungsergebnissen von Atkinson zu schließen sind diese beiden Arten nicht streng heterogam. Aber augenscheinlich ist überall dort, wo die beiden Komplexe in den Eizellen nicht gleich häufig auftreten, derselbe entwicklungsgeschichtliche Befund zu erwarten, nämlich gelegentliche Bildung des Embryosacks aus der untersten Gone. Die *Oe. Lamarckiana* von de Vries hat meist beträchtlich mehr *velans*- als *gaudens*-Eizellen, etwa im Verhältnis 3:1. Bei *Oe. suaveolens* ist *flavens* in den Eizellen mindestens viermal so häufig wie *albicans*, und bei der Münchner *Oe. biennis* ist umgekehrt *albicans* viel häufiger als *rubens*. Augenscheinlich ist hier überall ein Komplex gegenüber dem Partner bevorzugt, aber nicht so unbedingt wie bei *Oe. muricata*. Bei *Oe. Lamarckiana* von de Vries z. B. wird *velans* immer den Embryosack liefern, wenn die oberste Gone *velans* ist, also in 50% der Ovula; liegt *gaudens* oben, *velans* unten, so wird in 50% dieser Fälle, also in 25% aller Samenanlagen, *gaudens* ans Ziel kommen, ebensooft aber von *velans* überflügelt werden. Es ist also zu erwarten, daß etwa 75% der Embryosäcke aus der oberen, 25% aus der unteren Megaspore hervorgehen. Durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchung

¹⁾ Die Textfiguren III und VIII, je mit zahlreichen Einzelfiguren, die für uns das meiste Interesse hätten, fehlen leider in der Publikation.

einiger Typen wird zu prüfen sein, ob die erwarteten Verhältnisse wirklich gegeben sind.

Die nicht glatt mendelschen Zahlenverhältnisse zwischen den beiden Genotypen sind hier also ganz anders zu deuten als die zwischen sterilen und fertilen Samenanlagen; sie haben dieselbe Ursache wie mitunter die Verhältniszahlen der zur Befruchtung kommenden Pollenschläuche. Das »mechanische« Verhältnis 1:1 (Correns) wird im Pollen nicht selten bei reichlicher Bestäubung gefälscht durch Konkurrenz zwischen den fertigen Mikrosporen bei Keimung und Wachstum, in den Samenanlagen durch Konkurrenz zwischen den jungen Megasporen auf dem Weg zur Embryosackbildung, in beiden Geschlechtern also bei der Bildung der Prothallien.

Diese Konkurrenzerscheinungen sind nicht schwer zu verstehen, und somit hat die Heterogamie im weiblichen Geschlecht nichts Rätselhaftes mehr. Auch daß die Häufigkeit, mit der ein Komplex in den Samenanlagen aktiv wird, keine feste Größe ist, sondern vom jeweiligen Partner abhängt, ist von vornherein zu erwarten. Die Erwartung wird durch zahlreiche Erfahrungen bestätigt (1919, S. 6 des S.-A.). Der Komplex *albicans* z. B., der in der *Oe. biennis* von München den *rubens*-Komplex sehr zurückdrängt, unterliegt in der *Oe. (biennis) × Hookeri* *albata* = *albicans* · ^h*Hookeri* dem haplo-*Hookeri*-Komplex ganz und gar; der genannte Bastard erzeugt bei Selbstbestäubung nichts als ^h*Hookeri*-Homozygoten, die nur in der Blütengröße variieren, aber keine *albata*! Entsprechend waren die Ergebnisse der Kreuzung der *albata* ♀ mit *Hookeri* ♂ und *biennis* ♂. Auffällig ist daran besonders, daß der ^h*Hookeri*-Komplex sich in dem *biennis*-Plasma, an das *albicans* doch »gewöhnt« ist, so breit machen kann. Besonders interessant ist dann die Zusammenfügung zweier Komplexe, die hauptsächlich im Pollen aktiv sind, zu einer Zygote, z. B. die Vereinigung *curvans* · *rubens* = *rubigracilis* mit *muricata*-Plasma. Der Bastard hat zur Hauptsache *rubens*-, wenig *curvans*-Eizellen, aber *curvans* ist hier doch viel häufiger als in der *Oe. muricata*, in der *curvans* mit *rigens* zu konkurrieren hat. Im Pollen der *rubigracilis* ist dagegen *curvans* viel häufiger aktiv als *rubens*; die großen *rubens*-Körner sind größtenteils, wenn auch nicht durch-

weg, keimungsunfähig (vgl. unten die Zahlen). Der aus der *Oe. biennis* stammende *rubens*-Komplex hat also im Zusammenleben mit dem neuen Partner *curvans* und in dem Plasma der *Oe. muricata* eine »Inversion der Heterogamie« erlitten, er ist von einem vorzugsweise männlich-aktiven zu einem vorzugsweise weiblich-aktiven Verhalten übergegangen. Beachten wir die Entstehungsweise der (metaklinen) *rubigracilis*, so haben die beiden Komplexe das Geschlecht miteinander getauscht. Das Plasma ist bei all diesen Erscheinungen natürlich ebenfalls von Bedeutung. In der Verbindung *curvans* · *velans* = *gracilivelutina* mit *muricata*-Plasma z. B. sind die *curvans*-Eizellen beträchtlich häufiger als in der Verbindung *velans* · *curvans* mit *Lamarckiana*-Plasma. Erfahrungen darüber, ob das Verhältnis zweier Komplexe bei der Embryosackbildung auch durch die Außenbedingungen, etwa die Temperatur, beeinflußt wird, liegen noch nicht vor.

Recht dunkel ist noch die viel strengere Heterogamie des Pollens. Wie kommt die absolute Inaktivierung von *albicans* im Pollen von *Oe. biennis* und *suaveolens*, von *rigens* im Pollen von *Oe. muricata* zustande? Keiner der Önotherenzüchter hat bis jetzt ein *rigens*-Pollenkorn bei *Oe. muricata* aktiv werden sehen, auch de Vries nicht mit seinen unvergleichlich ausgedehnten Erfahrungen. Eine Möglichkeit der Erklärung habe ich früher (1919, S. 5 des S.-A.) angedeutet. Die Komplexe *rubens* und *gaudens* geben mit *muricata*-Plasma oft untauglichen Pollen. *Oe. (muricata* × *Lamarck.) laeta* = *rigens* · *gaudens* hat oft lauter schlechten Pollen, weil *rigens* streng weiblich-heterogam ist und auch die *gaudens*-Körner oft nicht keimfähig sind. In der Verbindung *curvans* · *gaudens* = *gracililaeta* mit *muricata*-Plasma ist im Jahr 1919 (Samen von 1918) nur *curvans* im Pollen aktiv gefunden worden, nicht *gaudens*, denn die Kreuzung *Lamarckiana* × *gracililaeta* lieferte 51 *gracilis*-Individuen, keine *Lamarckiana*, im Jahr 1920 dagegen (Samen von 1919) hat die Kreuzung *biennis* × *gracililaeta* 21 *albigracilis* = *albicans* · *curvans* und 15 *laeta* = *albicans* · *gaudens* ergeben. Aus der Kreuzung *biennis* × *rubigracilis* sind 28 *albigracilis* = *albicans* · *curvans* und eine einzige *biennis* = *albicans* · *rubens* hervorgegangen, die *rubens*-Körner waren also, wie der mikroskopische

Befund erwarten ließ — der Pollen hat ähnliche Beschaffenheit wie der der *gracililaeta* (1919, S. 357) — größtenteils inaktiv. Es ist nicht daran zu zweifeln: das *muricata*-Plasma gibt mit den Chromatinsystemen *gaudens* und *rubens* leicht gehemmte Mikrosporen, während die Megasporen von derselben Konstitution vollkommen tauglich sind; die größere Empfindlichkeit der Pollenkörner ist ja bei Bastarden allgemein bekannt. Aus diesen Erfahrungen läßt sich vielleicht der Schluß ableiten, daß die jetzt im Pollen inaktiven Komplexe gerade als Spermakerne in ein Plasma geraten sind, mit dem sie keine gesunden Pollenkörner zu bilden vermögen. Wenn *rubens*, der Pollenkomplex der *Oe. biennis*, in dem künstlich hergestellten Bastard *rubigracilis* zum Eizellenkomplex wird, so kann der Eizellenkomplex *rigens* des spontanen Biotypus *Oe. muricata* von einer Sippe stammen, die aktiven *rigens*-Pollen besaß.

Daneben besteht noch eine andere Möglichkeit. Es gibt Artbastarde, die überhaupt keinen tauglichen Pollen bilden, trotzdem die Reduktionsteilung ohne schwere Störung durchgeführt wird. Von der Mehrzahl der Pollenkörner eines solchen Bastards dürfen wir annehmen, daß sie Chromosomenkombinationen enthalten, die nichtlebensfähige Mikrosporen erzeugen. Ein gewisser Teil der Sporen dürfte aber doch die reinen Chromatinsysteme der beiden Eltern besitzen. Davon sollten wenigstens die Pollenkörner, deren Kern von der mütterlichen Elterart stammt, also »zum Plasma paßt«, tauglich werden. Wenn sie es nicht werden, so rührt das vielleicht davon her, daß sie durch Stoffwechselprodukte der genotypisch anders konstituierten, degenerierenden Keimzellen vergiftet werden. Solche stofflichen Einflüsse brauchen nicht bloß von absterbenden Pollenkörnern auszugehen. Und dann wären gewisse Beobachtungen an *Önotheren* dem Verständnis näher gebracht. In dem Bastard *Oe. (muricata* \times *biennis)* *rigida* = *rigens* · *rubens* sind *rubens*-Pollenkörner in ansehnlicher Zahl aktiv, in der oben mehrfach erwähnten *rubigracilis* fast gar nicht. Beide Mischlinge haben *muricata*-Plasma. Der Unterschied im Verhalten der *rubens*-Körner könnte davon herrühren, daß sie in der *rubigracilis* durch die (aktiven) *curvans*-Zellen vergiftet werden, in der *rigida* dagegen durch die (inaktiven) *rigens*-Zellen nicht.

Man kann natürlich auch daran denken, daß das Plasma durch einen sippenfremden Kern, der darin lebt, in seiner Konstitution verändert wird. Man hat sich bisher wohl tatsächlich vorgestellt, daß ein Bastard nicht das Plasma der Muttersippe besitze, sondern sein spezifisches Bastardplasma. So wäre das Untauglichwerden aller oder gewisser Pollenkörner eines Bastardes am leichtesten zu verstehen. Aber meine Erfahrungen an reziproken Kreuzungen von *Oenothera* sprechen dafür, daß die Beeinflussung der Plasmakonstitution durch den Kern mindestens nicht sehr tief geht. Die Untersuchungen darüber sind dem Abschluß nah.

Zusammenfassung.

Bei der homozygotischen *Oenothera Hookeri* und der isogamheterozygotischen *Oe. Lamarckiana* geht der Embryosack immer aus der obersten, der Mikropyle nächsten Megaspore hervor. Bei *Oe. Lamarckiana* müssen die oberste und die unterste Megaspore immer genotypisch verschieden sein, die eine den *gaudens*-die andre den *velans*-Komplex darstellen. Da nur die Lage der *Gone* innerhalb der fertigen Tetrade darüber entscheidet, ob sie zum Embryosack wird, nicht die genotypische Konstitution, und da während der Reduktionsteilung wohl kein Mechanismus tätig ist, der die eine Chromosomenkombination häufiger gegen die Mikropyle hin befördert als die andre, kommen die beiden Komplexe gleich häufig dazu, den Embryosack zu liefern. Isogame Komplexheterozygoten verhalten sich bezüglich der Embryosackbildung wie monohybride Rassenbastarde, das mechanische Verhältnis 1 : 1 wird nicht verschoben.

Bei der ziemlich streng heterogamen *Oe. muricata* entsteht der Embryosack etwa ebensooft aus der obersten wie aus der untersten Zelle der Tetrade. Der Befund ist wohl so zu verstehen: der Chromosomenkomplex *rigens* ist gegenüber seinem Partner *curvans* bei der Bildung der Megaprothallien entschieden bevorzugt, er liefert den Embryosack nicht nur dann, wenn ihm die Lage innerhalb der Tetrade den Anspruch darauf gibt, sondern auch, wenn die *curvans-Gone* oben, die *rigens-Spore* unten liegt. Die durch die Lage begünstigte *curvans-Spore* gibt dabei gewöhnlich nicht ohne Kampf nach, sondern entwickelt sich mehr oder weniger weit, mitunter sogar zum fer-

tigen Embryosack. Die Heterogamie im weiblichen Geschlecht kommt also nicht wie im Pollen durch radikale Sterilisierung des inaktiven Komplexes zustande, sondern durch Konkurrenz zwischen zwei verschieden starken Komplexen, von denen auch der schwächere wohl befähigt ist Megaprothallien zu bilden, wenn er auch gewöhnlich durch den stärkeren Partner daran gehindert wird. In den zahlreichen Sippen, in deren Samenanlagen zwar beide Komplexe aktiv sind, aber in einer von dem Verhältnis 1:1 mehr oder weniger weit abweichenden Häufigkeit auftreten, ist vermutlich bei der Embryosackentwicklung der eine Komplex seinem Partner ebenfalls überlegen, doch nicht so unbedingt wie bei den streng heterogamen Sippen.

Die Häufigkeit, mit der ein Komplex in den Embryosäcken aktiv wird, wird u. a. durch den antagonistischen Komplex bestimmt. Ein im spontanen Vorkommen vorzugsweise männlich-aktiver Komplex kann durch Zusammenfügung mit einem noch strenger männlich-aktiven Komplex zu vorzugsweise weiblich-aktivem Verhalten gebracht werden: Inversion der Heterogamie.

Jena, Ostern 1921.

Zitierte Literatur.

- Davis, B. M., The reduction division of *Oe. biennis*. *Ann. of Bot.* 1910. **24**, 631.
Geerts, J. M., Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oe. Lamarckiana*. *Rec. trav. bot. Néerlandais.* 1909. **5**, 93.
Heribert-Nilsson, N., Kritische Betrachtungen und faktorielle Erklärung der laeta-velutina-Spaltung bei *Oenothera*. *Hereditas.* 1920. **1**, 312.
Ishikawa, R. M., Studies on the embryo sac and fertilization in *Oenothera*. *Ann. of Bot.* 1918. **32**, 279.
Nilsson-Ehle, H., Über mutmaßliche partielle Heterogamie bei den Speltoid-Mutationen des Weizens. *Hereditas.* 1921. **2**, 25.
Renner, O., Versuche über die gametische Konstitution der *Oenotheren*. *Zeitschr. f. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre.* 1917. **18**, 121.
—, Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger *Oenotheren*. *Zeitschr. f. Bot.* 1919. **11**, 305.
—, *Oe. Lamarckiana* und ihre Bedeutung für die Mutationstheorie und für die Bastardforschung. *Sitzgsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München.* 1919. S.-A. 6 S.
Seiler, J., Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an *Psychiden* I. *Arch. f. Zellforsch.* 1920. **15**, 249.
de Vries, H., Über doppeltreziproke Bastarde von *Oe. biennis* und *Oe. muricata*. *Biol. Centralbl.* 1911. **31**, 97.
—, Gruppenweise Artbildung. Berlin. 1913.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Botanik](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [13](#)

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

Artikel/Article: [Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den Önotheren. 609-621](#)