Weitere Vererbungsstudien an Önotheren.

Von **O. Renner.**

(Mit Unterstützung der Münchener Samson-Stiftung ausgeführte Untersuchungen).

(Mit 18 Abbildungen im Text).

Die bis zum Jahr 1916 gewonnenen Ergebnisse habe ich ausführlich mitgeteilt [1]). Im Sommer 1917 ist es mir durch verschiedene günstige Umstände möglich geworden, diese Versuche, wenn auch in kleinem Umfang, in Ulm weiterzuführen. Dabei sollte über gewisse Einzelfragen, die in der genannten Arbeit noch nicht geklärt waren, und vor allem über das Spalten der zweiten Bastardgeneration Aufschluß gewonnen werden. Über die häufige Erscheinung, daß eine Kombination verschiedene Entwicklungskraft besitzt je nach den Verbindungen, aus denen die Komplexe für die Kreuzung entnommen sind, habe ich schon im Zusammenhang kurz berichtet [2]). — Die Samen wurden, wie de Vries empfiehlt, in Glasröhrchen, ohne Fließpapier, angekeimt, sonst gleich behandelt wie früher. Alle Samen waren 1916 gewonnen, alle Pflanzen wurden einjährig erzogen.

Der königl. bayr. Akademie der Wissenschaften in München bin ich für Gewährung von Mitteln aus der Samson-Stiftung zu Dank verpflichtet.

1. Zygotische, gametische, gonische Konstitution.

Sichergestellt ist die zygotische und gametische Konstitution für die „Arten“ unter den verwendeten Verbindungen (1917, pag. 237 und 267):

O. biennis = (albicans, rubens) ♀ · rubens ♂;
Lamarckiana = (gaudens, velans) ♀ · (gaudens, velans) ♂;
muricata = rigens ♀ · curvans ♂;
O. rubrinervis = (paenevelans, subvelans) ♀ · (paenevelans, subvelans) ♂;
suaveolens = (flavens, albicans) ♀ · flavens ♂.

1) Renner, Versuche über die gametische Konstitution der Önotheren. Zeitschr. f. Abst.- und Vererbungslehre 1917, Bd. XVIII, pag. 121.

2) Renner, Artbastarde und Bastardarten in der Gattung Oenothera. Ber. d. D. Botan. Gesellsch. 1917, Bd. XXXV, 1. Generalvers.-Heft, pag. (21). Zitiert als 1917 a.

Die Formeln stellen die gametische Konstitution dar, d. h. die Reihe der in aktivem Zustand regelmäßig auftretenden, bis zur Bildung funktionstüchtiger Gameten sich entwickelnden Keimzellen oder Gonen; von den seltenen, „mutierten“ Gameten ist dabei abgesehen.

Die zygotische (oder genetische) Konstitution ist natürlich immer durch eine zweigliedrige Formel dargestellt. Sie ist eindeutig in den Fällen, in denen einer der Komplexe oder beide Komplexe heterogam sind. Dagegen kann z. B. die isogame O. Lamarckiana als gaudens (♀) · velans (♂) oder als velans (♀) · gaudens (♂) gebildet sein, und für das einzelne Individuum läßt sich, wenn es durch Befruchtung innerhalb der Art, nicht durch Kreuzung entstanden ist, nicht angeben, welche der beiden Möglichkeiten zutrifft. Ein Individuum von der fraglosen genetischen Konstitution velans (♀) · gaudens (♂) können wir uns verschaffen z. B. durch die Kreuzung Lamarckiana × (biennis × Lamarck.) laeta, und ein solches von der Zusammensetzung gaudens (♀) · velans (♂) durch die Kreuzung Lamarckiana × (biennis × Lamarck.) velutina.

Die gonische Konstitution, die lückenlose Reihe der sämtlichen Typen von Keimzellen, der inaktiven wie der aktiven, läßt sich nur mit größerer oder geringerer Wahrscheinlichkeit erschließen. Sie ist im Falle von Heterogamie immer komplizierter als die gametische Konstitution — für O. muricata z. B. dürfte die Gonenformel (rigens, curvans) ♀ · (curvans, rigens) ♂ sein, für O. suaveolens ähnlich (flavens, albicans) ♀ · (flavens, albicans) ♂ —, aber auch bei der isogamen O. Lamarckiana braucht die Gametenformel nicht dasselbe zu sein wie die Gonenformel, denn wir wissen noch nicht, was hier die verkümmernden Samenanlagen und Pollenkörner bedeuten (vgl. 1917, pag. 274). Praktisch ist die gonische Konstitution für die Reihe der möglichen Biotypen ohne Bedeutung, falls die Inaktivität streng ist; gelegentliches Aktivwerden kommt z. B. in dem Auftreten metakliner Bastarde (vgl. 1917, pag. 235) zum Ausdruck.

Einige Erfahrungen über die Gametenformeln liegen auch schon vor für die Zwillinge aus O. biennis × Lamarckiana (1917, pag. 241); es ist im einfachsten Fall

O. (biennis × Lamarck.) laeta = (albicans, gaudens) ♀ · gaudens ♂
und „ velutina = (albicans, velans) ♀ · velans ♂.

Von O. (Lamarck. × biennis) fallax wissen wir, daß der Pollen dityp ist (1917, pag. 243), die selteneren Typen noch gar nicht gerechnet; für die Eizellen ist dasselbe Verhalten anzunehmen, aber noch nicht

experimentell festgestellt. Die erste Näherungsformel der gametischen Zusammensetzung ist also fallax = (velans, rubens)? ♀ · (velans, rubens) ♂.

Die zygotische Konstitution ist sicher bekannt für folgende Verbindungen:

O. (muricata × Lamarck.) laeta = rigens (♀) · gaudens (♂);
„ velutina = rigens · velans;
(Lamarck. × suaveolens) suavi-laeta = gaudens · flavens;
(rubrinervis × biennis) subfallax = subvelans · rubens.

Zur Ermittelung der Gametenformeln werden unten einige Beiträge geliefert werden.

Nicht einmal die zygotische Konstitution war bisher mit Sicherheit festgestellt für O. (Lamarck. × muricata) gracilis.

2. Zur Kenntnis von Oenothera muricata und O. suaveolens.

Von O. muricat-Venedig waren unsicher geblieben: die Anthokyanabildung in den Komplexen rigens ♀ und curvans ♂; das Verhältnis des Rotnervenfaktors zu dem von rubens in O. biennis; die Natur der lebensfähigen Verbindung O. (Lamarckiana × muricata) gracilis. Zur Analyse konnte teilweise O. suaveolens dienen, deren Bastarde mit O. muricata noch nicht beschrieben worden sind.

a) O. muricata × suaveolens (Fig. 1).

Die Kreuzung fällt genau so aus, wie von der Verbindung rigens · fla-



Fig. 1. O. (muricata × suaveolens) rigida.

vens, ihre Lebensfähigkeit vorausgesetzt, zu erwarten war. Die Samen sind fast alle gesund, die Keimpflanzen (71 Stück, nicht alle ausgepflanzt) gleichförmig. Rosettenblätter groß und breit. Stengel bald schießend, hoch, aufrecht, reich verzweigt, kräftig behaart, mit starken roten Tupfen, von ausgesprochenem rigida-Typus (vgl. 1917, pag. 230). Blätter breit, lang zugespitzt, dünn, schwach gezähnelt, dunkelgrün, tiefrotnervig. Kelch zuerst ganz grün, an den späteren Blüten am Grund leicht rot überlaufen. Kronblätter ziemlich blaßgelb, bis 28 mm lang und breit. Frucht lang, am Grund ziemlich dick, leicht rotgestreift. — Bei Selbstbestäubung wurden keine Samen angesetzt.

b) O. suaveolens × muricata.

Die Kreuzung liefert natürlich Zwillinge.

Von 88 Samen keimten 75, 6 nicht gekeimte enthielten einen Embryo, 7 waren taub. Von den Keimpflanzen waren 26 grün; 47 brachten die rein weißen Kotyledonen zur Entfaltung und starben darauf ab; 1 war grün und gelb gescheckt; 1 hatte einen gelblichweißen und einen grün und weiß gestreiften Kotyledo, brachte zwei rein gelbliche kleine Primärblätter und ging darauf ein. Die grünen Keimlinge entwickelten sich zur Hauptsache früher als die weißen; es kamen zur Keimung 14 grüne und 11 weiße; dann 8 grüne, 14 weiße; dann 4 grüne, 16 weiße; dann 2 grüne, 6 weiße (vgl. dazu 1917, pag. 129).

Die grünen Sämlinge entwickeln sich zu einer Form, die dem Bastard O. (biennis × muricata) äußerst ähnlich ist, also die Verbindung albicans · flavens darstellt (Fig. 2). Stengel blaß und weich, nicht getupft; Blätter sehr schmal und lang, hellgrün, weißnervig; Kelch grün, Kronblätter sattgelb, 18 mm lang, 21 breit; Früchte dünn, blaß, locker stehend. Auffallenderweise nicken die Stengelspitzen fast gar nicht, der erste mir bekannt gewordene Fall, in dem das Nicken von curvans nicht dominiert. Die Erfahrung weist darauf hin, daß der albicans-Komplex von O. suaveolens mit dem von O. biennis, wie zu erwarten, nicht vollkommen identisch ist. Die Form wäre nach Analogie früher gewählter Benennungen (1917, pag. 186) als O. (suaveolens × muricata) bienni-gracilis zu bezeichnen. Der dazu gehörige Zwilling suavi-gracilis = flavens · curvans liegt in den weißen Sämlingen vor. Die gelbgescheckte Keimpflanze hat sich aber zu einem Typus entwickelt (Fig. 3), der der eigentlichen suavi-gracilis sicher sehr nahe steht; vielleicht wurde nur ein die Chlorophyllbildung hemmender Faktor vegetativ abgespalten. Sproß etwa 80 cm hoch, reich buschig verzweigt, mit sehr spärlich behaarten, rotüberlaufenen, nicht getupften Achsen; Stengelspitzen stark nickend; Blätter ziemlich breit, lang zugespitzt, kaum gezähnelt, fast kahl, dünn, weißnervig; Kelch grün, die freien Zipfelspitzen lang und

dünn; Kronblätter sattgelb, 21 mm lang; Narben zur Hälfte über den Antheren, diese ziemlich pollenreich; Frucht ziemlich lang und schlank, kaum behaart. Im übrigen schien das Individuum zeitlebens Chimäreneigenschaften zu haben; die Zweige teils dunkelgrün, teils gelblichgrün, teils rein gelblichweiß, teils sektorial geteilt, ebenso die einzelnen Blätter; Blüten auch auf den ganz weißlichen Ästen, hier etwas verkrüppelt; Früchte in allen drei Farben. Die Figur der Albomaculata-Pflanze von Antirrhinum majus bei Baur, Einführung, 2. Aufl., pag. 178,



Fig. 2. O. (suaveolens × muricata) bienni-gracilis.



Fig. 3. O. (suaveolens × muricata) suavi-gracilis.

zeigt Blätter von genau der gleichen Zeichnung und Gestalt; auch die Asymmetrie der zur Hälfte weißen, zur anderen Hälfte grünen Blätter ist ganz übereinstimmend.

c) O. (Lamarckiana × muricata) gracilis.

Die lebensfähige Form habe ich als velans · curvans angesprochen, den früh sterbenden Zwilling als die gaudens-Verbindung (1917, pag. 230). Das hat sich bestätigt; die gracilis aus muricata entspricht also ganz

der fallax aus biennis. Aus der Kreuzung O. biennis × (Lamarck. × muricata) gracilis gehen nämlich zur Hauptsache hervor: fallax (rotnervig) = rubens·velans und velutina (weißnervig) = albicans·velans, beide den aus O. biennis × Lamarckiana zu gewinnenden Mischlingen äußerst ähnlich; die velutina allerdings teilweise mit breiten Brakteen und sehr dicken Knospen. Neben 37 Keimpflanzen, die sich auf fallax und velutina verteilten, entstand ein Individuum, das sich schon im Keimbett als albicans·curvans zu erkennen gab und erwachsen mit O. (biennis × muricata) gracilis identisch zu sein schien: hellgrün, schmalblätterig, weißnervig, nicht getupft, stark nickend. Die meisten Samen waren gesund und kamen zur Keimung (41 keimten, davon gingen 3 bald ein; 8 waren taub); die Seltenheit der bienni-gracilis ist also mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit darauf zurückzuführen, daß der curvans-Pollen langsamer wächst als der velans-Pollen. Sicher sind aber, wie zu erwarten war, beide Komplexe velans und curvans im Pollen der (Lam. × mur.) gracilis aktiv, während in den Eizellen wohl nur velans aktiv ist. Die in der Gametenformel velans ♀ · (velans, curvans) ♂ zum Ausdruck kommende halbe Heterogamie ist deswegen bemerkenswert, weil im Gegensatz zu den übrigen bis jetzt bekannt gewordenen halb heterogamen Formen hier der Pollen dityp ist, die Eizellen monotyp. Augenscheinlich sind derartige halb heterogame Biotypen allgemein zu erhalten durch Verbindung eines isogamen Komplexes mit einem streng männlichen Komplex, vorausgesetzt, daß die Geschlechtsbindung der Komplexe sich in dem Bastard nicht ändert.

Die Kreuzung O. (muricata × Lamarck.) velutina × muricata liefert unter anderen Typen (vgl. unten) eine Form, die mit O. (Lamarck. × muricata) gracilis sehr große Ähnlichkeit hat, wenn sie sich auch davon unterscheiden läßt (Fig. 4, 5). Der primäre Bastard war unter den gegebenen Kulturbedingungen (sehr üppiger Gartenboden, auf leicht südwärts geneigtem Gelände) dicht verzweigt, an den Blättern gelblich gefleckt; die Früchte sind immer weißlich, sehr dünn, und enthalten nach Selbstbestäubung nur oder fast nur taube Samen. Der abgeleitete Bastard war auf demselben Beet lockerer verzweigt, dunkelgrün, die Früchte grün, gut entwickelt, bei Selbstbefruchtung mit zahlreichen keimhaltigen Samen neben vielen tauben. Die Form kann nur velans·curvans sein, weil die velutina von der Lamarckiana her nur den velans-Komplex besitzt, und die Ähnlichkeit mit der primären gracilis beweist wieder, daß diese eine velans-Verbindung darstellt.

Die parallele Kreuzung O. (muricata × Lamarck.) laeta × muricata gibt die Verbindung gaudens·curvans als kräftige Form (Fig. 6),

wie schon de Vries[1]) mitteilt. Die Blätter sind ziemlich breit und dünn, rein und hell grün, die unteren buchtig gezähnt, Stengel und Fruchtknoten kaum getupft; der Kelch ganz grün, sehr wenig behaart, die Kronblätter hellgelb. Darnach besteht kein Zweifel mehr, daß der lebensfähige Zwilling der primären Kreuzung eine gracili-velutina ist, der chlorophyllfreie eine gracili-laeta; wie dieser aussehen würde,



Fig. 4. O. (Lamarckiana × muricata) gracilis. Im Abblühen, Stengel nicht mehr nickend.



Fig. 5. O. [(muric. × Lamarck.) velutina × muricata] gracili-velutina. Fast abgeblüht, Stengel nicht mehr nickend.

wenn er assimilieren könnte, lehrt uns die abgeleitete Kreuzung laeta × muricata. — Alle Bastardformen der beiden abgeleiteten Kreuzungen haben sehr stark nickende Sproßgipfel, der curvans-Charakter dominiert also vollkommen.

---

1) De Vries, Gruppenweise Artbildung. Berlin 1913, pag. 170; dort auch eine Abbildung, Fig. 76.

d) Die Rotnervigkeit von O. muricata-Venedig.

Daß der Eizellenkomplex rigens der von mir verwendeten, rotnervigen muricata-Rasse den Rotnervenfaktor besitzt, steht außer Zweifel; die neue Kreuzung O. muricata ≻ suaveolens hat das wieder bestätigt. Ob auch der Pollenkomplex curvans damit ausgestattet ist, war zweifelhaft, weil O. (Lamarck. ≻ muricata) gracilis leicht rosenrot gefärbte Nerven besaß (1917, pag. 172). Die betreffenden Individuen waren allerdings auf magerem Boden erwachsen, der die Anthokyanbildung begünstigt. In fetter Gartenerde wurde jetzt die gracili-velutina recht



Fig. 6. O. [(muric. × Lamarck.) laeta × muricata] gracili-laeta.



Fig. 7. O. [(muric. × Lamarck.) laeta × muricata] intermedia.

kräftig, die Blattnerven waren nur an den unteren Blättern zartrosa, wie auch sonst bei velans-Verbindungen (1917, pag. 233), später rein weiß. Auch alle übrigen Verbindungen von curvans mit Komplexen, die nicht Rotnervigkeit vererben, sind weißnervig, so die Zwillinge aus O. suaveolens ≻ muricata. Die Nervenfärbung der O. muricata-Venedig kommt also allein dem rigens-Komplex zu und ist somit ein Gegenstück zu der Rotnervigkeit der O. biennis, die allein im Komplex rubens, nicht in den albicans-Eizellen den Rotfaktor besitzt.

Der Rotfaktor von rubens scheint mit dem von rigens identisch zu sein. Denn es ist mir jetzt wahrscheinlich geworden, daß O. (muricata-Venedig × biennis) deshalb nicht lebensfähig ist (1917, pag. 168), weil der Bastard im Rotnervenfaktor homozygotisch ist; daß O. Lamarckiana den Rotnervenfaktor in homozygotischem Zustand nicht verträgt, wissen wir ja durch Heribert-Nilsson. De Vries kann den Mischling O. muricata × biennis aufziehen, aber nach brieflicher Mitteilung von Herrn Prof. Stomps ist das Amsterdamer muricata-Material weißnervig; der de Vries'sche Bastard ist natürlich rotnervig, und durch Rückkreuzung mit O. muricata ♂ wird man aus ihm, am ehesten aus der ersten Generation, vielleicht eine rotnervige muricata gewinnen können. — Die Kreuzung O. (muricata × Lamarck.) laeta × biennis hat mir ganz wenige lebensfähige Individuen gebracht, 4 Stück neben 14 früh sterbenden Sämlingen und 45 tauben Samen. Die nicht lebensfähigen Kombinationen werden zur Hauptsache gaudens·rubens sein, andere im Rotfaktor homozygotisch. Die vier überlebenden Pflanzen sind sehr kräftige, rotnervige, rotgestreifte rigidae geworden (Fig. 8), zweifellos rigens·rubens, dem de Vries'schen Bastard sehr ähnlich. Ich zweifle nicht, daß sie deswegen haben am Leben bleiben können, weil von dem rigens-Komplex der laeta der Rotnervenfaktor abgesprengt war. Auch aus O. (muricata × Lamarck.) velutina × biennis sind rigida-Typen zu gewinnen (Fig. 9, vgl. unten).

Bis jetzt ist mir keine Form bekannt geworden, die lebensfähig wäre, wenn sie den Rotnervenfaktor in homozygotischer Verwirklichung besitzt. Es empfiehlt sich deshalb, zum Studium der Komplexe immer weißnervige Verbindungen zu wählen, wenn das möglich ist, weil die Rotnervigkeit überall die Komplikation der Eliminierung von Rothomozygoten mit sich bringt.

e) Die Rotpunktierung von O. muricata.

Bei der roten Tupfung der Stengel und Fruchtknoten sind zwei Momente zu beachten: einerseits die Intensität der Färbung, andererseits die Zahl und Größe der roten Tupfen. Die beiden letzteren Faktoren sind von der Art der Behaarung abhängig. Wenn die stärkeren Borstenhaare, die auf Parenchymsockeln stehen, spärlich und die Sockel klein sind, so können die Tupfen auch bei dunkelroter Farbe wenig auffallen, weil die Anthokyanbildung streng auf diese kleinen vorspringenden Gewebepolster beschränkt ist. Das gilt z. B. für O. muricata und für O. (Lamarck. × muricata) gracilis. Außerordentlich stark dagegen erscheint O. (muricata × Lamarck.) laeta getupft, weil hier die

Haarpolster zahlreich sind und weit vorspringen; die Färbung der Polster verdankt der Bastard nur dem rigens-Komplex der selber viel schwächer getupften O. muricata, die Größe der Polster wie die grobe Behaarung überhaupt dem gaudens-Komplex der O. Lamarckiana. Bei O. muricata scheint sogar der Pollenkomplex curvans ebenfalls Rotfärbung der Haarbasen zu vererben, allerdings sehr schwache. Bei O. (biennis ≍ muricata) sind nämlich im Bereich der Blüten die Haar-



Fig. 8. O. [(muric. × Lamarck.) laeta × biennis] rigida, breitblätterig.



Fig. 9. O. [(muric. × Lamarck.) velutina × biennis] rigida, kaum verzweigt.

polster leicht rosenrot, und bei O. [(muricata ≍ Lamarck.) laeta ≍ muricata] gracili-laeta ist die Tupfung sogar recht deutlich, weil der gaudens-Komplex wieder, wie in die (muricata ≍ Lamarck.) laeta, kräftige Haare und Haarsockel mitbringt. — Die Existenz der O. (muricata ≍ Lamarck.) velutina beweist, daß der Tupfenfaktor von velans mit dem von rigens sich ohne Störung verträgt; ob die beiden Gene identisch sind, wissen wir noch nicht.

3. Zur Kenntnis von O. Lamarckiana - rubrinervis.

Die albicans-Zwillinge aus O. biennis × rubrinervis, nämlich albicans · paenevelans = paenevelutina und albicans · subvelans = subvelutina, entwickeln sich auf reichem Boden viel stärker verschieden als auf magerem (1917, p. 193). Die subvelutina wächst hoch, breitblätterig, durchaus laeta-artig im Habitus, ist der paenevelutina von Anfang an weit voraus (Fig 10).

Die Kreuzung O. muricata × rubrinervis gibt ganz entsprechende, in der Statur ähnlich verschiedene Zwillinge (Fig. 11), beide rotnervig, stark rot getupft. Die paenevelutina ist der velutina aus O. muricata × Lamarckiana sehr ähnlich, hat ganz roten Kelch. Die subvelutina unterscheidet sich von O. (muric. × Lamarck.) laeta (Fig. 12) vor allem durch den kräftig rotstreifigen Kelch; die Blätter sind nicht ganz so breit wie bei laeta, aber beträchtlich breiter als bei paenevelutina.



Fig. 10. O. (biennis × rubrinervis) F_1, links subvelutina, rechts paenevelutina.

O. rubrinervis × suaveolens. Die meisten Samen sind gesund und keimfähig, die meisten Sämlinge entwickeln sich kräftig; also fehlen lebensunfähige Kombinationen. Die Pflanzen ähneln sämtlich der O. (Lamarck. × suaveolens) suavi-velutina, haben breite, weiche, weißnervige Blätter, getupfte Stengel. Mit der Zeit differenzieren sich zwei Formen, die sich ähnlich unterscheiden wie O. (rubrinervis × biennis) fallax und subfallax. Der eine Zwilling ist von der suavi-velutina aus Lamarckiana (1917, pag. 183) nicht zu unterscheiden, hat dunkelgrünes Laub, kräftig rotstreifigen Kelch, dunkelgelbe Krone. Der andere, die suavi-subvelutina, hat heller grünes Laub, breitere Brakteen, erst an den späteren Blüten leicht gestreifte Kelchblätter, heller gelbe Krone.

O. rubrinervis × muricata. Fast alle Samen gesund. Die deshalb zu erwartenden Zwillinge verhalten sich wie die aus O. Lamarckiana

× muricata. Der eine, paenevelans·curvans, ist grün, aber blaß und schwächlich, und wird zu einer schmalblättrigen, nickenden gracili velutina. Der andere, subvelans·curvans, vermag nur die vollkommen chlorophyllfreien Kotyledonen zu entfalten und geht dann zugrunde In dem Verhältnis zu curvans hat also subvelans große Ähnlichkeit mit gaudens.

O. rubrinervis × (biennis × Lamarck.) laeta-weißnervig. Samen fast alle gesund, von den Keimpflanzen stirbt aber ein großer Teil ab



Fig. 11. O. (muricata × rubrinervis) F_1, links paenevelutina, rechts subvelutina.



Fig. 12. O. (muricata × Lamarckiana) F_1, links laeta, rechts velutina.

(mehr als 30 von 80), wenn die Kotyledonen schon beträchtliche Größe erreicht haben. Was am Leben bleibt, ist ausgesprochene paene-Lamarckiana, also paenevelans·gaudens, mit verschieden großen Blüten; die großen Blüten, mit 45 mm langen Kronblättern, haben lange Griffel und kräftig rotgestreifte Kelche, die kleinen, mit 30 mm langen Petalen, sind kurzgrifflig und am Kelch schwach gestreift; außerdem sind die kleinblütigen Individuen viel schwächer verzweigt als die großblütigen. Die früh sterbenden Individuen müssen demnach subvelans·gaudens sein.

— Anderen als gaudens-Pollen besitzt die bienni-laeta nicht in aktivem Zustand.

O. Lamarckiana × rubrinervis. Samen zu 40% taub (32 von 81). Die tauben wahrscheinlich zur Hauptsache velans · paenevelans. Von den Keimpflanzen geht dann noch etwa die Hälfte vor Entfaltung der Primärblätter ein; das ist wohl die Verbindung gaudens · subvelans, wie in der vorher beschriebenen Kreuzung. Was zum Blühen kommt, ist paene-Lamarckiana = gaudens · paenevelans und in geringerer Zahl blanda = velans · subvelans. Daß velans in Lamarckiana und paenevelans in rubrinervis doch beträchtliche Unterschiede haben müssen, zeigt der Vergleich zwischen rubrinervis und blanda (Fig. 13); rubrinervis ist 110 cm hoch, blanda 160 cm, Lamarckiana 180 cm. In anderen Verbindungen erweisen sich die Kombinationen von velans und paenevelans recht ähnlich.



Fig. 13. Rechts O. rubrinervis, links O. (Lamarck. × rubrinervis) blanda.

Von dem rubrinervis-Typus, der neben subfallax in der F_2-Generation von O. (rubrinervis × biennis) subfallax auftritt, war zu ermitteln, ob er etwa homozygotisch ist (vgl. 1917, pag. 202, 269). Ein großblütiges, leider rotnerviges Individuum wurde 1916 mit dem Pollen von O. biennis[1]) bestäubt. Die Samen waren großenteils taub, zum Teil sicher deshalb, weil sie im Rotnervenfaktor homozygotische Kombinationen enthielten. Von 135 Samen keimten 31, 6 keimhaltige blieben ungekeimt, 98 waren taub. Die aufgezogenen Pflanzen waren alle nichtspröde subfallax, hatten freudig grünes Laub, rote Blattnerven, rote Tupfen am Stengel, feinbehaarte, erst grüne, später sehr leicht

1) Und zwar einer biennis-Rasse, die bei München wild vorkommt und noch nicht genauer studiert ist.

rotstreifige Kelche, deutlich rotstreifige Früchte. Zur Blütezeit waren aber zwei Typen deutlich zu unterscheiden. Der eine war der subfallax F_1 recht ähnlich, mit ziemlich schmalen Blättern und Brakteen, schlanken Knospen, ziemlich langen freien Kelchzipfelspitzen; der andere hatte breitere Blätter, kurze breite Brakteen, plumpe kurz zugespitzte Knospen, kurze bis zum Ende aneinander liegende Kelchzipfelspitzen. Der aus subfallax F_1 in F_2 herausspaltende rubrinervis-Typus enthält also noch immer zwei verschiedene Komplexe.

4. Kreuzungen der Lamarckiana-Bastarde laeta, velutina, fallax, gracilis.

O. (biennis × Lamarckiana) velutina-weißnervig × biennis. Früher war als Ergebnis der Kreuzung nur biennis gefunden worden (1917, pag. 205, 291). Erwartet werden albicans · rubens = biennis, velans · rubens = fallax, velans · velans als taube Samen. Beobachtet: 74 Samen taub, 52 gekeimt, davon etwa die Hälfte früh eingegangen, mit grünen Kotyledonen; die zu Rosetten erzogenen Individuen teils fallax, teils biennis. Die große Zahl der nicht lebensfähigen Zygoten weist darauf hin, daß die velutina zahlreiche Eizellen hat, die sich mit rubens nicht vertragen, also wahrscheinlich weder rein albicans, noch rein velans sind.

O. (biennis × Lamarck.) velutina-weißnervig × (Lamarck. × biennis) fallax. Erwartet werden albicans · rubens = biennis, albicans · velans = velutina, velans · rubens = fallax, velans · velans als taube Samen. Beobachtet: 12 Samen taub, 1 keimhaltiger nicht gekeimt, 28 gekeimt, davon 8 früh eingegangen; als Rosetten unterscheidbar biennis, fallax, velutina.

O. (Lamarck. × biennis) fallax × (biennis × Lamarck.) velutina weißnervig. Erwartet: etwa in gleichen Zahlen rubens · velans = fallax und velans · velans als taube Samen. Beobachtet: 55 Samen taub, 2 keimhaltige nicht gekeimt, 5 gekeimt. Ein Individuum zur Blüte erzogen, mit rotnervigen buckligen Blättern, kurzen Griffeln, aber schwach gefärbtem Kelch, also nicht ganz typische fallax. Befruchtungsfähige rubens-Samenanlagen sind also sehr selten. Über die Folgerungen vgl. 1917 b, pag. 25.

Wenn ich die hier auftretende Bastardform als fallax und nicht als Lamarckiana bezeichne, so hat das seinen Grund nur darin, daß ich die Entstehungsgeschichte der Form kenne. Zu unterscheiden weiß ich fallax und Lamarckiana bis jetzt nicht, weil beide Sammeltypen in allen möglichen Blütengrößen und sehr verschiedener Kelchpigmentierung vorkommen; ob die Gestalt der Infloreszenzen ein verlässiges Unterscheidungsmerkmal abgibt, muß noch geprüft werden. De Vries gibt als Produkt der Kreuzung fallax × bienni-velutina in der ersten kurzen Mit-

teilung[1]) Lamarckiana an; später, in der „gruppenweisen Artbildung“ kommt er auf die Kreuzung nicht zurück. Gegen diese Benennung ist im Grunde kaum etwas Stichhaltiges einzuwenden. Aber es ist auch wohl zu verstehen, daß Tischler[2]) und Honing[3]) dem Befund ratlos gegenüberstanden. Jetzt ist das Ergebnis vollkommen verständlich, weil wir wissen, daß rubens in biennis und gaudens in Lamarckiana einander äußerst ähnlich sind; gaudens-kleinblütig ist fast so viel wie rubens, und rubens-großblütig fast so viel wie gaudens.

O. (Lamarck. × biennis) fallax × (biennis × Lamarck.) laeta-weißnervig. Erwartet nach dem Ergebnis der vorausgehenden Kreuzung: viel velans · gaudens = Lamarckiana, wenig rubens · gaudens als taube Samen. Beobachtet: 1 tauber Same, 1 keimhaltiger nicht gekeimt, 32 gekeimt, davon mehrere bald eingegangen; was zur Rosetten- oder bis zur Blütenbildung kommt, ist teils weiß-, teils rotnervige Lamarckiana.

O. (biennis × Lamarck.) laeta-weißnervig × (Lamarck. × biennis) fallax. Erwartet: albicans · velans = velutina, albicans · rubens = biennis, gaudens · velans = Lamarckiana, gaudens · rubens als taube Samen. Beobachtet: 22 Samen taub, 1 keimhaltiger nicht gekeimt, 25 gekeimt, davon einige bald eingegangen; als Rosetten zu unterscheiden viel Lamarckiana, teils rot-, teils weißnervig, wenig velutina; ob biennis vorkam, ist fraglich.

O. (biennis × Lamarck.) laeta × (muricata × Lamarck.) velutina. Erwartet: albicans · velans = bienni-velutina, gaudens · velans = Lamarckiana. Beides beobachtet (vgl. unten).

O. (muricata × Lamarck.) velutina × (biennis × Lamarck.) laeta. Erwartet: rigens · gaudens = muri-laeta, velans · gaudens = Lamarckiana. Beides beobachtet (vgl. unten).

O. (muricata × Lamarck.) laeta × (biennis × Lamarck.) velutina. Erwartet: rigens · velans = muri-velutina, gaudens · velans = Lamarckiana. Beides beobachtet (vgl. unten).

O. (muricata × Lamarck.) laeta × (muricata × Lamarck.) velutina. Erwartet: rigens · velans = muri-velutina, gaudens · velans = Lamarckiana. Beides beobachtet (vgl. unten).

O. biennis × (Lamarck. × suaveolens) suavi-laeta. Erwartet: albicans · flavens = suaveolens, albicans · gaudens = bienni-laeta, rubens · flavens = flava, rubens · gaudens als taube Samen. Beobachtet: 4 Samen

1) De Vries, Über doppeltreziproke Bastarde usw. Biolog. Zentralbl. 1911, Bd. XXXI, pag. 100.

2) Tischler, Sammelreferat: Neuere Arbeiten über Oenothera. Zeitschr. f. Abst.- und Vererbungslehre 1911, Bd. V, pag. 328.

3) Honing, Tischler's Sammelreferat „Neuere Arbeiten über Oenothera“. Ebenda 1912, Bd. VI, pag. 271.

taub, 34 gekeimt, einige bald eingegangen. Keimlinge teilweise etwas gelblich und langsam wachsend, doch nicht entfernt so rein gelb wie die flava in O. biennis × suaveolens. Die erwachsenen Pflanzen teils starke üppige suaveolens, teils der flava aus O. biennis × suaveolens sehr ähnlich, aber meistens viel reiner grün und viel kräftiger, bis 130 cm hoch. Laeta wurde nicht beobachtet; vielleicht wächst der gaudens-Pollen langsamer als der flavens-Pollen, vielleicht ist gaudens im Pollen gar nicht aktiv. Die Gametenformel ist also noch nicht klar, umsoweniger als noch keine Kreuzung aufgezogen ist, die über die Zusammensetzung der Eizellen Aufschluß gibt.

Über die Kreuzung O. biennis × (Lamarck. × muricata) gracilis ist oben schon berichtet worden (pag. 646).

5. Spaltende Bastarde.

Vollkommen konstant ist nach meinen früheren Erfahrungen kein einziger Oenothera-Bastard schon von der ersten Generation an. Verhältnismäßig weitgehende Spaltung in F_2 war nach den Mitteilungen von de Vries und von Honing bei O. (muricata × Lamarckiana) laeta und velutina zu erwarten, und deshalb habe ich von diesen Mischlingen einige Verbindungen aufgezogen.

a) O. (muricata × Lamarckiana-weißnervig) velutina F_2.

Die F_1-Generation (1917, pag. 174) hat ziemlich reich verzweigten Sproß, rote Blattnerven, fast ganz roten Kelch, dicht stehende Früchte. In F_2 (Fig. 14) fand Spaltung statt:

1. Nach der Blütengröße, wie auch sonst überall beobachtet;
2. nach der Farbe der Blattnerven; der R-Faktor geht also von rigens auf velans über;
3. nach der Ausdehnung und Intensität der Kelchfärbung; die Kelche waren teilweise ebenso gefärbt wie in der F_1, andere bedeutend tiefer als die der F_1, wieder andere viel schwächer, nur rot gestreift;
4. nach der Gestalt der Infloreszenzen; die Blüten und Früchte stehen bei einem Teil der Individuen so dicht wie in F_1, bei anderen viel lockerer;
5. nach der Wuchshöhe; neben Pflanzen, die die Höhe der F_1 erreichen, kommen viel niedrigere vor;
6. nach der Verzweigung; die Sprosse sind besonders bei lockerblütigen Individuen teilweise sehr wenig verzweigt, schmächtig;
7. nach der Gestalt der Stengelblätter und der Brakteen; die Blätter sind teilweise weniger gezähnt als in F_1, kürzer zugespitzt, die

Brakteen mitunter viel kürzer und schmaler. — Ein in der Blattform schon früh sehr weit abweichender Sämling kam über das Rosettenstadium nicht hinaus. Die Rosettenblätter waren von anderem Schnitt und dunklerer Farbe als bei den übrigen Individuen, dazu sehr schwach behaart.

Über die Veränderungen, die hier an den Komplexen rigens und velans vor sich gegangen sind, läßt sich nach den Spaltungserscheinungen in der F_2 nicht leicht urteilen, weil sowohl die Eizellen wie die Pollenschläuche verschiedene Typen repräsentieren. Klarer werden die Austauschvorgänge zwischen rigens und velans, wenn velutina mit einheitlichem Pollen bestäubt wird.



Fig. 14. O. (muricata × Lamarckiana) velutina F_2. Links hoch, dichtblütig, rotnervig; rechts niedrig, dichtblütig, rotnervig; in der Mitte hoch, lockerblütig, weißnervig.

O. (muricata × Lamarckiana) velutina F_1 × muricata.

Der aktive Pollen der O. muricata ist durchweg curvans und besitzt keinen Rotnervenfaktor, so daß von dieser Seite keine lebensunfähigen Kombinationen zu erwarten sind. Gekeimt haben 75 Samen, von den Keimpflanzen ging mehr als die Hälfte bald ein, trotzdem alle Kotyledonen dunkelgrün waren; taub waren 21 Samen. Die aufwachsenden Individuen sind teils rot-, teils weißnervig, alle haben feine rote Tupfen, stark nickende Stengelspitzen, abstehend seidig behaarten Kelch und leicht rotstreifige Früchte. Im übrigen sind drei Haupttypen zu unterscheiden:

1. Gracili-velutina, also velans-curvans, von dem primären Bastard O. (Lamarck. × muricata) gracilis etwas verschieden (vgl. oben Fig. 4, 5), aber diesem doch äußerst ähnlich: die Achsen tiefrot über-

laufen, der Kelch bis auf schmale grüne Streifen tief braunrot, die freien Kelchzipfelspitzen ziemlich lang und dünn, die Hauptinfloreszenz unbedingt dominierend, die Blätter verhältnismäßig breit, dunkelgrün, die Kronblätter sattgelb, von variabler Größe[1]), 16 mm lang, 20 breit, bei dem größeren Typus bis 22 mm lang, 27 mm breit, die Narben zur Hälfte von den Antheren bedeckt, ziemlich lang und schlank. Ein Individuum hatte lange Zeit ganz grüne, später am Grund leicht rötlich angelaufene Kelche, heller gelbe 20 mm lange Kronblätter, wuchs auch etwas niedriger, war aber sonst unverkennbare gracili-velutina.

2. Muricata, also rigens·curvans, von de Vries als coerulea bezeichnet (1913, pag. 170). Von O. muricata-Venedig unterscheidet sich die Form nur durch schwächere Verzweigung und höheren, schlankeren Wuchs; der Stengel wird bis 130 cm hoch. Im übrigen ist die Übereinstimmung mit O. muricata sehr weitgehend und die Unterscheidung von gracili-velutina leicht. Die Stengel sind leicht rot überlaufen. Die Blätter sind schmal, hell graulichgrün. Die Hauptinfloreszenz wird bald im Wachstum gehemmt und von den stärksten Seitenzweigen überragt (Fig. 15). Der Kelch ist leicht rötlich, ganz wie bei O. muricata, die freien Zipfelspitzen kurz. Die Kronblätter sind blaßgelb, kaum 15 mm lang und breit, die Narben kurz und dick. Die Fruchtstände sind sehr dicht.

3. Intermedia (provisorischer Name), eine Form, die zwischen gracili-velutina und muricata steht, mehr gegen muricata hin (Fig. 16). Das Auffallendste ist die Färbung des Kelchs, der in seiner ganzen Ausdehnung, nur die freien Spitzen ausgenommen, tief purpurrot gefärbt ist, nicht braunrot wie bei gracili-velutina. Die Blätter stehen von der Rosette an in der Breite zwischen denen der beiden erstgeschilderten Formen, ihre Farbe ist ziemlich graulichgrün. Die Hauptinfloreszenz wächst ziemlich lange fort, die Brakteen sind groß. Die Narben sind schlanker als bei muricata.

Die Eizellen, aus denen diese intermedia hervorgeht, sind vielleicht zur Hauptsache rigens, aber sie haben von velans verschiedene Charaktere übernommen, vor allem die Kelchfärbung und das Dominieren des Hauptsprosses. Eine velans-Eizelle, welche die Faktoren für die Kelchfärbung und die kräftige Entwicklung des Hauptsprosses eingebüßt hatte, also wohl das Korrelat der nach intermedia abgeänderten

1) Wie bei allen dorsiventralen Infloreszenzen der curvans-Verbindungen sind die Blüten auch auf gleicher Höhe der Ähre ziemlich verschieden groß, je nach ihrer Stellung an der gekrümmten Achse. Am größten sind sie auf der konvexen Oberseite, und auf solche Blüten beziehen sich die angegebenen Maße.

rigens-Eizelle darstellt, lag in der grünkelchigen gracili-velutina vor. Aus rigens und velans stark gemischte Eizellenkomplexe geben vielleicht den früh sterbenden Schwächlingen die Entstehung. Ganz unveränderte rigens- und velans-Eizellen scheinen gar nicht vorzukommen, nach den Unterschieden zu urteilen, die zwischen der primären und der abgeleiteten gracili-velutina und ebenso zwischen muricata und coerulea bestehen. Doch kann das auf Zytoplasmawirkung beruhen.



Fig. 15. O. [(muric. × Lamarck.) velutina × muricata] coerulea. Hauptinfloreszenz abgeblüht, aufrecht, Seitenzweige noch blühend, nickend.



Fig. 16. O. [(muric. × Lamarck.) velutina × muricata] intermedia. Im Abblühen, Stengel nicht mehr nickend.

O. (muricata ≍ Lamarck.) velutina F_1 ≍ biennis.

Die O. biennis hat rubens-Pollen, der rote Blattnerven, ungetupfte Stengel, grünen Kelch vererbt. Die Variation der Kelchfärbung in den Eizellen muß also klar zum Ausdruck kommen. Nach der Kelchfärbung sind mehrere Typen zu unterscheiden:

1. fallax, also velans · rubens, mit breitrotstreifigem Kelch, buckligen, ziemlich breiten Blättern;

2. rigida, also rigens · rubens, mit fast ganz grünem, nur am Grund schwach rotüberlaufenem Kelch (ähnlich wie [muricata × Lamarck.]

laeta und wie [muricata × biennis] rigida von de Vries), glatteren, gröber gezähnten Blättern;

3. intermedia (provisorischer Name), mit teils leicht rotstreifigem, teils gleichmäßig schwach rotgefärbtem Kelch.

Alle Typen kommen in reich verzweigten dichtblütigen und in fast unverzweigten, schwachstengeligen, lockerblütigen (Fig. 9) Individuen vor. Alle haben rotgetupfte Stengel, rotnervige Blätter, rotstreifige Früchte. — Gekeimt haben 49 Samen; ungekeimt blieben 45, alle taub, wohl im Rotnervenfaktor homozygotisch.

O. (muricata × Lamarck.) velutina × O. (biennis × Lamarck.) laeta-weißnervig F_1.

Der gaudens-Pollen der bienni-laeta vererbt weiße Blattnerven, ungetupften Stengel, grünen Kelch. Die Variationen der Kelchfärbung können bei dem doppelten Bastard trotzdem nicht ungetrübt in die Erscheinung treten, weil der Pollen der laeta F_1 auf die Kelchfärbung z. B. des sicher einheitlichen velans-Komplexes der O. Lamarckiana verschieden einwirkt, je nachdem die einzelne Pollenzelle große oder kleine Blüten vererbt. Die kleinblütigen, kurzgriffeligen Lamarckiana-Individuen der Kreuzung O. Lamarckiana × (biennis × Lamarck.) laeta haben nämlich schwächer gefärbten Kelch als die großblütigen langgriffeligen und als die reine O. Lamarckiana (vgl. 1917, pag. 206), und das gleiche gilt für die oben beschriebene Kreuzung O. rubrinervis × bienni-laeta. Ein Teil der gaudens-Keimzellen der bienni-laeta übernimmt also von dem albicans-Komplex zugleich mit dem Faktor für kleine Blüte ein Gen, das der Kelchfärbung entgegenwirkt — wenn es sich nicht um ein einziges Gen handelt, das in beiden Charakteren wirksam ist. Ein dritter mit den genannten in Korrelation stehender Charakter ist das Maß der Verzweigung[1]).

Unter der sehr vielförmigen Nachkommenschaft lassen sich zunächst zwei große Gruppen bilden. 1. Lamarckiana, also velans · gaudens, mit mehr oder weniger schlanken Knospen, meist schwach getupftem Stengel, oft schmalblätterig, mitunter kaum verzweigt, nie mit der echten O. Lamarckiana ganz identisch.

2. Murilaeta, also rigens · gaudens, mit plumpen Knospen, rauh

1) Hier ist daran zu erinnern, daß auch in der Kreuzung O. (biennis × Lamarck.) laeta × Lamarckiana die kleinblütigen Individuen der laeta und velutina sich von den großblütigen in der Art der Verzweigung unterscheiden (1917, pag. 212). Es werden also an den albicans-Eizellen der laeta genau die Veränderungen merkbar, die den Veränderungen des gaudens-Komplexes im Pollen entsprechen.

behaartem Kelch, rauh behaartem und kräftig getupftem, hohem, reich verzweigtem Stengel (Fig. 17), schmalen, kräftig gezähnten Blättern.

Bei beiden Hauptformen ist die Kelchfärbung sehr variabel. Die Lamarckiana hat gewöhnlich rotgestreiften Kelch, und dabei können die Streifen von normaler Ausdehnung oder schwächer sein. Mitunter ist der Kelch aber auch ganz nach murilaeta-Art nur am Grund rot über-



Fig. 17. O. [(muric. × Lamarck.) velutina × (biennis × Lamarck.) laeta] muri-laeta, typisch, weißnervig.



Fig. 18. Links O. (muric. × Lamarck.) velutina F_1, rechts O. [(muric. × Lamarck.) laeta × (muric. × Lamarck.) velutina] velutina, hoch, dünnstengelig, locker- und kleinblütig, kleinfrüchtig, rotnervig.

laufen; bei einem solchen Individuum war der Kelch abstehend dicht behaart. Ebenso ist bei der laeta der Kelch gewöhnlich so gefärbt wie bei O. (muricata × Lamarck.) laeta F_1, aber gelegentlich trägt er trotz ausgesprochenem laeta-Schnitt kurze rote Streifen auf den Zipfeln. Diese gestreiftkelchige murilaeta unterscheidet sich auch im Habitus von den typischeren laeta-Individuen, vor allem darin, daß die Seitenäste am Hauptsproß nicht so hoch hinaufgehen wie bei der laeta;

sie entspricht zweifellos der „intermedia“ in der Kreuzung O. (muricata × Lamarck.) velutina × muricata. Daß die Komplexe velans und rigens die Eigentümlichkeiten ihrer Kelchfärbung untereinander austauschen können, steht somit außer Zweifel.

Alle Formen der Kreuzung haben rotstreifige Früchte mit verschiedener Ausdehnung der Streifen. Die Blüten sind sehr verschieden groß; die größten Kronblätter (45 mm lang) wurden bei ausgesprochener Lamarckiana gefunden, die kleinsten (23 mm lang) bei ausgesprochener laeta; beides ist wohl verständlich. Daß Rot- und Weißnerven vorkommen, braucht kaum hervorgehoben zu werden. — Die Unterscheidung zwischen Lamarckiana und laeta ist hier, und jedenfalls auch in der Kreuzung muri-velutina × muri-laeta, viel schwieriger als in der Kreuzung bienni-velutina × bienni-laeta (vgl. 1917, pag. 214), vor allem weil beide Formen rote Tupfen tragen. De Vries hat vorzugsweise die Zwillinge aus O. muricata miteinander und mit O. Lamarckiana gekreuzt, und so ist es wohl zu verstehen, daß er die beiden Typen nicht mit Sicherheit auseinanderzuhalten vermochte[1]). Tatsächlich findet sich unter den Produkten der eben beschriebenen Kreuzung eine zusammenhängende Reihe von Übergangsformen, aus der sich ohne den Schlüssel der Komplexheterozygotie nicht leicht größere Gruppen heraustrennen ließen.

Unter den aktiven Eizellen scheinen neben den Komplexen rigens und velans und den bekannt gewordenen Intermediärformen auch noch andere Typen vorzukommen, die mit dem gaudens-Pollen der bienni-laeta nichtlebensfähige Zygoten erzeugen. Denn auf etwa 60 gekeimte Samen kamen ungefähr ebensoviele taube, und von den Keimpflanzen ging dann noch ein großer Teil bald ein.

O. (biennis × Lamarck.) laeta-weißnervig × O. (muricata × Lamarck.) velutina.

Wie zu erwarten, entstehen bienni-velutina = albicans · velans, etwas gelblich, sonst ziemlich typisch, und Lamarckiana = gaudens · velans. Die letztere am Kelch immer rotgestreift, gewöhnlich etwa so wie echte Lamarckiana, mitunter schwächer, gelegentlich aber stärker gefärbt; meistens spärlich und fein getupft; Kronblätter 26—35—42 mm lang; Stengel bis 180 cm hoch, mitunter gar nicht verzweigt. — Ausgesprochene rigens-Pollenzellen in aktivem Zustand sind natürlich nicht zu erwarten; es scheinen aber auch keine Pollenzellen aktiv zu sein, die rigens näher stehen als velans. — Gekeimt haben 56 Samen, 19 waren taub. Von 46 größeren Keimpflanzen waren 19 als velutina, die anderen als Lamarckiana zu erkennen.

b) O. (muricata × Lamarckiana) laeta F_2.

Die F_2-Generation habe ich nicht aufziehen können, weil im Sommer 1916

1) Was de Vries (1913, pag. 142) als (muri-laeta × muri-velutina) laeta abbildet, ist nach der Gestalt der Knospen Lamarckiana; laeta kann ja hier auch gar nicht auftreten.

bei Selbstbestäubung keine Samen angesetzt wurden. Aber einige Kreuzungen von laeta ♀ hatten Erfolg.

O. (muricata × Lamarck.) laeta × muricata.

Es treten drei Formen auf, die denen aus velutina × muricata ganz entsprechen.

1. gracili-laeta = gaudens · curvans, rein grün, reich und buschig verzweigt, mit lang fortwachsenden Infloreszenzen (laeta-Charakter), stark dominierendem Hauptsproß, ganz grünem Kelch mit ziemlich langen dünnen Zipfelspitzen (Fig. 6; vgl. de Vries 1913, pag. 170);

2. coerulea bzw. muricata = rigens · curvans, mit der aus muri-velutina × muricata gewonnenen identisch, bläulichgrün;

3. intermedia (provisorischer Name), der coerulea sehr ähnlich, weil mit ebenso schwach gefärbtem Kelch (von gaudens kann rigens ja keinen Kelchfärbungsfaktor beziehen), doch etwas gelblicher in der Laubfarbe, und vor allem mit ziemlich langer dominierender Hauptinfloreszenz (Fig. 7).

Alle drei Formen haben stark nickende Stengelspitzen und sind bald rot- bald weißnervig. Die gracili-laeta mit stark rot überlaufenem Stengel, besonders wenn die Blätter rote Nerven haben, und mit hellrot gefärbten Haarpolstern. Bei den beiden anderen Formen der Stengel leicht rot angelaufen, fein aber dunkelrot getupft. Gekeimt haben 57 Samen, von den Keimpflanzen starben einige bald ab; taub waren 8 Samen.

O. (muricata × Lamarck.) laeta × biennis.

Das Ergebnis der Kreuzung ist oben (pag. 649) schon mitgeteilt worden. Die 4 aufgezogenen rigida-Individuen (r-rigens · rubens) waren alle sehr reich verzweigt, reingrün, am Stengel kräftig getupft, der Kelch am Grund rot angelaufen, die Früchte rotgestreift. Drei hatten breite Blätter (Fig. 8) und ähnelten der O. (muricata × Lamarck.) laeta so sehr (vgl. 1917, pag. 237), daß sie lange Zeit, fast bis zur Blüte, nur an der reiner grünen Laubfarbe von der etwas bläulich grünen muri-laeta zu unterscheiden waren; das vierte hatte schmälere weniger gezähnte Blätter. — Die Kreuzung ist für die Analyse der muri-laeta ungünstig, weil die wenigsten Kombinationen mit rubens lebensfähig sind.

O. (muricata × Lamarck.) laeta × (muricata × Lamarck.) velutina.

30 Samen gekeimt, davon 19 Lamarckiana, 10 velutina, 1 früh abgestorben; 21 Samen nicht gekeimt, davon 1 mit Embryo. Die muri-velutina von Anfang an gelblich, später teilweise ausgesprochen gelbgrün, immer schwächer als F_1 (Fig. 18), meist der F_1 sehr unähnlich,

schwach, dünnstengelig, oft reich verzweigt, mit sehr lockeren schlanken Infloreszenzen, mitunter hoch; Stengel immer rot getupft, Blätter schmal, rot- oder weißnervig, Kelch rotgestreift oder in seiner ganzen Ausdehnung hellrot; Blüten teilweise sehr klein, Kronblätter hellgelb oder sattgelb, die größten 28 mm lang; Früchte rotstreifig, groß oder klein.

Die „Lamarckiana" tiefgrün, 80—180 cm hoch, reich oder schwach verzweigt; Blätter etwas bucklig oder glatt und dann recht schmal und spitz, rot- oder weißnervig; Stengel immer rot getupft, bald so wie bei Lamarckiana, bald schwächer, bald stärker; Infloreszenzen teilweise locker; Kelch stark oder schwach rotstreifig oder nur mit Spuren von Anthokyan, verschieden stark behaart; Kronblätter 26—34 mm lang, sattgelb oder hellgelb; Früchte rotstreifig.

Zusammenfassend läßt sich über O. (muricata × Lamarck.) velutina und laeta sagen, daß bei der Keimzellenbildung der F_1 vielfache Spaltung eintritt. Außer den Variationen der Anthokyanführung und der Behaarung sind besonders gewisse Habitusformen charakteristisch, die immer wiederkehren: schlanke wenig verzweigte Sprosse mit lockeren Blütenständen, meist schwach und schmalblätterig. Wo diese schwachen Pflanzen fehlen, wie bei O. (muricata × Lamarck.) velutina × muricata, ist der Typus wahrscheinlich durch die ganz schwächlichen, früh absterbenden Keimpflanzen vertreten. Wenn wir die Spaltung nach dem Maß der Verzweigung und weiter nach der Blütengröße und der Nervenfarbe außer acht lassen, so sind unter den Eizellen, z. B. der velutina, noch mindestens vier Typen zu unterscheiden, nämlich neben velans und rigens ein velans-artiger Komplex fere-velans, der ungefärbten Kelch und niedrigen Wuchs, und ein rigens-artiger Komplex fere-rigens, der gefärbten Kelch und dominierenden Hauptsproß vererbt. Im Pollen scheint nicht nur rigens, sondern auch fere-rigens inaktiv zu sein, die sehr abgekürzte Formel der gametischen Konstitution wäre also (velans, fere-velans, rigens, fere-rigens) ♀ · (velans, fere-velans) ♂. Eine analoge Formel ließe sich für laeta aufstellen. Aber augenscheinlich ist die Zahl der verschiedenen Gametentypen bei diesen Bastarden eine sehr beträchtliche, und die muricata-Zwillinge versprechen deshalb viel für die Möglichkeit der Faktorenanalyse und für Beobachtungen über Koppelungserscheinungen.

Lotsy[1]) hat kürzlich, zur Hauptsache auf Grund der Schilderungen von de Vries und meiner vorläufigen Mitteilung über meine Ergebnisse[2]), die Önotherenbastarde vom Typus der O. Lamarckiana als „Kernchimären" (chimères nucléaires) bezeichnet. Das Wort will das gleiche besagen wie die von mir gewählte Benennung Komplexheterozygote, aber im einzelnen werden Lotsy's Ausführungen den Tatsachen nicht ganz gerecht, weil er sie aus eigner Anschauung nur in geringem Umfang kennt. Er meint, die meisten Önotherenbastarde seien von vornherein konstant und reproduzieren nur die beiden Sorten von Keimzellen, denen sie selber ihre Entstehung verdanken, und findet, daß ich auf die Gleichheit der Keimzellen der F_1 mit den P-Gameten nicht genügend Gewicht gelegt habe. Ich habe diese Gleichheit der Keimzellen, die Stabilität der Komplexe, zu Anfang ebenso überschätzt wie er, weil ich aus eigenen Kulturen nur die ziemlich konstant erscheinenden Mischlinge zwischen O. Lamarckiana und biennis kannte. Von der Frage nach der Entstehung von Komplexheterozygoten aus homozygotischen Sippen bin ich aber zu der hypothetischen Forderung gekommen, daß die neu zusammengefügten Komplexe einander in der Keimzellenbildung der F_1 mindestens nicht in allen Verbindungen unbeeinflußt lassen, und meine weiteren Erfahrungen haben mich überhaupt mit keinem Fall bekannt gemacht, in dem sämtliche F_1-Keimzellen den P-Gameten auch nur annähernd genau entsprechen. Aus der Kreuzung muri-laeta × muri-velutina z. B. habe ich unter 19 Exemplaren kein einziges typisches Lamarckiana-Individuum zu Gesicht bekommen. Nach den bis jetzt bekannten Tatsachen hat es den Anschein, daß gewöhnlich eine neue Verbindung zweier Oenothera-Komplexe zunächst einen echten Bastard im Sinne Lotsy's liefert und daß erst weiterhin aus der zunächst spaltenden Hybride mehr oder weniger stabile Komplexheterozygoten hervorgehen, ähnlich wie Rosen das Konstantwerden der späteren Bastardgenerationen von seinen Erophila-Kreuzungen beschrieben hat; darüber werden wir wohl in wenigen Jahren Klarheit haben. Eine von vornherein gegebene Alternative: Bastard oder Kernchimäre scheint mir also nicht verwirklicht zu sein, und auch in der „de Vries'schen Spaltung" der Komplexheterozygoten möchte ich, solange es sich nicht um Änderung der Chromosomenzahl handelt, eher einen durch weitgehende Faktorenkoppelung gekennzeichneten Sonderfall als ein grundsätzliches Gegenstück der Mendel'schen Spaltung sehen.

Übersicht der beschriebenen Verbindungen.

Die Bezeichnung der Materialien ist dieselbe wie früher (1917, pag. 123). Die verwendeten Lamarckiana-Individuen leiten sich von einem weißnervigen Stamm von Heribert-Nilsson her. Alle verwendeten Bastarde gehören F_1-Generationen an.

O. biennis II 52 × rubrinervis II 26.

„ × (Lamarckiana A I 3 × muricata II) gracilis.

---

1) Lotsy, L'Oenothère de Lamarck (Oenothera Lamarckiana de Vries) considérée comme chimère nucléaire. Arch. néerl. d. sc. exact. et nat., série IIIB, 1917, T. III, pag. 324.

2) Renner, Die tauben Samen der Önotheren. Ber. der Deutsch. bot. Ges. 1916, Bd. XXXIV, pag. 858.

O. biennis II 52 × (Lamarckiana A I 2 × suaveolens I 5) suavi-laeta 1.
O. (biennis II 1 × Lamarck. A I 31) laeta 1 × (Lamarck. A I 1 × biennis I 1) fallax 1
„ × (muricata III 1 × Lamarck. A I 31) velutina 1.
O. (biennis II 1 × Lamarck. A I 31) velutina 1 × biennis II 51
„ × (Lamarck. A I 1 × biennis I 1) fallax 1.
O. Lamarckiana A II 1 × muricata III 31
„ × rubrinervis II 26
O. (Lamarck. A I 1 × biennis I 1) fallax 1 × (biennis II 1 × Lamarck. A I 31) laeta 1.
„ × (biennis II 1 × Lamarck. A I 31) velutina 1.
O. muricata III 31 × Lamarckiana A II 1.
„ III 32 × rubrinervis II 26.
„ III 31 × suaveolens II 103.
O. (muricata III 1 × Lamarck. A I 31) laeta 2 × biennis II 51.
„ × muricata III 31.
„ × (muricata III 1 × Lamarck. A I 31) velutina 3.
O. (muricata III 1 × Lamarck. A I 31) velutina 1 selbstbestäubt.
„ velutina 2 × biennis II 51.
„ velutina 1 × muricata III 31.
„ velutina 1 × (biennis II 1 × Lamarck. A I 31) laeta 1.
O. rubrinervis II 26 × muricata III 32.
„ × suaveolens II 101.
„ × (biennis II 1 × Lamarck. A I 31) laeta 1.
O. [(rubrin. I 2 × biennis I 1) subfallax 1] F_2 rubrinervis großblütig rotnervig 1 × biennis-wild.
O. suaveolens II 103 × muricata III 31.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Der Bastard O. (muricata × suaveolens), gleich rigens · flavens, ist eine kräftige rigida-Form.

Die Kreuzung O. suaveolens × muricata liefert Zwillinge, die ziemlich schwache bienni-gracilis = albicans · curvans und die gewöhnlich nicht lebensfähige, mit weißen Kotyledonen absterbende suavi-gracilis = flavens · curvans. Ein albomaculata-Individuum, das den Typus suavi-gracilis wohl ziemlich rein darstellt, ist aufgezogen worden.

Die Rotnervigkeit der O. muricata-Venedig kommt nur dem Eizellenkomplex rigens zu. Dieser Rotnervenfaktor gibt mit dem Rotfaktor des Pollenkomplexes rubens von O. biennis nichtlebensfähige

Zygoten. Eine homozygotisch rotnervige lebensfähige Form ist bisher überhaupt nicht beobachtet worden.

Für die Zusammensetzung der O. Lamarckiana-rubrinervis aus zwei verhältnismäßig ähnlichen velans-artigen Komplexen werden neue Belege erbracht.

Die Verbindung subvelans · gaudens aus O. rubrinervis × Lamarckiana bringt es bis zur Bildung ziemlich großer grüner Kotyledonen und stirbt dann ab. Damit ist, nach den tauben Samen und den mit weißen Kotyledonen absterbenden Keimlingen, ein weiterer verhältnismäßig schwacher Grad von Unverträglichkeit zweier Komplexe gefunden.

Als Ergebnis der Kreuzungen, in denen Lamarckiana-Bastarde miteinander oder mit anderen Arten verbunden wurden, sind fast immer alle nach der Hypothese der Komplexheterozygotie erwarteten Verbindungen beobachtet worden.

Die Zwillinge laeta und velutina aus der Kreuzung O. muricata × Lamarckiana spalten in der F_2-Generation nach zahlreichen Charakteren.

Ulm, Ostern 1918.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: 111-112

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

Artikel/Article: Weitere Vererbungsstudien an Önotheren 641-667