Versuche über die gametische Konstitution der Önotheren.

Von O. Renner.

(Eingegangen am 20. Januar 1917.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Die Materialien	122
II. Das Verfahren bei der Aufzucht	125
III. Die Beschaffenheit der Samen	130
IV. Die Beschaffenheit der Keimzellen	148
V. Die wesentlichen Unterscheidungsmerkmale der verwendeten Arten und der durch Kreuzung hergestellten Formen	155
VI. Die Kennzeichen der verwendeten Arten	158
VII. Die Einzelergebnisse der Kreuzungsversuche	165
1. Das Verhalten der Bastarde in der ersten Generation	165
2. Das Verhalten der Bastarde in den späteren Generationen	195
3. Kreuzungen der Bastarde mit den Elternarten	203
a) Sesquizeiproke Kreuzungen	203
b) Iterative Kreuzungen	209
4. Kreuzungen von zwei Zwillingsbastarden miteinander	213
VIII. Allgemeine Erfahrungen über die Vererbungserscheinungen	216
1. Die Zahlenverhältnisse	216
2. Die Vererbung der Blütengröße	219
3. Die Vererbung der Griffellänge	220
4. Die Vererbung der Anthokyanbildung	221
a) Die Farbe der Blattnerven	221
b) Die Färbung der Blütenkelche	223
c) Die Färbung der jungen Früchte	224
d) Die rote Punktierung der Stengel und Fruchtknoten	225
e) Die Färbung der Blumenkronen	226
5. Die Vererbung des Verhältnisses zwischen gesunden und tauben Samen	227
6. Die Vererbung der Habituscharaktere; die artunterscheidenden Merkmalskomplexe bzw. Faktorenkomplexe	227
a) Komplexanalyse von <i>O. Lamarckiana</i> , <i>muricata</i> und <i>biennis</i>	228
b) Komplexanalyse von <i>O. suaveolens</i>	235
c) Komplexanalyse einiger Bastarde	239

	Seite
7. Das Verhalten des Rotnervenfaktors gegenüber den artunterscheidenden Faktorenkomplexen	244
8. Die artunterscheidenden Faktorenkomplexe und die Mutationen	248
9. Die Faktorenkomplexe einiger von de Vries verwendeten Arten	251
10. Das Verhältnis einiger Mutanten von <i>O. Lamarckiana</i> und <i>O. biennis</i> zu den Mutterarten	255
a) Die Mutanten der <i>lata</i> -Gruppe	255
b) Die Mutanten der <i>gigas</i> -Gruppe	257
c) <i>O. Lamarckiana-brevistylis</i>	259
d) Die Zwergformen	260
aa) <i>O. Lamarckiana-nanella</i>	260
bb) <i>O. biennis-nanella</i>	266
cc) <i>O. Lamarckiana-gigas-nanella</i>	266
e) <i>O. Lamarckiana-rubrinervis</i>	267
f) <i>O. Lamarckiana-oblonga</i>	271
11. Die Zahlenverhältnisse zwischen den Keimzelltypen	271
12. Die Veränderung der artunterscheidenden Faktorenkomplexe in den Bastarden	275
IX. Kreuzung und Artentstehung	280
X. Zusammenfassung der wesentlichen Ergebnisse	285
Nachschrift	291
Zitierte Literatur	292

I. Die Materialien.

Meine Versuche begannen im Sommer 1912 mit der Kreuzung vorhandener Materialien von *O. biennis* und *Lamarckiana*, deren Herkunft unbekannt ist. Die *O. biennis* war in mehreren gleichförmigen Exemplaren im alten botanischen Garten in München kultiviert und von der um München wild vorkommenden Form nicht zu unterscheiden. Die *O. Lamarckiana* war im Hof des Zoologischen Instituts angepflanzt, typisch großblütig, mit rotstreifigem Kelch. Die Population wurde nicht genauer untersucht, weil die Absicht der Züchtung der Kreuzungen nicht bestand; leider wurde die Kultur der Pflanze an dem angegebenen Ort nicht fortgesetzt, und auch Samen sind nicht vorhanden. Das Ergebnis der Kreuzung *biennis* $\times$ *Lamarckiana* läßt aber nach den später gewonnenen Erfahrungen den Schluß zu, daß wenigstens das zu der Kreuzung verwendete Individuum rotnervig war; es soll mit *Lamarckiana* X bezeichnet werden. Die Kreuzung wurde im Nymphenburger botanischen Garten im Sommer 1914 zweijährig zur Blüte gebracht. Es waren die von de Vries beschriebenen Zwillinge *laeta* und *velutina*, und zwar 40 *laeta*, davon 25 weißnervig, 15 rotnervig, und 7 *velutina*, davon 5 weißnervig, 2 rotnervig.

Weiter wurden 1914 und später in Kultur genommen:

O. biennis. Mehrere typische gleichförmige zweijährige Exemplare aus dem Nymphenburger Garten. Zu Bestäubungen diente als Vater und als Mutter ein Individuum *biennis* I 1. Ein dreijähriges Exemplar derselben Population, *biennis* I 12, wurde 1915 verwendet. Aus selbstbefruchteten Samen von I 1 wurden 1915 etwa 50 gleichförmige Pflanzen einjährig erzogen; von dieser Generation II dienten zu Bestäubungen die Individuen 1—5. Von 25 zweijährigen Pflanzen derselben Abstammung wurden 1916 verwendet: *biennis* II 51 und II 52.

*O. muricata*¹⁾. Generation I 1912 aus Samen, die Herr Geheimrat v. Goebel am Lido bei Venedig gesammelt hatte. Generation II 1914, einjährig erzogen, in 40 Individuen. Generation III 1915 einjährig in 30 Individuen und 1916 zweijährig in 10 Individuen. Ganz einförmig.

O. (biennis × muricata). Selbstbefruchtete Samen der F_3 (1909) und F_4 (1913), von Herrn Professor de Vries erhalten, gaben 1914 ein Exemplar der F_4 und zwei Exemplare der F_5 . Alle drei Individuen waren einander ganz gleich.

O. (muricata × biennis). Selbstbefruchtete Samen der F_3 von de Vries (1913) gaben 15 Individuen der F_4 im Sommer 1914. 1915 erwuchs ein zweijähriges Exemplar aus einer überwinterten Seitenrosette. Von diesem gewonnene Samen lieferten 1916 die F_5 in 27 gleichförmigen Individuen.

O. suaveolens Desf. Samen von de Vries aus dem Forst von Fontainebleau bei Paris gaben 1914 die Generation I in 14 gleichförmigen und einem abweichenden rotnervigen Exemplar, das vielleicht ein Bastard *suaveolens × biennis* war. Zu Bestäubungen wurden verwendet I 1—5. Die Generation II, aus I 4 gewonnen, wurde 1915 (etwa 100 Keimpflanzen, 25 Exemplare blühend) und wieder 1916 (27 Exemplare blühend) gezogen; Bestäubungen 1916 mit II 101—104.

O. Lamareckiana von de Vries. Selbstbefruchtete Samen von de Vries lieferten 1914 die Generation I in 30 weißnervigen Exemplaren, von denen eines eine Mutante war. Zu Bestäubungen wurden nur typische Individuen verwendet. Die Generation II, 1915 aus I 3 in 20 gleichförmigen Exemplaren.

¹⁾ Die Form ist mit der holländischen, von Bartlett (1914, S. 38) und danach auch von de Vries neuerdings als *syrticola* bezeichneten Art jedenfalls ganz nahe verwandt. Bevor Bartlett aber sein Urteil darüber abgegeben hat, möchte ich den älteren Sammelnamen *muricata* beibehalten. Zur genaueren Kennzeichnung wird der Biotypus gelegentlich, wie schon früher (Renner 1914), *O. muricata*-Venedig genannt werden.

O. Lamarckiana von Heribert-Nilsson; im Text auch als schwedische Rasse bezeichnet. A weißnerviger Stamm, Reihe 71 a bei Heribert-Nilsson. Generation I 1914 in 30 blühenden Individuen erzogen, weißnervig, gleichförmig, einjährig; zu Bestäubungen verwendet Nr. 1—5. Von derselben Saat trieben zwei Rosetten erst 1915 Stengel; diese zweijährigen Exemplare heißen A I 31 und I 32. Die Generation II, aus I 31 gewonnen, wurde 1916 einjährig erzogen in 40 gleichförmigen Individuen.

B rotnerviger, heterozygotischer Stamm 71 b, aus derselben rotnervigen Mutter wie der weißnervige Stamm 71 a. Generation I, 1914, einjährig, aus vier Rotnerven bestehend. Zur Bestäubung wurde B I 1 rotnervig verwendet.

C rotnerviger, heterozygotischer Stamm 75 b. Generation I, 1914, einjährig, besteht aus 16 Rotnerven und einem Weißnerv. Generation II, aus I rotnervig 3 gewonnen, 1915 einjährig erzogen, besteht aus 63 Rotnerven und 22 Weißnerven. Zur Bestäubung wurde ein Weißnerv C II weißnervig 1 verwendet.

O. rubrinervis, Mutante aus *O. Lamarckiana*. Selbstbefruchtete Samen von de Vries lieferten 1914 die Generation I in 50 weißnervigen Exemplaren. Generation II, aus I 1, 1915 gesät, 1915 in 25 einjährigen Individuen, 1916 aus im Topf überwinterten Rosetten in 12 Individuen erzogen; zur Bestäubung verwendet II 1 (1915) und II 26 (1916).

O. gigas, Mutante aus *O. Lamarckiana*. Selbstbefruchtete Samen von de Vries (1910) lieferten 1914 die Generation I in 50 und wieder 1915 in 20 weißnervigen Individuen.

O. gigantea Heribert-Nilsson¹⁾, Mutante aus *O. Lamarckiana*, Linie 22 A. Selbstbefruchtete Samen einer zweijährigen Pflanze gaben 1914 17 Individuen, davon 15 rotnervig und 2 weißnervig. Ein Rotnerv blühte erst 1915, I rotnervig Nr. 15.

O. nanella, Mutante aus *O. Lamarckiana*. Samen von de Vries gaben 1914 die Generation I in 70 gleichförmigen Individuen, ebenso 1915 in 30 Exemplaren.

O. (Lamarckiana weißnervig $\times$ *biennis*) von Heribert-Nilsson. A. Samen einer kleinblütigen F₂-Pflanze 56/8. Unter 15 blühenden Individuen der F₃ waren 1914 14 Rotnerven und 1 Weißnerv; 1915

¹⁾ Heribert-Nilsson 1915 S. 54; 1912 S. 132 als „Kombination 7“ bezeichnet. 22 A ist eine Schwesterpflanze der Linie 22, 1912 S. 168 u. f.

blühte ein zweijähriges rotnerviges Individuum, F₃ Nr. 16. — B. Samen einer kleinblütigen F₃-Pflanze 50/25; 1914 blühten 25 rotnervige Pflanzen der F₄.

Die Überwachung der Kulturen ist durch meinen zeitweiligen Dienst im Heere mehrfach gestört worden. In den Sommern 1914 und 1916 konnte die Auszählung der entwickelten Pflanzen, im Frühjahr 1916 die Wartung der Keimlinge in den Töpfen und nach der Auspflanzung im Garten nicht so sorgfältig ausgeführt werden, wie es erwünscht gewesen wäre. Auch die Abfassung des Manuskripts ist unter recht erschwerenden Umständen zustande gekommen, woraus sich vor allem die wenig eingehende Behandlung der Literatur erklärt. Eine auch nur annähernd erschöpfende Besprechung der einschlägigen Literatur war übrigens von vornherein nicht beabsichtigt. Es sollen Versuche, Experimente mitgeteilt werden, die das Önotherenproblem auf eine neue Grundlage stellen. Bestätigungen aus den Ergebnissen anderer Züchter sind zur weiteren Sicherung meiner Schlüsse selten nötig, abgesehen natürlich von dem kaum auszuschöpfenden Versuchsmaterial von de Vries. Und ein immer wiederholter Hinweis darauf, daß sehr vieles, was über *Oenothera* geschrieben worden ist, in der Deutung der Erscheinungen weit vom Ziel trifft, wäre ein unfruchtbares Unternehmen.

Herrn Geheimrat v. Goebel bin ich für die freigebige Überlassung von Freiland im botanischen Garten in Nymphenburg zu großem Dank verpflichtet, desgleichen Herrn Inspektor Holfelder für vielfache Unterstützung bei der Gartenarbeit.

II. Das Verfahren bei der Aufzucht.

Die Behandlung, die ich dem Züchtungsmaterial zuteil werden lasse, ist folgende. Die Samen werden in kleinen Esmarchschalen auf dauernd feucht gehaltenem Filtrierpapier ausgelegt und die Schalen, im Thermostaten oder in der Nähe des Heizkörpers, so lange bei 30—35° gehalten, bis nach dem Auflaufen einer Anzahl Samen die Keimung zum Stillstand kommt. Dann werden die Schalen für einen oder zwei Tage in einen Raum mit 10—15° gestellt, und hierauf geht nach der Zurückbringung in die höhere Temperatur die Keimung wieder einen oder mehrere Tage lang fort. Die Behandlung mit wechselnder Temperatur wird etwa zwei Monate lang fortgesetzt, doch ist die Keimung

gewöhnlich nach etwa vier Wochen beendet¹⁾. Das Auslegen der Samen geschieht, wenn die Pflanzen einjährig erzogen werden sollen, im Februar oder schon im Januar.

Die gekeimten Samen werden, sobald die Keimwurzel die ersten Wurzelhaare entwickelt hat, mit einer Pinzette aus den Schalen genommen und in große flache Töpfe mit gesiebter Erde pikiert; die Zahl der gekeimten Samen wird jeweils vor dem Pikieren gebucht. Läßt man die Keimlinge länger auf dem Papier, so wird die Samenschale oft von den Kotyledonen abgestreift, und der leere Balg kann dann leicht als tauber Same gezählt werden. Außerdem klebt sich die Wurzel auch bald fest an das Papier an oder bohrt sich gar in das Papier ein, so daß sie beim Abnehmen des Keimlings leicht beschädigt wird.

Neben jeden Samen, und zwar immer auf dieselbe Seite, wird beim Auspikieren ein kleines Holzstäbchen gesteckt, etwa 4 cm lang, 1 mm dick (Fig. 1). Mit dem Stäbchen wird vorher das Loch für die Wurzel gebohrt, wenn sie schon beträchtlichere Länge hat. Die Testa wird im allgemeinen nicht mit Erde bedeckt. Beim Begießen wird aber oft ein Same mit Erde zugeschüttet, und wenn ein schwächerer Keimling sich nicht durch die Erddecke herauszuarbeiten vermag, kann er oft dadurch gerettet werden, daß man neben dem Stäbchen an der Stelle, wo er versteckt sein muß, sorgfältig nachgräbt und die Kotyledonen freilegt. Dieses Nachgraben wird zu einer Zeit vorgenommen, wenn neben der Mehrzahl der Stäbchen die Keimblätter der gleichzeitig gepflanzten Sämlinge über der Erde erschienen sind. Ist ein Same nicht mehr zu finden oder wird er tot ausgegraben, so wird das Stäbchen schief eingesteckt, als Zeichen dafür, daß der Keimling überhaupt nicht über der Erde erschienen ist. Wenn ein Sämling nachträglich abstirbt, so ist das später in den Töpfen daran zu erkennen, daß ein aufrechtes Stäbchen ohne Pflanze dasteht. Sobald die Keimpflanzen mehrere Blätter gebildet haben, werden sie ebenso wie die leeren Stäbchen gezählt und alle Stäbchen entfernt. Nur schwächliche Pflanzen, bei denen das Eingehen noch zu befürchten ist, oder solche, die wegen irgendwelcher Merkmale öfter kontrolliert werden sollen, werden durch ein längeres Stäbchen deutlich gemacht, gelegentlich auch umgepflanzt.

¹⁾ De Vries empfiehlt als ein sehr rasch und sicher wirkendes Mittel zur Beschleunigung der Keimung das Einpressen von Wasser in die Samen bei 6–8 Atmosphären Druck für die Dauer von 2–3 Tagen (1915a, S. 190; 1915b). Vergl. auch Davis 1915a.

Die Sämlinge werden gleich in solcher Entfernung pikiert, daß sie vor dem Auspflanzen in den Garten nicht umpikiert zu werden brauchen. Nur solche Individuen, die zwischen den Nachbarn zurückbleiben, werden umgepflanzt, damit sie nicht durch Beschattung geschädigt werden. Mitunter genügt es, von den kräftigeren Pflanzen die Blätter abzubrechen, die die schwächeren Sämlinge bedecken. Die Töpfe stehen in einem Gewächshaus bei etwa 15°.

Fig. 1. Mehrere Wochen alte Keimpflanzen der F_1 der Kreuzung *O. suaveolens* $\times$ *biennis*, jeder Keimling noch mit dem Holzstäbchen markiert. Die Schale enthielt die zuerst gekeimten Pflanzen; 21 Keimlinge sind groß und grün, *redempta* (= *biennis*), 16 sind schwach und gelb, *flava*.

Im April oder Mai pflanze ich die Sämlinge selber im Garten aus, die weiter entwickelten früher, die zurückgebliebenen später. Außer der *Oenothera gigas* kommen alle bis jetzt kultivierten Formen bei dieser Behandlung im ersten Jahr so zeitig zum Blühen, daß sie gut ausgereifte Früchte liefern. Auch auf den Beeten werden schwachwüchsige Individuen vor der Überwucherung durch kräftigere Nachbarn so gut wie möglich geschützt.

Die Zahl der Keimlinge, die nicht einmal die Kotyledonen über der Erde entfalten, ist sehr gering, am größten noch bei schlecht ausgereiften Spätrüchten, wie sie 1915 nach später Bestäubung mehrfach geerntet wurden. Es scheint also sicher, daß es keine Typen oder Klassen von Samen gibt, die zunächst wohl zu keimen vermögen, aber vor der Entfaltung der Keimblätter regelmäßig zugrunde gehen. Wenn ein gekeimter Same ausbleibt, so wird das auf zufälliger Schädigung beruhen. Dagegen sind Sämlingstypen, die mit winzigen weißen oder gelben Kotyledonen bald nach deren Entfaltung absterben, wohl vorhanden, z. B. bei der Kreuzung *Lamarckiana* $\times$ *muricata*.

Die nach Beendigung der Keimung in den Schalen zurückgebliebenen Samen werden zu gelegener Zeit mit einer Skalpelnadel geöffnet und auf das Vorhandensein oder Fehlen eines gut ausgebildeten Embryo untersucht. Es hat sich ergeben, daß die allermeisten nicht gekeimten Samen taub sind, keinen mit unbewaffnetem Auge sichtbaren Embryo enthalten. Es fehlen also auch solche durch zahlreiche Individuen dargestellte Samentypen, deren Embryo vollkommen entwickelt, aber nicht keimfähig wäre; wenn einzelne Samen mit voll ausgebildetem Embryo, wie es oft vorkommt, nicht zur Keimung zu bringen sind, so ist nicht zu entscheiden, ob es sich um nicht keimfähige Biotypen oder um zufällig gestörte Individuen handelt. Und es ist deshalb erlaubt, bei der Auszählung größerer Samenmengen, die dem umständlichen Keimverfahren nicht gut unterworfen werden können, jeden mit voll ausgebildetem Embryo ausgestatteten Samen als keimfähig anzusprechen.

In der Tabelle I sind einige Beispiele der Keimung aus dem Frühjahr 1915 zusammengestellt. Daß im folgenden Jahr die Keimprozentage der keimhaltigen Samen gewöhnlich nicht ungünstiger ausfielen, ist aus den Einzelbeschreibungen der Versuche zu entnehmen. Schlecht keimte 1915 nur der Same von *O. biennis* $\times$ *muricata*; neben 108 gekeimten Samen blieben 59 ungekeimt, und davon hatten noch 39 einen Embryo, nur 20 waren taub. Noch schlechter keimte 1916 der Same von *O. Lamarckiana* $\times$ *muricata*.

Daß wenn möglich alle keimhaltigen Samen einer herausgegriffenen Probe mit allen Mitteln zur Keimung gezwungen werden müssen und der Keimversuch nicht vorzeitig abgebrochen werden darf, ist schon des öfteren ausgesprochen worden. Es ist ja bekannt, daß unter den Nachkeimern Abweicher verhältnismäßig häufig sind, und auch bei meinen Kulturen habe ich öfter die Erfahrung gemacht, daß die zuletzt gekeimten Samen „Mutanten“ lieferten. Wo mehrere Typen in einer

Tabelle I.

	Gekeimte Samen	Nicht gekeimte Samen	Nicht gekeimt, aber keimhaltig
<i>O. biennis</i>	190	36	1
<i>O. biennis</i> × <i>Lamarckiana</i> weißnervig . .	132	60	5
<i>O. biennis</i> × <i>suaveolens</i>	171	26	0
<i>O. (biennis</i> × <i>Lamarckiana)</i> <i>laeta</i> rot- nervig F_1	241	84	1
<i>O. (biennis</i> × <i>Lamarckiana)</i> <i>velutina</i> weiß- nervig F_1	72	171	2
<i>O. biennis</i> × (<i>biennis</i> × <i>Lamarckiana</i>) <i>laeta</i> weißnervig	134	84	0
<i>O. biennis</i> × (<i>biennis</i> × <i>Lamarckiana</i>) <i>velutina</i> rotnervig	119	42	1
<i>O. biennis</i> × (<i>Lamarck.</i> × <i>biennis</i>) <i>fallax</i> F_3	142	63	2
<i>O. (biennis</i> × <i>muricata</i>) × <i>biennis</i> . . .	69	9	2
<i>O. Lamarckiana</i> Heribert-Nilsson rot- nervig	95	172	0
<i>O. Lamarckiana</i> Heribert-Nilsson weiß- nervig × <i>biennis</i>	166	119	0
<i>O. Lamarckiana</i> Heribert-Nilsson weiß- nervig × <i>muricata</i>	51	5	2
<i>O. Lamarckiana</i> Heribert-Nilsson weiß- nervig × <i>suaveolens</i>	317	6	2
<i>O. rubrinervis</i>	167	81	2
<i>O. rubrinervis</i> × <i>biennis</i>	208	10	0
<i>O. suaveolens</i>	109	166	0
<i>O. suaveolens</i> × <i>biennis</i>	134	30	0
<i>O. suaveolens</i> × <i>Lamarckiana</i>	290	31	3

Generation vorkommen, kann das Zahlenverhältnis zwischen den Typen bei den zuerst keimenden Samen ein anderes sein als bei den spät keimenden. Das war besonders auffällig bei der F_1 der Kreuzung *O. suaveolens* × *biennis*. Hier enthielt die erste Keimschale 21 grüne und 16 gelbe Keimlinge, 1 gekeimter Same blieb aus (vergl. Fig. 1); die zweite Schale enthielt 2 grüne und 40 gelbe Keimlinge; die dritte Schale enthielt 3 grüne und 37 gelbe Keimlinge, 3 gekeimte Samen blieben aus (vergl. Fig. 16, S. 171); in der vierten Schale waren nur gelbe Keimpflanzen, 7 an der Zahl. Man sieht, wie hier das Zahlenverhältnis zwischen dem grünen und dem gelben Typus gefälscht werden

könnte, wenn man nur die Keimung eines kleinen Teils der Samen abwarten würde.

III. Die Beschaffenheit der Samen.

In einer früheren Mitteilung (1914) habe ich ausgeführt, daß die Vererbungserscheinungen der Önotheren in gewissen Fällen mit den Mendelschen Regeln einigermaßen in Einklang gebracht werden können, wenn man die besonders bei *O. Lamarckiana* seit lange bekannten tauben Samen als Repräsentanten gewisser lebensunfähiger zygotischer Kombinationen ansieht. Zur Prüfung der Hypothese war es vor allem nötig über die Konstanz des Zahlenverhältnisses zwischen gesunden und tauben Samen Erfahrungen zu sammeln. Die Untersuchung eines umfangreichen Samenmaterials hat nun ergeben, daß die sichere Trennung von gesunden und tauben Samen meistens viel schwieriger ist als es nach den ersten Proben den Anschein hatte. Die Musterung und Auszählung der Samen geschah auf weißen Porzellantellern, von denen auch die kleinsten Samenanlagen sich noch gut abheben.

In den Früchten sämtlicher untersuchten Materialien finden sich mindestens dreierlei Samentypen: erstens ansehnliche gesunde Samen mit harter Testa und vollentwickeltem Embryo, zweitens ansehnliche Samen mit harter Testa und winzigem abgestorbenem Embryo, drittens unentwickelte vertrocknete Samenanlagen, die ein feines bräunliches Pulver darstellen. Die Entscheidung, ob ein Same der ersten Kategorie zuzuteilen ist oder nicht, ist selten schwierig; nur ausnahmsweise kann man bei der Auszählung reifer Früchte zweifelhaft sein, ob ein Embryo, der beträchtlich kleiner ist als die normalen gesunden, aber auch größer als die knopfförmigen Embryorudimente der größeren tauben Samen, als gesund und keimfähig angesprochen werden soll. Dagegen ist es gewöhnlich schwer und häufig unmöglich, eine Grenze zwischen tauben Samen und ganz unentwickelten Samenanlagen zu finden¹⁾. Die größten tauben Samen sind oft so groß und prall, wie die größten gesunden, äußerlich von diesen in keiner Weise zu unterscheiden; nur die Testa erweist sich beim Anstechen mit der Nadel oft etwas weniger sklerosiert, was sich bei solchen Samen am deutlichsten fühlbar macht, die einer frisch abgepflückten Frucht entnommen und noch nicht ausgetrocknet

¹⁾ Dieselbe Erfahrung scheint Davis gemacht zu haben; vergl. 1915b, S. 13 des Sonderabdrucks. — Die Photographie eines Sortiments tauber Samen von allen Größen bei Davis 1916a, S. 224.

sind. Solche großen Samen enthalten immer einen vielzelligen, mitunter mit bloßem Auge eben wahrnehmbaren Embryo. In sehr kleinen Samen mit noch gut entwickelter Testa ist in vorgerückterem Alter vom Embryo und vom Endosperm auch an Mikrotomschnitten oft keine Spur zu finden; der in seinen inneren Schichten zerstörte Nucellus umschließt einen leeren Hohlraum (vergl. 1914, S. 134), daß aber Befruchtung stattgefunden hat, zeigt häufig der in der Nucellusspitze erhaltene, an der Höhlung endigende Pollenschlauch an. Bei *O. Lamarckiana* sind nach Selbstbestäubung in solchen kleinen, schon ziemlich alten Samen einzellige Embryonen nebst 2—4 Endospermkernen gefunden worden. Daß so winzige Gebilde bei der Gewebeauflösung, die im Nucellus unter allen Umständen eintritt, vollständig verschwinden, ist nicht erstaunlich. Nicht selten werden die kleinen Samen mit ihrer schwach sklerosierten Testa von den benachbarten stärker wachsenden Samen flach zusammengepreßt, so daß die Nucellushöhle verschwindet, aber der Pollenschlauch ist auch hier noch lange zu sehen. In anderen Fällen — das ist besonders bei der Kreuzung *O. muricata*-Venedig $\times$ *biennis* beobachtet worden — greifen die Auflösungsvorgänge so weit um sich, daß auch die Nucellusspitze mit dem Pollenschlauch zerstört wird. Die allerkleinsten Samen erscheinen in eben ausgereiften, an der Spitze sich öffnenden Früchten als flache, weißliche, weiche Gebilde, die beim Austrocknen sich schwach bräunen. Und von solchen, nach zwei Dimensionen oft noch ganz ansehnlichen, bis 1 mm und darüber messenden Samenrudimenten finden sich nun häufig schrittweise Übergänge bis zu den ganz unentwickelten Samenanlagen hinunter. Noch in kaum vergrößerten Samenanlagen, die schon beträchtliches Alter hatten, sind Pollenschläuche gefunden worden; so bei der Kreuzung *O. Lamarckiana* $\times$ *gigas*, wo die Schläuche durch ihre Dicke sich besonders bemerkbar machen. — Auf Anzeichen apogamer Samenentwicklung bin ich nicht gestoßen, so wenig wie Heribert-Nilsson. (1915, S. 99).

Wir können also sagen: jede Samenanlage, die sich von den zweifellos unentwickelten durch ihre Größe deutlich abhebt, hat als befruchtet, als tauber Same zu gelten¹⁾. Im Einzelfall ist die Identifizierung der allerkleinsten Samen aus reifen Früchten so gut wie unmöglich, sogar auf mikroskopischem Weg, weil der Pollenschlauch zerstört werden kann. Höchstens in einem gewissen mittleren Alter wird sich an Mikrotomschnitten durch ganze Früchte ermitteln lassen, wie

¹⁾ Das hat schon Davis (1915 b, S. 13 des Sonderabdrucks) vermutet.

groß die Zahl der zwar befruchteten, aber sich kaum weiter entwickelnden Samenanlagen ist. Die Korrelation zwischen dem Wachstum des Embryo und der Ausbildung der Testa ist deutlich; je weiter der Embryo heranwächst, desto vollkommener entwickelt sich auch die Testa, und schon bei sehr kleinen kugeligen Embryonen wird die Testa fast so wie in gesunden Samen ausgebildet (z. B. bei *O. suaveolens*, *O. [biennis × muricata]*, *O. [biennis × Lamarckiana] velutina*). Wo die Integumente der Samenanlage kaum zu wachsen sich anschicken, kommt auch der Embryo über den einzelligen Zustand nicht hinaus, und die allerwinzigsten, schwer aufzufindenden Samen enthalten deshalb gerade die am allerstärksten gestörten Embryonen (beobachtet z. B. bei *O. Lamarckiana*, *biennis*).

Außer den befruchteten Samenanlagen, die sich mehr oder weniger weit entwickeln, kommen besonders in schwach bestäubten Früchten natürlich auch unbefruchtete vor, die ohne jede Vergrößerung vertrocknen und in der reifen Frucht, wie erwähnt, als feines bräunliches oder weißliches Pulver erhalten sind. Bei *O. Lamarckiana* handelt es sich dabei nach Geerts (1909, S. 177) nicht nur um solche Samenanlagen, die zufällig unbefruchtet bleiben, vielmehr soll etwa die Hälfte der Samenanlagen von vornherein steril, befruchtungsunfähig, mit rudimentären Megasporen ausgestattet sein und von Pollenschläuchen überhaupt nicht heimgesucht werden. Nach meinen eigenen zytologischen Beobachtungen besitzt auch die Rasse von Heribert-Nilsson zahlreiche Samenanlagen mit rudimentärem Embryosack. An einigen großen reifen Früchten dieser Rasse hat die sorgfältige Auszählung ergeben, daß die allerkleinsten Samenanlagen zahlreicher waren als die deutlich vergrößerten mit den eigentlichen Samen zusammen:

	Frucht		
	a ganz	b ganz	c halb
Pulver	527	430	242
Samen	263	290	179
Summe	790	720	421

Unter den ganz kleinen Ovula, in dem Pulver, können also noch immer befruchtete Stücke verborgen sein, die sich kaum vergrößert

haben; im Maximum könnte ja nach den Angaben von Geerts die Hälfte sämtlicher Samenanlagen befruchtet werden. Natürlich wird aber der Zufall auch bei der reichlichsten Bestäubung manche befruchtungsfähige Samenanlage von der Befruchtung ausschließen. Wo größere Mengen von zweifellos unbefruchteten Samenanlagen vorkommen, wie regelmäßig im unteren Teil der von *muricata*-Pollen befruchteten Kapseln von *O. Lamarckiana*, sind sämtliche Ovula der betreffenden Fruchtgegend vollkommen gleich in der Größe. Die befruchtungsfähigen Samenanlagen entwickeln sich also, wenn die Befruchtung ausbleibt, nicht weiter als die von vornherein zur Sterilität bestimmten Ovula. Auch diese Beobachtung spricht neben den natürlich nur in verhältnismäßig geringer Zahl vorgenommenen mikroskopischen Prüfungen dafür, daß jede vergrößerte Samenanlage befruchtet ist.

Bei anderen Arten ist die relative Menge des Pulvers in samenreichen Früchten meist geringer. Bei *O. muricata* waren in einer halben Frucht (in zwei Fächern von vieren) enthalten: 70 ganz kleine Samenanlagen, 32 deutlich vergrößerte, also Samenrudimente, und 151 große Samen; zusammen 70 ganz kleine auf 183 sicher befruchtete Samenanlagen. Das stimmt mit den Erfahrungen von Geerts überein, der etwa 25% sterile Ovula fand. Noch weniger untaugliche Samenanlagen scheint bei Geerts *O. biennis* gehabt zu haben, denn er sagt, daß sich der Prozentsatz nicht genau bestimmen ließ (S. 181, 183). Bei meinem Material ist die Menge des Pulvers größer als bei *O. muricata*, allerdings ist es teilweise ziemlich grob, so daß die Abtrennung von den Samen nicht sicher durchzuführen ist. Ich fand in einer halben Frucht 162 sehr kleine Samenanlagen auf 149 Samen, in einer zweiten 145 sehr kleine auf 172 Samen; die Ovula im empfängnisreifen Fruchtknoten habe ich noch nicht untersucht. Bei *O. rubrinervis* waren die Zahlen für je eine Hälfte von sechs Früchten:

	Frucht					
	a	b	c	d	e	f
Klein	116	169	140	123	184	202
Samen	190	124	156	170	181	142
Summe	306	293	296	293	365	344

Bei *O. suaveolens* in drei ganzen Früchten:

	Frucht		
	a	b	c
Klein	160	175	173
Samen	463	434	464
Summe	623	609	637

O. rubrinervis dürfte danach höchstens 38% sterile Samenanlagen besitzen (116 von 306), bei *O. suaveolens* dürfte etwa ein Viertel der Ovula steril sein.

Bevor die Beschaffenheit der Ovula in unbefruchteten Blüten zytologisch festgestellt ist, läßt sich nicht sagen, ob ein Teil der Samenanlagen notwendig unbefruchtet bleiben muß. Und auch dann, wenn die Häufigkeit der untauglichen Samenanlagen für eine Form ermittelt ist, wird es meistens unmöglich sein mit Sicherheit anzugeben, wie viele Samenanlagen in einer gegebenen Frucht befruchtet worden sind, weil einerseits eine Befruchtung sämtlicher tauglichen Ovula wohl selten erfolgt, andererseits in dem „Pulver“ noch befruchtete, sehr früh gehemmte Samenanlagen vorkommen können.

In der folgenden Tabelle II sind die Ergebnisse der Zählungen zusammengestellt. Die Abtrennung der „sehr kleinen“ Samen von dem Pulver ist so sorgfältig wie möglich vorgenommen worden, doch waren Willkürlichkeiten oft ganz unvermeidlich. Wenn möglich wurden für die Auszählung geschlossene Früchte verwendet. Bei großer Samenzahl wurden meist nicht sämtliche Samen der ganzen Frucht untersucht, sondern nur die in zwei von den vier Fruchtfächern enthaltenen Samen. Daß die vier Fruchtfächer sich in der genotypischen Beschaffenheit der Samen voneinander unterscheiden können, dürfte ausgeschlossen sein; wohl aber könnte der obere Teil jedes Fruchtfachs andere Samenklassen beherbergen als der untere (vergl. unten S. 151). Aus einer größeren Samenmenge einen Teil für die Untersuchung abzutrennen ist bedenklich, weil leicht eine Sortierung der Samen nach dem Gewicht oder nach der Größe eintreten kann, sobald die Samen aus der Frucht herausgenommen sind. Die Zahlen der „losen Samen“ der Tabelle sind also am wenigsten zuverlässig.

In allen Fällen, die nicht als Kreuzungen gekennzeichnet sind, handelt es sich natürlich um kontrollierte Selbstbefruchtung.

Tabelle II.

Material	Frucht	Tauben Samen			Gesunde Samen	Gesunde Samen in %
		sehr klein	größer	zusammen		
<i>biennis</i> I 1, zweijährig	a) ganz	15	44	59	204	77
	b) 1. Hälfte	11	42	53	74	58
	b) 2. Hälfte	10	41	51	75	60
	c) ganz	65	34	99	123	55
II 1, einjährig	a) fast ganz	29	30	59	105	64
	b) ganz	30	47	77	134	64
	c) nicht ganz	15	19	34	79	70
II 51, zweijährig	a) groß, halb	25	23	48	101	68
	b) groß, halb	24	36	60	112	65
<i>biennis</i> II 51 $\times$ <i>Lamarckiana</i> Her.-Nilss. weißnervig A II 1	a) mittelgroß, halb	15	23	38	64	63
	b) kleiner, halb	25	14	39	65	63
<i>biennis</i> I 1 $\times$ <i>muricata</i> II <i>biennis</i> II 51 $\times$ <i>muricata</i> III 31	mittelgroß, halb	5	8	13	53	80
	a) mittelgroß, halb	5	4	9	46	84
	b) mittelgroß, mehr als die Hälfte	15	13	28	70	71
<i>biennis</i> II 52 $\times$ <i>rubrinervis</i> II 26	mittelgroß, etwa $\frac{2}{3}$	30	21	51	84	62
<i>biennis</i> I 1 $\times$ <i>suaveolens</i> I 5	mittelgroß, mehr als die Hälfte	?	11	—	55	83
<i>biennis</i> II 51 $\times$ <i>suaveolens</i> II 101	a) ziemlich groß, halb	15	8	23	82	80
	b) ziemlich groß, mehr als die Hälfte	24	12	36	101	74
<i>biennis</i> II 51 $\times$ (<i>biennis</i> I 1 $\times$ <i>Lam.</i> A I 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 18	a) nicht groß, halb	23	7	30	48	62
	b) groß, etwa $\frac{2}{3}$	22	35	57	125	69
<i>biennis</i> I 1 $\times$ (<i>bien.</i> $\times$ <i>Lam.</i> X) <i>laeta</i> weißn. F ₁ Nr. 6	a) klein, ganz	?	26	—	45	63
	b) 218 lose Samen	?	84	—	134	61
<i>biennis</i> I 1 $\times$ (<i>bien.</i> $\times$ <i>Lam.</i> X) <i>velutina</i> rotn. F ₁ Nr. 1	mittelgroß, ganz	50	22	72	56	43
<i>biennis</i> I 1 $\times$ (<i>Lam.</i> $\times$ <i>bien.</i>) <i>fallax</i> H.-N. F ₃ Nr. 1	klein, ganz	38	34	72	51	41
(<i>bien.</i> I 1 $\times$ <i>Lam.</i> H.-N. B I rotn. 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 1	mittelgroß, nicht ganz vollständig	8	135	143	50	26
(<i>bien.</i> I 1 $\times$ <i>Lam.</i> H.-N. A I 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 18, zweijährig	a) groß, halb	38	56	94	33	26
	b) groß, halb	28	58	86	32	27

Zu Tabelle II (Fortsetzung von S. 135).

Material	Frucht	Tauben Samen			Gesunde Samen	Gesunde Samen in %
		sehr klein	größer	zusammen		
(bien. I 1 $\times$ Lam. B I rotn. 1) <i>fallax</i> F ₂ , rotnervig, kleinblütig, aus F ₁ Nr. 1	a) groß, etwas mehr als die Hälfte	43	134	177	46	21
	b) ziemlich groß, etwas mehr als die Hälfte	40	111	151	53	26
(bien. I 1 $\times$ Lam. B I rotn. 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 1 $\times$ bien.	nicht vollständig	14	41	55	62	53
(bien. I 1 $\times$ Lam. A I 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 18 $\times$ bien. II 51	a) mittelgroß, halb	6	20	26	53	68
	b) ziemlich groß, halb	18	53	71	59	45
(bien. I 1 $\times$ Lam. A I 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 18 $\times$ (Lam. A I 1 $\times$ bien. I 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 1	mittelgroß, halb	19	65	84	20	19
(bien. $\times$ Lam. X) <i>laeta</i> weißnervig F ₁ Nr. 6	etwa halb	10	48	58	59	51
(bien. $\times$ Lam. X) <i>laeta</i> weißnervig F ₁ Nr. 1	a) etwa halb	9	50	59	38	39
	b) etwa halb	8	47	55	51	48
(bien. $\times$ Lam. X) <i>laeta</i> weißnervig F ₁ Nr. 3 $\times$ bien.	groß, etwa halb	29	52	81	68	46
(bien. $\times$ Lam. X) <i>laeta</i> weißn. F ₁ Nr. 6 $\times$ Lam. Vries 12	a) etwa halb	9	9	18	25	58
	b) lose Samen	7	52	59	81	58
(bien. $\times$ Lam. X) <i>laeta</i> weißn. F ₁ Nr. 1 $\times$ (bien. $\times$ Lam. X) <i>velutina</i> weißn. F ₁ Nr. 2	a) halb	4	17	22	65	75
	b) halb	6	23	29	62	68
(bien. $\times$ Lam. X) <i>laeta</i> rotn. F ₁ Nr. 3	a) fast ganz	?	91	—	98	52
	b) fast ganz	?	89	—	113	56
(bien. $\times$ Lam. X) <i>laeta</i> rotn. F ₂ aus F ₁ Nr. 3	groß, halb	23	53	76	50	40
[(bien. $\times$ Lam. X) <i>laeta</i> weißn. F ₁ Nr. 3 $\times$ bien.] F ₁ = bien.	mittelgroß, halb	10	13	23	57	71

Zu Tabelle II (Fortsetzung von S. 136).

Material	Frucht	Tauben Samen			Ge-sunde Samen	Ge-sunde Samen in %
		sehr klein	größer	zu-sammen		
(bien. × Lam. X) <i>velutina</i> weißnervig F ₁ Nr. 1	a) halb	10	191	201	116	37
	b) halb	3	84	87	32	27
	c) halb	3	87	90	34	28
	d) halb	12	92	104	32	24
	e) halb	15	113	128	41	24
	f) etwas mehr als halb	8	89	97	34	25
	g) halb	9	111	120	39	25
	h) groß, ganz	10	110	120	37	24
(bien. × Lam. X) <i>velutina</i> rotnervig F ₁ Nr. 1	a) 1. Hälfte	13	115	128	50	28
	2. Hälfte	18	112	130	49	
	b) 1. Hälfte	38	84	122	24	18
	2. Hälfte	51	75	126	20	
	c) halb	50	84	134	46	26
(bien. × Lam. X) <i>velutina</i> rotnervig F ₁ Nr. 2	mittelgroß, halb	16	88	104	20	16
(bien. II 1 × Lam. H.-N. A I 31) <i>velutina</i> weißn. F ₁ Nr. 1	a) groß, halb	0	87	87	36	30
	b) mittelgroß, halb	4	75	79	24	23
	c) klein, ganz	1	44	45	9	17
	d) klein, ganz	0	34	34	7	17
(bien. I 1 × Lam. rotn. H.-N. B I 1) <i>velutina</i> weißn. F ₁ Nr. 1	a) groß, ganz	2	197	199	84	29
	b) groß, fast ganz	?	187	—	81	30
(bien. × Lam. X) <i>velutina</i> rotn. F ₁ Nr. 1 × bien.	a) klein, ganz	32	68	100	16	14
	b) klein, ganz	28	58	96	15	14
(bien. × Lam. X) <i>velutina</i> weißn. F ₁ Nr. 1 × (bien. × Lam. X) <i>lacta</i> weißn. F ₁ Nr. 2	a) etwa halb	6	1	7	68	91
	b) etwa halb	6	4	10	73	88
(bien. × Lam. X) <i>velutina</i> weißn. F ₂ aus F ₁ Nr. 3	ziemlich groß, halb	3	88	91	42	32
(bien. × mur.) F ₁ Nr. 13	a) klein, ganz	5	12	17	18	51
	b) klein, fast ganz	6	23	29	16	37
(bien. × mur.) F ₁ Nr. 13 × bien. II 51	a) ziemlich groß, halb	6	4	10	46	82
	b) wie a)	8	4	12	51	81
[(bien. × mur.) Vries F ₆ × bien. I 1] F ₁ Nr. 1 (= bien.)	a) ganz	36	54	90	122	74
	b) groß, halb	38	12	50	88	64

Zu Tabelle II (Fortsetzung von S. 137).

Material	Frucht	Tauben Samen			Ge-sunde Samen	Ge-sunde Samen in %
		sehr klein	größer	zu-sammen		
(<i>bien.</i> I 1 $\times$ <i>suaveolens</i> I 5) <i>suavis</i> F ₁ Nr. 107	groß, halb	13	98	111	63	33
ebenso Nr. 1	ganz	12	105	117	66	36
(<i>bien.</i> I 1 $\times$ <i>suaveolens</i> I 5) <i>suavis</i> F ₁ Nr. 107 $\times$ (<i>suaveol.</i> $\times$ <i>bien.</i>) <i>redempta</i> F ₁ Nr. 18, zweijährig	groß, etwa $\frac{1}{3}$	10	12	22	83	80
(<i>bien.</i> I 1 $\times$ <i>suaveolens</i> I 5) <i>flava</i> F ₁ Nr. 2	halb	17	45	62	98	61
<i>Lamarckiana</i> de Vries I 2	ziemlich groß, halb	12	87	99	69	41
<i>Lamarckiana</i> Vries I 1 $\times$ <i>biennis</i> I 1	nicht groß, etwa $\frac{2}{3}$	4	17	21	80	79
<i>Lam.</i> Vries I 2 $\times$ (<i>bien.</i> $\times$ <i>Lam.</i> X) <i>laeta</i> weißn. F ₁ Nr. 6	126 lose Samen	?	34	—	92	73
<i>Lamarckiana</i> Her.-Nilsson weißnervig, A I 1, einjährig A I 3, einjährig A I 31, zweijährig A II 1, einjährig A II 2, einjährig	a) halb	24	82	106	53	33
	b) klein halb	5	69	74	40	35
	c) halb	?	69	—	66	49
	d) ganz	3	123	126	61	33
	a) ziemlich groß, ganz	?	79	—	73	48
	b) halb	?	53	—	41	44
	c) klein, halb	?	39	—	25	40
	d) klein, ganz	5	51	56	32	36
	a) ganz	78	108	186	78	30
	b) ganz	39	103	142	118	45
	a) sehr groß, halb	5	75	80	75	48
	b) sehr groß, halb	8	87	95	79	45
	c) ziemlich groß, halb	6	63	69	47	40
	sehr groß, halb	4	79	83	67	45
	a) nicht groß, halb	7	68	75	22	23
	b) groß, halb	20	96	116	42	27
<i>Lamarckiana</i> Her.-Nilsson A I 1 $\times$ <i>biennis</i> I 1	a)	—	73	—	77	51
	b)	—	31	—	32	51
	c)	—	43	—	36	46
	d)	—	74	—	92	55

Zu Tabelle II (Fortsetzung von S. 138).

Material	Frucht	Tauben Samen			Gesunde Samen	Gesunde Samen in %
		sehr klein	größer	zusammen		
<i>Lamarckiana</i> Her.-Nilsson	a) ganz	25	98	123	126	51
A I 31 $\times$ <i>biennis</i> II 1	b) ganz	1	83	84	107	55
A II 1 $\times$ <i>biennis</i> II 51	a) sehr groß, halb	4	56	60	67	52
	b) mittelgroß, halb	8	17	25	27	52
A I 3 $\times$ <i>muricata</i> II	ganz	—	3	—	51	96
A I 31 $\times$ <i>muricata</i> III	ganz, klein	—	1	—	44	98
C II weißn. 1 $\times$ <i>muricata</i> III	ganz, größer	—	5	—	94	94
A II 1 $\times$ <i>muricata</i> III 31	verhältnismäßig groß, halb	3	3	6	64	91
A I 2 $\times$ <i>suaveolens</i> I 5	a) groß, 53 Samen untersucht von 256	3	1	4	49	93
	b) 323 lose Samen	—	4	—	319	99
A II 1 $\times$ <i>suaveolens</i> II 101	sehr groß, halb	2	9	11	121	92
A II 2 $\times$ <i>suaveolens</i> II 103	sehr groß, halb	2	4	6	124	95
A I 31 $\times$ <i>gigantea</i> Her.-Nilss. rotn. I 15	a) klein, ganz	?	9	—	14	61
	b) klein, ganz	0	29	29	19	40
	c) größer, ganz	?	43	—	33	43
	d) größer, ganz	5	51	56	51	48
A II 1 $\times$ (<i>bien.</i> II 1 $\times$ <i>Lam.</i> Her.-Nilss. A I 31) <i>laeta</i> 1	ziemlich klein, halb	6	27	33	38	53
A I 2 $\times$ (<i>bien.</i> $\times$ <i>Lam.</i> X) <i>velutina</i> weißnervig 2	a) groß, halb	2	73	75	53	41
	b) 140 lose Samen	—	91	—	49	35
(<i>Lamarckiana</i> Her.-Nilsson A I 1 $\times$ <i>biennis</i> I 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 1	a) groß, halb	28	49	77	46	38
	b) groß, halb	27	46	73	38	34
	c) groß, halb	36	62	98	41	30
	d) groß, halb	25	65	90	31	26
(<i>Lamarckiana</i> A I 1 $\times$ <i>biennis</i> I 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 1 $\times$ <i>biennis</i> II 51	a) ziemlich groß, halb	30	18	48	47	49
	b) ziemlich groß, halb	40	21	61	54	47
(<i>Lam.</i> A I 1 $\times$ <i>biennis</i> I 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 1 $\times$ (<i>bien.</i> I 1 $\times$ <i>Lam.</i> A I 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 18	mittelgroß, halb	22	46	68	41	38

Zu Tabelle II (Fortsetzung von S. 139).

Material	Frucht	Tauben Samen			Ge- sunde Samen	Ge- sunde Samen in %
		sehr klein	größer	zu- sammen		
(<i>Lam.</i> × <i>bien.</i>) <i>fallax</i> H.-N. F ₃ Nr. 1, einjährig Nr. 16, zweijährig	ziemlich klein, nicht ganz vollständig a) ganz b) ganz c) ganz d) ganz	3 9 15 11 22	152 235 188 207 248	155 244 203 218 270	6 22 21 20 18	4 8 9 8 7
(<i>Lam.</i> × <i>bien.</i>) <i>fallax</i> H.-N. F ₃ Nr. 1 × <i>biennis</i> I 1	nicht ganz vollständig	10	37	47	69	59
(<i>Lam.</i> × <i>bien.</i>) <i>fallax</i> H.-N. F ₃ Nr. 1 × <i>Lam.</i> A I 1	mittelgroß, etwa halb	0	48	48	22	31
<i>muricata</i> II 1 III 1 III 31	groß, etwa halb groß, halb a) groß, halb b) klein, ganz	7 12 18 5	22 55 20 3	29 67 38 8	153 116 115 52	83 63 75 87
<i>muricata</i> III 1 × <i>Lamarck.</i> H.-N. weißn. A I 31	ziemlich groß	50	31	81	74	48
<i>muricata</i> III 31 × <i>Lamarck.</i> H.-N. weißn. A II 1	a) ziemlich klein, halb b) wie a)	10 10	9 14	19 24	77 92	80 80
(<i>muricata</i> III 1 × <i>Lamarck.</i> A I 31) <i>velutina</i> F ₁ Nr. 1	nicht groß, halb	10	45	55	42	43
(<i>muricata</i> × <i>biennis</i>) F ₄ von de Vries	a) ganz b) ganz	20 20	44 68	64 88	29 38	31 30
<i>rubrinervis</i> I 1 I 3 II 26	a) groß, halb b) groß, halb c) kleiner, halb d) 248 lose Samen halb mittelgroß, halb	4 10 5 — 9 5	47 39 38 79 46 78	51 49 43 — 55 83	139 106 81 169 115 120	73 68 65 68 68 59
<i>rubrinervis</i> I 2 × <i>biennis</i> I 1	lose Samen	?	10	—	208	95
<i>rubrinervis</i> II 26 × <i>biennis</i> II 52	nicht groß, etwas mehr als die Hälfte	6	4	10	171	94
<i>rubrinervis</i> I 4 × <i>Lamarck.</i> H.-N. A I 2	a) ziemlich klein, etwa $\frac{1}{4}$ b) groß, halb c) groß, halb	4 20 20	19 77 56	23 97 76	33 121 105	59 55 58

Zu Tabelle II (Fortsetzung von S. 141).

Material	Frucht	Tauben Samen			Ge-sunde Samen	Ge-sunde Samen in %
		sehr klein	größer	zu-sammen		
<i>rubrinervis</i> I 6 $\times$ <i>nanella</i> I 1	groß, halb	9	45	54	88	62
<i>(rubrinervis</i> I 2 $\times$ <i>biennis</i> I 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 21, zweijährig	a) mittelgroß, halb	15	82	97	24	20
	b) wie a)	16	68	84	32	27
<i>(rubrin.</i> I 2 $\times$ <i>biennis</i> I 1) <i>sub-fallax</i> F ₁ Nr. 21, zweijährig	a) ziemlich groß, halb	15	28	43	70	62
	b) wie a)	14	40	54	84	61
<i>suaveolens</i> I 4	a) nicht groß, von 250 Samen 204 geöffnet	4	149	153	51	25
	b) nicht groß, 100 geöffnet	?	74	—	26	26
	c) nicht groß, halb	15	92	107	32	23
I 2	a) groß, halb	?	96	—	83	46
	b) groß, halb	22	84	106	82	44
I 3	a) groß, 100 Samen geöffnet	?	58	—	42	42
	b) groß, halb	40	110	150	87	37
II 100, im Topf im Gewächshaus	a) ganz, unterste Frucht	?	150	—	87	37
	b) 200 geöffnet von 389	—	129	—	71	36
	c) 200 geöffnet von 394	—	128	—	72	36
	d) 200 geöffnet von 406	—	131	—	69	35
	e) 200 geöffnet, oberste Frucht	—	143	—	57	29
II 101	a) mittelgroß, halb	31	71	102	22	18
	b) mittelgroß, halb	45	99	144	25	15
II 103	ziemlich groß, etwas mehr als die Hälfte	35	124	159	63	28
<i>suaveolens</i> I 1 $\times$ <i>biennis</i> I 1	a) klein, halb	0	6	6	37	86
	b) 63 Samen von 125 aus einer halb. Frucht	3	8	11	52	83
	c) groß, halb	0	18	18	59	77
	d) ganz	?	29	—	140	83
<i>suaveolens</i> I 4 $\times$ <i>biennis</i> I 1	a) 105 Samen von 181 einer ganzen Frucht	5	9	14	91	87
	b) klein, halb	15	7	22	59	73
	c) 164 lose Samen	—	30	—	134	81
<i>suaveolens</i> II 101 $\times$ <i>biennis</i> II 51	a) mittelgroß, halb	11	7	18	134	88
	b) mittelgroß, halb	20	16	36	108	75

Zu Tabelle II (Fortsetzung von S. 141).

Material	Frucht	Tauben Samen			Gesunde Samen	Gesunde Samen in %
		sehr klein	größer	zusammen		
<i>suaveolens</i> I 5 × <i>Lamarck.</i> Her.-Nilss. A I 2	a) mittelgroß, halb, 176 Samen, davon 102 untersucht	2	7	9	93	91
<i>suaveolens</i> II 103 × <i>Lamarck.</i> Her.-Nilss. A II 1	b) 321 lose Samen groß, halb	— 6	28 4	— 10	293 129	91 93
(<i>suaveolens</i> I 4 × <i>biennis</i> I 1) <i>redempla</i> F 1 Nr. 1	etwa halb	15	23	38	90	70
(<i>suaveolens</i> I 5 × <i>Lamarck.</i> A I 2) <i>bienni-laeta</i> F ₁	groß, etwa halb	20	51	71	30	30
(<i>suaveolens</i> × <i>Lamarckiana</i>) <i>bienni-velutina</i> F ₁	mittelgroß, halb	7	78	85	30	26
(<i>suaveolens</i> × <i>Lamarckiana</i>) <i>suavi-laeta</i> F ₁	ziemlich groß, halb	3	46	49	88	64
(<i>suaveolens</i> × <i>Lamarckiana</i>) <i>suavi-velutina</i> F ₁	groß, halb	2	63	65	53	45

In der folgenden Tabelle III sind die Daten der Tabelle II noch einmal in gekürzter übersichtlicherer Form dargestellt, und zwar sind nur die Prozentzahlen der keimhaltigen Samen angegeben, an erster Stelle die von mir beobachteten, an zweiter Stelle zum Vergleich die von de Vries (1916b) mitgeteilten Zahlen.

Tabelle III.

	Selbst beobachtet	Von de Vries mitgeteilt
<i>biennis</i>	55—77	82—96
„ × <i>Lamarckiana</i>	63	82—94
„ × <i>muricata</i>	71—84	93
„ × <i>rubrinervis</i>	62	—
„ × <i>suaveolens</i>	74—83	93
„ × (<i>biennis</i> × <i>Lamarckiana</i>) <i>fallax</i>	62—69	—
„ „ „ <i>laeta</i> weißnervig	61—63	—
„ „ „ <i>velutina</i> rotnervig	43	—

Zu Tabelle III (Fortsetzung von S. 142).

	Selbst beobachtet	Von de Vries mitgeteilt
<i>biennis</i> × (<i>Lamarckiana</i> × <i>biennis</i>) <i>fallax</i> F ₃	41	—
(<i>biennis</i> × <i>Lamarckiana</i>) <i>fallax</i> F ₁	26—27	—
" " " F ₂	21—26	—
" " <i>laeta</i> F ₁	39—56	11—40
" " " F ₂	40	—
" " <i>velutina</i> F ₁	16—37	1—25
" " " F ₂	32	—
" " <i>fallax</i> F ₁ × <i>biennis</i>	45—68	—
" " " F ₁ × (<i>Lam.</i> × <i>bien.</i>) <i>fallax</i> F ₁	19	—
" " <i>laeta</i> F ₁ × <i>biennis</i>	46	—
" " " × <i>Lamarckiana</i>	58	—
" " " × (<i>bien.</i> × <i>Lam.</i>) <i>velutina</i>	68—75	—
" " <i>velutina</i> F ₁ × <i>biennis</i>	14	—
" " " × (<i>biennis</i> × <i>Lam.</i>) <i>laeta</i>	88—91	—
[(<i>biennis</i> × <i>Lamarck.</i>) <i>laeta</i> F ₁ × <i>biennis</i>] F ₁ (= <i>biennis</i>)	71	—
(<i>biennis</i> × <i>muricata</i>) F ₁	37—51	—
" " F ₂ —F ₅	51—57	47—53
" " × <i>biennis</i>	81—82	—
[(<i>biennis</i> × <i>muricata</i>) × <i>biennis</i>] F ₁ (= <i>biennis</i>)	64—74	—
(<i>biennis</i> × <i>suaveolens</i>) <i>suavis</i> F ₁ (= <i>suaveolens</i>)	33—36	—
" " <i>flava</i> F ₁	61	—
" " <i>suavis</i> F ₁ × (<i>suaveolens</i> × <i>biennis</i>) <i>redempta</i> F ₁	80	—
<i>Lamarckiana</i> de Vries (weißnervig)	41	17(9)—51
" " × <i>biennis</i>	79	65—92
" " × <i>muricata</i>	—	99
" " × <i>suaveolens</i>	—	97
" " × (<i>biennis</i> × <i>Lamarckiana</i>) <i>laeta</i>	73	—
<i>Lamarckiana</i> Her.-Nilsson rotnervig	23—33	—
" " weißnervig	30—49	—
" " × <i>biennis</i>	46—55	—
" " × <i>gigantea</i>	40—61	—
" " × <i>muricata</i>	91—98	—
" " × <i>suaveolens</i>	92—99	—
" " × (<i>biennis</i> × <i>Lam.</i>) <i>laeta</i>	53	—
" " × (<i>biennis</i> × <i>Lam.</i>) <i>velutina</i>	41	—
(<i>Lamarckiana</i> × <i>biennis</i>) <i>fallax</i> F ₁	26—38	20—64
" " " F ₃ von Her.-Nilsson	4—9	—
" " " F ₁ × <i>biennis</i>	47—49	—
" " " F ₃ von H.-N. × <i>biennis</i>	59	—
" " " F ₃ × <i>Lamarckiana</i>	31	—

Zu Tabelle III (Fortsetzung von S. 143).

	Selbst beobachtet	Von de Vries mitgeteilt
(<i>Lamarckiana</i> × <i>biennis</i>) <i>fallax</i> F ₁ × (<i>bien.</i> × <i>Lamarck.</i>)		
<i>fallax</i> F ₁	40	—
(<i>Lamarckiana</i> × <i>muricata</i>) <i>gracilis</i> F ₁	0	0
<i>muricata</i>	63—87	91—97
" × <i>biennis</i>	0	95
" × <i>Lamarckiana</i>	48—80	96
(<i>muricata</i> × <i>biennis</i>) de Vries F ₃ —F ₄	30—31	46
" × <i>Lamarckiana</i>) <i>laeta</i> F ₁	0	22
" " " F ₂ —F ₄	—	20—45
" " <i>velutina</i> F ₁	43	62
" " " F ₂ —F ₇	—	31—52
<i>rubrinervis</i>	59—73	53—73
" × <i>biennis</i>	94—95	—
" × <i>Lamarckiana</i>	55—59	—
" × <i>nanella</i>	62	—
(<i>rubrinervis</i> × <i>biennis</i>) <i>fallax</i> F ₁	20—27	—
" " <i>subfallax</i> F ₃	61—62	—
<i>suaveolens</i>	15—46	12—39
" × <i>biennis</i>	73—88	93
" × <i>Lamarckiana</i>	91—93	89—90
(<i>suaveolens</i> × <i>biennis</i>) <i>redempta</i> F ₁ (= <i>biennis</i>)	70	—
" × <i>Lamarckiana</i>) <i>bienni-laeta</i> F ₁	31	—
" " <i>bienni-velutina</i> F ₁	26	—
" " <i>suavi-laeta</i> F ₁	64	—
" " <i>suavi-velutina</i> F ₁	45	—

Die in den Tabellen II und III zusammengestellten Zählungen lassen folgende Tatsachen erkennen. 1. In den beiden Hälften einer und derselben Frucht (jede Hälfte umfaßt zwei von den vier Fruchtfächern) ist sowohl die absolute Zahl der Samen wie auch das Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen sehr übereinstimmend; man vergleiche die Angaben für *biennis*, S. 135, und für (*biennis* × *Lamarckiana* X) *velutina* rotnervig 1, S. 137. 2. In verschiedenen Früchten eines und desselben Individuum dagegen ist bei Selbstbestäubung oder bei Bestäubung mit dem Pollen desselben fremden Individuum das Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen gewöhnlich nichts weniger als konstant; verhältnismäßig weit geht die Konstanz bei dem im Topf zur Blüte gebrachten Exemplar II 100 von *O. suaveolens* und bei (*biennis* × *Lamarckiana* X) *velutina* weißnervig 1. Früchte, in denen

die absolute Zahl der gesunden Samen ungefähr die gleiche ist, haben auch oft einen ähnlichen Prozentsatz an gesunden Samen. Am höchsten ist die Zahl der gesunden Samen im Verhältnis zu der der tauben Samen in großen Früchten, die eine große absolute Zahl von gesunden Samen enthalten; am kleinsten ist der Prozentsatz von gesunden Samen bei geringer absoluter Zahl der gesunden Samen, in kleinen Früchten. 3. Größer als zwischen Früchten, die an einem Individuum bei Bestäubung mit demselben Pollen gebildet worden sind, erweisen sich die Unterschiede bei Verwendung des Pollens verschiedener Sippen. *O. Lamarckiana* bildet bei Selbstbestäubung 30—49% keimhaltiger Samen, bei Bestäubung mit dem Pollen von *O. biennis* 46—55%, bei Bestäubung mit dem Pollen von *O. muricata* und von *O. suaveolens* 91—99%. *O. suaveolens* erzeugt bei Selbstbestäubung 15—46% gesunder Samen, bei Kreuzung mit *biennis* ♂ 73—88%, und mit *Lamarckiana* ♂ 91 bis 93%. *O. rubrinervis* hat nach Selbstbestäubung 59—73%, nach Bestäubung mit dem Pollen von *O. biennis* 94—95% gesunder Samen. In allen Fällen, in denen durch Verwendung des Pollens einer fremden Sippe der Prozentsatz der gesunden Samen beträchtlich gesteigert wird, ist die Nachkommenschaft zweiförmig, während sie bei einer Kreuzung, die den Gehalt an gesunden Samen nicht erhöht (z. B. *O. Lamarckiana* × *biennis*), ebenso wie bei Selbstbestäubung einförmig ist. Es ist also nicht mehr daran zu zweifeln, daß die tauben Samen genotypische Bedeutung haben, mindestens zum Teil als Repräsentanten lebensunfähiger zygotischer Kombinationen angesehen werden müssen. Dieselben Samenanlagen, die bei Befruchtung durch den Pollen der einen Art taube Samen liefern, ent-

Fig. 2. Früchte der *O. Lamarckiana*-weißnervig von Heribert-Nilsson, nach Bestäubung mit verschiedenem Pollen, 1916. Von oben nach unten: links Frucht 1—3: *Lam.* × *muricata* (kurz und dünn); 4, 5, 8: gleichzeitig × *suaveolens* und × *biennis* (lang und dick); 6 und 7: × *biennis* (deutlich kleiner); 9 und 10: × *suaveolens*; 11 und 12: selbstbestäubt; rechts 1—3: × *muricata* (wieder kurz und dünn); 4: × *biennis* (nicht viel größer); 5, 6, 7: gleichzeitig × *suaveolens* und × *biennis*; 8, 9, 10: × *suaveolens*.

wickeln sich bei Verwendung des Pollens einer anderen Art zu keimfähigen Samen.

Die Früchte eines Individuum sind in derselben Region des Fruchtstandes natürlich um so größer, je zahlreicher und je größer die Samen sind. Wenn wir bei *O. Lamarckiana* die bei Selbstbefruchtung erreichte Fruchtgröße als die normale ansehen, so wird durch Bestäubung mit dem Pollen der *O. suaveolens* die Dicke der Früchte vielleicht etwas gesteigert, weil jetzt die allermeisten Samen voll ausgebildet werden, nicht ein größerer Teil sehr früh gehemmt wird. Kleiner als bei Selbstbefruchtung sind die Früchte nach Bestäubung mit *biennis*-Pollen (Fig. 2); das Verhältnis zwischen großen gesunden und kleinen tauben Samen bleibt ungefähr das gleiche, aber die Zahl der befruchteten Samenanlagen scheint bei Kreuzung mit *biennis* ♂ meist geringer zu sein als bei Selbstbestäubung. Auffallend klein sind die Früchte der *O. Lamarckiana* immer nach Bestäubung mit dem Pollen der *O. muricata* (Fig. 2); zwar sind alle Samen gesund und sehr groß, aber die absolute Zahl der Samen ist klein, weil die Samenanlagen nur in der oberen Hälfte des Fruchtknotens befruchtet werden (vergl. unten S. 151). An zwei Hauptstengeln, im unteren Teil der Infloreszenz (die Stücke sind in Fig. 2 wiedergegeben), wurden folgende Längen der Früchte gemessen: *O. Lamarckiana* selbstbestäubt 42, 41, 43, 40, 42 mm; *L. × suaveolens* 43, 41, 43, 39, 37 mm; *L.* gleichzeitig mit dem Pollen von *suaveolens* und von *biennis* bestäubt 40, 42, 40, 42, 39, 38, 33 mm; *L. × biennis* 34, 39, 36, 20 mm; *L. × muricata* 27, 20, 30, 23, 20, 21 mm.

Die Frage, warum das Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen bei gleichartiger Bestäubung so auffallend inkonstant ist, läßt sich vorerst nicht mit Sicherheit beantworten. Vermutlich werden gelegentlich einzelne Embryonen, die nach ihrer genotypischen Konstitution voll entwicklungsfähig wären, durch zufällige Störungen physiologischer Art gehemmt. Hierfür sprechen Erfahrungen, die de Vries (1915 b) mitteilt. Er findet nämlich bei *O. Lamarckiana*, wenn sie auf gut gedüngtem Boden kultiviert wird, 43—46% gesunder Samen, bei weniger günstigen Bedingungen fällt dieser Gehalt auf 32—39% (S. 171, 172). Eine neue *rubrinervis*-artige Mutante lieferte ihm auf kräftigen gut ernährten Pflanzen bis 97% keimhaltiger Samen, auf schwachen schlecht ernährten nur etwa 25% (S. 175)¹⁾. — Eine andere wichtige Fehlerquelle liegt wahrscheinlich, wenigstens bei gewissen Kombinationen, in der Un-

¹⁾ Ob das wirklich demselben Genotypus angehörende Individuen waren?

sicherheit, mit der die Trennung der tauben Samen von den unbefruchteten Samenanlagen behaftet ist. Und die erwähnte relative Zunahme der tauben Samen mit der Abnahme der absoluten Zahl der gesunden Samen könnte vielleicht so gedeutet werden: wo wenige Samen sich voll entwickeln, ist die Konkurrenz um die Nahrung für die schwächeren und schwächsten Embryonen weniger gefährlich, so daß viele oder alle befruchteten Samenanlagen bis zu kleinen Sämchen heranwachsen, während beim Wettbewerb zahlreicher gesunder Embryonen und Endosperme die allerungünstigsten zygotischen Kombinationen überhaupt nicht in die Embryoentwicklung einzutreten vermögen¹⁾. Über diesen Punkt kann die zytologische Untersuchung natürlich vollkommene Klarheit bringen. — Ein weiterer Faktor, nämlich verschiedene Wachstumsgeschwindigkeit der genotypisch verschiedenen Pollenschläuche, kann den Gehalt an tauben Samen z. B. dann in variabler Weise beeinflussen, wenn das Gen für Rotnervigkeit, das in positiven Homozygoten nicht existenzfähig ist, ins Spiel kommt; das wird im nächsten Abschnitt (S. 155) auseinandergesetzt. — Vorläufig bin ich außerstande in einem gegebenen Fall zu entscheiden, welcher Prozentsatz von tauben Samen die Verhältnisse der Keimzellen am ehesten wiedergibt.

In einer eingehenden Studie hat de Vries sich neuerdings mit den tauben Samen der Önotheren beschäftigt (1916 b). Im großen und ganzen stimmen seine Befunde mit den meinigen recht gut überein, wie die Tabelle III ersehen läßt, doch sind seine Zahlen mit den meinigen wohl nicht genau vergleichbar, weil er wahrscheinlich die allerkleinsten Samenrudimente nicht als taube Samen gezählt hat. Er reinigt nämlich das auszuzählende Samenmaterial „durch Abblasen“ von dem Pulver der sterilen Samenanlagen (S. 243), und dabei mögen die kleinsten Samen mitunter schon vor der Zählung beseitigt werden. Nach seinen Protokollen ist der Prozentsatz der keimhaltigen Samen im unteren Teil der Fruchtföhren mitunter deutlich größer als gegen die Spitze (bei *O. Lamarckiana* S. 256, *O. rubrinervis* und *erythrina* S. 263, *O. suaveolens* S. 276; dazu stimmt auch mein Befund an *O. suaveolens* II 100, S. 141), und „um so höher, je besser die Kultur und je größer die dadurch erzielte individuelle Kraft der Pflanzen ist“ (S. 259). — De Vries lehnt die Deutung, die ich (1914) für das Auftreten der tauben Samen gegeben habe, durch-

¹⁾ De Vries (1916 b, S. 256) meint, daß in kleinen Früchten der *O. Lamarckiana* die tauben Samen kleiner sind als in großen samenreichen Kapseln; eine Verschiedenheit der Zahlenverhältnisse hebt er nicht hervor.

aus ab und macht für diese Eigentümlichkeit bei *O. Lamarckiana* und *suaveolens* eine erbliche „semiletale Eigenschaft“ verantwortlich, während er in anderen Fällen eine zufällige Hemmung der jungen Samen annimmt. Ich habe auf seine Ausführungen schon kurz geantwortet (1916) und möchte hier meine Argumente nicht wiederholen¹⁾.

IV. Die Beschaffenheit der Keimzellen.

Wie die Samenanlagen, so sind auch die Pollenkörner häufig zu einem großen Teil steril. *O. Lamarckiana* und *biennis* haben nach Geerts (S. 179, 183) etwa 50%, *muricata* nach Geerts (S. 183) und Davis (1915b, S. 7 des Sonderabdrucks) noch mehr untaugliche Pollenkörner; Gates (1915) hat bei *O. Lamarckiana* 24,9—57,6% guten Pollen gefunden (zitiert nach Winkler 1916, S. 509). Daß teilweise Unfruchtbarkeit des Pollens und der Ovula als ein Zeichen von Heterozygotie gedeutet werden kann, haben z. B. Jeffrey (1914) und Davis (1915b) nachdrücklich betont. Ein Beweis für oder gegen diese Auffassung, die z. B. de Vries ablehnt (1915a, S. 176), wird sich schwerlich erbringen lassen. Aber nehmen wir einmal an, die sterilen Pollenkörner seien tatsächlich genotypisch anders konstituiert als die gesunden, so läßt sich etwa aus dem einfachsten Zahlenverhältnis 1 : 1 der Schluß ziehen, daß ebensoviele haploide Genotypen im Pollen beseitigt werden als in anscheinend keimfähigem Zustand erhalten bleiben. Bei den Samenanlagen ist die Beurteilung schwieriger, weil bei ihrem Sterilwerden ganze Sporentetraden verworfen werden, nicht Einzelsporen wie im Pollen. Im allgemeinen hängt die Entscheidung darüber, ob eine Megaspore sich zum Embryosack entwickeln soll, von der Lage der betreffenden Zelle in der Reihe der vier Sporen ab. Wenn nun, im einfachsten Fall, zweierlei Megasporen gebildet werden, entwicklungsfähige und zur Sterilität verurteilte, so muß nur dann die Hälfte der Samenanlagen steril werden, falls entweder die oberste Spore zum Embryosack heranreift oder überhaupt keine. Es ist aber sehr wohl denkbar, daß bei Unterschieden in der Entwicklungsfähigkeit der Megasporen die Lage der einzelnen Zelle nicht dasselbe Gewicht hat wie bei homozygotischen Formen, und falls von den gesunden Megasporen immer eine begünstigt

¹⁾ In der Zwischenzeit hat de Vries (1917) auf Grund neuer Erfahrungen, ohne meine Mitteilung in den Berichten 1916 zu kennen, seine Auffassung in einem Sinn modifiziert, daß sie sich mit der von mir vorgeschlagenen praktisch deckt; vergl. die Nachschrift.

wird, auch wenn sie nicht am Ende der Tetrade liegt, so werden sämtliche Samenanlagen gesund. Die zu partieller Sterilität führende Spaltung, die sich im Pollen nicht verheimlichen läßt, könnte in den Samenanlagen ganz wohl verheimlicht werden¹⁾. Vielleicht beruht das Auftreten von 25% steriler Ovula bei *O. muricata*, gegenüber dem Sterilwerden von 50% des Pollens, auf einer gewissen Bevorzugung der zu weiterer Entwicklung befähigten Megasporen gegenüber den genotypisch untauglichen. Zytologische Untersuchung könnte leicht Klarheit über diese Frage bringen. Daß gerade 25% statt 50% der Megasporen steril werden, könnte durch die Annahme gewisser Beziehungen zwischen Reduktionsteilung und Spaltung ohne Schwierigkeit plausibel gemacht werden, doch sind solche Phantasien müßig, bevor der Nachweis geführt ist, daß tatsächlich andere Megasporen als die oberste zur Entwicklung zugelassen werden.

Niemand zweifelt mehr daran, daß es unerlaubt ist, aus der Zusammensetzung der in Form voll entwickelter Individuen erzeugten Nachkommenschaft auf die Zahl der in den Eltern gebildeten verschiedenen Keimzelltypen ohne weitere Kautelen zu schließen. Wir verdanken die Entdeckung der aus den Mendelschen Regeln erschlossenen Vererbungsgesetze dem glücklichen Zufall, daß bei Kreuzungen von Rassen, die sich nur durch Farbmerkmale und ähnliches unterscheiden, sämtliche gametischen (haploiden) Faktorenkombinationen in gleicher Weise funktionstüchtig und sämtliche zygotischen (diploiden) Kombinationen in gleicher Weise entwicklungsfähig sind, so daß das Aufspalten der Keimzellen noch in der diploiden F_2 -Nachkommenschaft sich ohne Fälschung abbildet. Sobald wir regelmäßig einen Teil der Samen taub finden, müssen wir mit der Möglichkeit einer genotypisch bedingten Zygotenausschaltung rechnen, und sobald wir einen Teil des Pollens (und der Samenanlagen) steril finden, müssen wir die Möglichkeit einer Eliminierung gewisser Gametentypen im Auge behalten. Aber mit der Berücksichtigung dieser Momente ist noch nicht alles getan. Wir müßten uns z. B., um ganz exakt zu sein, vergewissern, ob alle gesund scheinenden Pollenkörner auch wirklich Pollenschläuche zu treiben vermögen, die die Samenanlagen erreichen. Weiter ist es stillschweigende, aber durch nichts bestätigte, ja nicht einmal geprüfte Annahme der meisten Vererbungsforscher, daß alle Pollenschläuche eines Andröceum gleiche durchschnittliche Keimungs- und Wachstumsgeschwindig-

¹⁾ Diese Möglichkeit deutet schon Tischler an (diese Zeitschrift, 1911, Bd. 5, S. 328).

keit haben, auch wenn sie verschiedene haploide Genotypen repräsentieren. Zwischen verschiedenen Arten bestehen in Hinsicht auf die Ausgiebigkeit und die Geschwindigkeit des Längenwachstums der männlichen Prothallien zweifellos mitunter Verschiedenheiten. Von *O. muricata* erreichen nur wenige Pollenschläuche mit knapper Not die Samenanlagen der *O. Lamarckiana*, deren langer Griffelweg offenbar fast über die Kräfte des auf eine viel kürzere Wanderung eingerichteten *muricata*-Pollens geht¹⁾; denn auch bei der reichlichsten Bestäubung mit dem Pollen der *O. muricata* bleiben die Samenanlagen in der unteren Hälfte des Fruchtknotens von *O. Lamarckiana* immer unbefruchtet, die Früchte klein und am Grunde dünn. Auch mit dem Pollen von *O. biennis* bildet *O. Lamarckiana* meistens keine sehr großen und samenreichen Früchte. Bei gleichzeitiger reichlicher Bestäubung der *O. Lamarckiana* mit dem Pollen der *O. biennis* und dem der *O. suaveolens* scheint *suaveolens* allein oder wenigstens fast allein zur Befruchtung zu gelangen, *biennis* zurückzubleiben. Ich habe die so gewonnenen Samen noch nicht ausgesät, aber ihre Beschaffenheit gibt eine klare Antwort. *O. Lamarckiana* erzeugt nämlich mit dem Pollen der *O. suaveolens* fast lauter gesunde Samen, mit dem von *O. biennis* zur Hälfte taube. Bei gleicher Menge und gleicher Wachstumsgeschwindigkeit der beiden Pollenarten müßten die Samen also ungefähr zu $\frac{3}{4}$ gesund und zu $\frac{1}{4}$ taub ausfallen, tatsächlich ist der Prozentsatz der gesunden (bei einer Zählung 154 auf 15 taube) aber so hoch, wie wenn der Pollen der *O. suaveolens* allein auf die Narbe gebracht wird. Bei spärlicher Pollinierung müßte auch der langsamer wachsende Pollen zur Befruchtung zugelassen werden, das wurde aber dadurch verhindert, daß zwei Narbenschkel mit dem einen und zwei mit dem anderen Pollen so dicht wie möglich eingepudert wurden. — Auf etwas andere Weise hat Heribert-Nilsson ermittelt, daß die Pollenschläuche der *O. Lamarckiana* im eigenen Griffel rascher wachsen als die Pollenschläuche der *O. gigas* im *Lamarckiana*-Griffel (1911, S. 25).

Wenn nun eine Art wie *O. Lamarckiana* oder ein künstlich erzeugter Bastard zweierlei Pollen erzeugt, so brauchen die beiden Pollentypen unter gleichen Außenbedingungen nicht notwendig gleich rasch zu keimen und zu wachsen, und die Keim- und Wachstumsgeschwindig-

¹⁾ Jost (1907, S. 107) findet ja auch, daß man Pollenschläuche von *Hippeastrum aulicum* und von *Lilium Martagon* durch Aneinanderfügen von zwei Griffeln nicht dazu bringen kann, den zweiten Griffel auch noch ganz zu durchwachsen.

keiten der beiden Typen brauchen durch die Variation gewisser Außenbedingungen, etwa der Temperatur, nicht in genau derselben Weise beeinflußt zu werden. Außer von dem Verhältnis der Wachstumsgeschwindigkeiten der Pollenschläuche ist die Zusammensetzung der Nachkommenschaft auch von der Menge der die Samenanlagen erreichenden Pollenschläuche abhängig. Wenn nicht mehr Pollenschläuche als Samenanlagen vorhanden sind, müssen auch die langsamsten Schläuche noch unbefruchtete Ovula finden. Die betreffenden Samen dürften dann zur Hauptsache im unteren Teil der Frucht liegen (vergl. oben S. 134). Je mehr aber die Zahl der entwicklungskräftigen Pollenkörner über die der Samenanlagen überwiegt, desto ungünstiger werden die Aussichten, zur Befruchtung zu kommen, für den langsamer wachsenden Pollentypus. Bei Selbstbestäubung der weißnervigen *O. Lamarckiana* bleiben solche Unterschiede in den physiologischen Konstanten der Pollensorten, wenn sie vorhanden sind, ohne Wirkung auf die Zusammensetzung der Nachkommenschaft. Die genannte Art bildet Samenanlagen L und l, beide Typen wenigstens bei gewissen Rassen in gleicher Anzahl, und ebenso Pollenkörner L und l. Lebensfähig sind nur die Heterozygoten Ll, die Homozygoten LL und ll sterben frühzeitig. Wenn die Pollensorten L und l die gleiche Aussicht haben die Befruchtung auszuführen, entstehen 50% gesunde Ll-Samen, 25% taube LL- und 25% ll-Samen. Bleibt der Pollen l hinter dem Pollen L weit zurück, so werden alle Samenanlagen von dem Pollen L befruchtet. Es entstehen wieder 50% gesunde Samen und 50% taube; die letzteren stellen zwar alle die Kombination LL dar, doch fällt das Fehlen der ebenfalls tauben ll-Samen nicht auf. Wird aber *O. biennis* mit dem Pollen der *O. Lamarckiana* belegt, so hängt das Zahlenverhältnis der Zwillinge *laeta* und *velutina* bei reichlicher Bestäubung von dem Verhältnis der Wachstumsgeschwindigkeiten der beiden Pollentypen ab; von verschiedener Entwicklungs- und Keimfähigkeit der erzeugten Samentypen wollen wir absehen. Die Wachstumsgeschwindigkeiten der *laeta* (L) und der *velutina* (l) erzeugenden Pollenschläuche brauchen nicht bei jeder Witterung und bei jedem Alter des Pollens dasselbe Verhältnis zu haben, außerdem wird die Bestäubung nicht immer gleichmäßig reichlich ausfallen, und so können Schwankungen in den Verhältniszahlen der Zwillinge vorkommen, wie sie tatsächlich beobachtet werden; daß diese Schwankungen auf die angedeutete Weise und nicht anders zustandekommen, soll natürlich nicht behauptet werden.

Zu den Außenbedingungen gehört auch das Substrat, d. h. das Leitungsgewebe im Griffel, und wenn ein Pollen a in einem Griffel A

rascher wächst als der Pollen b, so kann in einem Griffel B der Pollen b rascher wachsen. Das Verhältnis der Wachstumsgeschwindigkeiten zweier Pollenklassen braucht also bei Verbindung mit verschiedenen als Weibchen verwendeten Biotypen nicht immer das gleiche zu sein.

Schon vor langer Zeit (1902) hat Correns, als er in der F_2 einer Maiskreuzung auf unerwartete Zahlenverhältnisse (15,6—18% runzlige Dextrinfrüchte statt 25%) stieß, die Ursache für die Abweichung im Pollen des F_1 -Bastardes gefunden. Durch Rückkreuzung des Bastardes ♀ mit dem rezessiven Elter ♂ stellte er fest, daß die beiden Klassen von Eizellen im Bastard in gleicher Zahl gebildet werden. Er glaubte schließen zu dürfen, daß für den Pollen dasselbe gilt, daß aber die Bildung der rezessiven Homozygoten weniger leicht gelingt als die der übrigen möglichen Kombinationen. Er scheint dabei an selektive Befruchtung gedacht zu haben, und Baur (1914, S. 152) schließt sich dieser Vermutung an. Johannsen dagegen meint bei der Besprechung des Falles (1913, S. 519): „Offenbar konnten die Pollenkörner mit dem hier Stärkebildung bedingenden Gene oder Faktor schneller keimen oder sonst schneller wirken als die anderen Pollenkörner“ (nämlich als die mit dem rezessiven Faktor für Dextrinbildung im Endosperm). Correns hat klar gesehen, daß dem beweglichen Pollen, sobald er mehr als einen Typus umfaßt, mit den üblichen statistischen Methoden nicht sicher beizukommen ist. Bateson übersieht den springenden Punkt, wenn er meint, das Ergebnis der Rückkreuzung sei das gleiche, wenn vom Bastard der Pollen und vom rezessiven Elter die Eizellen verwendet werden (S. 164). Warum das nicht sein kann, wie das Experiment ja auch ergibt (Bastard ♀ × Elter ♂ gibt 49,24% Dextrinsamen unter 1769, Elter ♀ × Bastard ♂ 41,99% unter 331 Samen), das setzt Correns ausführlich auseinander. Die Rückkreuzung mit dem rezessiven Elter hat keinen anderen Zweck als den, einheitliches Pollenmaterial zu erhalten. Sobald der Pollen vom Bastard genommen wird, sind die Befruchtungsverhältnisse bei der Rückkreuzung mit dem Elter dieselben wie bei der Selbstbestäubung des Bastards.

Nebenbei bemerkt, hat Correns auch Störungen der Mendelzahlen durch ungleiche Entwicklungsfähigkeit der Zygoten in der Erwartung schon vorweggenommen (1902, S. 171).

Den Gedanken an eine selektive Befruchtung hat Heribert-Nilsson (1915, S. 30) mit Entschiedenheit aufgegriffen zur Erklärung der Spaltungszahlen bei den rotnervigen Stämmen von *O. Lamarckiana*. Diese Rotnerven spalten immer Weißnerven ab, sind also nur im heterozygotischen Zustand existenzfähig (Heribert-Nilsson 1912, 1915).

Wenn nun die Homozygoten RR ebenso oft gebildet würden wie die anderen lebensfähigen Kombinationen Rr, rR und rr und erst nachträglich zugrunde gingen, dann müßte das Verhältnis Rotnerven:Weißnerven = 2:1 sein. Tatsächlich findet Heribert-Nilsson ein Verhältnis, das sich mehr dem Wert 3:1 nähert, nämlich im Mittel 2,68:1. Er erklärt den Befund durch die Annahme, daß die R-Pollenschläuche von den R-Samenanlagen abgestoßen, an der Befruchtung gehindert werden, so daß später anlangende r-Pollenschläuche die Befruchtung noch vollziehen können. Statt der Eliminierung lebensunfähiger RR-Zygoten soll „Prohibition“ der positiven Homozygoten Platz greifen. Fürs erste sind alle Zahlen von Heribert-Nilsson nicht zuverlässig, weil nicht sicher ist, ob bei seinem Zuchtverfahren alle keimfähigen Samen wirklich zur Keimung und Weiterentwicklung gebracht wurden; in einzelnen Fällen von besonders auffallenden Spaltungszahlen sucht er selber die Ursache in „äußeren Faktoren“, die eine ungewollte Selektion bewirkt haben könnten (1915, S. 19). Bei der einzigen besser kontrollierten Aussaat, die ich selber (1915) gemacht habe, fand ich aber auch das Verhältnis 3:1, nämlich 63 Rotnerven und 22 Weißnerven. Nehmen wir also einmal an, das Verhältnis 3:1 sei das normal vorkommende, und suchen wir die Hypothese der Prohibition zu prüfen.

Außer im Faktor für die Nervenfarbe ist die rotnervige *O. Lamarckiana* auch im L-Faktor heterozygotisch, wie ich 1914 auseinandergesetzt habe; daß es sich dabei in Wirklichkeit nicht um ein einzelnes Gen handelt, stört uns hier nicht. Bei ganz gleichmäßiger Zygotenbildung würde das Schema I gelten. Die als taube Samen ausgeschalteten Homozygoten RR, LL und ll sind durch Striche bezeichnet, die lebensfähigen doppelt heterozygotischen Rotnerven RrLl sind nur doppelt so zahlreich wie die Weißnerven rrLl, und das Verhältnis der gesunden Samen zu den tauben ist 6:10, die Samen sind also zu 37,5% gesund.

Schema I.

	RL	Rl	rL	rl
RL	—	—	—	RrLl
Rl	—	—	RrLl	—
rL	—	RrLl	—	rrLl
rl	RrLl	—	rrLl	—

Wenn nun Heribert-Nilssons Vorstellung das Richtige trifft, müssen wir das Schema II so schreiben, daß die R-Samenanlagen nur von r-Pollenschläuchen befruchtet werden; unter einander stehen die ♀, neben einander die ♂ Gameten.

Schema II.

	rL	rl	rL	rl
RL	—	RrLl	—	RrLl
Rl	RrLl	—	RrLl	—

	RL	Rl	rL	rl
rL	—	RrLl	—	rrLl
rl	RrLl	—	rrLl	—

Das Verhältnis Rotnerven: Weißnerven wird nun wie verlangt 3:1, und die gesunden Samen sind ebenso häufig wie die tauben. In der Tabelle II (S. 138) ist verzeichnet, daß bei der rotnervigen *O. Lamareckiana* CII 1 nur 23 und 27% gesunde Samen gefunden worden sind. Zur größeren Sicherheit habe ich noch ein paar Früchte untersucht; CI 3 ist das Exemplar, dessen Nachkommen 1915 aufgezogen wurden.

<i>Lamareckiana</i> H.-N. rotnervig	Frucht	Tauben Samen			Gesunde Samen	Gesunde Samen in %
		sehr klein	größer	zu- sammen		
CI 1 . . .	groß, halb	12	87	99	50	33
CI 2 . . .	groß, nicht ganz halb	12	85	97	35	27
CI 3 . . .	groß, fast halb	6	108	114	37	25
CI 4 . . .	mittelgroß, nicht ganz halb	12	61	73	24	25
BI 1 . . .	ziemlich groß, etwa $\frac{1}{3}$	16	73	89	39	30

Die Prozentzahlen der gesunden Samen halten sich durchweg weit unter 50%, und damit scheint die Hypothese der Prohibition widerlegt. Nehmen wir nun an, daß doppelt so viel R- als r-Pollenschläuche zur Befruchtung kommen, so erhalten wir das folgende Schema.

Schema III.

	RL	RL	Rl	Rl	rL	rl
RL	—	—	—	—	—	RrLl
Rl	—	—	—	—	RrLl	—
rL	—	—	RrLl	RrLl	—	rrLl
rl	RrLl	RrLl	—	—	rrLl	—

Danach entstehen wieder dreimal so viele Rotnerven als Weißnerven und 8 gesunde auf 16 taube Samen, also 33% gesunde Samen. Das entspricht ungefähr dem tatsächlichen Befund. Zu prüfen wäre diese Zurechtlegung durch die Kreuzung weißnervig ♀ × rotnervig ♂, wie sie Heribert-Nilsson schon ausgeführt hat. Er fand (1915, S. 24, Tabelle II, Nr. 150) 76 Rotnerven auf 35 Weißnerven, also das Verhältnis 2,2:1 anstatt des zu erwartenden Wertes 2:1. Die Spaltung der Nachkommenschaft des betr. Rotnerven bei Selbstbefruchtung in 1,8 Rotnerven:1 Weißnerv stimmt damit freilich gar nicht überein. Aber wie schon hervorgehoben ist auf die Zahlen von Heribert-Nilsson leider kein Verlaß, einerlei ob sie mit einem einfachen Mendelschen Schema stimmen oder nicht.

Wenn es sich bestätigen sollte, daß mehr R- als r-Spermazellen in Aktion treten, müßte erst noch entschieden werden, ob die R-Pollenkörner infolge eines „Reduplikations“-Vorgangs in größerer Zahl gebildet werden als die r-Pollenzellen, oder ob die Pollenschläuche mit dem R-Faktor rascher wachsen als die ohne diesen Faktor. Im zweiten Fall wäre jedenfalls eine hohe Variabilität in den Zahlenverhältnissen der Zygoten zu erwarten.

Es läßt sich nicht leugnen, daß die Vererbungsforschung, trotz der klaren Einsicht einzelner Forscher, in der Praxis in mancher Beziehung noch zu grob statistisch arbeitet und viel mehr biologisch arbeiten muß. Bevor wir aus der Zusammensetzung einer Nachkommenschaft auf die genotypische Konstitution der Eltern und Großeltern zu schließen wagen, müssen wir streng genommen die ganze Entwicklungsgeschichte der Keimzellen und der Zygoten kennen. Über das Schicksal der Megasporen und der Zygoten erhalten wir leicht und sicher Aufschluß; die Samenanlagen sind ja unverlierbar im Gynäzeum geborgen. Aber was bei dem Wettlauf der männlichen Prothallien von der Narbe bis zum Embryosack geschieht, darüber wissen wir vorerst nichts, abgesehen von den Studien von Jost, die ein kleines aber sehr wichtiges Gebiet geklärt haben, und es wird auch im einzelnen Fall schwer sein, davon Kenntnis zu bekommen. An der Vernachlässigung dieses Stücks der Lebensgeschichte selbst viel studierter Samenpflanzen ist wohl zu einem guten Teil eine Nachlässigkeit der in der Vererbungslehre gebräuchlichen Terminologie schuld. Wer gewohnt ist die Pollenkörner einer Blütenpflanze Gameten zu nennen¹⁾, vergißt zu leicht, daß der Weg von der Mikrospore zur kopulierenden Spermazelle weit, mitunter mit dem Zentimetermaß zu messen ist. Eine nomenklatorische Ungenauigkeit ist vielleicht zu einem Schaden für die experimentelle Methodik geworden.

V. Die wesentlichen Unterscheidungsmerkmale der verwendeten Arten und der durch Kreuzung hergestellten Formen.

Die von anderen Autoren gegebenen ausführlichen Beschreibungen der bisher beobachteten Formen werden als bekannt vorausgesetzt. Es

¹⁾ In einem Aufsätze „Zur Terminologie des pflanzlichen Generationswechsels“ (Biolog. Centralbl. 1916, Bd 36, S. 337) bin ich auf diesen Gebrauch des Terminus Gamet nicht eingegangen, weil es zu klar ist, daß der Usus für vergleichend morphologische Betrachtung als Mißbrauch erscheint.

sollen nur solche Charaktere hervorgehoben werden, die mir für die Unterscheidung und Gruppenbildung in meinen Kulturen besonders wertvoll erschienen, vor allem deshalb, weil es sich dabei oft um reine Alternativen handelt, nicht um quantitative, nur durch Messungen festzustellende Unterschiede. Solche Merkmale sind:

1. Vorhandensein oder Fehlen roten Anthokyans in den kleinen Gewebehöckern, die als Träger der stärkeren Haare¹⁾ am Stengel und an den Fruchtknoten über die Oberfläche der betreffenden Organe vorspringen und bei makroskopischer Betrachtung nur im Falle der Rotfärbung als kleine, scharf umgrenzte Tupfen hervortreten, falls der Grund, auf dem sie stehen, grün ist. Ob die Fruchtknoten und ebenso die Sproßachsen, besonders in den oberen Teilen, rot getupft sind oder nicht, gehört zu den wichtigsten Kennzeichen einer Form. Ohne Bedeutung ist die Rotfärbung der Haarpolster, wenn sie nur an gleichmäßig rot überlaufenen Stengelteilen auftritt.

2. Vorhandensein oder Fehlen roten Anthokyans in der Epidermis der stärkeren Blattnerven. Vorhandensein bedingt „Rotnervigkeit“, Fehlen „Weißnervigkeit“ (Heribert-Nilsson). Erwachsene Rosetten und junge Stengel zeigen die Rotfärbung der Nerven, wenn sie vorhanden ist, am deutlichsten; gegen Ende der Blütezeit oder sogar schon früher bläßt die Nervenfarbe meistens stark aus (vergl. dieselbe Beobachtung bei Heribert-Nilsson an *O. Lamarckiana*, 1915 S. 13). Außerdem können Stengel und Zweige, die im Schatten aufwachsen, sehr schwache Pigmentierung der Blätter besitzen, und umgekehrt können Pflanzen, die in Dichtsaat in Töpfen heranwachsen, auch dann rote Nerven an den Rosettenblättern zeigen, wenn die betreffende Form bei Kultur im Gartenfreiland nie die schwächste Nervenfärbung erkennen läßt (bei *O. suaveolens* beobachtet). Zu der Ermittlung der Nervenfarbe müssen die Pflanzen also bei guter Wurzelnahrung und im hellen Licht erzogen und weder zu früh noch zu spät gemustert werden.

3. Vorhandensein oder Fehlen eines rotbraunen oder braunroten Farbstoffs in den Kelchblättern, und zwar auf der Außenseite. Von rein grünen Kelchen bis zu solchen vom *rubrinervis*-Typus, bei dem

¹⁾ De Vries erwähnt diese Gebilde bei *O. rubrinervis* in Mutationstheorie I, S. 235: „namentlich sind die kleinen Hügel, auf denen die größeren Haare stehen, in der Mehrzahl rötlich“. Davis nennt die Höcker seit 1913 Papillen; bis 1912 nennt er sie papillate glands und schreibt ihnen befremdender Weise die Funktion von Schleimausscheidung zu (1912, S. 386). Auch Klebahn beachtet die „roten Höcker“ und stellt sie auf Taf. IV, IX, X dar, bei *O. rubricaulis* Kleb.

nur die Mittelnerven, die äußersten Ränder und die dünnen Spitzen der Kelchblätter grün, alle übrigen Teile tief rot sind, finden sich alle Übergänge¹⁾. Bei schwacher Pigmentierung trägt jedes Kelchblatt zu beiden Seiten des Mittelnervs je einen schmalen und kurzen rötlichen Streifen, und diese Streifen können an Breite und Länge so zunehmen, daß das Grün nur an den genannten Stellen der Kelchblätter sichtbar bleibt. Die Rotfärbung der Kelche wird mit zunehmender Entwicklung der Infloreszenzen stärker; sind die Kelche der oberen Blüten nur leicht rot gestreift, so können die der unteren Blüten ganz grün bzw. gelbgrün sein.

4. Vorhandensein oder Fehlen eines rotbraunen oder braunroten Farbstoffs in der Epidermis der jungen Früchte, abgesehen von gefärbten, als rote Tupfen erscheinenden Haarpolstern. Die Färbung wird bald nach der Befruchtung deutlich, nimmt eine Zeitlang zu bis zur Bildung von vier breiten dunklen Streifen und verschwindet dann früher oder später wieder²⁾. Die Rotfärbung der Früchte kommt nur bei Rotfärbung des Kelchs vor; sie kann sehr kräftig sein bei ganz leichter Streifung des Kelchs (*O. [rubrinervis × biennis] subfallax*) und sie kann nur eben angedeutet sein bei ziemlich kräftiger Färbung des Kelchs (*O. [biennis × Lamarckiana] velutina*).

De Vries hat die Unterschiede in der Anthokyanbildung sehr gering bewertet und vielfach ganz unberücksichtigt gelassen. So war es ihm möglich bei gewissen Bastardgenerationen Formen zusammenzufassen, die weit verschieden sind, z. B. die in der Kreuzung *O. (biennis × Lamarckiana) velutina × (biennis × Lamarckiana) laeta* auftretenden *laeta* und *Lamarckiana* beide als *laeta* zu bezeichnen, trotzdem die *laeta* grüne Kelche, grüne Früchte und ungetupfte Stengel, die *Lamarckiana* rotgestreifte Kelche, rotgestreifte Früchte und rotgetupfte Stengel besitzt.

5. Das Verhältnis zwischen der Länge des Griffels und der Länge der Staubblätter. Der Griffel ist „kurz“, wenn die Narben ganz oder größtenteils von den Antheren gedeckt werden; er ist „mittellang“, wenn die Antheren die Narben im unteren Teil noch erreichen; er ist „lang“, wenn die Narben die Antheren nicht mehr erreichen, so daß keine Selbstbestäubung in der Knospe möglich ist; er ist „sehr lang“, wenn die Narbenbasen deutlich über die Antheren hinausgeschoben sind. Die

¹⁾ Vergl. de Vries 1913, Taf. XVIII, XXI.

²⁾ Vergl. de Vries 1913, Taf. II, XVIII, XXI.

relative Griffellänge pflegt an den unteren Blüten einer Infloreszenz geringer zu sein als an den oberen¹⁾, und die Unterschiede zwischen lang- und kurzgriffeligen Individuen sind an den oberen Blüten meist auffallender als an den unteren.

6. Überhängende Gipfel der wachsenden Hauptstengel und Seitenäste charakterisieren die *O. muricata* und ihre Pollenbastarde gegenüber den übrigen Formen mit geraden, nicht nutierenden Sprossen. Mit dem Abschluß des Längenwachstums strecken sich die vorher nutierenden Infloreszenzspitzen gerade.

7. Beträchtliche Unterschiede finden sich in der Gestalt der jungen, etwa drei Wochen alten Keimpflanzen²⁾. Typus von *O. biennis*: dichte Rosetten aus kleinen, ziemlich breiten, flach nieder- und aneinandergedrückten Blättern. Typus von *O. Lamarckiana*: ziemlich flache Rosetten aus bedeutend größeren, länger gestielten, breiten Blättern. Typus von *O. (biennis × Lamarckiana) velutina*: sehr lockere aufgerichtete Rosetten aus wenigen, ziemlich großen, lang gestielten, elliptischen, glatten Blättern. Typus von *O. rubrinervis*: Keimpflanzen mit gestreckten Internodien und lang gestielten eiförmigen Blättern, nicht rosettenartig. — Andere weniger scharf gekennzeichnete Typen lassen sich nicht mit wenigen Worten charakterisieren. — Sehr wichtig ist das Auftreten von langsam wachsenden gelben und von bald absterbenden gelblichen oder weißen Keimpflanzen neben den grünen.

8. Zu den Eigentümlichkeiten, die eine Form kennzeichnen, gehört auch das Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen. Wie dieses zu ermitteln ist und wie vorsichtig die gefundenen Zahlen zu beurteilen sind, ist oben auseinandergesetzt worden.

VI. Die Kennzeichen der verwendeten Arten.

O. biennis (Fig. 3). Die Rasse, die ich 1914 im botanischen Garten in Nymphenburg in Kultur fand, ist von der um München wild vorkommenden Form nicht zu unterscheiden. Blattrosette stark. Blätter

¹⁾ Vergl. dazu Gates, 1911, S. 595.

²⁾ Die hervorgehobenen Unterschiede waren am schärfsten ausgeprägt bei den ausgedehnten Kulturen im Frühjahr 1916, bei denen die Töpfe mit den Sämlingen in einem ziemlich kühlen Raum gehalten wurden. Die Erde war nicht sehr kräftig gedüngt. Im Jahr 1917, bei Kultur in fetter schwarzer Gartenerde und in einem sonnigen Gewächshaus, waren die Unterschiede z. B. zwischen *biennis*- und *Lamarckiana*-Keimpflanzen viel schwächer.

glatt, dunkelgrün, rotnervig, die der Rosette meist rot gefleckt. Stengel und Fruchtknoten ohne rote Tupfen, mit rauen Haaren. Brakteen flach, ziemlich klein. Kelch und Frucht grün. Äußerste Spitzen der Kelchzipfel und der Brakteen kräftig rot. Kronblätter der unteren Blüten 28 mm lang, tiefgelb. Griffel meistens kurz, seltener mittellang. Antheren ziemlich arm an Pollen. Früchte rauh behaart (Fig. 8). Samen zu 55—77% ge-

Fig. 3. Rechts *O. biennis*, zweijährig erzogen, links *O. (suaveolens* × *biennis)* *redempta*, zweijährig. Am 1. 7. 1916 aufgenommen. Beide Formen sind einander vollkommen gleich.¹⁾

sund, unter den tauben sehr kleine mit typisch gestörtem Embryo und Endosperm. Solche kranken Samen wurden auch bei der um München wild wachsenden Form gefunden, die aber weniger taube Samen bildet. —

¹⁾ Der bei den meisten Bildern mitphotographierte zusammenlegbare Maßstab ist im ganzen 100 cm lang (vergl. z. B. Fig. 4, 9). Wo die Zentimeterteilung (vergl. Fig. 8) in den Reproduktionen nicht wahrnehmbar ist, sind wenigstens die 10 cm voneinander entfernten Knöpfe zu erkennen.

Solange noch Blütenknospen in größerer Zahl vorhanden sind, ist das Bild des flach abgestutzten Infloreszenzgipfels mit den rot gespitzten Kelchzipfeln und Brakteen sehr charakteristisch. Stengelhöhe der einjährig erzogenen Individuen etwa 110 cm, der zweijährigen größer¹⁾. Unter den zahlreichen Individuen, die ich in zwei Generationen erzog, war nicht ein abweichendes.

Fig. 4. *O. muricata* von Venedig, einjährig, 6. 9. 15.

O. muricata-Venedig (F. 4, 5, 10). Blattrosette stark, zur Zweijährigkeit neigend. Blätter lang und schmal, bläulichgrün, fein behaart, rotnervig. Stengelspitzen einige Zeit vor Beginn der Blüte bis zum Abschluß der Blüte überhängend. Beginn der Blüte spät, Ende Juli. Stengel unten rot überlaufen. Stengel und Fruchtknoten fein rot ge-

¹⁾ Die Stengelhöhen sind alle im Sommer 1916 gemessen an Pflanzen, die auf ziemlich gleichmäßig behandeltem, nicht gerade sehr reichem Boden erwachsen waren. In guter Gartenerde können die Pflanzen sicher höher werden, aber die Maße sind untereinander alle vergleichbar.

tupft. Brakteen groß, schmal, flach. Kelch in seiner ganzen Ausdehnung leicht rötlich gefärbt, auch die Kelchröhre; Spitzen der Kelchzipfel kurz und dick. Kronblätter 15 mm lang und breit, blaßgelb. Griffel sehr kurz, mit kurzen, dicken Narben. Antheren kurz, arm an Pollen. Früchte eine Zeitlang rotstreifig, am Grund sehr dick, kegelförmig verjüngt (Fig. 10). Samen zu 63—87% keimhaltig. — Abweichende Individuen wurden weder in den Keimschalen noch blühend im Garten beobachtet.

Fig. 5. Rechts *O. muricata* von Venedig, links *O. (biennis × muricata*-Venedig) F_1 , beide einjährig. 31. 7. 16. In der Photographie unterscheidet sich der patroklone Bastard von dem Vater nur durch die größeren Blüten.

O. suaveolens Desf. (Fig. 6, 7, 8). Ohne ausgeprägte Blattrosette, typisch einjährig. Stengel unten rot überlaufen, von unten an reich verzweigt, bis 140 cm hoch, Wuchs buschig. Blätter rein grün, breit, fein gezähnt, weißnervig, weich und fein behaart, sehr leicht welkend. Brakteen groß, breit, flach. Stengel und Fruchtknoten nicht rot getupft. Kelch grün, mit schlanken Zipfelspitzen. Kronblätter 35—38 mm lang, schwefelgelb. Griffel kurz. Antheren reich an Pollen. Früchte grün, lang und schlank, fein behaart (Fig. 7). Samen zu 15—46% keim-

haltig. — In der ersten Generation, die aus frei bestäubten Früchten (vom natürlichen Standort) erzogen war, fand sich unter 15 Individuen ein abweichendes, mit roten Blattnerven und kurzen Früchten, wahrscheinlich ein Bastard aus einer rotnervigen Form. In der zweiten Generation

Fig. 6. *O. (biennis × suaveolens) suavis* F₁, mit *O. suaveolens* identisch, beim Beginn der Blüte, einjährig, Anfang Juli 1915.

Fig. 7. *O. suaveolens*, einjährig, bald nach dem Beginn der Blüte, 20. 7. 16. Die Figuren 11, 6, 7, 12, 13, 8 links können als aufeinanderfolgende Stadien von *O. suaveolens* ebensogut wie von *O. (biennis × suaveolens) suavis* gelten.

traten unter 109 Keimpflanzen als Nachkeimer zwei Individuen mit gelben Kotyledonen auf, die im Topf erzogen sich zu schwachen Pflanzen mit sehr dünnen, gelblichgrünen, weißnervigen Blättern entwickelten; sie entsprechen wohl der Mutante *lutescens*, die de Vries (1916 a, S. 7)

erwähnt. In einer zweiten Saat derselben Generation war unter 27 Exemplaren kein Abweicher.

O. Lamarckiana von de Vries. Blattrosette stark. Blätter graulich-grün, sehr bucklig, weißnervig. Stengel und Fruchtknoten kräftig rot

Fig. 8. Fruchstände einjähriger Pflanzen, links von *O. (biennis × suaveolens) suavis* (= *suaveolens*; Früchte lang, fein behaart), rechts von *O. (suaveolens × biennis) redempta* (= *biennis*; Früchte kurz, grob behaart). 16.9.15.

getupft. Brakteen groß, rinnig, abwärts gebogen, leicht gewellt. Kelch breit rotstreifig. Kronblätter 48 mm lang, blaßgelb. Griffel sehr lang. Antheren reich an Pollen. Früchte breit und tief rotstreifig. Samen zu 17—51% keimhaltig. Für den Habitus charakteristisch sind starke, erst niederliegende, dann bogig aufsteigende Äste am Grund des Haupt-

stamms; vergl. de Vries 1913 Tafel I. Stengel einjährig bis 145 cm hoch. — In der ersten Generation war unter 30 Individuen ein breitblättriges spät blühendes. Die zweite Generation, aus 20 Individuen bestehend, war einförmig.

O. Lamarckiana von Heribert-Nilsson. Die weißnervigen Individuen sind von der de Vriesschen Form kaum verschieden; die Kronblätter sind etwas größer, bis 55 mm lang; Samen zu 30—49% keimhaltig. Die rotnervigen Individuen, die immer Weißnerven abspalten¹⁾, haben weniger bucklige Blätter; Samen zu 23—27% keimhaltig; über andere Unterschiede berichtet Heribert-Nilsson²⁾. Mutanten sind in meinen allerdings ziemlich wenige Individuen umfassenden Kulturen nicht aufgetreten.

O. gigas von de Vries. Die Blätter sind weißnervig, Stengel und Fruchtknoten sind rot getupft, die dicken Narben liegen über den Antheren. Antheren sehr pollenreich. — Abweicher sind zahlreich; unter 30 Individuen der ersten Generation waren mehrere, die mit dem eigenen Pollen keine Früchte ansetzten, und drei Individuen mit sehr schmalen spitzen Blättern, deren Stengel sehr spät schossen und sich kaum verzweigten.

O. gigantea von Heribert-Nilsson. Heterozygotisch rotnervig, Weißnerven abspaltend. Stengel und Fruchtknoten rot getupft. Auffallende Abweicher fehlten.

O. nanella von de Vries. Blätter weißnervig. Stengel und Fruchtknoten rot getupft.

O. rubrinervis von de Vries. Blattrosetten schwach, typisch einjährig. Blätter schmal, leicht bucklig, fein gezähnt, weißnervig. Stengel 1 m hoch, wie die Fruchtknoten rot getupft. Achse zwischen den Blüten geschlängelt. Der Fruchtknoten fast wagrecht abstehend, die Kelchröhre wieder fast senkrecht aufgerichtet. Knospen sehr dick. Der Kelch fast ganz rot. Die Kronblätter in der Knospe zerknittert, fast wie bei *Papaver rhoeas*, sehr groß, dunkelgelb. Griffel lang; Narben dick, ziemlich kurz. Antheren außerordentlich pollenreich. Früchte groß und dick, breit rotgestreift. Samen zu 59—73% keimhaltig. — Alle Teile sehr spröde und brüchig.

¹⁾ Vergl. oben S. 152.

²⁾ 1912 S. 103, 1915 S. 37.

VII. Die Einzelergebnisse der Kreuzungsversuche.

1. Das Verhalten der Bastarde in der ersten Generation.

Das erste, was von einer Kreuzung sofort nach dem Ausreifen der Früchte festgestellt werden kann, ist die Beschaffenheit der Samen, aus denen die erste Bastardgeneration hervorgehen soll. Es werden

Fig. 9. *O. (biennis × muricata)* F₁, einjährig, 3. 9. 15.

also im folgenden die Beschreibungen der Kreuzungen beginnen mit der Angabe des beobachteten, schon in der Tabelle III mitgeteilten Verhältnisses zwischen gesunden und tauben Samen. Daran schließt sich die Beschreibung der Sämlinge, falls in den Keimschalen bemerkenswerte Eigentümlichkeiten zutage treten, weiter folgt die Schilderung der erwachsenen Bastardpflanzen. Den Beschluß macht die Auszählung der

nach Selbstbestäubung der F_1 -Generation gewonnenen Samen, welche die F_2 liefern sollen.

O. biennis $\times$ *muricata* (Fig. 5, 9, 10). Samen zu 71—84% keimhaltig. Außer gesunden Keimpflanzen treten gelblichweiße Keimlinge

Fig. 10. Fruchtstände, rechts von *O. muricata*, links von *O. (biennis* $\times$ *muricata)* F_1 . Einjährig 26. 10. 15. In diesem Zustand ist der Bastard von der Vaterart stark verschieden. Bei *O. muricata* stellt die Infloreszenzspitze ihr Wachstum bald ein, wohl infolge der Ausbildung der großen dicken Früchte, beim Bastard werden über den dünnen Früchten noch lange Blüten entfaltet.

auf, die mit winzigen Kotyledonen zugrunde gehen, ohne Primärblätter zu bilden; über diese Zweiförmigkeit der F_1 vergleiche unten S. 234. Die erwachsenen Pflanzen sind in allen Stadien stark patroklin, der *O. muricata* sehr ähnlich in Wuchs, Form der Blätter, Knospen, Blüten, Narben, in der Behaarung. Die Stengelspitzen nicken zur Blütezeit

ebenso stark wie die der *muricata*, fangen aber später an zu nutieren, sind zu Beginn der Blüte noch gerade; Stengel bis 110 cm hoch. Die Blüte beginnt etwa gleichzeitig mit der der *biennis*, früher als die der *muricata*. Stengel unten rot überlaufen, oben wie die Blätter hellgrün, nicht bläulichgrün. Blattnerven weiß, nur an den unteren Stengelblättern später rötlich. Rote Punktierung am Stengel und an den Fruchtknoten fehlt, höchstens tritt gegen Ende der Blütezeit am Sproß-

Fig. 11. Mehrere Wochen alte Keimpflanzen der F_1 der Kreuzung *O. biennis* $\times$ *suaveolens*. Oben die kräftige *suavis-suaveolens*, unten der schwache Zwillingsbruder *flava* mit gelben Kotyledonen und grünen gezähnelten Primärblättern.

gipfel undeutliche Färbung der Haarbasen auf. Die Blüten beträchtlich größer als bei *muricata*, der Kelch fast ganz grün, höchstens am Grund der Röhre leicht rötlich angelaufen, die Kronblätter hochgelb, 18 mm lang, 23 mm breit. Antheren sehr arm an Pollen. Früchte locker stehend, grün, wegen spärlicher Samenbildung dünn, bucklig, von den dicht gedrängten, dicken Früchten der *O. muricata* weit verschieden (Fig. 10). Samen zu 37—51% keimhaltig. — Ausführliche Beschreibung bei Davis, 1914.

Zahlen für *biennis* I 1 $\times$ *muricata* II, 1914 hergestellt: 1915 keimten 108 Samen, ungekeimt blieben 59, davon waren 20 taub, 39 enthielten einen Embryo. Von 88 ausgepflanzten Keimlingen blieben 20 aus, 54 gaben gesunde grüne Pflanzen, 4 gingen gleich nach der Entfaltung der gelblichweißen Kotyledonen zugrunde. Von den nicht über der Erde erschienenen Keimlingen dürfte die Mehrzahl in dieselbe Gruppe gehören wie die 4 letzten weißen.

Fig. 12. *O. (biennis $\times$ suaveolens) suavis* F₁, einjährig, auf der Höhe der Blüte, 6. 8. 16.

klein, dünn, bucklig. Samen zu 30—31% keimhaltig. — Ausführliche Beschreibung bei Davis, 1914. Zahlen siehe oben S. 123.

O. biennis $\times$ *suaveolens* (Fig. 6, 8, 11—15). Samen zu 74—83% keimhaltig. Die Kreuzung ist gleich bei der Samenkeimung als zweiförmig

1915 wurden nur 12 Individuen ausgepflanzt, die alle vollkommen gleichförmig waren. Von den in den Keimshalen überwinterten Keimpflanzen wurden 1916 wieder 23 Stück, ebenfalls ganz gleichförmig, in den Garten gebracht. Auch unter den kleinen Rosetten in den Keimshalen waren keine Unterschiede zu bemerken. Soweit sich nach der Erinnerung und nach Herbarmaterial urteilen läßt, stimmten die drei aus de Vriesschen Samen erzeugten F₄- und F₅-Individuen (vergl. oben S. 123) mit der von mir hergestellten Kreuzung ganz überein.

O. muricata $\times$ *biennis*. Ist bei meinen Materialien nur durch taube Samen dargestellt, wie schon im Sommer 1912 (vergl. Renner 1914, S. 124) und wieder 1914 ermittelt wurde. Der von de Vries erhaltene Bastard, allerdings F₄ und F₅, aber mit F₁ wohl identisch, ist von *muricata* wie von *biennis* weit verschieden, viel schwächer patroclin als die reziproke Kreuzung. Stengel aufrecht, wie die Fruchtknoten rot punktiert. Blätter ziemlich schmal, rotnervig, rein und dunkel grün, Rosette sehr stark. Blüten kleiner als bei *O. biennis*, Krone blaßgelb. Früchte wegen mangelhafter Ausbildung der Samen

zu erkennen (Fig. 11). Die Keimlinge haben teils grüne Kotyledonen und wachsen dann rasch zu Pflänzchen vom *suaveolens*-Typus heran, teils sind sie gelb, bleiben hinter den grünen weit zurück und bilden erst spät grüne, gezähnelte Primärblätter, wenn sie nicht schon vorher absterben. Der grüne Zwilling, der als *suavis* bezeichnet werden soll

Fig. 13. *O. (biennis × suaveolens) suavis* F₁, einjährig, gegen Ende der Blüte, September 1915.

(Fig. 6, 8, 12, 13), ist in der Mehrzahl der Individuen in keinem Zustand von *O. suaveolens* zu unterscheiden, wie an gleich alten Kulturen durch Monate hindurch geprüft wurde, also ausgesprochen einjährig, fast ohne Rosette, von buschigem Wuchs, am Stengel unten rot überlaufen, bis 145 cm hoch, breitblättrig, weißnervig, fein behaart, die Kronblätter

sind schwefelgelb, 35—38 mm lang, die Früchte lang und schlank (Fig. 8), die Samen zu 33—36% keimhaltig, dickschalig. Der schwache gelbe Zwilling, *flava* genannt (Fig. 14, 15), wächst sehr langsam, ist klein, niedrig, bis 65 cm hoch, ganz ohne Rosette, dauernd gelblich grün, am Stengel mit abstehenden steifen Haaren bestreut, sonst sehr schwach

Fig. 14. *O. (biennis × suaveolens) flava* F₁, einjährig, verhältnismäßig kräftiges Individuum, 16. 8. 16.

Fig. 15. *O. (biennis × suaveolens) flava* F₁, einjährig, 13. 8. 16.

und fein behaart, hat dünne, breite, glatte, fast ganzrandige, schwach aber doch deutlich rotnervige Blätter, sehr schlanke Blütenknospen mit sehr fein ausgezogenen Kelchzipfeln, kaum größere Blüten als *O. biennis*, blaßgelbe, 28 mm lange Kronblätter; der Griffel ist kurz wie bei beiden Eltern, die Antheren sind reich an Pollen, die Früchte dünn und lang,

glänzend grün, sehr schwach und fein behaart, die Samen zu 61% keimhaltig, dünnchalig. Von der Nervenfarbe abgesehen ist der Zwilling *flava* von der Mutante *lutescens* aus *O. suaveolens* (vergl. oben S. 162) kaum zu unterscheiden; über den Wuchs, den die *lutescens* im Freiland annimmt, bin ich allerdings nicht unterrichtet, weil ich die beiden Exemplare der Mutante im Topf erzogen habe.

Fig. 16. *O. (suaveolens × biennis)* F₁, junge Keimpflanzen. Die Schale enthält die spät gekeimten Individuen, unter denen der Zwilling *flava* überwiegt. Es sind 3 kräftige grüne *redempta* (= *biennis*) und 37 schwache gelbe *flava*. Vergl. Fig. 1.

Zahlen für *biennis* I 1 × *suaveolens* I 5: 1915 wurden 197 Samen zum Keimen ausgelegt, von denen 171 keimten, 26 taub waren; 166 wurden in Schalen gepflanzt, davon blieben 13 aus, 120 Keimlinge waren grün, 33 gelb. Von den grünen wurden 108 Individuen zur Blüte erzogen, von denen 106 *suavis* und 2 Mutanten waren. Die Mutante a unverzweigt, schmalblättrig, kleinblütig, langfrüchtig; die Mutante b fast unverzweigt, mit ziemlich breiten, dicklichen Blättern, Blüten fast von der Größe der *suavis*, locker stehenden, kleinen, dünnen Früchten. Von den gelben Keimlingen wurden 12 Individuen zur Blüte erzogen; davon waren 11 *flava*, das zuletzt gekeimte Individuum wich ab durch schwach verzweigten, umfallenden Stengel, schmalere Blätter und ge-

streckte Infloreszenz; eine *flava* überwinterte als Rosette und wurde 1916 zu Bestäubungen verwendet, weil sie früher zur Blüte kam als die einjährigen Individuen: *flava* Nr. 13. 1916 wurden wieder 100 Samen ausgelegt, 78 gekeimt, 22 nicht gekeimt, taub. Von den gekeimten blieben 2 aus, 59 waren grün, 17 gelb. Von den grünen wurden 51 zur Blüte erzogen; alle waren *suavis*, bis auf ein Individuum, das zwischen *suaveolens* und *biennis* die Mitte hielt, mit breiten, derben, blaß rotnervigen Blättern, rauher Behaarung, kleinen, wie die Kelchzipfel rot gespitzten Brakteen, kurzen Früchten. Von den gelben Keimlingen kamen 12 als *flava* zur Blüte.

Im ganzen kommen also auf 179 grüne Keimlinge, die zur Hauptsache *suavis* sind, 50 gelbe (22%), die fast alle, soweit sie genügend weit erwachsen, *flava* geben. Dazu sind die 48 tauben und die 15 ausgebliebenen Samen zu berücksichtigen, über deren genotypische Beschaffenheit wir nichts wissen.

O. suaveolens $\times$ *biennis*. Samen zu 73—88% gesund. Bei der Keimung als zweiförmig zu erkennen (Fig. 1, 16) wie die reziproke Kreuzung. Die grünen Keimlinge geben den Zwilling *redempta*¹⁾, der in keinem Zustand von der *O. biennis* zu unterscheiden ist (Fig. 3, 8), mächtige Blattrosetten bildet, einjährig 110 cm, zweijährig 150 cm hoch wird, und rotnervige Blätter, rauh behaarte Früchte (Fig. 8) und zu 70% keimhaltige Samen hat. Der andere Zwilling ist mit der *flava* aus der reziproken Kreuzung identisch, höchstens etwas kräftiger, niedrig, bis 65 cm hoch, gelblich, schwach rotnervig.

Zahlen für *O. suaveolens* I 4 $\times$ *biennis* I 1, hergestellt 1914, gekeimt 1915: 134 Samen gekeimt, 30 taub. Ausgepflanzt 130, davon 26 grün, 100 gelb, 4 ausgeblieben. Die grünen Sämlinge keimten zur Hauptsache vor den gelben, vergl. S. 129. Von der *redempta* kamen im Sommer 1915 17 Individuen zur Blüte, 8 blieben Rosetten, die im folgenden Jahr blühten. Von der *flava* wurden 54 zur Blüte erzogen. — 1916 wurden wieder 6 *redempta* und 7 *flava* aufgezogen; die Keimlinge sind nicht ausgezählt worden.

Bemerkenswert ist, daß bei der Kreuzung *O. suaveolens* $\times$ *biennis* die gelben *flava*-Keimlinge gegenüber der grünen *redempta* bedeutend in der Überzahl sind, während bei der reziproken Kreuzung das Zahlenverhältnis zwischen gelb und grün umgekehrt ist.

O. Lamareckiana $\times$ *muricata* (Fig. 17, 18). Samen zu 91—98% keimfähig, nur im oberen Teil der kleinen Früchte (vergl. oben S. 146). Die Keimpflanzen sind teils gesund und grün, teils gehen sie mit winzigen rein weißen Kotyledonen rasch zugrunde. Auch die grünen Pflanzen sind schwach, ausgeprägt patroklin. Stengel niedrig, bis 80 cm hoch, verzweigt, schon lange vor der Blüte nickend, tief rosenrot überlaufen, fein behaart, oben wie die Fruchtknoten spärlich und fein rot getupft. Blätter sehr lang und schmal, bläulichgrün, zart rotnervig, fein behaart.

¹⁾ Über die Wahl des Namens vergl. unten S. 236.

Blüten von der Form der *muricata*, doch beträchtlich größer. Kelch tiefrosenrot mit 8 schmalen grünen Streifen und dünnen grünen Zipfelspitzen. Kronblätter satt gelb, 20 mm lang. Narben an den späteren Blüten über den Antheren. Antheren ziemlich reich an Pollen. Fruchtähren locker, Früchte klein und dünn, zuerst rot überlaufen, später

Fig. 17. *O. (Lamarckiana × muricata) gracilis*, einjährig, im Beginn der Blüte, 13. 8. 16.

auffallend weißlich gestreift. Samen bei Selbstbestäubung alle taub, wie bei de Vries.

Zahlen für *O. Lamarckiana* H.-N. weißnervig A I 3 $\times$ *muricata* II, hergestellt 1914, gekeimt 1915, blühend 1916 nach Überwinterung im Topf: 51 Samen gekeimt, 5 nicht gekeimt, davon 3 taub, 2 mit Embryo. Die Zahl der weißen Keimlinge ist nicht aufgezeichnet worden. — *O. Lamarckiana* A I 31 $\times$ *muricata* III, hergestellt 1915, ausgelegt 1916: 25 Samen gekeimt, 52 nicht gekeimt, doch die meisten mit Embryo; die Keimung erfolgte sehr langsam, bei einem andern Material war überhaupt keine

Keimung zu erzielen. Von den gekeimten 4 ausgeblieben, 8 weiß, 13 grün. Wenn die ausgebliebenen zu den weißen gehören, sind weiße und grüne Keimlinge in gleicher Zahl vorhanden. — 12 zur Blüte erzogene Pflanzen von der ersten und 13 von der zweiten Kreuzung waren gleichförmig.

O. muricata $\times$ *Lamarckiana*. Samen zu (48—) 80% keimhaltig. Spaltet wie bei de Vries in die Zwillinge *laeta* und *velutina* (Fig. 19).

Fig. 18. *O. (Lamarckiana* $\times$ *muricata)* *gracilis*, einjährig, September 1916.

Beide Zwillinge haben steif aufrechte Stengel, schmale rotnervige Blätter, am Stengel und an den Fruchtknoten steife Haare auf starken roten Polstern (also kräftige rote Tupfen), 28 mm lange, oben ausgerandete, an der entfalteten Blüte mit den Rändern sich nicht deckende, sehr blaß gelbe Kronblätter. Unterschiede zwischen den Zwillingen: Die *laeta* wächst sehr hoch, bis 170 cm; die Brakteen sind dauernd aufgerichtet, die Blütenknospen schlank; die Blütenkelche sind erst gegen Ende der Blütezeit am Grund schwach rötlich angelaufen, sonst grün, die Früchte sind kurze Zeit schwach rot gestreift, die Narben liegen über den Antheren, die Antheren sind sehr arm an Pollen; mit dem eigenen Pollen werden keine Samen ange-setzt. Die *velutina* bleibt niedriger, bis 110 cm hoch, und schwächer, ihre Blätter sind schmaler, die Brakteen nach dem Verblühen zurückgebogen, die Blütenknospen dick; der

Kelch ist fast ganz rot, nur am Mittelnerv und an den Rändern der Zipfel grün, die Früchte sind kräftig rotstreifig, am Grund dick, kegelförmig verjüngt, die Narben liegen zwischen den pollenreichen Antheren; mit dem eigenen Pollen werden Samen angesetzt, die zu 43% keimhaltig sind. — Die Keimlinge der Zwillinge sind, wenn sie einige Blätter gebildet haben, merklich doch nicht auffallend verschieden; die der *velutina* haben größere, deutlich zweizählige Kotyledonen und gelb-

lichgrüne, zur Gelbstreifigkeit neigende, ziemlich lang gestielte, kaum gezähnelte Primärblätter, die der *laeta* haben kleinere, dunkler grüne, deutlicher gezähnte, rosettenartig gedrängte Primärblätter.

Zahlen für *O. muricata* III 1 $\times$ *Lamarckiana* H.-N. weißnervig A I 31, hergestellt 1915, gesät 1916: von 86 großen Samen keimten 77, die 9 übrigen waren taub;

Fig. 19. *O. (muricata* $\times$ *Lamarckiana)* F₁, einjährig, auf der Höhe der Blüte, 6. 8. 16. Rechts *laeta*, links *velutina*.

von 66 zur Blüte gebrachten Individuen waren 17 *laeta*, 49 *velutina*; von 4 langsam wachsenden, im Topf Rosetten bleibenden Pflanzen waren 2 *laeta* und 2 *velutina*; also zusammen 19 *laeta* und 51 *velutina*.

O. Lamarckiana $\times$ *biennis* (Fig. 20; vergl. auch Fig. 21, 22, 23, 38, 45). Samen zu 46—55% gesund bei der schwedischen, zu 79% bei der de Vriesschen Rasse. Die Kreuzung soll nach de Vries der

biennis zum Verwechseln ähnlich sein¹⁾, auch Heribert-Nilsson²⁾ findet sie stark patroclin, mir erscheint der Bastard ziemlich intermediär zwischen den Eltern, in wichtigen Charakteren eher der *O. Lamarckiana* ähnelnd. Er ist bei mir immer einförmig wie bei den beiden genannten Autoren, nicht mehrförmig wie bei MacDougal³⁾. Ich will die Bastardform zum Unterschied von anderen *fallax* nennen, weil sie de Vries und für längere Zeit auch mich auf Irrwege geführt hat; zugleich soll der Name die nahe Beziehung zu der von de Vries *laxa* genannten Form andeuten (vergl. unten S. 229). Auf *O. Lamarckiana* weisen folgende Merkmale: Die Keimpflanzen und jungen Rosetten sind von denen der Mutter nicht zu unterscheiden; der Stengel hat starke niederliegend-aufsteigende Grundäste, die leicht abbrechen (vergl. Fig. 38, 45), die Blätter sind bucklig⁴⁾, die Brakteen etwas rinnig⁵⁾, Stengel und Fruchtknoten reichlich rot getupft, Kelche und Früchte breit und dunkel rotstreifig, noch stärker gefärbt als die der *O. Lamarckiana*; die Staubblätter sind reich an Pollen. Auf *O. biennis*weisende Merkmale: Stengel niedrig, bis 110 cm hoch, Blätter immer rotnervig, auch wenn die verwendete *O. Lamarckiana* weißnervig war, Stengel und Früchte rau behaart, Brakteen ziemlich klein, Narben zwischen den Antheren. Intermediäre Merkmale: Früchte kurz und dick, etwas länger als bei *O. Lamarckiana*, kürzer als bei *O. biennis*; Kronblätter 30—35 mm lang, also in der Größe viel näher denen des Vaters als denen der Mutter; Spitzen der Kelchzipfel oft leicht rötlich, doch manchmal fast rein grün. Besondere Eigentümlichkeiten, die sich bei keinem der Eltern finden: Der Mittelstamm der Infloreszenz bleibt kurz, darunter gehen starke spreizende Äste ab (vergl. Fig. 23); die Fruchthähren sind sehr dicht (vergl. Fig. 21 links); die Kronblätter dunkler gelb als selbst bei *O. biennis*. Samen zu 20—38% keimhaltig.

Zahlen für *O. Lamarckiana* Vries I 1 (weißnervig) $\times$ *biennis* I 1, hergestellt 1914, gesät 1916: Von 113 Samen keimten 88; 25 blieben ungekeimt, alle waren taub. Von 80 blühenden Pflanzen waren 79 gleichförmig *fallax*, eine war eine *lata*-Mutante, rotnervig wie alle anderen. — *O. Lamarckiana* Heribert-Nilsson A I 1 (weißnervig) $\times$ *biennis* I 1: 67 Samen gekeimt, 43 nicht gekeimt, davon 42 taub, 1 mit Embryo; 61 Pflanzen blühend, gleichförmig, *fallax*, dem Bastard aus der de Vriesschen Sippe ganz gleich. — *O. Lamarckiana* Heribert-Nilsson A I 31 (weißnervig, zweijährig)

¹⁾ de Vries, Gruppenw. Artb., S. 158.

²⁾ Heribert-Nilsson, 1912, S. 185.

³⁾ MacDougal (1915, S. 17) hat sicher eine ganz andere „*biennis*“ verwendet.

⁴⁾ Vergl. die Fig. 72, de Vries, a. a. O., S. 158.

⁵⁾ Fig. 70 und 71, de Vries, S. 157.

× *biennis* I 12, hergestellt 1915, gesät 1916: 76 Samen gekeimt, 47 nicht gekeimt, alle ohne Embryo; 72 Pflanzen blühend, gleichförmig, *fallax*.

O. biennis × *Lamarckiana* -weißnervig. Samen bei Verwendung der schwedischen Rasse zu 63% gesund. Während de Vries aus der Kreuzung immer die Zwillinge *laeta* und *velutina* erhielt wie aus der Kreuzung *O. muricata* × *Lamarckiana* und auch ich aus *O. biennis* ×

Fig. 20. *O. (Lamarckiana* Her.-Nilsson weißnervig × *biennis)* *fallax* F₁, einjährig, 27. 7. 16.

Fig. 21. *O. (biennis* × *Lamarckiana* de Vries) F₁, einjährig, 13. 8. 16. Die Drillinge gegen Ende der Blütezeit, ungefähr im natürlichen Verhältnis ihrer Höhe aufgenommen. Rechts die hohe *laeta* noch mit zahlreichen Blütenknospen, links die niedrige *fallax* mit schon gehemmter Infloreszenzspitze und dichter Fruchthöhre, in der Mitte *velutina*.

Lamarckiana X (vergl. S. 1) nur die Zwillinge erzog, liefert mir die Rasse von *biennis*, die ich seit 1914 verwende, immer Drillinge (Fig. 21), nämlich außer *laeta* und *velutina* noch eine Form, die mit dem reziproken Bastard *O. (Lamarckiana* $\times$ *biennis*) identisch, also eine *fallax* ist. Die drei Formen sind schon in den Keimschalen mit Sicherheit zu

Fig. 22. *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana* Her.-Nilss. rotnervig) F_1 *fallax*, einjährig, 4. 9. 15. Die Buckligkeit der Stengelblätter ist deutlich.

erkennen, wenn die Pflänzchen einige Primärblätter gebildet haben. Die *fallax* keimt wie *Lamarckiana*, die *laeta* ist von gleich alter *biennis* nicht zu unterscheiden, die *velutina* hat ihren besonderen Typus und ist an den Primärblättern häufig gelb gestreift; vergl. die Beschreibung der Keimlingstypen S. 158. Im Rosettenzustand hat die *fallax* breite, bucklige, rotnervige Blätter, die *laeta* breite, glatte, weißnervige, und

die *velutina* schmalere, glatte, weißnervige, stärker behaarte Blätter. Mit dem Treiben der Stengel werden die Unterschiede immer augenfälliger; nur die unteren Stengelblätter der *velutina* zeigen häufig schwach rosenrote Färbung der Mittelnerven, ohne je dem tiefen blaustichigen Rot der *fallax*-Nerven nahezukommen. Die *fallax* (Fig. 21, 22, 23, 38, 39) braucht nicht noch einmal beschrieben zu werden; Stengelhöhe wieder bis 110 cm bzw. bei zweijähriger Kultur bis 150 cm; Samen zu 26—27 % keimhaltig. Die *laeta* (Fig. 24) hat von der Mutter *biennis*: die Art der Verzweigung, die glatten Blätter, die etwas rauhe Behaarung, das Fehlen der roten Tupfen am Stengel und an den Fruchtknoten, die grünen Kelche und Früchte, die gerade abgestutzten Infloreszenzspitzen; vom Vater *Lamarckiana*: die weißen Blattnerven, die langen Griffel, die die Narben wenigstens an den späteren Blüten fast ganz über die Antheren emporheben; die Blütenknospen sind schlanker als bei *biennis*, aber nicht ganz so schlank wie bei *Lamarckiana*; die Blüten sind ziemlich groß, die Kronblätter 35 mm lang, hellgelb; die Antheren sind groß, aber noch ärmer an Pollen als die der *biennis*; die Brakteen sind aufrecht, in der Form ähnlich denen der *biennis*, aber wellig und verdreht, die Spitzen der Brakteen an den jungen Blütenknospen ebenso wie die Spitzen der Kelchzipfel grün, nicht rot wie bei *biennis*; der Wuchs ist noch höher als bei der *Lamarckiana* (einjährig bis 155, zweijährig bis 190 cm), die stärkeren Achsen rinnig-kantig; die Frucht-

Fig. 23. *O. (biennis × Lamarckiana Her.-Nilss. rotnervig) fallax* F₂, einjährig, 16. 8. 16, ohne die starken Grundäste erzogen (vergl. Fig. 38, 45). Der Hauptspieß ist nicht viel höher als die Seitenäste, kaum über 1 m hoch, der Fruchtstand ist besonders am Hauptspieß sehr dicht.

ähren, besonders am Hauptstamm, sind sehr lang und schlank; die Früchte sind vielleicht etwas länger und schlanker noch als bei *O. biennis*, wie bei dieser grob behaart; die Samen zu 39—56% keimhaltig. Alles in allem erscheint die *laeta* wie eine vergrößerte *biennis* mit weißen Blattnerven, grünen Kelchzipfel- und Brakteenspitzen, mittellangen Griffeln, schlankeren Fruchtfähren, zahlreichen tauben Samen.

Die *velutina* (Fig. 24) ist von beiden Eltern weit verschieden; von der *biennis* hat sie die ganz zwischen den Antheren liegenden Narben, von der *Lamarckiana* die roten Tupfen am Stengel und an den Fruchtknoten, die braunroten, allerdings nicht sehr kräftigen Streifen am Kelch und an den Früchten, die weißen Blattnerven, die pollenreichen Antheren; die Knospen sind dick und plump, ganz anders gestaltet als bei beiden Eltern, die Kronblätter sind 35 mm lang, dunkler gelb als selbst bei *biennis*; die Brakteen sind zurückgeschlagen, oft rinnig; die Früchte sind lang und groß, vom dicken Grund schlank kegelförmig verjüngt, fein behaart; die Samen sind zu 16—37% keimhaltig; Stengel und Blätter sind mit weichen Haaren dicht bedeckt; die Blätter sind beträchtlich schmaler als bei beiden Eltern; der Wuchs ist höher als bei *biennis*, aber meist etwas niedriger als bei *Lamarckiana*, beträchtlich niedriger als bei *laeta* (einjährig bis 130, zweijährig bis 170 cm hoch), die Achsen zylindrisch, nicht kantig, an den Infloreszenzspitzen zwischen den Blütenknospen purpurn. — Die aus den Beschreibungen zu entnehmenden Unterschiede zwischen *laeta* und *velutina* hat de Vries ausführlich geschildert. Wir legen besonderen Wert darauf, daß die beiden Bastardgeschwister außer in den von de Vries hervorgehobenen Merkmalen auch in der Anthokyanbildung sich unterscheiden. Die *laeta* ohne Anthokyan in den Haarpolstern, am Kelch und an den Früchten, die *velutina* rot getupft, mit roten Streifen an Kelchen und Früchten¹⁾. Die dritte Schwesterform, die *fallax*, hat dieselbe Pigmentierung wie die *velutina*, nur noch bedeutend kräftiger, und zudem die tiefroten Blattnerven, die der *velutina* abgehen.

¹⁾ Honing (S. 266) meint allerdings, daß die rote Färbung des Kelchs „für die *laeta*- und *velutina*-Frage von keiner Bedeutung“ ist, „da nicht alle *velutina* — z. B. jene von der *biennis* nicht — einen roten Kelch haben“. Sein abweichender Befund dürfte einmal davon herrühren, daß das von ihm verwendete *Lamarckiana*-Material sehr schwache Anthokyanbildung am Kelch besaß; die Kelche waren hier „gelbgrün, nur selten mit rötlicher Färbung“ (S. 266); andererseits wahrscheinlich auch davon, daß er die spät gebildeten Blüten, an denen die Kelchfärbung oft erst deutlich wird, nicht untersucht hat.

Zahlen für *O. biennis* II 1 $\times$ *Lamarckiana* Vries II 1, 1915 hergestellt, 1916 gesät: 47 Samen gekeimt, 11 nicht gekeimt, taub. Die *velutina* in den Keimchalen teilweise mit gelbstreifigen Blättern. Blühend 42 Individuen, davon 21 weißnervige *laeta*, 19 weißnervige *velutina*, 2 rotnervige *fallax*. — *O. biennis* II 5 $\times$ *Lamarckiana* Vries II 2, 1915 hergestellt, 1916 gesät: 70 Samen gekeimt, 27 nicht gekeimt, davon 1 mit

Fig. 24. *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana)* F₁, einjährig, 29. 7. 16.
Rechts *laeta*, links *velutina*.

Embryo, 26 taub. Die *velutina* in den Keimchalen etwa zur Hälfte gelbstreifig. Blühend 63 Pflanzen, davon 27 weißnervige *laeta*, 32 weißnervige *velutina*, 4 rotnervige *fallax*.

O. biennis I 1 $\times$ *Lamarckiana* Heribert-Nilsson A I 1, 1914 hergestellt, 1915 gesät: 132 Samen gekeimt, 60 nicht gekeimt, davon 55 taub, 5 mit Embryo. Blühend 1915 einjährig 63 Pflanzen, davon 9 weißnervige *laeta*, 37 weißnervige *velutina*, 17 rotnervige *fallax*. 1916 blühen zweijährig 31 Pflanzen, davon 8 weißnervige *laeta*, 7 weißnervige *velutina*, 16 rotnervige *fallax*; zusammen 17 *laeta*, 44 *velutina*, 33 *fallax*.

O. biennis II 1 $\times$ *Lamarckiana* Heribert-Nilsson A I 31, 1915 hergestellt, 1916 gesät: 59 Samen gekeimt, 22 nicht gekeimt, davon 21 taub, 1 mit Embryo; von den gekeimten 9 ausgeblieben. Die *velutina* teilweise gelbstreifig. Blühend 46 Pflanzen, davon 7 weißnervige *laeta*, 27 weißnervige *velutina*, 12 rotnervige *fallax*.

O. biennis II 2 $\times$ *Lamarckiana* Heribert-Nilsson C II weißnervig 1, 1915 hergestellt, 1916 gesät: 75 Samen gekeimt, 30 nicht gekeimt, taub. Blühend 71 Pflanzen, davon 51 weißnervige *laeta*, 19 weißnervige *velutina*, die teilweise noch auf den Beeten an den unteren Blättern gelbe Ränder zeigen, 1 rotnervige *fallax*. Unter den *velutina* sind zwei Individuen mit breiteren, hellgrünen Blättern und kleineren, blasseren Blumenkronen, sie stimmen mit dem Bastard *subvelutina* aus *biennis* $\times$ *rubrinervis* überein (vergl. S. 194) und sind wohl aus Pollenzellen hervorgegangen, die nach *rubrinervis* mutiert hatten.

Von den Drillingen fängt die *velutina* zuerst zu blühen an, die *laeta* zuletzt. 1916 begann die *velutina* am 1. Juli mit der Blüte, die *fallax* am 6. Juli, die *laeta* am 8. Juli. In der Entfaltung der Blütenknospen am Abend ist die *fallax* (gleichgültig aus welcher Kombination gewonnen, bei sämtlichen später als *fallax* aufgeführten Formen) allen übrigen Formen voran, dafür welken die Knospen am Morgen auch am frühesten; von den Drillingen folgt die *velutina*, die *laeta* macht den Schluß. An manchen Juli-Abenden waren alle *fallax*-Beete und vereinzelten *fallax*-Individuen eine halbe bis eine ganze Stunde lang mit ihren geöffneten Blüten unter den übrigen noch nicht aufgeblühten Formen weithin sichtbar.

O. biennis $\times$ *Lamarckiana*-rotnervig. Die Kreuzung liefert fünf verschiedene Formen, nämlich *laeta* weiß- und rotnervig, *velutina* weiß- und rotnervig, *fallax* rotnervig. Das Ergebnis hat nichts Überraschendes, weil Heribert-Nilsson gezeigt hat, daß die rotnervigen *Lamarckiana*-Individuen im Nervenfarbentypus immer heterozygotisch sind. Die rote Farbe der Blattnerve hat bei *laeta* und *velutina* einen schwachen Stich ins Gelbliche, im Gegensatz zu dem purpurnen, bläulichigen Rot der *fallax*-Nerven. Die Nervenfarbe ist schon an den Blattrosetten deutlich zu erkennen, gegen Ende der Blüte blaßt das Rot wie überall aus. Die Rotfärbung der Blütenkelche ist bei der rotnervigen *velutina* intensiver als bei der weißnervigen; die Blätter scheinen bei der rotnervigen *laeta* etwas breiter zu sein als bei der weißnervigen. Kelche und Früchte der *laeta* sind auch dann grün, wenn die Nerven rot gefärbt sind.

Zahlen für *biennis* I 1 $\times$ *Lamarckiana* Heribert-Nilsson B I rotnervig 1, hergestellt 1914, gesät 1915: 142 Samen gekeimt, 78 nicht gekeimt, davon 67 taub, 11 mit Embryo. Blühend 1915 einjährig 128 Pflanzen, davon 19 *laeta*, und zwar 6 rotnervige, 9 weißnervige, 4 fragliche (die Auszählung ist zu spät im Jahr vorgenommen worden), 91 *velutina*, und zwar 33 rotnervige, 47 weißnervige, 11 fragliche, endlich 18 rotnervige *fallax*. Unter den *velutina* waren (wie auch auf einigen anderen Beeten) einige schwache

Individuen mit dünnem, längs aufplatzendem, umfallendem Stengel und sehr schmalen Blättern, vielleicht nur kranke Pflanzen. 1916 blühten zweijährig noch 9 Pflanzen, davon 1 rotnervige *laeta*, 1 rotnervige *fallax*, 2 rotnervige *velutina*, 4 weißnervige *velutina*, 1 weißnervige *velutina*-Mutante, niedrig, reich verzweigt, mit kleinen schmalen Blättern und kleinen Blüten. Zusammen traten auf: 20 *laeta*, 98 *velutina*, 19 *fallax*.

Fig. 25. *O. (Lamarckiana × suaveolens) F₁ suavi-laeta*, zweijährig, auf der Höhe der Blüte, 26. 7. 16.

Fig. 26. *O. (Lamarckiana × suaveolens) F₁ suavi-velutina*, zweijährig, auf der Höhe der Blüte, 24. 7. 16.

O. Lamarckiana (weißnervig) $\times$ *suaveolens*. Samen zu 92—95% gesund, Früchte reich an Samen, sehr groß und dick. Es treten Zwillinge auf, die mit *laeta* und *velutina* identifiziert werden können, beide deutlich an die *flava* aus *suaveolens* $\times$ *biennis* und reziprok erinnern, aber sehr kräftige, hohe, reich verzweigte Pflanzen werden. Die Rosettenblätter (die Pflanzen wurden im Herbst ausgesetzt, zweijährig erzogen)

sind bei beiden Zwillingen stark bucklig, mehr oder weniger gelbgrün, die der *laeta* breiter, auffallend rot gefleckt, die der *velutina* schmaler, wenig gefleckt. Erwachsene *laeta* (Fig. 25): Blätter breit, dunkelgrün, weißnervig, bucklig, Stengel hoch, einjährig 140, zweijährig 200 cm lang, oben kantig, unten rot überlaufen, fein behaart, wie die Fruchtknoten ohne rote Tupfen. Blüten- und Fruchtstände lang und schlank. Brakteen aufgerichtet. Knospen schlank mit fein ausgezogenen Kelchzipfeln, wie bei *flava*. Kelch grün. Krone sattgelb, flach glockenförmig (wie bei *O. Lamarckiana*), früh am Abend sich öffnend und lange am Tag offen bleibend, Kronblätter 38 mm lang. Narben zuerst fast ganz zwischen den Antheren, an den späteren Blüten noch zur Hälfte von den Antheren gedeckt. Antheren ziemlich reich an Pollen. Früchte glänzend grün, nicht rotstreifig, fein behaart.

Erwachsene *velutina* (Fig. 26): Stengel etwas niedriger, einjährig 130, zweijährig 150 cm hoch, weit hinauf rot überlaufen, rund, fein behaart, wie die Fruchtknoten reichlich rot getupft, mit starken, niederliegend-aufsteigenden, leicht abbrechenden Grundästen. Blätter sehr breit, sehr dunkel grün, weißnervig. Die Blüte beginnt früher als bei der *laeta*. Brakteen groß, aus breitem Grund zugespitzt, ähnlich geformt wie bei *O. suaveolens*, zurückgebogen, oft rinnig, Knospen etwas dicker als bei der *laeta*, aber noch immer recht schlank, die Kelchzipfel ebenfalls ziemlich fein zugespitzt. Kelch breit rotstreifig. Krone dunkelgelb, radförmig, Kronblätter 38 mm lang. Narben zwischen den Antheren. Antheren reich an Pollen. Früchte mit starken roten Streifen, sonst glänzend grün, am Grund ziemlich dick, fein behaart. Fruchtfähren ziemlich dicht, kürzer als bei der *laeta*. — In Wuchs, Behaarung, Gestalt und Farbe der Blütenknospen erinnert diese *velutina* mehr an die *fallax* als an die *velutina* aus *O. biennis*.

Als Abweicher traten unter den zuletzt gekeimten Individuen auf: ein schwaches, fast kahles, graulichgrünes, nicht zur Blüte gelangendes; zwei einander vollkommen gleiche, *velutina*-artige, an die *blanda* aus *O. rubrinervis* × *Lamarckiana* (vergl. unten S. 195) erinnernde Individuen, die wahrscheinlich aus nach *rubrinervis* mutierten Eizellen der *O. Lamarckiana* hervorgegangen waren; Stengel rot angelaufen, mit niederliegenden starken Grundästen, wie die Fruchtknoten stark getupft, Blätter mittelbreit, gar nicht bucklig, weich behaart, die unteren mit rötlichem Mittelnerv, Blütenknospen groß und dick, breit rotstreifig, Kelchzipfel lang zugespitzt, ziemlich dicht und lang abstehend behaart, Kronen groß, tiefgelb, Narben zwischen den Antheren, Früchte groß,

dick, breit rotstreifig, alle Organe ziemlich brüchig, doch nicht so wie bei *blanda*.

Zahlen für *O. Lamarckiana* H.-N. A 12 $\times$ *suaveolens* 15, hergestellt 1914, gesät Juli 1915: 317 Samen gekeimt, 6 nicht gekeimt, davon 2 mit Embryo, 4 leer. Die Keimpflanzen wurden größtenteils im Herbst in den Garten gebracht und dort überwintert, wobei viele zugrunde gingen; ein kleiner Teil wurde erst im Frühjahr 1916 ausgepflanzt,

Fig. 27. *O. (suaveolens $\times$ Lamarckiana) F₁*, zweijährig, 13. 8. 16. Untere Früchte der Vierlinge. Von links nach rechts: *bienni-laeta*, *suavi-laeta*, *suavi-velutina*, *bienni-velutina*. Die Brakteen sind bei den *suavi*-Formen viel größer als bei den *bienni*-Formen, bei beiden *laetae* stark wellig und gedreht. Die Früchte sind bei den *velutinae* schlank kegelförmig, bei den *laetae* mehr zylindrisch; bei den *bienni*-Formen, besonders der *velutina*, sind sie kräftig behaart.

und die betreffenden Individuen sind oben als „einjährig“ bezeichnet, weil sich derart behandelte Pflanzen nach meinen sonstigen Erfahrungen wie einjährige, im Frühjahr angekeimte verhalten. Zur Blüte kamen 139 Individuen; eine Auszählung wurde nicht vorgenommen, wegen der möglichen Selektion, die durch das teilweise Auswintern eingetreten sein konnte.

O. suaveolens $\times$ Lamarckiana. Samen zu 91—93% gesund. Die erste Bastardgeneration ist vierförmig (Fig. 27, 28, 29). Außer den eben beschriebenen Zwillingen der reziproken Kreuzung treten noch

eine *laeta* und eine *velutina* auf, die mit den aus *O. biennis* gewonnenen identisch sind; diese sollen als *bienni-laeta* und *bienni-velutina* bezeichnet werden, während das andere Paar *suavi-laeta* und *suavi-velutina* heißen soll. Alle vier Formen sind weißnervig. Die *bienni*-Zwillinge haben

Fig. 28. *O. (suaveolens × Lamarckiana) F₁*, zweijährig, 26. 7. 16.
Links *bienni-velutina*, rechts *suavi-velutina*.

schmälere Blätter und etwas kleinere Blüten (Kronblätter 35 mm lang) als die *suavi*-Zwillinge. Zuerst blüht die *bienni-velutina* (25. Juni 1916), dann die *suavi-velutina* (1. Juli 1916), darauf die *bienni-laeta* (7. Juli 1916), endlich die *suavi-laeta*. Am niedrigsten sind die Stengel der *bienni-velutina* (einjährig 120, zweijährig 140 cm hoch), etwas höher die der *suavi-velutina* (einjährig 130, zweijährig 150 cm hoch), beträchtlich

höher und kräftiger die der beiden *laetae* (zweijährig bis 200 cm hoch). Die beiden *velutinae* sind weit voneinander verschieden; vor allem fällt der Unterschied zwischen den großen breiten Brakteen der *suavi-velutina* und den kleinen schmalen Brakteen der *bienni-velutina* auf (Fig. 28), weiter die viel stärkere Rotfärbung des Kelchs der *suavi-velutina*. Die

Fig. 29. *O. (suaveolens × Lamareckiana) F₁*, zweijährig, Anfang Juli 1916, im Beginn der Blüte, sehr kräftig. Links *suavi-laeta* mit breiten buckligen Blättern und spitz auslaufender Infloreszenz, rechts *bienni-laeta* mit etwas schmäleren glatten Blättern und breit abgestutzter Infloreszenzspitze; vergl. die *laeta* in Fig. 24 rechts.

bienni-laeta ist vor allem durch die gerade abgestutzten Infloreszenzspitzen¹⁾, die grob behaarten Stengel und Früchte von der *suavi-laeta* zu unterscheiden, welche spitzauslaufende Infloreszenzen und feine Haare an Stengeln und Früchten hat (Fig. 29). Der Prozentsatz der gesunden

¹⁾ Ganz wie *O. (biennis × Lamareckiana) laeta* und wie *biennis*.

Samen ist bei den *bienni*-Formen so niedrig wie bei den Zwillingen aus der *biennis*, bei den *suavi*-Formen ist er höher (vergl. S. 142). — Als Mutante trat ein zierliches, nur 50 cm hohes, sehr schmalblättriges, im übrigen an *suavi-laeta* erinnerndes Individuum auf¹⁾.

Zahlen für *O. suaveolens* I 5 $\times$ *Lamarckiana* H.-N. A I 2: Samen wie bei der reziproken Kreuzung behandelt; gekeimt 290, nicht gekeimt 31, davon 3 mit Embryo,

Fig. 30. *O. (rubrinervis* $\times$ *biennis)* F₁ *fallax*, zweijährig,
1. 7. 16.

28 leer. Zur Blüte kamen 206 Individuen, die nicht ausgezählt wurden. Wenn der Winter nicht Selektion getrieben hat, sind die *suavi*-Formen häufiger als die *bienni*-Formen.

O. rubrinervis $\times$ *biennis*. Samen zu 94—95% keimhaltig. Die Kreuzung ist nach de Vries (1913, S. 194) einförmig und führt den

¹⁾ Der *suaveolens*-Anteil bzw. *flavens*-Komplex dieser Mutante ist vielleicht im selben Sinn abgeändert wie bei der von de Vries (1916a, S. 7) beschriebenen Mutation *jaculatrix* aus selbstbefruchteter *O. suaveolens*.

Typus *O. (Lamarckiana × biennis)*. Die Keimpflanzen und Rosetten gehören tatsächlich alle dem *fallax*-Typus an, die Blätter der Rosetten sind bucklig und haben tiefroten Nerven. Wenn die Stengel treiben, differenzieren sich aber bei mir zwei Formen, wie nach der Beschaffenheit der Samen zu erwarten war, nämlich eine typische *fallax* (Fig. 30, 32, 33)

Fig. 31. *O. (rubrinervis × biennis)* F₁ *subfallax*, einjährig, 6. 8. 16. Der lange Griffel und die Zurückbiegung der Kronblätter sind zu erkennen.

und eine Form mit etwas schmäleren, zungenförmig verlängerten, weniger buckligen, heller grünen, tiefer gezähnelten Blättern und manchmal schwächer verzweigtem Stengel, die als *subfallax* bezeichnet werden soll (Fig. 31, 32, 33). Bei der Blüte werden die Unterschiede auffallend. Die eigentliche *fallax* ist von dem betreffenden Bastard der *O. Lamarckiana* nicht zu unterscheiden; die Stengel werden zweijährig bis

170 cm hoch, die Kelche sind breit und dunkel rotstreifig; die Kronblätter tief gelb, bis 35 mm lang, die entfalteten Kronen rad-glockenförmig, die Narben liegen zwischen den Antheren; die Samen sind zu 20—27% keimhaltig. Bei der *subfallax* sind die Kelche im unteren

Fig. 32. *O. (rubrinervis × biennis) F₁*, einjährig, 6. 9. 15. Links *fallax*, mit starken Seitenzweigen unter der kurz bleibenden Hauptinfloreszenz, wie die *fallax* aus *O. Lamarckiana* (vergl. Fig. 22). Rechts die höher aufwachsende *subfallax* mit lange fortwachsender Hauptinfloreszenz. Beide haben bucklige Stengelblätter, die der *subfallax* sind länger.

Teil der Infloreszenz rein grün, oben schwach rotstreifig, die Kronblätter hellgelb, bis 32 mm lang, die entfalteten Kronen fast trichterförmig, ihre Blätter unten zusammenneigend, oben nach außen geschlagen (Fig. 31); die Narben der oberen Blüten liegen meist ganz über den

Antheren (Fig. 31, 33) was im Verein mit der hellen Kronenfarbe an *laeta* erinnert. Der Stengel wächst oft etwas höher und schlanker auf als bei der gedrungenen *fallax*, mit stärkerem Dominieren des Haupt-

Fig. 33. *O. (rubrinervis × biennis)* F., zweijährig, 26. 7. 16. Links *fallax* wieder mit Seitenästen nahe dem Hauptgipfel, rechts *subfallax*, in derselben Höhe unverzweigt, mit weit vorragenden Narben. — Der auffallende Unterschied in der Dichte der Fruchtstände, der zwischen den in Fig. 32 und den in Fig. 33 wiedergegebenen Pflanzen besteht, ist charakteristisch für den Unterschied zwischen ein- und zweijährig erzeugten Pflanzen. Die zweijährigen haben dichter gedrängte Früchte.

sprosses gegenüber den oberen Seitensprossen (Fig. 32). Die Samen sind zu 61—62% keimhaltig. Im übrigen hat die *subfallax* die purpurne Nervenfarbe, die rote Punktierung der Stengel und Fruchtknoten, die

Rotstreifigkeit der jungen Früchte, die dichten kurzen Fruchtstände (Fig. 33) ganz wie *fallax*.

Zahlen für *O. rubrinervis* I 2 $\times$ *biennis* I 1, 1914 hergestellt, 1915 gesät: 208 Samen gekeimt, 10 nicht gekeimt, ohne Embryo. Blühend 1915 einjährig 40 Pflanzen (es waren viel mehr ausgepflanzt worden, aber so dicht, daß die Rosetten sich im Wachs-

Fig. 34. *O. (biennis $\times$ rubrinervis) F₁*, einjährig, 29. 7. 16.
Rechts *velutina*, links *subvelutina* mit größeren breiteren Brak-
teen und etwas kleineren Kronen.

tum behinderten), davon 20 *fallax* und 20 *subfallax*. 1916 kamen 22 Individuen zwei-jährig zur Blüte, davon 13 *fallax* und 9 *subfallax*. Von im Topf überwinterten Pflanzen blühten 1916 noch 6 *fallax* und 17 *subfallax*. Zusammen waren es also 39 *fallax* und 46 *subfallax*.

O. biennis $\times$ rubrinervis (weißnervig). Samen zu 62% keimhaltig. Die Kreuzung liefert nach de Vries (1913, S. 201) die Zwillinge *laeta*

und *velutina*; diesen Befund bestätigt Honing (1911, z. B. S. 275/6), der aber hervorhebt, daß „bei *O. rubrinervis* als Vater die *laeta* und *velutina* beide *rubrinervis*-Kinder“ sind; das soll soviel heißen, daß die „*laeta*“ der *velutina* viel ähnlicher ist als in der Kreuzung *biennis* ×

Fig. 35. *O. (biennis* × *rubrinervis*) F_1 , einjährig, 13. 8. 16. Rechts *velutina*, links *subvelutina* mit längerem Griffel. In diesem Zustand sind die beiden Formen, von der Färbung abgesehen, einander sehr ähnlich.

Lamarckiana. Was ich bei meinen Materialien finde, sind zwei ausgesprochene (weißnervige) *velutina*-Formen (Fig. 34, 35). Die eine *velutina* ist von der *velutina* aus der *O. Lamarckiana* kaum zu unterscheiden, sie ist wie diese schmalblättrig und dunkelgrün, wird einjährig 130 cm hoch, und hat auch deutlich rotstreifige Kelche und

rotangelaufrunde Früchte. Die andere Form steht zur ersten ungefähr im selben Verhältnis wie die *subfallax* der reziproken Kreuzung zur *fallax*, sie soll entsprechend *subvelutina* heißen. Ihre Blätter sind breiter, hellgrün, die Kronen trichterförmig, die Kronblätter etwas kleiner (28 mm lang), hellgelb, die Kelche zuerst ganz grün, erst bei den späteren Blüten sehr schwach rotgestreift; die Narben liegen bei den letzten Blüten mitunter ganz über den Antheren; der Stengel wächst höher auf, bis 155 cm, was an *laeta* erinnert. Dagegen hat die *subvelutina* dicke Knospen, schlank kegelförmige feinhaarige Früchte, zurückgebogene etwas rinnige Brakteen (dasselbe findet Honing S. 263 bei seiner „*laeta*“, während de Vries, 1913, S. 201 die Brakteen der „*laeta*“ flach nennt), dichte, weiche Behaarung, rote Tupfen auf Stengel und Fruchtknoten, alles wie die *velutina*. Auch die Keimpflanzen der *subvelutina* sind denen der *velutina* viel ähnlicher als denen der *laeta*, doch stellen sie sich durch geringere Größe der Blätter zwischen *velutina* und *laeta*. Es ist also nicht zu leugnen, daß die *subvelutina* verschiedene Anklänge an *laeta* zeigt, doch scheint mir die Ähnlichkeit mit *velutina* zu überwiegen. Das soll aber nur für mein Material gesagt sein; de Vries muß anderes Material verwendet haben, denn seine *laeta* hat nach seiner Fig. 86, S. 201, viel schlankere Knospen als meine *subvelutina*. — Einzelne Individuen waren nicht mit Sicherheit bei *velutina* unterzubringen; vielleicht sind bei größerem Umfang der Kulturen drei oder noch mehr Formen unterscheidbar.

Außer den beiden *velutinae* treten noch die beiden rotnervigen *fallax*-Formen auf, die wir aus der reziproken Kreuzung schon kennen, *fallax* (einjährig 110 cm hoch) und *subfallax*; im ganzen ist die erste Bastardgeneration also mindestens vierförmig.

Zahlen für *O. biennis* II 4 $\times$ *rubrinervis* II 1, hergestellt 1915, gesät 1916: 41 Samen gekeimt, 22 große nicht gekeimt, davon 18 taub, 4 mit Embryo; die *velutina*-Keimlinge teilweise gelbstreifig. Blühend 36 Pflanzen, davon 19 *velutina*, 9 *subvelutina*, 2 fragliche *velutina*-Formen, 5 *fallax*, 1 *subfallax*.

O. rubrinervis $\times$ *Lamarckiana*-weißnervig. Samen zu 55—59% keimhaltig. Nach de Vries besteht die F₁-Generation zu gleichen Teilen aus *Lamarckiana* und „*subrobusta*“, einer *rubrinervis*-ähnlichen Form, die de Vries ursprünglich, z. B. in der „Mutationstheorie“, von *rubrinervis* nicht ausdrücklich unterschieden hat (vergl. 1913, S. 191), bis Honing (1910, S. 239) auf die Differenzen zwischen *rubrinervis* und dem Bastard und zugleich auf die Übereinstimmung des Bastardes mit der von Schouten beschriebenen Mutante *O. Lamarckiana*-*blanda* aufmerksam

machte. Ich werde im folgenden die Bezeichnung *blanda* anwenden, weil das Wort für etwa nötig werdende Zusammensetzungen bequemer ist als *subrobusta*. Ich habe in einer kleinen Kultur, wohl zufällig, nur *blanda* erhalten, in weißnervigen gleichförmigen, deutlich zwischen den beiden Eltern stehenden Individuen. Honing hat die Form ausführlich beschrieben und mit den Eltern verglichen. Ich möchte vor allem hervorheben, daß schon die Keimpflanzen eine zwischen den Elterntypen stehende Form darstellen, die Stengel und Fruchtknoten reichlich rot getupft, die dicken Kelche und Früchte stark rot gefärbt und alle Organe, ähnlich wie bei *rubrinervis*, sehr spröde und brüchig sind. Der Stengel hat starke niederliegend-aufsteigende Grundäste und ist rot überlaufen, die Kelchblätter sind abstehend behaart, die Kronblätter dunkelgelb, 42 mm lang, die Griffel sehr lang, die Narben dick, die Antheren sehr pollenreich.

Zahlen für *O. rubrinervis* 5 $\times$ *Lamarckiana* H.-N. weißnervig A I 2. Hergestellt 1914, gesät 1916, und zwar ziemlich spät und gleich in Erde, so daß die nicht keimenden Samen nicht kontrolliert werden konnten. Es blühten 20 gleichförmige *blanda*-Individuen.

O. rubrinervis $\times$ *Lamarckiana*-rotnervig. Außer *blanda* fand ich hier wenige Individuen von *Lamarckiana*, und beide Bastardformen zum Teil weiß- zum Teil rotnervig. Die weißnervige *Lamarckiana* blieb Rosette, die rotnervige schien mit den rotnervigen *Lamarckiana*-Stämmen von Heribert-Nilsson nicht ganz identisch zu sein.

Zahlen für *O. rubrinervis* I 5 $\times$ *Lamarckiana* H.-N. rotnervig B I 2. Behandlung der Samen wie vorher. Blühend 14 *blanda*, davon 9 weißnervig, 5 rotnervig, und 1 rotnervige *Lamarckiana*. Rosette 1 weißnervige *Lamarckiana*.

2. Das Verhalten der Bastarde in den späteren Generationen.

O. (biennis $\times$ *muricata*). F_4 von de Vries (in 1 Exemplar) und F_5 (in 2 Exemplaren) waren untereinander identisch und, soweit ich nach der Erinnerung urteilen kann, der von mir aus anderem Material hergestellten F_1 in allen wesentlichen Punkten gleich. In der F_2 tritt nach Baur¹⁾ Spaltung nach der Blütengröße ein. Im übrigen dürfte der Bastard aber, was die sich entwickelnden Individuen betrifft, konstant sein.

O. (muricata $\times$ *biennis*). F_4 und F_5 von de Vries (in 15 bzw. 27 Individuen) waren gleichförmig und identisch.

O. (suaveolens $\times$ *biennis*) *flava* F_2 . Die auf der F_1 geernteten Samen gaben teils gelbe, teils fast weiße, teils rein weiße Keimpflanzen,

¹⁾ E. Baur, „Einführung“, 1. Aufl. S. 219.

von denen nur der größere Teil der gelben am Leben blieb, während die übrigen zugrunde gingen, ohne Primärblätter zu bilden. Die zur Blüte erzeugten Individuen glichen der rotnervigen Mutterpflanze, von

Fig. 36. *O. (biennis × Lamarkiana X) F₂*, einjährig, 3. 9. 15. Rechts *laeta* rotnervig, großblütig, langgriffelig, mit aufgerichteten sehr welligen Brakteen, links *velutina* weißnervig, großblütig, mit stark abwärts gebogenen rinnigen Brakteen. Der Unterschied zwischen der *velutina* *F₂* und der *velutina* *F₁* (Fig. 24) rührt vielleicht von der Verwendung verschiedener P-Pflanzen her.

stärkerer Verzweigung abgesehen, durchaus, nur waren sie zum größten Teil weißnervig. Kronblätter 30—32 mm lang.

Gekeimt 93 Samen, 1915 gewonnen, 1916 gesät. Blühend 26 Stück, davon nur eines schwach rotnervig wie *F₁*.

O. (biennis × Lamarckiana) laeta-rotnervig. Die F_2 (Fig. 36) war durchweg typische *laeta*, zweijährig bis 190 cm hoch, rotnervig, nur in der Blütengröße verschieden. Die größten Blüten, mit langen Griffeln, beträchtlich größer als bei der F_1 , die Kronblätter 45 mm lang. Weißnerven traten nicht auf. — Die F_3 (Fig. 37), von einem klein-

Fig. 37. *O. (biennis × Lamarckiana) F_3*, einjährig, 29. 7. 16. Rechts *laeta* rotnervig, links *velutina* weißnervig, beide kleinblütig, von kleinblütigen F_2 -Pflanzen.

blütigen F_2 -Individuum, war wieder ganz einförmige, rotnervige, kleinblütige (Kronblätter 32 mm lang), der *O. biennis* sehr ähnliche, auch nur 140 cm hohe *laeta*, mit nicht sehr langen Griffeln; die Spitzen der Kelchblätter erst grün, an den späteren Blüten schwach rot; die Narben an den späteren Blüten meist über den Antheren; die Brakteen klein, schwach wellig, die Fruchtsände wesentlich schlanker als bei *O. biennis*. —

Von der Blütengröße abgesehen, die aber von der F_2 an wenigstens teilweise konstant sein dürfte, kann die *laeta* als vollkommen konstant bezeichnet werden.

Zahlen für F_2 aus $O. (biennis \times Lamarckiana \times) laeta$ rotnervig 3: Samen 1914 gewonnen, 1915 gesät. Gekeimt 291 Samen, nicht gekeimt 84, davon 83 taub, 1 mit Embryo. 1915 blühten einjährig 208 Individuen, 1916 zweijährig 3 großblütige Stöcke; Abweicher fehlten. — F_3 , Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät. Gekeimt 54 Samen, nicht gekeimt 80 größere, sämtlich taube Samen. Blühend 48 Stück, ohne Abweicher.

$O. (biennis \times Lamarckiana) velutina$ -weißnervig. Die F_2 (Fig. 36) war durchweg typische *velutina*, weißnervig, nur in der Blütengröße auffallend verschieden. Es waren mindestens zwei Typen, die kleineren Blüten mit ziemlich hellgelber Krone, ihre Kelche schwach gestreift, die größeren Blüten mit dunkler gelber Krone, mit breit rotstreifigen Kelchblättern. Das zuletzt, in weitem zeitlichem Abstand von den übrigen Samen gekeimte Individuum war ein sehr langsam wachsender Zwerg mit kleinen, rundlichen, dicken Blättern, schwach getupftem Stengel und kleinen Blüten, im übrigen von unzweideutiger *velutina*-Prägung. — Die F_3 (Fig. 37), von einem kleinblütigen F_2 -Individuum gewonnen, war typische, einförmige, kleinblütige *velutina*; die unteren Blätter waren blaß rotnervig; Stengel nur 1 m hoch.

Zahlen für F_2 aus $O. (biennis \times Lamarckiana \times) velutina$ weißnervig 3 (Samen 1914 gewonnen, 1915 gesät): Gekeimt 72 Samen, nicht gekeimt 171, davon 169 taub, 2 mit Embryo; 1915 blühten 64 typische Individuen und der Zwerg. — F_3 (Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät): Gekeimt 24 Samen, nicht gekeimt 113, davon 109 taub, 4 mit Embryo. Blühend 16 Stück, ohne Abweicher. — Die Samen keimen sehr langsam, was vielleicht mit der ungewöhnlichen Härte der Testa zusammenhängt.

Die Unterschiede zwischen den Zwillingen bleiben in F_2 und F_3 , wie die Figuren 36 und 37 zeigen, genau so scharf wie in F_1 .

$O. (biennis \times Lamarckiana)$ -rotnervig) *fallax*. Die F_2 besteht zur Hauptsache aus rotnervigen Individuen, die in Wuchs (Fig. 38), Blattform, Anthokyanbildung, Dichte der Fruchthähren ausgesprochenen *fallax*-Charakter haben. Nach den Blüten sind aber vier Typen zu unterscheiden: a) Blüten sehr groß (Fig. 39), Kronblätter tief gelb, bis 50 mm lang, Kelch bis auf schmale grüne Streifen tief kupferfarbig, Griffel lang, Narben über den Antheren; also die Blüten ganz *Lamarckiana*-ähnlich, nur der Kelch viel stärker pigmentiert als bei der weißnervigen *Lamarckiana*. b) Kronblätter 40 mm lang, tief gelb, Griffel kurz, Kelch breit dunkelrotstreifig etwa wie bei *fallax* F_1 . c) Kronblätter 30 mm lang, sonst wie b. d) Kronblätter 30 mm lang, blasser gelb, Griffel kurz, Kelch schwach rotstreifig. Außerdem fanden

sich: ein Weißnerv mit etwas kürzeren breiteren Blättern, sehr schwach rotstreifigen Kelchen, blaßgelben, 30 mm langen Kronblättern, kurzen Griffeln, ziemlich langer und lockerer, *Lamarckiana*-ähnlicher Fruchtähre; ein verkrüppelter spät blühender Weißnerv, der vielleicht demselben Typus wie das andere Individuum angehörte; ein sehr schwacher, nicht zur Blüte gelangender Weißnerv, mit schmalen *rubrinervis*-ähnlichen Blättern, aber zähen, nicht spröden Organen; endlich zwei Individuen einer Form, die mit der de Vriesschen „Mutante“ *oblonga* und

Fig. 38. *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana* Her.-Nilss. rotnervig) *fallax* F₂, einjährig, rotnervig, großblütig, beim Beginn der Blüte, 7. 7. 16. Niederliegend-aufsteigende Grundäste sehr stark.

mit der Heribert-Nilssonschen „Kombinante“ *dependens* (1915, S. 67) verwandt zu sein scheint: Stengel mit großen schlanken bogig aufsteigenden Grundästen, Blätter rotnervig, die unteren sehr bucklig, unten hohl, die Blätter in der Blütengegend sehr breit, kurz, teilweise herzeiförmig, Kronblätter blaßgelb, 26 mm lang, Griffel kurz, Kelch erst ganz grün, an den späteren Blüten mit kurzen roten Streifen, Spitzen der Kelchzipfel wie der Brakteen kräftig rot, Früchte sehr kurz, in lockerer langer Ähre, schwach rotstreifig.

Auch die vom Haupttypus abweichenden Formen haben sämtlich rot getupfte Stengel und Fruchtknoten und mehr oder weniger rotstreifige Kelche und Früchte.

F₂ aus *O. (biennis* I 1 $\times$ *Lamarckiana* Heribert-Nilsson BI rotnervig 1) *fallax* 1, Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 49 Samen, nicht gekeimt 106, davon 104 taub, 2 mit Embryo. Von den gekeimten Samen blieben 2 aus, 3 gaben dickblättrige krüppelhafte, die übrigen 43 gleichmäßige *fallax*-Keimpflanzen. Es blühten 30 *fallax* von den Formen a—d, dazu kamen die 5 beschriebenen Abweicher.

Fig. 39. *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana)* *fallax*, einjährig, 27. 7. 16. Links F₁, rechts ein rotnerviges, großblütiges, langgriffeliges Individuum der F₂.

O. (Lamarckiana $\times$ *biennis)* *fallax* F₃ und F₄ von Heribert-Nilsson. Alles typische *fallax*, rot getupft, mit mittelgroßen Blüten, rot gestreiften Kelchen und Früchten, kurzen Griffeln, dichten Fruchtähren, fast durchweg rotnervig.

Zahlen für F₃ aus einer kleinblütigen F₂-Pflanze 56/8: Gekeimt 22 Samen, nicht gekeimt 91, davon 85 taub, 6 mit Embryo. 1914 blühten 14 Rotnerven mit ziemlich verschieden starker Rotfärbung des Kelchs und 1 Weißnerv mit schwach gestreiftem Kelch; 1915 kamen noch 3 rotnervige Pflanzen zweijährig zur Blüte.

F₄ aus einer kleinblütigen F₃-Pflanze 50/25: Gekeimt 15 Samen, nicht gekeimt 210, davon 208 taub, 2 mit Embryo. 1914 blühten 15 rotnervige Pflanzen.

In der F_2 -Generation tritt nach Heribert-Nilsson (1912, S. 186) Spaltung nach der Blütengröße ein, wie wir sie bei der auf reziprokem Weg gewonnenen *fallax* gefunden haben. In späteren Generationen findet derselbe Autor Abspaltung von Weißnerven (1915, S. 36).

Fig. 40. *O. (rubrinervis × biennis) subfallax* F_2 , einjährig, 15. 8. 16. Großblütiges, langgriffliges, rotnerviges *subfallax*-Individuum.

Fig. 41. *O. (rubrinervis × biennis) subfallax* F_2 , einjährig, 15. 8. 16. Kleinblütiges, weißnerviges *rubrinervis*-Individuum. Infloreszenzachse geschlängelt, Blütenknospen plump, aufgekrümmt.

O. (rubrinervis × biennis) fallax F_2 . Sämtliche Individuen stellen den *fallax*-Typus dar, es sind aber sicher 2, vielleicht 3 Blütengrößen

zu unterscheiden, die sich zudem auf Rot- und Weißnerven verteilen. Die größten Blüten haben 48 mm lange Kronblätter und lange Griffel, die kleineren Blüten sind kurzgrifflig, die kleinsten Blüten beträchtlich kleiner. Der Kelch ist bei den Rotnerven stärker gefärbt als bei den Weißnerven, in beiden Gruppen bei den großen Blüten wieder stärker als bei den kleinen; fast ganz roten Kelch haben die großblütigen Rotnerven. Die Fruchtfähren der Rotnerven sind sehr dicht, die der Weißnerven etwas schlanker.

Zahlen für die F_2 aus $O. (rubrinervis \times biennis) fallax$ 1; Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 35 Samen, nicht gekeimt 116, davon 1 mit Embryo, 115 taub. Von den gekeimten Samen blieben 2 aus, 6 gaben Krüppel, 27 normale *fallax*. Es blühten 18 gesunde Pflanzen, davon waren 12 rotnervig und 6 weißnervig; von den Rotnerven waren 7 groß- und 5 kleinblütig, von den Weißnerven 2 groß- und 4 kleinblütig.

$O. (rubrinervis \times biennis) subfallax$ F_2 . Die zweite Bastardgeneration spaltet in *subfallax* und *rubrinervis*, und jeder Typus spaltet wieder nach der Nervenfarbe und nach der Blütengröße. Bei der *subfallax* (Fig. 40) scheinen 3 Blütengrößen vorzukommen, mit 45, 35 und 28 mm langen Kronblättern; die größten Blüten haben sehr lange Griffel, sind ganz *Lamarckiana*-ähnlich, die kleinen sind kurzgrifflig, ihre entfaltete Krone ist trichterförmig wie in der F_1 . Die großblütigen Individuen haben breitere Blätter als die kleinblütigen und als die F_1 , die Blätter der Weißnerven sind breiter und stärker bucklig als die der Rotnerven. Nach der sehr schwachen Färbung des Kelchs, der Farbe der Blätter und Kronen sind alle diese Formen zweifellos *subfallax*, keine erinnert an *fallax*. — Die abgespaltene *rubrinervis* (Fig. 41) ist in der Sprödigkeit, der Blattgestalt, der Behaarung, der Schlängelung der Infloreszenzachse, der Gestalt und Lage der Blütenknospen, der Zerknitterung der Kronblätter in der Knospe, der Dicke der Narben ganz identisch mit der Mutterart. Aber die Pflanzen sind beträchtlich schwächer, wenig verzweigt, die Blüten viel kleiner, die Kelche viel schwächer rot gefärbt. Die Länge der Kronblätter ist 33 mm bei einem, und 27 mm bei einem zweiten Typus. Die Blätter sind teils rot-, teils weißnervig; die Rotnerven haben dunkelgelbe Krone und kräftig rotstreifige Kelche, die Kronen der Weißnerven sind viel blasser, ihre Kelche zuerst rein grün, an den späteren Blüten mit schmalen und kurzen roten Streifen versehen. — Ein rotnerviges *subfallax*-Individuum wich von den übrigen auffallend ab. Die Blätter dunkelgrün, viel schmäler als selbst bei der F_1 , die Blüten klein, die Kronblätter nur 28 mm lang, hellgelb, die entfaltete Krone ganz vom *subfallax*-Typus, die Griffel sehr lang, die Narben kurz, dicklich, die

Fruchtfähren sehr dicht. — Die Früchte sind bei allen Formen rotstreifig, die Stengel und Fruchtknoten rot punktiert.

Zahlen der F_2 aus $O. (rubrinervis \text{ I 2} \times biennis \text{ I 1}) subfallax \text{ 1}$, Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 71 Samen, nicht gekeimt 32 größere Samen, davon 1 mit Embryo, 31 taub. Die Keimpflanzen waren teilweise sehr schwach, manche krüppelhaft (wahrscheinlich waren die Samen besonders schlecht ausgereift). Es blühten 36 Individuen, davon 14 *subfallax*, 22 *rubrinervis*. Von der *subfallax* 11 rotnervig, 3 weißnervig, von der *rubrinervis* 13 rot- und 9 weißnervig. Im ganzen 24 Rotnerven, 12 Weißnerven.

3. Kreuzungen der Bastarde mit den Elternarten.

a) Sesquiereziproke Kreuzungen.

$O. (biennis \times muricata) \times biennis$ (Samen zu 81—82% keimhaltig) gibt nach de Vries reine *biennis*, unter vollständiger Ausschaltung der *muricata*-Merkmale¹⁾. Ich habe die Kreuzung mit dem von de Vries erhaltenen Bastard und meiner *biennis* gemacht und finde seine Angaben vollkommen bestätigt. Die Nachkommenschaft weist deutliche Unterschiede in der Blütengröße auf (Fig. 42), insofern als die Blüten teils die Größe der von *biennis* haben, teils merklich kleiner sind, im übrigen ist sie aber gleichförmig und von meiner *biennis*-Rasse in nichts zu unterscheiden: Stengel aufrecht, 110 cm hoch, ohne rote Tupfen, Blätter rotnervig, Spitzen der Kelchzipfel und der Brakteen rot, Samen zu 64—74% keimhaltig.

Auch in Kreuzungen verhält sich die so gewonnene *biennis* normal. Bei Bestäubung mit dem Pollen von *O. muricata* entsteht ein Bastard, der mit $O. (biennis \times muricata)$ identisch ist. Bei Bestäubung mit dem Pollen von *O. Lamarckiana* - weißnervig entstehen die Drillinge *laeta*, *velutina* und *fallax*, alle vom reinen *biennis*-Typus, ohne jeden Anklang an die Bastarde der *O. muricata*, mit der gewöhnlichen Blütengröße und Wuchshöhe.

Zahlen für $O. (biennis \times muricata)$ de Vries $F_5 \times biennis \text{ I 1}$, Samen 1914 gewonnen, 1915 und 1916 gesät: Gekeimt 69 Samen, nicht gekeimt 9, davon 7 taub, 2 mit Embryo. Es blühten 56 einjährig 56 normale Individuen und 1 Mutante, schmalblättrig, unverzweigt; 1916 kam ein als Rosette überwintertes Exemplar zweijährig zur Blüte. Bei der zweiten Aussaat 1916 keimten 29 Samen, kein Same blieb ungekeimt, es blühten 28 Stück.

$O. [(biennis \times muricata) \times biennis] \text{ 1} \times muricata \text{ II}$, Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 24 Samen, nicht gekeimt 23 Samen, alle taub. Die Kotyledonen

¹⁾ Über die „Ausschaltung der Eigenschaften des zentralen Großeltern“ vergl. de Vries, Doppeltreziproke Bastarde, 1911; und 1913, S. 89 ff.

sind anfangs fast immer gelb, der untere Teil wird dann meistens grün; ganz gelb bleibende Keimlinge, 7 Stück, gingen bald ein. Es blühten 16 Individuen.

O. [(biennis × muricata) × biennis] 1 × *Lamarckiana* Vries II 1, Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 38 Samen. Es blühten 32 Individuen, davon 20 *laeta* weißnervig, 6 *velutina* weißnervig, 6 *fallax* rotnervig.

Fig. 42. *O. (biennis × muricata) × biennis*, einjährig, 31. 7. 16. Rechts großblütig, von *O. biennis* nicht zu unterscheiden, links kleinblütig.

O. (biennis × Lamarckiana) laeta × biennis. Samen (bei weißnerviger *laeta*) zu 46% keimhaltig. Es entsteht einförmige *biennis*, vollkommen typisch, in allen Teilen und in allen Stadien, die Merkmale der *O. Lamarckiana* werden ausgeschaltet. Vor allem die geringe Höhe der Pflanzen (100—110 cm) unterscheidet sie weithin von der *laeta*; dazu kommt die Rotnervigkeit, die Rotfärbung der Kelch- und Brakteen-

spitzen, die Kürze der Griffel, die Kleinheit der Blüten. — De Vries berichtet über diese Kreuzung nichts, ebensowenig über die folgende.

Zahlen für *O. (biennis × Lamarckiana X) laeta* weißnervig 6 × *biennis* I 1, Samen gewonnen 1914, gesät 1916: Gekeimt 44 Samen, nicht gekeimt 52, davon 1 mit Embryo, 51 taub. Es blühten 41 Individuen, teilweise etwas verkrüppelt, sonst gleichförmig *biennis*.

Fig. 43. *O. Lamarckiana* aus der Kreuzung *O. Lamarckiana* Her.-Nilss. weißnervig × (*biennis* × *Lamarckiana X*) *laeta* weißnervig, einjährig, bald nach dem Beginn der Blüte, 24. 7. 16. Links groß, rechts kleinblütig. Brakteen zurückgeschlagen, rinnig, etwas wellig.

O. (biennis × Lamarckiana) velutina × *biennis*. Samen (bei rot-nerviger *velutina*) zu 14% keimhaltig. Schon in den Keimschalen fehlt jede Ähnlichkeit mit *velutina*, die Keimpflanzen haben ganz den *biennis*- bzw. *laeta*-Typus. Die erwachsenen Pflanzen sind wieder typische *biennis*, höchstens 130 cm hoch.

Zahlen für *O. (biennis × Lamarckiana X) velutina* rotnervig 1 × *biennis* I 1, Samen gewonnen 1914, gesät 1916: Gekeimt 29 Samen, nicht gekeimt 40 größere Samen, alle taub. Es blühten 29 Exemplare, teilweise etwas verkrüppelt.

O. (biennis × Lamarckiana) fallax × biennis. Samen zu 45—68% keimhaltig. Es entsteht nicht *biennis*, sondern *fallax*, der zentrale Großelter wird hier also nicht ausgestoßen. Vergleiche auch die iterative Kreuzung *O. (Lamarckiana × biennis) × biennis*, S. 212. Die Kronenlänge war annähernd 35 mm, geringe Unterschiede in der Blütengröße schienen vorhanden, doch ließen sich ohne genaue Messungen keine Gruppen bilden. Der Kelch war immer kräftig rot gestreift, doch nicht überall gleich; die Spitzen der Kelchzipfel waren teilweise kräftig rot, was sonst bei *fallax* nicht in diesem Maß vorkommt. In der Art der Verzweigung, der roten Punktierung der Stengel und Fruchtknoten usw. war keine Abweichung von *fallax* zu beobachten. Höhe 1 m.

Zahlen für *O. (biennis I 1 × Lamarckiana H.-N. B I rotn. 1) fallax × biennis II 5*, Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 65 Samen. Von den gekeimten 2 schon in den Keimchalen ausgeblieben. Es blühten 61 Pflanzen, sämtlich roternervig, größtenteils typische gesunde *fallax*. 2 Individuen waren krüppelhaft, 1 war ein Zwerg mit rundlichen Blättern, 2 spät schießende und blühende Exemplare hatten etwas schmalere Blätter, 2 Individuen blieben Rosetten.

O. Lamarckiana × (biennis × Lamarckiana) laeta. Samen zu 53% keimhaltig bei der schwedischen, zu 73% bei der de Vriesschen Rasse. Wie de Vries (1913, S. 162) mitteilt, entsteht unter Ausschaltung der *biennis* nur *Lamarckiana*. Ich unterscheide aber nach der Blütengröße mindestens 2 Typen (vergl. Fig. 43), bei denen in der Mitte der Blütezeit (15. August) die Kronblätter 45 und 32 mm lang waren; zu Beginn der Blüte war die Länge der größten Kronen bis 55 mm. Die großblütigen Individuen sind typische *Lamarckiana*, haben lange Griffel und breite braunrote Streifen auf den schlanken Kelchen, die kleinblütigen haben kurzen Griffel und schwache Streifen auf den plumperen Kelchen. Im Wuchs, in der Farbe, in der Punktierung der Stengel und Fruchtknoten, in der Streifung der Früchte, in der Gestalt der Fruchtfähren kommen auch die kleinblütigen Individuen der *O. Lamarckiana* näher als irgend einer anderen Form. Stengelhöhe bis 150 cm. Außer den Haupttypen fanden sich: 1 typische *lata* und 2 Individuen, die wohl als Mutante *oblonga* anzusprechen sind, mit schlanken Ästen, kurzen Blättern, kleinen Blüten, schmalen hellroten Streifen am Kelch, kurzen grünen Früchten.

Zahlen für *O. Lamarckiana Vries I 2 × (biennis × Lamarckiana X) laeta* weißnervig 6, Samen gewonnen 1914, gesät 1916: Gekeimt 91 Samen, davon einige mit kranker Wurzel, nicht gekeimt 35, davon 1 mit Embryo, 34 taub. Es blühten 81 *Lamarckiana*, davon 40 großblütig, 41 kleinblütig, und die 3 Mutanten, alle weißnervig.

O. Lamarckiana $\times$ (*biennis* $\times$ *Lamarckiana*) *velutina*. Samen zu 35—41% keimhaltig (bei der schwedischen Rasse als Mutter). Auch hier kann ich die Angabe von de Vries bestätigen, daß die *biennis* ausgeschaltet wird. Die entstehende *Lamarckiana* ist mindestens zweiförmig wie bei der vorhergehenden Kreuzung, die Blütengrößen sind dieselben. Stengelhöhe bis 160 cm.

Zahlen für *O. Lamarckiana* H.-N. weißnervig A I 2 $\times$ (*biennis* $\times$ *Lamarckiana* X) *velutina* weißnervig 2, Samen 1914 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 48 Samen, nicht gekeimt 92, davon 91 taub, 1 mit Embryo. Es blühten 46 Individuen, davon 24 großblütig, 22 kleinblütig, alle weißnervig, 2 abweichende Keimpflanzen kamen nicht zur Entwicklung.

O. biennis $\times$ (*Lamarckiana* $\times$ *biennis*) *fallax*. Samen zu 41% keimhaltig. Hier wird der zentrale Großelter *Lamarckiana* nicht ausgeschaltet, vielmehr entstehen neben typischer rotnerviger, 110 cm hoher *biennis* folgende Formen: am zahlreichsten *velutina*, und zwar weißnervig und rotnervig, 130—145 cm hoch, wobei die auch durch stärker rotstreifigen Kelch ausgezeichneten Rotnerven in zwei Typen, einen kräftig und einen schwach gefärbten, zu zerfallen scheinen; weiter rotnervige *fallax*, 110 cm hoch; dann eine ungetupfte, grünkelchige Form, die sich von der *biennis* nur durch weiße Blattnerven unterscheidet; am seltensten eine Form, die in den meisten Charakteren vollkommen einer *laeta* entspricht, hoch und schlank aufwächst, fast ganz über den Antheren liegende lange Narben und pollenarme Antheren besitzt, kräftig rot gefärbte Kelchspitzen hat wie *biennis*, bald weißnervig bald blaß rotnervig ist, aber wie *velutina* rote Tupfen am Stengel und an den Fruchtknoten trägt, an den späteren Blütenkelchen auch leicht rot gestreift ist, und *punctilaeta* heißen soll. — Als „Mutanten“ wurden beobachtet: *oblonga*, rotnervig, mit kleinen Blüten, ziemlich breit rotstreifigem Kelch, kurzen Früchten, ziemlich dichter Fruchtähre, im übrigen der *fallax* recht ähnlich; eine Zwergform von *velutina*, mit sehr kurzen Internodien, breiten Blättern, kleinen hellgelben Blüten. — De Vries berichtet über diese Kreuzung nichts.

Zahlen für *O. biennis* I 1 $\times$ (*Lamarckiana* $\times$ *biennis*) *fallax* F₃ 1 von Heribert-Nilsson, Samen gewonnen 1914, gesät 1915: Gekeimt 142 Samen, nicht gekeimt 63, davon 61 taub, 2 mit Embryo; 1915 einjährig blühend: 84 *velutina*, teils weiß- teils rotnervig (die Auszählung wurde nicht früh genug vorgenommen, um die Rotnerven sicher zu unterscheiden), 17 *fallax* rotnervig, 9 *biennis* rotnervig, 1 *punctilaeta* blaß-rotnervig; Rosetten blieben 6 *velutina*, 4 *fallax*, 9 *biennis*, die zum größten Teil im Sommer 1916 zur Blüte kamen; darunter 5 rotnervige und 2 weißnervige *biennis*. Von denselben Samen wurde 1916 wieder eine Probe gesät, davon keimten 46, ungekeimt blieben 18 größere Samen, alle taub. Es blühten einjährig: *velutina* weißnervig 12

darunter ein Zwerg, *velutina* rotnervig 12, *fallax* rotnervig 14, darunter eine „*oblonga*“, *biennis* rotnervig 5, *punctilacta* weißnervig 1; Rosette mit schwachen nicht blühenden Seitentrieben blieb 1 weißnerviges Individuum vom *biennis*-Typus. Zusammen wurden also erzogen 114 *velutina*, 35 *fallax*, 24 *biennis*, 2 *punctilacta*. — *O. biennis* II 1 $\times$ (*Lamarckiana* $\times$ *biennis*) H.-N. F₃ zweijährig 16, Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 68 Samen, nicht gekeimt 12 größere Samen, davon 2 mit Embryo, 10 taub. Es blühten 55 Pflanzen, davon *velutina* weißnervig 27, *velutina* rotnervig 19, *fallax* rotnervig 9; als Mutante trat ein *velutina*-ähnliches sehr spät schießendes Individuum auf mit sehr schmalen, fein gezähnten, glänzend dunkelgrünen, erst schwach rotnervigen, dann weißnervigen Blättern, mit fein getupftem, dicht abstehend behaartem Stengel; *biennis* und *punctilacta* fehlten.

O. biennis $\times$ (*rubrinervis* $\times$ *biennis*) *fallax*. Es entstehen zur Hauptsache dieselben Formen wie bei Verwendung der *fallax* aus *Lamarckiana*, nämlich rot- und weißnervige *velutina*, und zwar von der dunkelgrünen schmalblättrigen Form, rotnervige *biennis* (110 cm hoch), rotnervige *fallax*; *punctilacta* ist noch nicht beobachtet worden.

Zahlen für *O. biennis* II 3 $\times$ (*rubrinervis* I 2 $\times$ *biennis* I 1) *fallax* 1, Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 43 Samen, nicht gekeimt 27, alle taub. Die Keimlinge teilweise schwächlich und krüppelhaft, wohl weil die Samen nicht genügend ausgereift waren. Es blühten 27 Pflanzen, davon 15 *biennis* rotnervig, 6 *velutina* rotnervig, 5 *velutina* weißnervig, 1 *fallax* rotnervig.

O. biennis $\times$ (*rubrinervis* $\times$ *biennis*) *subfallax*. Die schmalblättrige *velutina* der vorhergehenden Kreuzung ist durch die breitblättrige, fast grünelchige *subvelutina* ersetzt, die *fallax* durch *subfallax*, *biennis* tritt ebenso auf wie dort, außerdem ist ein *lacta*-artiges Individuum gefunden worden, mit hoch aufwachsendem, ungetupftem Stengel, grünem Kelch, roten Kelchspitzen, weißnervigen Blättern, ziemlich kurzen Griffeln, Blüten etwa von der Größe der *biennis*.

Zahlen für *O. biennis* II 3 $\times$ (*rubrinervis* I 2 $\times$ *biennis* I 1) *subfallax* 2, Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 32 Samen, nicht gekeimt 23, alle taub. Es blühten 27 Pflanzen, davon 3 *biennis* rotnervig, 6 *subvelutina* rotnervig, 12 *subvelutina* weißnervig, 5 *subfallax* rotnervig, 1 „*lacta*“ weißnervig.

O. (Lamarckiana $\times$ *biennis*) *fallax* $\times$ *Lamarckiana*. Samen zu 31% keimhaltig. Wie de Vries angibt (1913, S. 162), werden die Merkmale der *biennis* zur Hauptsache ausgeschaltet und es entsteht *Lamarckiana*, doch teilweise mit kleinen Blüten und kurzen Griffeln. Ich stellte die Kreuzung her, um den Rotnervenfaktor der *biennis* auf weißnervige *Lamarckiana* zu übertragen und erhielt tatsächlich unter anderen Formen großblütige rotnervige *Lamarckiana*. Es traten Rot- und Weißnerven auf, von denen die Rotnerven weniger buckliges Laub hatten, wie es auch Heribert-Nilsson von seinen Rotnerven beschreibt; Stengelhöhe bis 145 cm. Nach der Blütengröße waren

mindestens zwei Typen zu unterscheiden, der eine mit (am 16. August) 45 mm langen Kronblättern, langen Griffeln, stark gefärbtem schlankem Kelch, der andere mit 35 mm langer Krone, kürzerem Griffel, schwächer gefärbtem, ziemlich plumpem Kelch. Die Rotfärbung des Kelchs war bei den Rotnerven stärker als bei den Weißnerven, fast ganz kupferfarben war der Kelch bei den großblütigen Rotnerven. Nach der Höhe der Fruchtfähren zeigten auch die kleinblütigen Individuen den Typus der *Lamarckiana*, nur ein kleinblütiger Rotnerv hatte kürzere dichtere Fruchtfähren und war recht *fallax*-ähnlich, auch nur 1 m hoch. In einem einzigen Individuum trat eine ganz *laeta*-artige Form auf, ohne Tupfen am Stengel und an den Fruchtknoten, hoch und schlank, rotnervig, mit langen Griffeln, grünen Kelchen und Früchten, doch pollenreichen Antheren. Als Mutanten fanden sich zwei verkrüppelte, reich verzweigte Individuen mit kleinen, dicklichen rotnervigen Blättern, kleinen Blüten, rot getupftem Stengel.

Zahlen für *O. (Lamarckiana*-weißnervig $\times$ *biennis*) H.-N. *fallax* F₃ 1 $\times$ *Lamarckiana* H.-N. weißnervig A I 1: Gekeimt 47 Samen, nicht gekeimt 69, alle taub. Es blühten 45 Individuen, davon *Lamarckiana* weißnervig 26, rotnervig 16, *laeta* rotnervig 1, rotnervige Zwerg 2; zusammen 26 Weiß- und 19 Rotnerven.

Wenn die schwedische rotnervige *O. Lamarckiana*, wie ich glaube, einer Kreuzung von *Lamarckiana* und *biennis* ihre Entstehung verdankt, so sind gewisse Eigentümlichkeiten, die nach Heribert-Nilsson die rotnervigen von den weißnervigen Typen unterscheiden¹⁾, leicht verständlich. Die größere Fruchtlänge der Rotnerven wird ein Erbstück der *O. biennis* sein, denn die Früchte der *O. biennis* sind schlanker als die der *O. Lamarckiana*, und die Früchte der *fallax* stehen zwischen denen der beiden Eltern. Die rein grüne Farbe des Laubes der Rotnerven gegenüber dem graulichen Grün der Weißnerven ist ebenfalls bei *O. biennis* und bei dem Bastard *fallax* vorzufinden.

b) Iterative Kreuzungen.

O. biennis $\times$ (*biennis* $\times$ *Lamarckiana*) *laeta*. Samen zu 61—63% keimhaltig (bei weißnerviger *laeta*). Nach de Vries entsteht *laeta* (1913, S. 138). Bei Verwendung einer weißnervigen *laeta* erhielt ich eine durchaus einförmige weißnervige Nachkommenschaft, die ganz und gar den *laeta*-Typus trug (Fig. 44) und fast noch höher wuchs (zweijährig bis 220 cm) als die ursprüngliche *laeta*.

¹⁾ Heribert-Nilsson 1912, S. 103; 1915, S. 37.

Zahlen für *O. biennis* I 1 $\times$ (*biennis* $\times$ *Lamarckiana* X) *laeta* weißnervig 6, Samen 1914 gewonnen, 1915 gesät: Gekeimt 134 Samen, nicht gekeimt 84, alle ohne Embryo. Es blühten 1915 einjährig 84 Stück, 1916 zweijährig 35 Stück, zusammen 119.

Fig. 44. Rechts weißnervige *laeta* aus *O. biennis* $\times$ (*biennis* $\times$ *Lamarckiana* X) *laeta*-weißnervig, links rotnervige großblütige *velutina* aus *O. biennis* $\times$ (*biennis* $\times$ *Lamarckiana* X) *velutina*-rotnervig. Beide zweijährig; 30. 7. 16. An der *velutina* fallen die großen Brakteen auf, im übrigen sind die beiden Formen durch dieselben Charaktere unterschieden wie die Zwillinge in der F_1 der ursprünglichen Kreuzung. Die Dichte der Fruchtstände ist nicht charakteristisch für die iterativen Kreuzungen, sondern rührt davon her, daß die Individuen zweijährig gewachsen waren.

O. biennis $\times$ (*biennis* $\times$ *Lamarckiana*) *velutina*. Samen zu 43% keimhaltig (bei rotnerviger *velutina*). Nach de Vries entsteht *velutina* bei Verwendung von (*muricata* $\times$ *Lamarckiana*) *velutina* (1913, S. 138).

Ich erhielt mit dem Pollen einer rotnervigen *velutina* lauter ausgesprochene *velutina* (Fig. 44), und zwar rot- und weißnervig mit unscharfer Grenze zwischen den schwächer rotnervigen und den weißnervigen Individuen. Der Wuchs war meist etwas niedriger als bei der ursprünglichen *velutina* (zweijährig bis 130 cm hoch), der Habitus etwas verschieden, vor allem die Verzweigung stärker, die roten Haarpolster mitunter recht spärlich. Die Rotnerven hatten größere tiefgelbe Kronen

Fig. 45. *O. (Lamarckiana × biennis) fallax* F₂ rotnervig von Her.-Nilss. × *biennis*, einjährig, beim Beginn der Blüte, 11. 7. 16. Typische *fallax*.
Blüten so groß wie bei der F₁ von *fallax*.

und breit rotstreifige Kelche, die Weißnerven waren schwächer verzweigt und hatten kleinere hellgelbe Kronen und schwach gefärbte Kelche.

Zahlen für *O. biennis* I 1 × (*biennis* × *Lamarckiana* X) *velutina* rotnervig 1, Samen 1914 gewonnen, 1915 gesät: Gekeimt 119 Samen, nicht gekeimt 42, davon 41 taub, 1 mit Embryo. Es blühten 1915 einjährig 61 Rotnerven und 20 Weißnerven, 1916 zweijährig 6 Rotnerven und 1 Weißnerv, zusammen 88 Pflanzen.

O. biennis × (*biennis* × *Lamarckiana*) *fallax*. Samen zu 62—69% keimhaltig. Es entstehen dieselben Formen wie bei Verwendung der auf dem reziproken Weg gewonnenen *fallax*: rotnervige *biennis*, rot-

und weißnervige *velutina*, rotnervige *fallax*, weißnervige *punctilata*, die in allen Stücken der oben beschriebenen Form gleicht; weißnervige *biennis* ist noch nicht gefunden worden.

Zahlen für *O. biennis* II 5 $\times$ (*biennis* I 1 $\times$ *Lamarckiana* H.-N. B I rotnervig 1) *fallax* 1, Samen gewonnen 1915, gesät 1916: Gekeimt 37 Samen, nicht gekeimt 32, alle taub; Keimlinge größtenteils schwach, weil die Samen schlecht ausgereift. Es blühten 27 Pflanzen, davon 16 *biennis* rotnervig, 3 *velutina* weißnervig, 3 *velutina* rotnervig, 4 *fallax* rotnervig, 1 *punctilata* weißnervig.

O. (Lamarckiana $\times$ biennis) fallax $\times$ biennis. Samen zu 47—59% keimhaltig. Es entsteht nur *fallax* (Fig. 45), ebenso wie bei Verwendung der auf dem reziproken Weg gewonnenen *fallax*. Der Stengel wird 1 m hoch, die Blätter sind tief rotnervig, die Fruchtfähren kurz und dicht. Nach den Blüten scheinen zwei transgredierende Typen vorzukommen, der eine mit etwas größerer Krone und stärker rotstreifigem Kelch als der andere. — Bis auf ein schmalblättriges weit abweichendes Individuum war die Saat recht gleichförmig.

Zahlen für *O. (Lamarckiana $\times$ biennis) H.-N. fallax* F₃ 1 $\times$ *biennis* I 1, Samen gewonnen 1914, gesät 1916: Gekeimt 88 Samen, nicht gekeimt 114, alle taub, 25 sehr klein. Es blühten 80 Pflanzen, davon 79 typische *fallax*, 1 eine schmalblättrige Mutante.

O. (biennis $\times$ Lamarckiana) laeta $\times$ Lamarckiana. Samen zu 58% keimhaltig. Nach de Vries entstehen *laeta* und *velutina*; „unter den *laeta* kommen jedoch mehrfach abweichende Exemplare vor, welche sich der *Lamarckiana* mehr nähern“ (1913, S. 134). Mein Befund ist derselbe, doch handelt es sich zweifellos um das Auftreten typischer *Lamarckiana* neben *laeta* und *velutina*. Die *Lamarckiana*-Individuen sind durch die roten Tupfen am Stengel und an den Fruchtknoten und durch die roten Streifen an den Kelchen und Früchten von der anthokyanfreien *laeta* weit verschieden; ihre Höhe beträgt bis 135 cm. Alle drei Formen kommen in zwei Typen vor, mit großen und kleinen Blüten; die großen Blüten entsprechen in den Maßen denen der *Lamarckiana* (Länge der Kronblätter etwa 45 mm) und sind langgrifflig, die kleineren haben dieselben Maße wie die der primären Zwillinge (etwa 35 mm) und besitzen ziemlich kurze Griffel. Die kleinblütigen Individuen von *laeta* und *velutina* haben steil aufsteigende, die großblütigen weit ausladende Grundäste. Besonders auffallend ist die großblütige *velutina* (Fig. 46), die dunkelgelbe Kronen, lange *Lamarckiana*-artige Griffel und kräftig rotstreifige Kelche besitzt und höher wird (150 cm) als die kleinblütige *velutina* (130 cm). Die großblütige *laeta* hat sehr lange Griffel und wächst sehr hoch auf, bis 165 cm.

Zahlen für *O. (biennis × Lamarckiana X) laeta* weißnervig $6 \times \textit{Lamarckiana}$ Vries I 2, Samen gewonnen 1914, gesät 1916: Gekeimt 96 Samen, nicht gekeimt 58, davon 57 taub, 10 sehr klein, 1 mit Embryo. Schon in den Keimschalen fällt auf, daß die *velutina* teilweise nicht typisch ist, kleinere Blätter hat als sonst. Es blühten

Fig. 46. Links großblütige langgriffliche, rechts kleinblütige kurzgriffliche *velutina* aus *O. (biennis × Lamarckiana X) laeta*-weißnervig $\times \textit{Lamarckiana}$ de Vries. Beide einjährig. 29. 7. 16.

91 Pflanzen, davon 41 *laeta*, und zwar 19 großblütig, 22 kleinblütig, 23 *velutina*, und zwar 11 großblütig, 12 kleinblütig, 27 *Lamarckiana*, und zwar 15 großblütig, 12 kleinblütig; im ganzen 45 groß- und 46 kleinblütig, alle weißnervig.

4. Kreuzungen von Zwillingbastarden miteinander.

O. (biennis × Lamarckiana) laeta $\times$ *(biennis × Lamarckiana) velutina*. Samen zu 68—75% keimhaltig. Nach de Vries (1913, S. 142)

entstehen *laeta* und *velutina*, und zwar ist „die *Velutina* stets einförmig, die *Laeta* oft zum Teil mehr der *Lamarckiana* selbst ähnlich“. Bei mir trat keine *laeta* auf, sondern zur Hauptsache *Lamarckiana* und daneben *velutina*. Die *velutina* war in der Blütengröße mindestens zweiförmig wie in der vorstehenden Kreuzung, die kleinblütige Form 110, die großblütige 140 cm hoch; die *Lamarckiana* dreiförmig, am 15. August mit 42, 34 und 24 mm langen Kronblättern, in der Anthokyanbildung am

Fig. 47. Links kleinblütige, kurzgrifflige, rechts großblütige langgrifflige *Lamarckiana* aus *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana* $\times$) *velutina* $\times$ (*biennis* $\times$ *Lamarckiana* $\times$) *laeta*. Beide einjährig. 31. 7. 16.

Kelch verschieden, aber immer zweifellos *Lamarckiana* und nicht *laeta*, bis 160 cm hoch.

Zahlen für *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana* $\times$) *laeta* weißnervig 1 $\times$ (*bien.* $\times$ *Lam.* $\times$) *velutina* weißnervig 2, Samen 1914 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 68 Samen, nicht gekeimt 20, davon 3 mit Embryo, 17 taub. Die *velutina* schon in den Keimshalen als teilweise nicht typisch zu erkennen. Es blühten 58 Pflanzen, davon 46 *Lamarckiana*, 12 *velutina*, alle weißnervig.

O. (biennis $\times$ *Lamarckiana*) *velutina* $\times$ (*bien.* $\times$ *Lam.*) *laeta*. Samen zu 88—91% keimhaltig. Nach de Vries entsteht *laeta*, doch ist sie „teils reine *laeta*, teils mehr der *Lamarckiana* ähnlich“ (1913, S. 143).

Ich finde zur Hauptsache unzweifelhafte *Lamarckiana* (Fig. 47) und daneben *laeta* (Fig. 48), beide in drei besonders nach der Blütengröße verschiedenen Formen, wobei die großen Blüten längere Griffel und bei *Lamarckiana* auch stärkere Rotstreifung des Kelches besitzen. Bei der

Fig. 48. Links kleinblütige kurzgrifflige, rechts großblütige langgrifflige *laeta* aus *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana* $\times$) *velutina* $\times$ *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana* $\times$) *laeta*. Beide einjährig. Als *laeta* sind die Individuen in der Photographie vor allem zu erkennen an den welligen gedrehten Brakteen und an den lockeren Infloreszenzen. Anfang August 1916.

Lamarckiana sind die Extreme der Kronenlänge zu Beginn der Blüte 50 und 30 mm, am 15. August 40 und 24 mm; die Knospen der großen Blüten sind schlank wie bei der Mutterart *Lamarckiana*, die der kleinen viel plumper; die Stengel sind bis 140 cm hoch. Bei der *laeta* wurden

45 und 28 mm lange Kronen gemessen, am 15. August drei Größen, nämlich 45, 35 und 27 mm, die Stengel bis 150 cm hoch. — Als Abweicher wurden beobachtet: ein Individuum vom *Lamarckiana*-Typus, mit sehr kleinen Blüten, kurzen und dicken, abstehend behaarten Blütenknospen, sehr schwach rotgestreiftem Kelch, kurzem Griffel, krausen Deckblättern, kurzen dicken Früchten; ein schlankes, sehr hoch aufwachsendes (über 170 cm erreichendes) wenig verzweigtes Individuum, mit schmalen glänzenden Blättern, wenig behaart, am Stengel nur spärlich rot getupft, mit sehr langer schlanker lockerer Fruchthöhre, grünen Früchten, zwischen den Blütenknospen tief rot gefärbter Achse (*velutina*-Merkmal!).

Zahlen für *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana* $\times$) *velutina* weißnervig 1 $\times$ (*biennis* $\times$ *Lamarckiana* $\times$) *laeta* weißnervig 2, Samen 1914 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 71 Samen, viele mit schlechter Wurzel, nicht gekeimt 6, davon 1 mit Embryo, 5 taub. Es blühten 48 *Lamarckiana*, meist kleinblütig, 10 *laeta*, davon 6 klein- und 4 großblütig, und die zwei Abweicher; alle weißnervig.

Mein Befund für die Kreuzungen zwischen den beiden Zwillingen ist also: Wenn *laeta* und *velutina* gekreuzt werden, besteht die Nachkommenschaft zur Hauptsache aus *Lamarckiana*. Daneben tritt in geringerer Zahl die Zwillingsform auf, die als Vater verwendet wurde.

VIII. Allgemeine Erfahrungen über die Vererbungserscheinungen.

1. Die Zahlenverhältnisse.

Fürs erste muß das wenig erfreuliche Bekenntnis ausgesprochen werden, daß die Zahlenverhältnisse, die bei den als Mendelspaltung aufgefaßten Erscheinungen der Zwillingbildung auftreten, durchaus inkonstant sind. Die einzige Kreuzung, die ich mehrmals ausgeführt habe, ist die zwischen *O. biennis* ♀ und *O. Lamarckiana* ♂. Schon de Vries teilt mit, daß die hier entstehenden Zwillinge *laeta* und *velutina* in ziemlich wechselndem Zahlenverhältnis erscheinen; die *laeta*-Individuen machten in seinen Versuchen 27—66% der Nachkommenschaft aus (vergl. z. B. die Übersicht 1913, S. 288). Weil de Vries nicht kontrolliert hat, ob sämtliche voll entwickelten Samen auch wirklich zur Keimung kamen, sind seine Zahlen nicht recht verwertbar, aber in meinen eigenen Kulturen, in denen diese Kontrolle durchgeführt wurde, ist der Prozentgehalt an *laeta* ebenso variabel. Allerdings sind nicht alle gekeimten

Samen bis zur Blüte gekommen, wie in den allermeisten Fällen, so daß die Zahlen noch weit davon entfernt sind wirklich zuverlässig zu sein. Die oben (S. 181/2) mitgeteilten Zahlen sind in der folgenden Tabelle unter a—f zusammengestellt, zunächst unter Übergang der *fallax*; g bezieht sich auf *muricata* $\times$ *Lamarckiana*.

Kreuzung	a	b	c	d	e	f	g
Zahl der <i>laeta</i> -Individuen . . .	21	27	17	7	51	20	19
Zahl der <i>velutina</i> -Individuen . .	19	32	44	27	19	98	51
<i>laeta</i> in %	52	46	28	21	73	17	27

Es dürfte schwer sein, für die *laeta-velutina*-Spaltung eine andere theoretische Deutung zu geben als eine solche, bei der die Zwillinge zunächst in gleicher Zahl zu erwarten wären. Tatsächlich schlägt der Prozentsatz an *laeta* nach beiden Seiten weit über 50% hinaus, ebenso wie bei de Vries. Zahlreiche andere Kreuzungen, die de Vries ausgeführt hat, haben zu demselben Ergebnis einer großen Variabilität der Zahlenverhältnisse geführt (vergl. z. B. die schon zitierte Übersicht 1913, S. 288); besonders überraschend sind seine Erfahrungen bei der Kreuzung *O. Lamarckiana* $\times$ *nanella*, bei der der Prozentsatz der neben den hochwüchsigen *Lamarckiana*-Individuen auftretenden Zwerge sich zwischen 1 und 94% bewegt. Bei den älteren, in der Mutationstheorie mitgeteilten Versuchen war der höchste Gehalt an *nanella* 48%. Vor kurzem hat de Vries¹⁾ aber berichtet, daß der Gehalt an Zwergen weit über 50%, bis auf 94%, gesteigert werden kann, wenn man sehr kräftige, zweijährige Individuen beider Arten zu den Bestäubungen verwendet. Streng genommen ist das Resultat wegen der Unterlassung der Kontrolle der Samenkeimung eigentlich nicht diskutabel, aber zufällig steht mir ein ungefähr vergleichbarer Versuch zur Verfügung, gegen den dieser Einwand nicht erhoben werden kann. Im Sommer 1915 habe ich ein einjähriges Individuum von *O. biennis* (e der obigen Tabelle) mit dem Pollen einer einjährigen *O. Lamarckiana*, und eine zweite einjährige *O. biennis* (d der Tabelle) mit dem Pollen einer zweijährigen *O. Lamarckiana* bestäubt. Im ersten Fall bekam ich 51 *laeta*, 19 *velutina* und 1 *fallax*, im zweiten 7 *laeta*, 27 *velutina* und 12 *fallax*. Ob diese

¹⁾ „Über amphikline Bastarde,“ 1915, S. 465.

Unterschiede im züchterischen Verhalten mit dem ein- bzw. zweijährigen Zustand etwas zu tun haben, ist aber vorläufig unklar, solange nicht ein und dasselbe Individuum im ein- und im zweijährigen Zustand verwendet wird; eine solche Prüfung ist wenigstens für *O. biennis* leicht möglich, weil hier häufig basale Seitensprosse als Rosetten über den Winter am Leben bleiben. Es könnte ja ganz wohl sein, daß die beobachteten Verschiedenheiten individueller Art sind, daß z. B. das Verhältnis zwischen *laeta* und *velutina* für ein und dasselbe pollenliefernde *Lamarckiana*-Individuum zwischen gewissen Grenzen fest und von Individuum zu Individuum verschieden ist. Dafür scheint zu sprechen, daß in den Versuchen d und g, zu denen derselbe Vater *O. Lamarckiana* H.-N. A I 31 verwendet wurde, der Prozentgehalt an *laeta* ziemlich ähnlich ist (21% bei *biennis* als Mutter, 27 bei *muricata*). Für wahrscheinlicher freilich halte ich es, daß schon bei getrennter Aussaat der Samen einzelner gleich behandelter Früchte derselben Pflanze das Zahlenverhältnis zwischen den Zwillingen ähnlich variabel gefunden wird wie das zwischen gesunden und tauben Samen¹⁾. Vielleicht kommt der physiologischen Ungleichartigkeit verschiedener Pollentypen dabei eine wesentliche Bedeutung zu; das läßt sich natürlich leicht prüfen durch Vergleichung solcher Kreuzungen, in denen gleichartige Eizellen mit ungleichartigem Pollen verbunden werden, mit anderen Verbindungen, in denen die Eizellen verschiedenen Typen angehören und der Pollen einen einzigen Typus darstellt. Vorläufig müssen wir uns mit der einfachen Feststellung begnügen, daß die Zahlenverhältnisse zwischen den sichtbar werdenden Biotypen sehr variabel sind, sogar noch variabler als das Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen, und wir haben daraus den Schluß zu ziehen, daß wir bei geringer Anzahl der Einzelversuche bei einer und derselben Kreuzung — meistens ist die Verbindung zweier Sippen überhaupt nur ein einziges Mal hergestellt worden — auf die Zahlenverhältnisse gar keinen Wert legen dürfen. Von den Zahlen wird deshalb bei der Besprechung der Züchtungsergebnisse im allgemeinen nicht die Rede sein. Auch die eingehenden Diskussionen, die Heribert-Nilsson an die in seinen Kulturen beobachteten Zahlenverhältnisse knüpft, dürften bedauer-

¹⁾ Für die Kreuzung *O. Lamarckiana* $\times$ *nanella* hat de Vries (1915, S. 465) den Versuch schon gemacht, wobei der Gehalt an Zwergen sich bei Früchten desselben *Lamarckiana*-Individuum als stark schwankend erwies. Leider war er gezwungen den Pollen von mehreren *nanella*-Exemplaren zu verwenden.

licherweise durch unsere Erfahrungen an Wert beträchtlich verlieren, um so mehr als die Keimung der Samen nicht kontrolliert ist.

Über einfache Mendelsche Zahlenverhältnisse bei der Spaltung nach der Blütengröße und nach der Blattnervenfarbe vergleiche die nächsten Abschnitte.

2. Die Vererbung der Blütengröße.

Werden zwei *Oenothera*-Arten von verschiedener Blütengröße gekreuzt, so ist dieser Charakter in der ersten Bastardgeneration intermediär. Die Blütengröße ist für die ganze F_1 gleichförmig, falls diese einen einzigen Typus darstellt, wie z. B. *O. (biennis* $\times$ *muricata*) oder *O. (Lamarckiana* $\times$ *biennis*) *fallax*. Sind mehrere Typen vorhanden, so kann die Blütengröße innerhalb der F_1 verschieden sein; so hat aus der Kreuzung *O. biennis* $\times$ *suaveolens* der Zwilling *suavis* größere Blüten als der Zwilling *flava*. Innerhalb jedes Typus ist die Blütengröße wieder konstant. Gleich groß sind die Blüten der Drillinge *laeta*, *velutina* und *fallax* aus *O. biennis* $\times$ *Lamarckiana*. — Wenn de Vries (1913, S. 119, 127) die Größe der Blumenkronen bei *laeta* und bei *velutina* in F_1 sehr wechselnd fand, so rührte das wahrscheinlich von der verwendeten *O. Lamarckiana* her, die vielleicht aus irgendwelchen Kreuzungen herausgespalten war und auch bei Selbstbestäubung verschiedene Blütengrößen hervorgebracht hätte.

In der F_2 -Generation tritt allgemein Spaltung nach der Blütengröße ein. In den etwas genauer untersuchten Fällen ließen sich meist drei Typen unterscheiden, wobei der mittlere Typus die Blütengröße der F_1 wiederholt, die beiden anderen ungefähr zu den Eltern zurückkehren; so bei den *fallax*-Formen. Es ist aber doch fraglich, ob zwischen *O. Lamarckiana* und *biennis* und zwischen *biennis* und *muricata* jeweils ein einziger mendelnder Unterschied in bezug auf die Blütengröße tätig ist.

Wenn zwei nah verwandte Bastarde, wie die Zwillinge *laeta* und *velutina* aus *O. biennis* $\times$ *Lamarckiana*, miteinander gekreuzt werden, so sind die Verhältnisse der Faktoren für die Blütengröße wohl nicht anders als bei der Selbstbefruchtung jedes Bastards. Es ist also zu verstehen, daß auch hier drei Blütengrößen sichtbar werden: die der *biennis*, die der *Lamarckiana*, und die intermediäre der primären Bastarde.

Wird die F_1 eines Bastardes mit einem der Eltern rückgekreuzt, so ist die Blütengröße in der Nachkommenschaft ebenfalls meist wechselnd. Geringe Unterschiede in der Blütengröße waren vorhanden bei der *velutina* aus *O. biennis* $\times$ (*biennis* $\times$ *Lamarckiana*) *velutina*, bei der *fallax*

aus *fallax* $\times$ *biennis*, bei der *biennis* aus *O. (biennis* $\times$ *muricata)* $\times$ *biennis*; hier tritt immer die Blütengröße der *biennis* neben der des primären Bastardes auf. Beträchtliche Differenzen wurden sichtbar bei der Kreuzung der Zwillinge aus *O. biennis* $\times$ *Lamarckiana* mit *O. Lamarckiana*; zwischen der Blütengröße der *Lamarckiana* und der der primären Zwillinge ist eben noch ein bedeutender Unterschied. Ganz einförmig schien auffallenderweise die *biennis* aus *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana)* *laeta* $\times$ *biennis* und aus *velutina* $\times$ *biennis*.

Wo in den Kreuzungen der *O. Lamarckiana* mit ihren Bastarden aus *O. biennis* ♀ die Exemplare nach der Blütengröße ausgezählt wurden, ergab sich das glatte Mendelsche Verhältnis 1:1. Es waren bei *Lamarckiana* $\times$ *laeta* 40 groß- und 41 kleinblütige, bei *Lamarckiana* $\times$ *velutina* 24 groß- und 22 kleinblütige, bei *laeta* $\times$ *Lamarckiana* 45 groß- und 46 kleinblütige Individuen.

Die dritte Bastardgeneration habe ich bis jetzt nur von *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana)* *laeta* und *velutina* erzogen, und zwar in beiden Fällen aus einem kleinblütigen Individuum. Die F_2 erwies sich dabei vollkommen gleichförmig; das Ergebnis ist am leichtesten verständlich unter der Annahme, daß die betr. F_2 -Individuen im Blütengrößenfaktor schon homozygotisch geworden waren. Auch de Vries teilt mit, daß die klein- und großblütigen Typen seiner Bastarde in späteren Generationen rein weiterzüchten (1913, S. 119, 127). Ob Typen von mittlerer Blütengröße dort, wo sie in der F_2 vorkommen, dauernd weiterspalteten, bleibt zu prüfen. — Über die Konstanz der Blütentypen von Bastarden von der zweiten Generation an ist vor allem Lehmann zu vergleichen.

3. Die Vererbung der Griffellänge.

Bei Kreuzung zweier kurzgriffeliger Arten ist die F_1 kurzgriffelig. Wird die langgriffelige *O. Lamarckiana* mit einer der kurzgriffeligen Arten gekreuzt, so sind die Griffel der Bastarde kurz bis ziemlich lang. Kurz bei *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana)* *velutina* und *fallax*, bei (*suaveolens* $\times$ *Lamarckiana)* *suavi-velutina*, etwas länger bei (*biennis* $\times$ *Lamarckiana)* *laeta*, (*suaveolens* $\times$ *Lamarckiana)* *suavi-laeta*, mittellang bei (*muricata* $\times$ *Lamarckiana)* *velutina* und *laeta*, (*rubrinervis* $\times$ *biennis)* *subfallax*, ziemlich lang bei (*Lamarckiana* $\times$ *muricata)* *gracilis*.

In der F_2 traten lange Griffel immer in Verbindung mit auffallender Blütengröße auf, bei *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana)* *laeta* und bei den *fallax*-Formen sicher, wahrscheinlich auch bei *O. (biennis* $\times$ *La-*

marckiana) *velutina*. Die kleinblütigen F₂-Typen haben immer kurze Griffel.

Spaltung nach der Griffellänge wird auch sichtbar, wenn *laeta*, *velutina* oder *fallax* mit *Lamarckiana* und wenn *laeta* und *velutina* miteinander verbunden werden. Wieder sind es die größten Blüten, die die längsten Griffel haben. Es besteht also feste Korrelation zwischen den beiden Charakteren, wie sie East (1913) bei *Nicotiana*-Bastarden gefunden hat.

In der F₃ der *laeta* und der *velutina* war die Griffellänge konstant.

4. Die Vererbung der Anthokyanbildung.

a) Die Farbe der Blattnerven.

Heribert-Nilsson hat darauf hingewiesen, daß *O. Lamarckiana* in weißnervigen und rotnervigen Formen vorkommt, von denen die rotnervigen dauernd weißnervige Individuen abspalten, also in der Nervenfarbe immer heterozygotisch sind. Die Mutante *rubrinervis* hat ihren Namen wohl davon bekommen, daß die zuerst gefundenen Exemplare rote Nerven besaßen; doch sagt de Vries schon in der Mutations-theorie Bd. I, S. 161 „mit meist roten Blattnerven“, es waren also schon damals Weißnerven abgespalten worden. Das *rubrinervis*-Material, das ich von ihm erhielt, war, von der zart rötlichen Färbung der Mittelnerven an den unteren Stengelblättern abgesehen, durchaus weißnervig, wie die von ihm jetzt gezüchtete Rasse der Stammform, desgleichen die Mutanten *gigas* und *nanella*. Noch Honing hat 1911 rotnervige *O. rubrinervis* und rot- und weißnervige *O. Lamarckiana* aus dem Amsterdamer Garten erhalten (1911, Tab. XVI, S. 261). — Weißnervig ist weiter *O. suaveolens*. Immer rotnervig sind *O. biennis* und *muricata*-Venedig; Abspaltung von Weißnerven ist nicht beobachtet.

Werden zwei weißnervige Arten gekreuzt, also *O. Lamarckiana* und *suaveolens*, *Lamarckiana* und *rubrinervis*, so ist die Nachkommenschaft in allen Typen weißnervig. Wird weißnervige *O. Lamarckiana* mit der rotnervigen *O. muricata* gekreuzt, so sind die Zwillinge *O. (muricata × Lamarckiana) laeta* und *velutina* intensiv rotnervig, *O. (Lamarckiana × muricata) gracilis* dagegen hat nur schwach rosenrote Nerven. Von den Bastarden zwischen *O. Lamarckiana*-weißnervig und der rotnervigen *O. biennis* sind *O. (biennis × Lamarckiana) laeta* und *velutina* weißnervig (die *velutina* hat nur an den unteren Stengelblättern blaßrote Nerven), die *fallax* ist immer tiefrotnervig, einer-

lei ob *O. biennis* Vater oder Mutter ist. Ebenso verhalten sich die Bastarde zwischen *O. rubrinervis* und *O. biennis*; die *velutina* und die *subvelutina* sind weißnervig, die *fallax* und die *subfallax* sind tief rotnervig. *O. (suaveolens × biennis) redempta* und *flava* sind rotnervig, *O. (biennis × suaveolens) suavis* ist weißnervig, die zugehörige *flava* ist rotnervig wie die auf dem reziproken Weg gewonnene *flava*. *O. muricata × biennis* ist rotnervig, *O. biennis × muricata* dagegen weißnervig, trotzdem beide Eltern rote Nerven besitzen. Bastarde von *O. muricata* ♀ sind also immer rotnervig, von *muricata* ♂ sind weißnervig oder höchstens blaß rotnervig, von *biennis* ♂ immer rotnervig, von *biennis* ♀ weiß- oder rotnervig.

Wird rotnervige *O. Lamarckiana* zu Kreuzungen verwendet, so sind die sonst weißnervigen Bastardtypen teils weiß- teils rotnervig. Das gilt für *O. (biennis × Lamarckiana) laeta* und *velutina*, für *O. (rubrinervis × Lamarckiana) Lamarckiana* und *blanda*. Die Heterozygotie der rotnervigen *O. Lamarckiana* in bezug auf die Nervenfarbe kommt also auch hier zum Vorschein. Die *fallax* aus *O. biennis × Lamarckiana*-rotnervig ist natürlich rotnervig.

Die F₂ weißnerviger Bastarde ist wieder weißnervig. Die rotnervigen Bastarde der *biennis* mit *Lamarckiana* und *rubrinervis* spalten in der F₂ meistens nach der Nervenfarbe. Das gilt für *fallax* aus *O. biennis × Lamarckiana* und reziprok, für *fallax* und *subfallax* aus *O. rubrinervis × biennis*. Der Erfolg der Kreuzung *biennis × velutina* läßt erwarten, daß auch die F₂ der rotnervigen *velutina* aus *O. biennis × Lamarckiana*-rotnervig aus Rot- und Weißnerven besteht. Dagegen ist die F₂ und F₃ der rotnervigen *laeta* aus *O. biennis × Lamarckiana* durchaus rotnervig. Dasselbe ist zu erwarten von der *redempta* (soviel wie *biennis*) aus der Kreuzung *O. suaveolens × biennis*; der zugehörige Zwillinge *flava* spaltet wieder nach der Nervenfarbe. *O. muricata × biennis* ist in späteren Generationen (F₄ und F₅) durchaus rotnervig gefunden worden; es ist wohl wahrscheinlich, daß auch in der F₂ Spaltung nach der Nervenfarbe fehlt. Das Verhältnis Rotnerven : Weißnerven war in der F₂ von *O. (rubrinervis × biennis) fallax* und *subfallax* genau 2 : 1; vergl. dazu oben S. 202/3. Augenscheinlich ist der Rotfaktor in allen *fallax*-Formen homozygotisch nicht realisierbar.

O. biennis × (biennis × Lamarckiana) laeta-weißnervig ist eine weißnervige *laeta*, *O. biennis × (biennis × Lamarckiana) velutina*-rotnervig ist eine teils rot- teils weißnervige *velutina* (67 rot-, 21 weißnervig). Auch die Kreuzung *O. biennis × (biennis × Lamarckiana) fallax*

liefert teils rot- teils weißnervige Formen, desgleichen *O. biennis* $\times$ (*Lamarckiana* $\times$ *biennis*) *fallax*. Ebenso verhalten sich die entsprechenden Kreuzungen der *fallax* und *subfallax* aus *O. rubrinervis* $\times$ *biennis*. *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana*) *fallax* $\times$ *biennis* und *O. (Lamarckiana* $\times$ *biennis*) *fallax* $\times$ *biennis* sind rotnervige *fallax*. Kreuzungen zwischen weißnerviger *O. Lamarckiana* und den weißnervigen Zwillingen *laeta* und *velutina* aus der *biennis* liefern nur weißnervige Typen. In der Kreuzung *O. (Lamarckiana* $\times$ *biennis*) *fallax* $\times$ *Lamarckiana*-weißnervig treten Rot- und Weißnerven in ziemlich gleichen Zahlen (26 und 19) auf.

b) Die Färbung der Blütenkelche.

Rein grünen oder etwas ins Gelbliche spielenden Kelch haben *O. biennis* und *suaveolens*. Schwach rötlich ist der ganze Kelch, Röhre wie freie Zipfel, bei *O. muricata*. Breite rotbraune Streifen auf den Zipfeln hat der Kelch von *O. Lamarckiana*, und bis auf feine grüne Streifen am Mittelnerv und an den äußersten Rändern der Zipfel tief braunrot ist der Kelch von *O. rubrinervis*.

Grün ist der Kelch bei allen Bastarden zwischen *O. biennis* und *suaveolens*, ebenso bei *O. (biennis* $\times$ *muricata*), dagegen leicht rot angelauten bei *O. (muricata* $\times$ *biennis*). Von den Bastarden der *O. Lamarckiana* haben rein grünen Kelch: *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana*) *laeta*, *O. (suaveolens* $\times$ *Lamarckiana*) *bienni-laeta* und *suavi-laeta*; an den späteren Blüten ist der Kelch am Grunde schwach rötlich bei *O. (muricata* $\times$ *Lamarckiana*) *laeta*; deutlich, doch nicht sehr stark rotstreifig sind die Kelchzipfel von *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana*) *velutina* und von *O. (suaveolens* $\times$ *Lamarckiana*) *bienni-velutina*; sehr breit und dunkel, stärker ausgeprägt als bei *O. Lamarckiana* selbst, sind die Kelchstreifen bei *O. (Lamarckiana* $\times$ *biennis*) *fallax* und reziprok, bei *O. (suaveolens* $\times$ *Lamarckiana*) *suavi-velutina* und reziprok; fast wie bei *O. rubrinervis* ist das Grün zum größten Teil verdeckt an den Kelchen von *O. (muricata* $\times$ *Lamarckiana*) *velutina*, doch ist die Farbe ein reines, ziemlich dunkles Rot; ganz rosenrot, mit Ausnahme sehr dünner grüner Streifen, ist der Kelch, auch die Röhre, bei *O. (Lamarckiana* $\times$ *muricata*) *gracilis*. — Aus der Kreuzung *O. biennis* $\times$ *rubrinervis* ist die *velutina* am Kelch etwa so pigmentiert wie die *velutina* aus *Lamarckiana*, die *subvelutina* hat erst an den späteren Blüten ganz leichte Färbung; die *fallax* entspricht ganz der aus *Lamarckiana*, die *subfallax* hat wieder viel weniger Anthokyan im Kelch, das erst gegen Ende der Blütezeit deutliche rote Streifen bildet.

Die Rotstreifigkeit des Kelchs ist an Rotfärbung der Blattnerven nicht gebunden, wie auch rein grüner Kelch mit Rotnervigkeit der Blätter kombiniert sein kann (*O. biennis*, *O. [biennis × Lamarckiana] laeta*-rotnervig). Tritt aber Anthokyan in den Blattnerven auf, so erscheint die Pigmentierung des Kelchs, wenn sie überhaupt vorhanden ist, gegenüber den weißnervigen Typen gesteigert. Das gilt für die Rot- und Weißnerven von *O. Lamarckiana*¹⁾, von *O. (biennis × Lamarckiana) velutina*. Entsprechend ist die *fallax* am Kelch stärker pigmentiert als die *O. Lamarckiana*; dagegen haben *fallax* und *subfallax* aus *rubrinervis*, trotzdem sie rotnervig sind, schwächer gefärbten Kelch als die weißnervige *O. rubrinervis*. Wo in der F₂ eines rotnervigen, gestreiftkelchigen Bastardes Spaltung nach der Nervenfarbe eintritt, erhalten die weißnervigen Individuen schwächere Kelchfärbung als die F₁, die rotnervigen dagegen zum Teil noch stärkere als die F₁; sehr schwach ist die Pigmentierung des Kelchs bei der *rubrinervis* in der F₂ von *O. (rubrinervis × biennis) subfallax*, soweit sie weißnervig ist. Weiter ist die Kelchfärbung, wenn Spaltung nach der Blütengröße erfolgt, stärker bei den großen Blüten als bei den kleinen; so in der F₂ von *O. (biennis × Lamarckiana) velutina*. In der zweiten Generation der *fallax*-Formen, aus *Lamarckiana* wie aus *rubrinervis*, haben deshalb die am stärksten rotgefärbten Kelche die großblütigen rotnervigen Individuen, am schwächsten gefärbt ist der Kelch der kleinblütigen Weißnerven. So sind tief kupferrot gefärbte Kelche, fast ohne Grün, gefunden worden bei großblütigen Rotnerven von *O. (biennis × Lamarckiana) fallax* F₂ und bei entsprechenden Individuen der Kreuzung *O. (Lamarckiana × biennis) fallax × Lamarckiana*.

Herausspalten ganz grünelchiger Typen aus gefärbtkelchigen Bastarden ist nicht gefunden worden. Nur bei der Kreuzung eines solchen Bastardes mit der ebenfalls gestreiftkelchigen *O. Lamarckiana*, nämlich bei *O. (Lamarckiana × biennis) fallax × Lamarckiana* ist ein Individuum eines grünelchigen, *laeta*-ähnlichen Typus aufgetreten.

c) Die Färbung der jungen Früchte.

Die roten Streifen auf den Früchten mittleren Alters finden sich nur kombiniert mit Färbung des Kelchs. Sie sind sehr ausgeprägt bei *O. Lamarckiana* und *rubrinervis*, schwächer bei *O. muricata*; sie fehlen bei *O. biennis* und *suaveolens* und bei deren Verbindungen. Von den

¹⁾ Heribert-Nilsson 1915, S. 39, macht dieselbe Beobachtung.

Bastarden haben leichte Streifen auf den Früchten: *O. (biennis × Lamarckiana) velutina*, *O. (suaveolens × Lamarckiana) bienni-velutina*, *O. (biennis × rubrinervis) velutina* und *subvelutina*, *O. (muricata × Lamarckiana) laeta*, *O. (Lamarckiana × muricata) gracilis* (bei der letztgenannten Form ist die Rotfärbung der Früchte besonders vergänglich, dafür färben sich die sonst grün werdenden Streifen auffallend weißlich). Stark rotgestreift sind die Früchte bei den *fallax*- und *subfallax*-Formen aus *O. Lamarckiana* und *rubrinervis*, bei *O. (muricata × Lamarckiana) velutina*, bei *O. (suaveolens × Lamarckiana) suavi-velutina* und reziprok. Die Färbung fehlt ganz bei *O. (biennis × muricata)*, *O. (biennis × Lamarckiana) laeta*, *O. (suaveolens × Lamarckiana) bienni-laeta* und *suavi-laeta*.

Durch Rotnervigkeit wird die Fruchtfärbung gesteigert. Die aus *fallax* F₂ abgespaltenen Weißnerven haben schwächere Streifen an den Früchten als die F₁ und als die Rotnerven der F₂. Ganz grünfrüchtige Formen spalten aus gestreiffrüchtigen Bastarden nicht heraus.

d) Die rote Punktierung der Stengel und Fruchtknoten.

Rote Färbung der haartragenden Höckerchen an Stengeln und Fruchtknoten ist nicht unabhängig von sonstiger Anthokyanbildung; sie findet sich nämlich nur da, wo die Kelche rotes Pigment, wenn auch nur in Spuren, besitzen. *O. (muricata × Lamarckiana) laeta* z. B. ist sehr kräftig rot punktiert, während der Kelch nur leicht rot angelaufen ist. Die Blattnerven können bei roter Punktierung des Stengels ebensogut weiß wie rot sein (*O. Lamarckiana* und ihre Mutanten). — Die roten Tupfen fehlen bei *O. biennis* und *suaveolens* und ihren Verbindungen, sie sind vorhanden bei *O. muricata*, *Lamarckiana*, *rubrinervis*, *gigas*, *nanella*. In den Kreuzungen fehlen sie bei *O. (biennis × muricata)*, *O. (biennis × Lamarckiana) laeta*, *O. (suaveolens × Lamarckiana) bienni-laeta* und *suavi-laeta*; sie sind vorhanden bei *O. (muricata × biennis)*, bei *O. (muricata × Lamarckiana) laeta* und *velutina*, bei *O. (Lamarckiana × muricata) gracilis*, bei allen *velutina*-, *subvelutina*-, *fallax*- und *subfallax*-Formen der Kreuzungen von *O. biennis* und *suaveolens* mit *Lamarckiana* und *rubrinervis*. Eine Abspaltung von ungetupften Typen ist in der F₂ von getupften Bastarden nicht beobachtet worden¹⁾. Da-

¹⁾ Vielleicht nur wegen der kleinen Zahlen. Davis vermißt ungetupfte Individuen in der F₂ der Kreuzung *O. biennis × Franciscana* (1916a, S. 225), dagegen findet er eine kleine Gruppe von solchen in der F₂ der reziproken Kreuzung (S. 220).

gegen ist in der Kreuzung *O. (Lamarckiana × biennis) fallax × Lamarckiana* ein Exemplar einer ungetupften *laeta*-Form aufgetreten. Eine getupfte *laeta*-artige Form „*punctilaeta*“ kommt in den Kreuzungen *biennis × (Lamarckiana × biennis) fallax* und *biennis × (biennis × Lamarckiana) fallax* als seltener Typus vor, der in den unteren Teilen der Infloreszenz ganz grüne, weiter oben sehr schwach rotstreifige Kelche besitzt.

e) Die Färbung der Blumenkronen.

Ohne farbige Darstellung oder Bezugnahme auf eine bestimmte Farbenskala läßt sich über die Schattierungen des Gelb in den *Oenothera*-Blüten nicht viel reden. Am reinsten schwefelgelb sind die Kronen der *O. suaveolens*, etwas rötlicher die von *O. Lamarckiana* und *biennis*, auch die im übrigen recht blassen Kronen der *O. muricata*, besonders tief gelb mit deutlichem Stich ins Rötliche die Blüten der *O. rubrinervis*. Unter den Bastarden hat die blassesten Blüten *O. (biennis × suaveolens) flava* und reziprok. Eine deutliche Beziehung besteht zwischen der Färbung des Kelchs und der der Krone, insofern als die Krone tiefer gelb gefärbt ist, wenn der Kelch rote Streifen besitzt; für *O. rubrinervis* weist schon de Vries (1913, S. 191) darauf hin, daß die tiefe Kronenfärbung auf einem Gehalt an dem in den Kelchblättern so reichlich vorhandenen Anthokyan beruhen dürfte. Von den Drillingen aus *O. biennis × Lamarckiana* hat die grünelchige *laeta* die blasseste, rein gelbe Krone, die *velutina* mit ihrem leicht gestreiften Kelch dunklere, und noch tiefer gefärbte die auch sonst an Anthokyan sehr reiche *fallax*; die *bienni-laeta* und *bienni-velutina* aus *suaveolens × Lamarckiana* verhalten sich wie die Zwillinge aus *O. biennis*, auch die *suavi-laeta* aus derselben Kreuzung ist blasser als die *suavi-velutina*. Ebenso hat die fast grünelchige *subfallax* aus *O. rubrinervis × biennis* und reziprok viel blässere Krone als die *fallax*, die *subvelutina* aus *O. biennis × rubrinervis* ist blasser als die am Kelch stärker pigmentierte *velutina*.

Wo eine Spaltung nach der Quantität des Kelchpigments eintritt, spaltet die Kronenfarbe im selben Sinn. Die großblütige, am Kelch kräftig gefärbte *velutina* in der F_2 von *O. (biennis × Lamarckiana) velutina* und in den Kreuzungen *laeta × velutina* und *laeta × Lamarckiana* hat tiefgelbe, die kleinblütige, an Kelchpigment arme *velutina* blässere Kronen. Ebenso ist die Krone der aus *O. (rubrinervis*

× *biennis*) *subfallax* F₂ herauspaltenden *rubrinervis* bei den weißnervigen, am Kelch schwach gefärbten Individuen blasser als bei den mit reichlichem Kelchpigment versehenen Rotnerven.

5. Die Vererbung des Verhältnisses zwischen gesunden und tauben Samen.

Es ist an dieser Stelle nur davon zu reden, ob bei den künstlich hergestellten konstanten Bastarden der Prozentsatz der keimhaltigen Samen in den späteren Generationen derselbe bleibt wie in F₁. Meine eigenen Erfahrungen sind noch sehr spärlich. Nur von den Drillingen aus *O. biennis* × *Lamarckiana*, von *fallax*, *laeta* und *velutina*, habe ich die Samen der F₂ untersucht und das fragliche Verhältnis ebenso gefunden wie bei F₁ (vergl. oben S. 143). Reicherer Material hat de Vries (1916b, S. 271, 272, 278) mitgeteilt; sein Befund ist derselbe wie der meine. Wo Spaltung nach der Nervenfarbe eintritt, dürften die abgespaltenen Weißnerven mitunter einen anderen Prozentsatz an gesunden Samen aufweisen als die Rotnerven, wie es bei *O. Lamarckiana* der Fall ist. Sonst ist bei den konstanten Bastardtypen augenscheinlich auch das Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen zwischen denselben Grenzen konstant wie bei den Arten. Kommt dagegen auffälligere Spaltung nach den Habituscharakteren vor wie in der F₂ von *O. (rubrinervis* × *biennis*) *subfallax*, so werden die verschiedenen F₂-Typen wohl verschiedene Samenverhältnisse aufweisen.

6. Die Vererbung der Habituscharaktere; die artunterscheidenden Merkmalskomplexe bzw. Faktorenkomplexe.

Während bei einigen der bis jetzt besprochenen untergeordneten Merkmale, nämlich in bezug auf Blütengröße samt Griffellänge und auf Rotfärbung der Blattnerven, unzweifelhafte Mendelsche Vererbung mit Spaltung in der zweiten Generation vorliegt, folgt die Vererbung der komplexen Habituscharaktere, der eigentlichen Artmerkmale, augenscheinlich anderen Gesetzen, zum mindesten was die wirklich sichtbar werdenden Phänotypen anlangt. Wir finden ja, daß die Artbastarde bei Selbstbefruchtung fast sämtlich in den wesentlichen Charakteren konstant sind; die einzige von den beschriebenen Kreuzungen, die in F₂ die eine Elterform abspaltet, ist die *subfallax* aus *O. rubrinervis* × *biennis*. Sogar die Vererbung der Anthokyanführung schließt sich in der Hauptsache an das Verhalten der Habituscharaktere an; denn eine

Spaltung nach der Punktierung des Stengels und der Fruchtknoten fehlt ganz, und die Rotstreifung der Kelchblätter und der Früchte kann in der zweiten Bastardgeneration wohl bei einem Teil der Nachkommenschaft abgeschwächt werden, ohne jedoch vollständige Auslöschung zu erfahren. Es ist allerdings im höchsten Grad wahrscheinlich, daß in den tauben Samen der Bastarde gewisse zygotische Kombinationen mit derselben Regelmäßigkeit wiederkehren wie die uns bekannten Phänotypen, und daß uns zahlreiche existierende haploide Genotypen überhaupt nicht in diploider Verbindung, auch nicht in Form tauber Samen, bekannt werden. Wir müssen also notwendig mit der Möglichkeit rechnen, daß überall in einem gewissen Maß auch nach den Habituscharakteren Spaltung eintritt, aber über die Natur der sich nicht entwickelnden Kombinationen können wir nur in verschwindend wenigen, besonders günstig liegenden Fällen Vermutungen aufstellen.

Was uns hier zu betrachten bleibt, sind also nicht Spaltungen in den späteren Bastardgenerationen, sondern die zunächst so sonderbar erscheinenden Spaltungen, die in der ersten Generation der Artkreuzungen ähnlich wie bei Rückkreuzung der Bastarde mit den Eltern auftreten, und weiter die auffällige Verschiedenheit des Ergebnisses reziproker Kreuzungen. Am genauesten sind wir bis jetzt über die Bildung der Zwillingsbastarde bei der Kreuzung der *O. Lamarckiana* mit anderen Arten unterrichtet, über die Spaltung der ersten Bastardgeneration in die Typen *laeta* und *velutina*. Auf die Theorie der labilen, mutablen Pangene, die de Vries zur Erklärung der fraglichen Erscheinungen ausgearbeitet hat (1913), möchte ich nicht wieder eingehen. Ich habe früher (1914) die Beobachtungen und Überlegungen mitgeteilt, die mich dazu zwangen eine andere Hypothese auf mendelistischer Grundlage aufzustellen, und diese Hypothese hat sich bei den Züchtungsexperimenten, die ich nach den embryologischen Untersuchungen begann, durchaus bewährt. Sie ist bei der Auswahl unter den endlosen Möglichkeiten der Kreuzungen ein nützlicher Weiser und bei der Deutung der Erscheinungen ein überall brauchbarer Schlüssel gewesen.

a) Komplexanalyse von *O. Lamarckiana*, *muricata* und *biennis*.

O. Lamarckiana ist nach der früher begründeten Auffassung ein Doppelwesen, das dauernd zwei verschiedene Typen von Keimzellen bildet. Bei Bastardierung erzeugt der eine Typus die *laeta*-, der andere die *velutina*-Formen. Die Annahme, daß *laeta* und *velutina* aus einer Kreuzung sich in einem einzigen Gen unterscheiden — S. 151 u. ff. ist

diese Annahme der Einfachheit wegen noch beibehalten worden —, hat sich nicht aufrecht erhalten lassen, als ich die Formen aus eigener Anschauung kennen lernte. Phänotypisch sind die Zwillinge jedenfalls in einer ganzen Anzahl von Merkmalen verschieden, und wenn diese Unterschiede auf gewissen, in günstigen Fällen vielleicht noch zu isolierenden Einzelfaktoren beruhen, so müssen diese unterscheidenden Gene in der *O. Lamarckiana* zu zwei in sich fest zusammenhängenden Komplexen verkoppelt sein, so daß die Art sich bei der Keimzellenbildung doch wie eine Monohybride verhält. Ein ähnlicher Vererbungsmodus liegt auch bei den anderen Arten vor, und das Studium der Anlagenkomplexe möchte ich, im Gegensatz zu Faktorenanalyse, als Komplexanalyse bezeichnen; es ist dasselbe, was de Vries, mit Beschränkung auf die heterogamen Arten, Gamolyse nennt (1913, S. 61). Für vorteilhaft halte ich es, vor allem die haploiden Genotypen, die in den Keimzellen auftretenden Komplexe von Erbanlagen, von denen sich mit der Zeit wohl allerhand gut zu definierende, d. h. mendelnde Faktoren werden abschälen lassen, mit Namen zu belegen. Diese Namen sollen als *participium praesentis activi*, also mit der Endung *ans* oder *ens*, gebildet sein. Diploide Biotypen, die einander phänotypisch ähneln, unter Gruppennamen zusammenzufassen, wie de Vries tut, steht dann noch immer frei.

Ich nenne die beiden haploiden Anlagenkomplexe der *O. Lamarckiana* jetzt *gaudens* und *velans*¹⁾. Beide Komplexe treten sowohl in den Eizellen wie im Pollen auf; *O. Lamarckiana* ist „isogam“ (de Vries). Bei Selbstbestäubung entstehen 50% Heterozygoten, die Hälfte als *gaudens*-♀ • *velans* ♂, die andere Hälfte als *velans* ♀ • *gaudens* ♂, alle lebensfähig als *O. Lamarckiana*, und 50% Homozygoten als bald absterbende Embryonen in den taub werdenden Samen, davon die eine Hälfte vom Typus *gaudens* • *gaudens* und die andere Hälfte vom Typus *velans* • *velans*. In Wirklichkeit machen die gesunden Samen oft viel weniger als 50% aus.

Wird *O. muricata* mit dem Pollen der *O. Lamarckiana* belegt, so entsteht der Bastard *laeta* dann, wenn eine *muricata*-Eizelle von

¹⁾ Der *gaudens*-Komplex liefert die *laeta*- und die *densa*-Formen (vergl. unten); mit *laeta* ist *gaudens* dem Sinn nach identisch, an *densa* erinnert das Wort im Klang. Der Komplex *velans* liefert die *velutina*-Formen, die sich durch dichte, weiche Behaarung auszeichnen; *velare* heißt nicht bloß einhüllen, sondern auch verbergen, und damit spielt das Wort auf *fallax* an (S. 176). *Fallax* weist andererseits in Klang auf die *laxa*-Formen (s. unten).

einem Pollenkorn vom Typus *gaudens* befruchtet wird, und *velutina*, wenn das befruchtende Pollenkorn den Typus *velans* repräsentiert. Beide Bastardformen sind steif aufrechte und hoch wachsende Formen. Bei der reziproken Kreuzung *O. Lamarckiana* $\times$ *muricata* entsteht eine lebensunfähige Form, die es nur bis zur Entfaltung der blassen Kotyledonen bringt, und ein schwacher Bastardtypus mit nickenden Sproßgipfeln, der von de Vries als *gracilis* bezeichnet wird und weder mit *laeta* noch mit *velutina* Ähnlichkeit hat. Von seiten der *O. Lamarckiana* ist an der Bildung der *gracilis* wahrscheinlich der *velans*-Komplex beteiligt. Die *O. muricata* steuert aber sicher etwas ganz anderes bei als zur Bildung der *velutina*. Nun hat schon de Vries nachgewiesen, daß die Vererbungserscheinungen bei *O. muricata* und *biennis* nur verständlich werden, wenn wir annehmen, daß bei diesen Arten die Eizellen einen anderen Genotypus repräsentieren als die Pollenzellen; er nennt solche Arten heterogam. Wir nennen den im Pollen der *O. muricata* aktiven Typus *curvans*, weil er die nickenden Sproßgipfel der *O. muricata* auf geradstengelige Formen überträgt (z. B. auch in der Kreuzung *biennis* $\times$ *muricata*), den in den Eizellen auftretenden Komplex *rigens*¹⁾, weil er normalen, geraden Stengelwuchs vererbt. Die *laeta* ist also *rigens* $\cdot$ *gaudens*, die *velutina* ist *rigens* $\cdot$ *velans*, die *gracilis* ist *velans* $\cdot$ *curvans*, die vierte Bastardverbindung *gaudens* $\cdot$ *curvans* geht früh zugrunde.

In den Früchten der *O. Lamarckiana* sind nach Bestäubung mit mit dem Pollen der *O. muricata* keine tauben Samen zu erwarten, weil sowohl die *velans*- wie die *gaudens*-Eizellen keimfähige Embryonen liefern; gefunden wurden 91—98% Samen mit voll entwickelten Embryonen. Bei *O. muricata* ist natürlich keine Veranlassung zur Veränderung des Gehaltes an tauben Samen gegeben, wenn statt des eigenen Pollens der der *O. Lamarckiana* die Befruchtung ausführt; auch hier ist die Erwartung gewöhnlich bestätigt (vergl. Tabelle II, S. 140). Die gesunden Samen sollten zu gleichen Teilen *laeta* und *velutina* darstellen. In der einzigen von mir ausgeführten Kultur ist aber die *laeta* mit nur 27% vertreten; de Vries hat 38—66% *laeta* gefunden (1913, S. 288).

Der Unterschied zwischen der gametischen Konstitution der „isogamen“ (de Vries) *O. Lamarckiana* und der der „heterogamen“ *O.*

¹⁾ De Vries hat 1911 die vom „Eizellenbild“ der *O. muricata* hergeleiteten Formen als „*frigida*-Typus“ bezeichnet; 1913 kommt er auf den Namen nicht zurück, dagegen nennt er eine Gruppe von Formen, zu denen auch Bastarde der *muricata* gehören, *rigida*-Typus (1913, S. 80, 82).

muricata ist also nicht ganz so groß, wie de Vries ihn auffaßt. Beide Arten sind dauernd heterozygotisch, sie bilden Keimzellen von zwei verschiedenen Typen. Bei der isogamen *Lamarckiana* sind beide haploide Komplexe in den Eizellen wie im Pollen aktiv, Eizellen wie Pollen sind dityp; bei der heterogamen *muricata* tritt noch eine Erscheinung der Geschlechtsbegrenzung hinzu: der *rigens*-Komplex tritt nur in den Eizellen aktiv auf, soweit bis jetzt bekannt, der *curvans*-Komplex nur im Pollen; Eizellen wie Pollen sind monotyp. Die Annahme liegt nahe, daß *curvans*-Megasporen und *rigens*-Mikrosporen wohl gebildet werden, aber nicht in Funktion treten, vielleicht frühzeitig zugrunde gehen (de Vries 1911). Nach Geerts (1909, S. 183) hat *O. muricata* etwa 55% sterilen Pollen, aber nur etwa 25% sterile Samenanlagen (vergl. oben S. 149).

Betrachten wir nun zunächst *O. biennis* in ihrem Verhältnis zu *O. muricata*. An der Kreuzung *O. (biennis × muricata)* ist das Auffälligste, daß der Bastard weißnervig ist, während beide Eltern rote Blattnerven haben. Der Eizellenkomplex der *O. biennis* vererbt also hier, und wie wir sehen werden auch in anderen Kreuzungen, nichtrote oder „weiße“ Blattnerven und soll deshalb *albicans* heißen. Die reziproke Kreuzung *O. (muricata × biennis)* ist in dem von de Vries erhaltenen Material rotnervig; der Pollenkomplex der *O. biennis* soll, weil er hier Rotnervigkeit zum mindesten zuläßt und anderswo sicher selber überträgt, als *rubens* bezeichnet werden. Die Kreuzung *O. (biennis × muricata)* ist also genau genommen eine Verbindung *albicans* ♀ · *curvans* ♂, die reziproke Kreuzung *O. (muricata × biennis)* ist *rigens* ♀ · *rubens* ♂.

Bei Bestäubung der *O. biennis* mit dem Pollen der *O. Lamarckiana* entstehen vorzugsweise (bei de Vries ausschließlich) die Zwillinge *laeta* und *velutina*. Die *laeta* ist jetzt genauer zu definieren als *albicans* · *gaudens*, die *velutina* als *albicans* · *velans*; beide sind weißnervig, wenn die *Lamarckiana* weißnervig ist, sie sind teilweise rotnervig, wenn (heterozygotisch-) rotnervige *Lamarckiana* verwendet wird. Die Weißnervigkeit des *albicans*-Komplexes ist also rezessiv gegenüber der Rotnervigkeit der *Lamarckiana* wie gegenüber der des Komplexes *rubens*, der normal mit *albicans* zu der rotnervigen *biennis* verbunden ist. Weiter ist zu erkennen, daß der Rotnervenfaktor, der wie wir wissen (S. 152) in der *O. Lamarckiana* homozygotisch nicht verwirklicht werden kann, bei der Keimzellenbildung ebensogut an den *gaudens*- wie an den *velans*-Komplex sich angliedern kann. Weil die *O. biennis* selber keine roten Tupfen am Stengel und an den Fruchtknoten und ebensowenig rote Streifen

an den Kelchen und Früchten besitzt, läßt sich erkennen, welchem der beiden in der *Lamarckiana* enthaltenen Komplexe diese Charaktere zukommen: es ist der *velans*-Komplex, weil nur die *velutina* diese Merkmale aufweist, während die *laeta* ebenso wie die Mutter *biennis* ungetupfte Stengel und grüne Kelche und Früchte besitzt. Weiter vererbt *velans* niedrigeren Wuchs, schmälere Blätter, stärkere weichere Behaarung, dickere Knospen und Früchte, dunklere Kronenfarbe, pollenreichere Antheren als *gaudens*. Die langen Griffel der *O. Lamarckiana* gehören wohl beiden Komplexen zu, denn in der F_2 der *laeta* wie der *velutina* kommen wieder lange Griffel in den großblütigen Individuen zum Vorschein. — Die *laeta* und *velutina* aus der *O. muricata*-Venedig sind bei Verwendung des Pollens einer weißnervigen *Lamarckiana* beide rotnervig. Der *rigens*-Komplex besitzt bei meiner Rasse also den Rotnervenfaktor, was sich aus der Rotnervigkeit des von de Vries erhaltenen Bastardes *O. (muricata* $\times$ *biennis*) nicht erschließen läßt, weil hier die *biennis* in ihrem *rubens*-Pollen selber Rotnervigkeit beige-steuert hat. Ob *curvans* ebenfalls einen Rotnervenfaktor besitzt, ist fraglich; *O. (Lamarckiana* $\times$ *muricata*) *gracilis* ist wohl schwach rotnervig, aber *O. (biennis* $\times$ *muricata*) ist rein weißnervig. Die roten Tupfen der *O. muricata* gehören einmal sicher dem *rigens*-Komplex an; das zeigt die Punktierung des Bastardes *O. (muricata* $\times$ *biennis*), und seit wir wissen, daß die roten Tupfen dem *gaudens*-Komplex der *Lamarckiana* abgehen, auch das Vorkommen der Tupfen bei der *laeta* aus der *O. muricata*. Die zugehörige *velutina* bekommt die Tupfen von beiden Eltern, in *rigens* und in *velans*, der Tupfenfaktor kann also homozygotisch verwirklicht werden¹⁾. Daß die Punktierung der *O. (muricata* $\times$ *Lamarckiana*) *velutina* stärker ist als die der *O. muricata*, hat aber mit der Homozygotie der *velutina* in Bezug auf diesen Faktor nichts zu tun, denn die *laeta* aus *muricata* ist eben so kräftig getupft. Der Tupfencharakter des *rigens*-Komplexes kommt also in der Verbindung mit *gaudens* zu stärkerer Ausprägung als in der Verbindung mit *curvans*. Ob dem *curvans*-Pollen der Tupfenfaktor ebenfalls zugehört, ist wieder fraglich. *O. (biennis* $\times$ *muricata*) hat Spuren von Rotpunktierung, und *O. (Lamarckiana* $\times$ *muricata*) *gracilis* ist deutlich rot getupft; die *Lamarckiana* ist aber vielleicht als *velans* an der *gracilis* beteiligt, und dann könnten die Tupfen von der *Lamarckiana* stammen.

¹⁾ Dasselbe ist der Fall bei der von Davis (1916) studierten *O. Franciscana*, die bei Kreuzung mit *O. biennis* ♂ und ♀ getupfte Bastarde gibt, also in den Eizellen wie im Pollen die roten Tupfen vererbt.

Von der Kreuzung *O. Lamarckiana* $\times$ *biennis* ist nur die *fallax* lebensfähig, die andere Hälfte der Zygoten stirbt früh (Renner 1914), noch früher als bei der entsprechenden Kreuzung der *O. muricata*. Von seiten der *biennis* ist der *rubens*-Komplex beteiligt, das zeigen die roten Blattnerven. Die mit *rubens*-Pollen entwicklungsfähigen Eizellen der *O. Lamarckiana* gehören zweifellos dem *velans*-Typus an. Denn die *fallax* hat mit der *velutina* aus der reziproken Kreuzung die roten Tupfen und die rotgestreiften Kelche und Früchte, auch die pollenreichen Antheren gemein. Die Anthokyanbildung ist allerdings beträchtlich stärker als bei der *velutina*, was auf Rechnung des ebenfalls Anthokyanbildung übertragenden *rubens*-Komplexes zu setzen ist; die Rotfärbung des Kelches ist sogar intensiver als bei der weißnervigen *Lamarckiana*, entspricht aber ungefähr der der rotnervigen *Lamarckiana*. Die *fallax* ist also *velans* $\cdot$ *rubens*, der zugehörige Zwilling *gaudens* $\cdot$ *rubens* ist nur in Form von tauben Samen vorhanden. — Die Blattnerven der *O. biennis* sind meist blasser rot als die der *fallax*. Nun überträgt der *velans*-Komplex, anders als *gaudens*, in die Verbindung mit *albicans* eine schwache Rotfärbung der Nerven. Denn die unteren Stengelblätter der *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana)* *velutina* haben fast immer schwach rötliche Mittelnerven. Daß die Kombination *velans* $\cdot$ *rubens* stärkere Nervenfärbung zeigt als *albicans* $\cdot$ *rubens*, ist deshalb nicht verwunderlich, wenn wir annehmen, daß das betreffende Gen des *velans*-Komplexes mit dem nur heterozygotisch möglichen eigentlichen Rotnervenfaktor nicht identisch ist.

Nun tritt die *fallax* in vollkommen identischer Form auch bei der reziproken Kreuzung *O. biennis* $\times$ *Lamarckiana* neben den „Zwillingen“ *laeta* und *velutina* auf, also als Drilling. Das ist kaum anders zu verstehen als unter der Annahme, daß die *O. biennis* in geringer Zahl auch funktionsfähige Embryosäcke vom *rubens*-Typus erzeugt. Die *fallax* ist hier als *rubens* $\cdot$ *velans* gebildet, die Kombination *rubens* $\cdot$ *gaudens*, die wahrscheinlich auch entsteht, ist ebensowenig lebensfähig wie die reziprok gebildete Kombination *gaudens* $\cdot$ *rubens* und wird wie diese nur in Form von tauben Samen vorkommen. Die *O. biennis* ist also halb heterogam, sie erzeugt aktiven Pollen nur vom *rubens*-Typus, dagegen aktive Embryosäcke, die teils den *albicans*-, teils den *rubens*-Komplex darstellen. Wollen wir die de Vriesschen Termini auf die Komplexe statt auf die Art anwenden, so müssen wir sagen, daß der *rubens*-Komplex sich isogam verhält, der *albicans*-Komplex heterogam ist. Fassen wir die Geschlechter ins Auge, so ergibt sich, daß das weibliche diotyp, das männliche monotyp ist. — Das Verhalten erinnert an das von Miss

Saunders bei den viel besprochenen Levkojen gefundene, die mehrere Typen von Eizellen, aber nur einen (aktiven?) Typus von Pollenkörnern besitzen; die Pollenkörner sollen alle ähnlich und gesund aussehen (1913, S. 306). Auch Tanaka wäre hier zu vergleichen.

Die *velutina* und die *fallax* aus *O. biennis* $\times$ *Lamarckiana* bekommen von der *Lamarckiana* denselben Anteil, *velans*. Wenn nun aus irgend einem Grund die *gaudens*-Verbindung, d. h. der Bastard *laeta*, gegenüber den *velans*-Verbindungen begünstigt ist, so wird nicht nur die *velutina* in geringerer Zahl erscheinen als die *laeta*, sondern auch die *fallax* wird selten sein. Umgekehrt wird bei reichlichem Auftreten der *velutina* auch die *fallax* verhältnismäßig häufig zur Entstehung kommen. Die in der folgenden Tabelle zusammengestellten Beobachtungen bestätigen diese Erwartung.

Kreuzung	Absolute Zahlen			Prozentzahlen		
	<i>laeta</i>	<i>velutina</i>	<i>fallax</i>	<i>laeta</i>	<i>velutina</i>	<i>fallax</i>
a	21	19	2	50	45	5
b	27	32	4	43	51	6
c	17	44	33	18	47	35
d	7	27	12	15	59	26
e	51	19	1	72	27	1
f	20	98	19	15	71	14

Aus *rubens*-Samenanlagen dürften auch die bleichen, sehr früh absterbenden Keimlinge der Kreuzung *O. biennis* $\times$ *muricata* hervorgehen (S. 166); sie stellen die lebensunfähige Kombination *rubens*·*curvans* dar. Bei Selbstbestäubung müssen die *rubens*-Eizellen der *O. biennis* taube Samen vom Typus *rubens*·*rubens* geben. Für einen Teil der bei *O. biennis* immer anzutreffenden tauben Samen ist also eine wahrscheinliche Deutung gefunden. Nebenbei bemerkt, weisen die kleinsten dieser tauben Samen genau dieselben Störungen in der Entwicklung der wenigzelligen Embryonen und des wenigkernigen Endosperms auf, wie sie für die Kreuzung *O. Lamarckiana* $\times$ *biennis*, nach unserer jetzigen Bezeichnungsweise genauer für *gaudens*·*rubens*, beschrieben worden sind (Renner 1914). Hätten alle tauben Samen der selbstbestäubten *O. biennis* denselben Charakter, so müßten bei Bestäubung mit dem Pollen der *O. muricata* die tauben Samen ganz fehlen. Das ist aber nicht der Fall. Eine Erhöhung des Prozentsatzes der Samen mit großen Embryonen scheint durch die Verwendung von *muricata*-Pollen allerdings herbei-

geführt zu werden; bei Selbstbefruchtung machen die gesunden Samen 55—70 (selten bis 77)% aus, bei Bestäubung mit dem Pollen von *O. muricata* 71—84%. Geringer muß die Vermehrung der gesunden Samen durch Belegung mit dem Pollen der *O. Lamarckiana* sein, weil nur *rubens* · *velans*, aber nicht *rubens* · *gaudens* große Embryonen liefert. Tatsächlich sind hier nur 63% gesunde Samen gefunden worden, also nicht mehr als gewöhnlich bei selbstbestäubter *O. biennis*; doch kann der Befund natürlich zufällig sein. Jedenfalls besteht kein Anhalt dafür, daß sämtliche bei *O. biennis* nach Selbstbestäubung anzutreffenden tauben Samen aus *rubens*-Samenanlagen hervorgehen. Was es aber mit dieser zweiten Kategorie von tauben Samen für eine Bewandnis hat, ist noch unklar.

Das Auftreten der *fallax* neben *laeta* und *velutina* fällt unter den Begriff der metaklinen Bastarde von de Vries (1913, S. 308). Die Kreuzung *O. biennis*-Chicago $\times$ *Lamarckiana* gibt ausnahmsweise unter *densa* und *laxa* einige *velutina*- und *laeta*-Exemplare, die mit der *velutina* bzw. der *laeta* aus *O. Lamarckiana* $\times$ *biennis*-Chicago ganz übereinstimmen; umgekehrt fand de Vries einmal eine *laxa* unter den Zwillingen *velutina* und *laeta* (S. 310). Ebenso erzeugt *O. cruciata* mit dem Pollen der *O. Lamarckiana* zur Hauptsache die Zwillinge *densa* und *laxa*, aber darunter auch gelegentlich *gracilis*, die sonst als Produkt der reziproken Kreuzung bekannt ist. De Vries sieht als Ursache der Erscheinung, wie wir es getan haben, den „Übergang einer Sexualzelle in den dem entgegengesetzten Geschlecht eigenen Sexualtypus“ an; natürlich ist das Phänomen nur bei heterogamen Arten möglich. Bemerkenswert ist, daß bis jetzt nur solche Fälle bekannt geworden sind, in denen ein Teil der Eizellen den sonst im Pollen aktiven Faktorenkomplex enthält, während Pollenzellen vom Typus der normalen Embryosäcke nicht aktiv aufgetreten sind.

b) Komplexanalyse der *O. suaveolens*.

O. suaveolens muß in ihren Eizellen denselben *albicans*-Komplex besitzen wie die *biennis*, statt des *rubens*-Komplexes aber, und zwar wieder im Pollen wie in einem Teil der Eizellen, einen neuen Komplex *flavens*. Die Art ist halb heterogam wie *O. biennis*. Das ist zu erschließen aus folgenden Tatsachen: *biennis* $\times$ *suaveolens* gibt außer der sehr charakteristischen Bastardform *flava* einen Typus *suavis*, der von *suaveolens* schlechterdings nicht zu unterscheiden ist, die reziproke Kreuzung ebenfalls *flava* und den Typus *redempta*, der mit *biennis*

identisch zu sein scheint¹⁾. Die *flava* ist rotnervig und entsteht im ersten Fall aus *rubens*-Eizellen und *flavens*-Pollen, im zweiten Fall aus *flavens*-Eizellen und *rubens*-Pollen. Die *suaveolens* entsteht als *albicans* (♀) · *flavens* (♂), die *biennis* als *albicans* (♀) · *rubens* (♂). Die *flavens*-Eizellen der *O. suaveolens* scheinen zahlreicher zu sein als die *albicans*-Eizellen; denn bei Selbstbestäubung treten meist viel mehr (85—54%) taube Samen (= *flavens* · *flavens*) auf als gesunde (15—46%), und entsprechend gibt die Kreuzung *suaveolens* × *biennis*, bei der die überwiegende Zahl der Samen gesund ausfällt (73—88%), viel mehr (79%) *flava* (= *flavens* · *rubens*) als *redempta* (= *albicans* · *rubens*). Alles in allem sind die *flavens*-Keimzellen der *O. suaveolens* augenscheinlich den *albicans*-Keimzellen gegenüber bedeutend in der Überzahl. Daß die *O. biennis* bei Bestäubung mit dem Pollen der *suaveolens* mehr gesunde Samen gibt als bei Selbstbestäubung, scheint deutlich; es sind 74—83% statt 55—77%. Das rührt von der Entwicklung der *rubens*-Eizellen mit dem *flavens*-Pollen her. Auch daß die *flava* in der Kreuzung *biennis* × *suaveolens* in größerer Zahl (22%) aufzutreten scheint als die *fallax* in der Kreuzung *biennis* × *Lamarckiana* (1—35%, im Mittel 15%), entspricht der Theorie; alle vom *suaveolens*-, genauer *flavens*-Pollen befruchteten *rubens*-Samenanlagen müssen sich ja entwickeln, während bei Verwendung von *Lamarckiana*-Pollen nur die Kombination *rubens* · *velans*, nicht *rubens* · *gaudens* gesund ausfällt. — Der Bastard *suavis* gleicht dem Vater *O. suaveolens* auch in seinem Gehalt an gesunden Samen, die 33—36% ausmachen, der Bastard *redempta* gleicht im selben Sinn seinem Vater *O. biennis*, mit 70% keimhaltiger Samen; wird die *suavis* mit dem Pollen der *redempta* belegt, so ist die Beschaffenheit der Samen dieselbe wie bei der Kreuzung der *O. suaveolens* mit *O. biennis* ♂, insofern als 80% der Samen gesund sind.

Die Kreuzungen zwischen *O. suaveolens* und *O. Lamarckiana* liefern vollkommen entsprechende Ergebnisse. Beide Arten erzeugen, mit dem Pollen der anderen Art befruchtet, fast lauter gesunde Samen, wie schon de Vries²⁾ mitgeteilt hat. *O. Lamarckiana* × *suaveolens* (Samen zu 92—99% gesund) gibt Zwillinge, weil der Pollen der *O. suaveolens* ebenso wie der von *O. biennis* und *O. muricata* von einerlei Art ist;

¹⁾ Der Name *redempta* soll besagen, daß der *albicans*-Komplex aus der Verbindung mit *flavens* frei gemacht ist und die uns geläufigere Verbindung mit *rubens* eingegangen hat.

²⁾ de Vries 1915, S. 173, 1916 b.

suavi-laeta entsteht als *gaudens* · *flavens*, *suavi-velutina* als *velans* · *flavens*. Hier ist also die *gaudens*-Verbindung aus *O. Lamarckiana* ♀, die wir aus der Kreuzung mit *O. muricata* ♂ in Form von nicht ergrünenden Keimlingen, aus der Kreuzung mit *biennis* ♂ gar nur in Form von tauben Samen kennen, endlich einmal voll lebensfähig. *O. suaveolens* × *Lamarckiana* (Samen zu 91—93% keimhaltig) liefert Vierlinge, weil zwei Pollentypen mit zwei Eizelltypen zusammentreffen und sämtliche Verbindungen lebensfähig sind. Aus den *albicans*-Eizellen entstehen *bienni-laeta* und *bienni-velutina*; das Paar entspricht der *biennis* (*redempta*) aus *O. suaveolens* × *biennis*. Aus den *flavens*-Samenanlagen gehen *suavi-laeta* als *flavens* · *gaudens* und *suavi-velutina* als *flavens* · *velans* hervor; dieses Paar entspricht der *flava* aus *O. suaveolens* × *biennis*. Wieder scheinen die *suavi*-Typen häufiger aufzutreten als die *bienni*-Typen.

Nach den bisherigen Erfahrungen sind die binären Konstitutionsformeln für die vier behandelten Arten: *O. Lamarckiana* = *velans* ♀ ♂ · *gaudens* ♀ ♂, *O. biennis* = *albicans* ♀ · *rubens* ♀ ♂, *O. suaveolens* = *albicans* ♀ · *flavens* ♀ ♂, *O. muricata* = *rigens* ♀ · *curvans* ♂. Durch die Geschlechtszeichen ist angedeutet, ob ein Komplex nur in einem Geschlecht oder in beiderlei Keimzellen als aktiv bekannt geworden ist; neue Kreuzungen können freilich noch andere Möglichkeiten und Fähigkeiten ans Licht bringen, vielleicht einen bisher als heterogam erscheinenden Komplex als isogam erkennen lassen. *O. Lamarckiana* ist so als isogam, *biennis* und *suaveolens* als halb heterogam, *muricata* als heterogam gekennzeichnet.

Über das gegenseitige genotypische Verhältnis der hypothetischen Komplexe läßt sich noch nicht viel sagen. Am ähnlichsten dürften sich *gaudens* und *rubens* sein, von dem Rotnervenfaktor in *rubens*, der aber auch auf *gaudens* übergehen kann, und der verschiedenen Blütengröße und Griffellänge abgesehen. Denn die *laeta* aus der *O. biennis*, also *albicans* · *gaudens*, kommt der *O. biennis*, also *albicans* · *rubens*, so nahe, daß die kleinblütige rotnervige F₃ der *laeta* von *biennis* kaum mehr zu unterscheiden ist. Auch die Ähnlichkeit zwischen *O. (muricata* × *biennis*) = *rigens* · *rubens* und *O. (muricata* × *Lamarckiana*) *laeta* = *rigens* · *gaudens* ist, besonders im Blütenstand, unverkennbar. Die ausgesprochene Ähnlichkeit, die mir, im Gegensatz zu anderen Beobachtern, zwischen *O. Lamarckiana* = *velans* · *gaudens* und *O. (Lamarckiana* × *biennis*) *fallax* = *velans* · *rubens* zu bestehen scheint — es ist hier vor allem an die Gleichheit der Keimpflanzen, an die nur bei *Lamarckiana* und bei *fallax* so stark ausgeprägte Buckligkeit der unteren Blätter und an die

Tabelle

Komplex	Art	Sproß	Blätter	Behaarung
<i>gaudens</i>	<i>Lamarckiana</i>	aufrecht	breit	grob
<i>rubens</i>	<i>biennis</i>	"	breit	grob
<i>flavens</i>	<i>suaveolens</i>	"	breit	sehr schwach
<i>albicans</i>	<i>biennis</i> u. <i>suaveolens</i>	"	?	schwach, fein
<i>rigens</i>	<i>muricata</i>	"	schmal	?
<i>velans</i>	<i>Lamarckiana</i>	"	schmal	stark, weich
<i>curvans</i>	<i>muricata</i>	nickend	sehr schmal	weich

weit ausladenden Grundäste zu erinnern —, ist eine weitere Bestätigung. Auf der nahen Verwandtschaft zwischen *gaudens* und *rubens* könnte ihre Unverträglichkeit beruhen; ganz homozygotische Kombinationen sind ja bei unseren *Önotheren* immer lebensunfähig. — Verhältnismäßig nahe können sich sonst noch *albicans* und *rigens* stehen. Die auffallende Ähnlichkeit zwischen *O. muricata* = *rigens* · *curvans* und *O. (biennis* × *muricata*) = *albicans* · *curvans* dürfte allerdings durch Dominanz der *curvans*-Charaktere verursacht sein. Denn größer sind die Unterschiede schon zwischen der *laeta* aus der *O. biennis* und der aus der *O. muricata*, und ebenso zwischen den beiden *velutinae*. Vor allem besitzt der *rigens*-Komplex, anders als *albicans*, den Tupfenfaktor, wie die Bastarde *O. (muricata* × *Lamarckiana*) *laeta* und *O. (muricata* × *biennis*) zeigen. — Der Tupfenfaktor findet sich sonst nur noch bei dem *velans*-Komplex der *O. Lamarckiana*. Der *curvans*-Komplex der *O. muricata* ist scharf gekennzeichnet durch die immer dominierenden nickenden Sproßgipfel. Der *flavens*-Komplex bedingt oft mangelhafte Chlorophyllbildung, doch nicht in der ursprünglichen Kombination *albicans* · *flavens* = *O. suaveolens*. Schmalblättrigkeit haben die Komplexe *velans*, *rigens* und *curvans* miteinander gemein.

In der Tabelle IV ist der Versuch gemacht, die hauptsächlichsten unterscheidenden Merkmale der angenommenen haploiden Faktorenkomplexe anzugeben, soweit über sie eine Vermutung geäußert werden kann. Von den aufgeführten Charakteren dominieren: nickender Sproß über aufrechten, Vorhandensein von Anthokyan in Haarbäsen, Nerven, Kelch und Frucht über Fehlen des Anthokyans, mitunter kurzer Griffel über langen Griffel; mehr oder weniger intermediär ist die Vererbung bei der Gestalt von Kelch und Frucht, bei der Blattbreite und der

IV.

Anthokyan				Kelch	Krone	Griffel	Frucht
Tupfen	Nerven	Kelch	Frucht				
—	—	—	—	schlank	sehr groß	lang	schlank
—	+	—	—	mittel	mittel	kurz	mittel
—	—	—	—	sehr schlank	groß	kurz	sehr schlank
—	—	—	—	mittel	mittel	kurz	mittel
+	+	+	+	dick	klein	kurz	dick
+	—	+	+	dick	sehr groß	lang	dick
?	?	?	—	dick	klein	kurz	?

Kronengröße, meist auch bei der Griffellänge. Die Begründung der Daten ist in den Einzelbeschreibungen enthalten, im übrigen soll die Tabelle mehr ein Programm für den künftigen Versuch von Faktorenanalyse sein als eine Tafel der gesicherten Einsichten.

c) Komplexanalyse einiger Bastarde.

Wenn die Artbastarde der Önotheren bei Selbstbefruchtung sich konstant reproduzieren, von den oben behandelten untergeordneten Merkmalen abgesehen, so können die Nachkommen, die den elterlichen F_1 -Typus wiederholen, auf zweierlei Weise entstehen. Entweder kombinieren sich die Charaktere der Elternarten in den aktiven Keimzellen des Bastards derart, daß homozygotische Verbindungen dieser Keimzellen wieder denselben Phänotypus hervorrufen wie ihn die F_1 darstellt¹⁾. Oder es bleiben, was a priori und nach den Angaben von de Vries als unbedingt zu-

¹⁾ Literatur und Diskussion bei Federley, 1913, S. 69, 77. — Im mendelistischen Sinne möglich scheint mir dieser Modus, falls auch keine inaktiven Keimzellen abgespalten werden sollen, nur dann, wenn die Unterschiede zwischen den in der Heterozygote vereinigten Komplexen sämtlich auf dem einseitigen Vorhandensein von je zwei gleichsinnigen, ja vollkommen identischen Faktoren beruhen und wenn zwischen den Gliedern eines Paares solcher Gene in der Heterozygote vollkommene Abstoßung besteht. Auf der einen Seite sei AA_1 , auf der anderen aa_1 verwirklicht, so wären die Keimzellen des Bastards Aa_1 und A_1a identisch, einfach so viel wie A ; AA_1 und aa_1 dürften wegen der Abstoßung zwischen A und A_1 sich nicht bilden. Die Zygoten, aus denen die F_2 hervorginge, dürften wir dann unbedenklich AA schreiben statt AaA_1a_1 . Denken wir uns die Gene unter dem Bild von Radikalen, so können zwei gleichsinnige Faktoren keine homologen Radikale sein, weil sie nicht beide an der gleichen Stelle des Moleküls stehen können (vergl. dazu Johannsen S. 608, Anmerkung 2). Wenn aber beim Austausch das Radikal A_1 genau an die Stelle treten würde, die im antagonistischen Keimplasma das Radikal A einnimmt, so wären die Gene A und A_1 auch homolog geworden.

treffend erscheint, die elterlichen Faktorenkomplexe im Bastard annähernd unverändert und wohl auch meistens in den ursprünglichen Verhältnissen der Geschlechtsverteilung erhalten. Der Bastard *O. (biennis × muricata)* z. B. erhält sich dadurch konstant, daß von seinen Samenanlagen immer nur solche vom *albicans*-Typus zur vollen Embryoentwicklung kommen, und zwar nur dann, wenn sie durch Pollenschläuche vom *curvans*-Typus befruchtet werden. Über die tauben Samen und über die sterilen Pollenkörner und Samenanlagen wird später zu sprechen sein. Daß die Vererbung auf diesem Weg erfolgt, geht eindeutig aus den Rückkreuzungen der Bastarde mit den Eltern und aus den Kreuzungen der Bastarde untereinander und mit anderen Arten hervor. Das von de Vries geschaffene Material ist hier außerordentlich reich, doch will ich mich auf die Erörterung der wenigen Fälle beschränken, die ich aus eigener Anschauung kenne.

O. (biennis × muricata) × biennis (genauer [*albicans · curvans*] *× rubens*) gibt reine *biennis*, nur in der Blütengröße sind Unterschiede unter der Nachkommenschaft aus der sesquizeiproken Kreuzung vorhanden. Wir haben es aber nicht mit diesen wenig wichtigen, sondern mit den Habituscharakteren zu tun, und hierin wird der *biennis*-Typus vollkommen wieder hergestellt. Der Bastard bildet eben nur aktive Embryosäcke von derselben Konstitution wie die Eizelle war, aus der er selber hervorgegangen ist, also vom *albicans*-Typus. In der bezeichneten sesquizeiproken Kreuzung werden also *albicans*-Eizellen mit *rubens*-Pollen verbunden, somit reine *biennis* hergestellt und der „zentrale Großelter“ *muricata* „ausgeschaltet“ (de Vries). Wichtig ist nun, daß der erfahrungsgemäß isogame *rubens*-Komplex in der rekombinierten *biennis* sofort wieder in den Eizellen (neben *albicans*) aktiv wird, nicht nur im Pollen. Das geht daraus hervor, daß die fragliche *biennis* mit Pollen von *O. Lamarckiana* nicht nur *laeta* und *velutina*, sondern auch *fallax* liefert (s. S. 204). Aus dem Bastard *O. (biennis × muricata)* sind natürlich bei Kreuzung mit *Lamarckiana* ♂ nur *laeta* und *velutina* zu erwarten, weil hier der *rubens*-Komplex notwendig fehlen muß. — Die ausgebildeten Samen in den Früchten des Bastardes *O. (biennis × muricata)* sind nach Bestäubung mit *biennis*-Pollen so gut wie alle gesund und keimfähig, während bei Selbstbestäubung zahlreiche Samen taub werden. Das deutet darauf hin, daß vielleicht doch von dem Bastard auch Pollenkörner gebildet werden, die einen andern als den *curvans*-Typus darstellen und auch zu befruchtungstüchtigen Pollenschläuchen auswachsen, daß aber die gebildeten Zygoten nicht lebensfähig sind. —

In der rekombinierten *O. biennis* ist bei Selbstbestäubung das Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen wieder dasselbe wie in der ursprünglichen Form.

Von dem Bastard *O. (biennis × Lamarckiana) laeta* (= *albicans · gaudens*) ist zunächst nach den oben mitgeteilten Erfahrungen zu vermuten, daß er Pollenzellen vom Typus *gaudens* und Eizellen von den Typen *albicans* und *gaudens* erzeugt; der *gaudens*-Komplex ist ja isogam. Die Konstanz bei Selbstbestäubung widerspricht dieser Vermutung nicht, ohne sie zu bestätigen. Desgleichen das Auftreten einförmiger *biennis* in der Kreuzung *O. (biennis × Lamarckiana) laeta × biennis*; denn *albicans · rubens* ist *biennis*, und *gaudens · rubens* schlägt immer fehl. Der Gehalt an tauben Samen ist bei Kreuzung mit *O. biennis* ♂ ungefähr ebenso groß wie bei Selbstbestäubung (etwa 50%), denn *rubens*- und *gaudens*-Pollen verhalten sich den *albicans*- und den *gaudens*-Eizellen gegenüber gleich. Wichtiger ist die Kreuzung *O. (biennis × Lamarckiana) laeta × Lamarckiana*; es entstehen *laeta* = *albicans · gaudens*, *velutina* = *albicans · velans* und *Lamarckiana* = *gaudens · velans*; *gaudens · gaudens* muß natürlich fehlschlagen. Hier ist die Annahme also gut bestätigt. Durch die Bestäubung mit *Lamarckiana*-Pollen wird der Gehalt an gesunden Samen vielleicht etwas erhöht (58% statt 39—51%), weil jetzt auch *gaudens*-Eizellen zur Entwicklung kommen. *O. Lamarckiana × (biennis × Lamarckiana) laeta* liefert, wie zu erwarten, nur *Lamarckiana* = *velans · gaudens*; *gaudens · gaudens* schlägt fehl. Die Zahl der gesunden Samen ist dabei in den *Lamarckiana*-Früchten, wie ebenfalls zu erwarten, so groß wie bei Bestäubung mit *biennis*-Pollen, also bei der de Vriesschen Rasse zwischen 70 und 80%, bei der schwedischen Rasse 53%. *O. biennis × (biennis × Lamarckiana) laeta* gibt *albicans · gaudens* = *laeta*, ganz nach Vorschrift, ohne Veränderung des Gehaltes an gesunden Samen.

Der zugehörige Zwilling *O. (biennis × Lamarckiana) velutina* dürfte entsprechend im Pollen den *velans*-Komplex und in den Eizellen die Komplexe *albicans* und *velans* besitzen. Bei Bestäubung mit dem Pollen von *biennis* sollte hier nicht nur *albicans · rubens* = *biennis* auftreten, sondern auch *velans · rubens* = *fallax*. Die *fallax* fehlte aber. Doch ist hier hervorzuheben, daß ich aus den zuerst verwendeten Materialien von *biennis* und *Lamarckiana* X eine *fallax* überhaupt nicht gesehen habe, es ist also abzuwarten, ob bei Verwendung der aus den gut bekannten Materialien gewonnenen *velutina* nicht doch *fallax* ans Licht kommt. Eine Komplikation liegt auch darin, daß die benutzte

velutina rotnervig war und die „rotnervigen“ Eizellen vielleicht mit *rubens*-Pollen keine lebensfähigen Zygoten geben. — Das Ergebnis der übrigen Kreuzungen ist wieder das erwartete. *O. velutina* $\times$ *Lamarckiana* ist noch nicht aufgezogen. *O. Lamarckiana* $\times$ (*biennis* $\times$ *Lamarckiana*) *velutina* gibt nur *gaudens* $\cdot$ *velans* = *Lamarckiana*; das Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen ist dasselbe wie bei Selbstbestäubung (41 % gesunder Samen). *O. biennis* $\times$ (*biennis* $\times$ *Lamarckiana*) *velutina* lieferte nur *velutina* = *albicans* $\cdot$ *velans*, wieder keine *fallax*. — Als Ergänzung kann hier der Befund von de Vries angeführt werden, daß *O. (muricata* $\times$ *nanella*) *velutina* $\times$ *biennis* lauter Pflanzen „vom Typus *Lamarckiana* $\times$ *biennis*“, also *fallax* gibt (1913, S. 241). Warum hier die Bastardform *O. (muricata* $\times$ *biennis*) = *rigens* $\cdot$ *rubens* fehlt, ist ebenso unklar wie in meinen Kreuzungen *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana*) *velutina* $\times$ *biennis* und reziprok das Fehlen der *fallax*.

Besonders wichtig sind natürlich die Kreuzungen zwischen den Zwillingen. Wie oben mitgeteilt, entsteht aus *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana*) *velutina* $\times$ *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana*) *laeta* zur Hauptsache *Lamarckiana*, die aus den *velans*-Eizellen der *velutina* und dem *gaudens*-Pollen der *laeta* gebildet sein muß; daneben tritt *laeta* auf, die den *albicans*-Eizellen der *velutina* die Entstehung verdanken muß. Aus der reziproken Kreuzung *laeta* $\times$ *velutina* geht wieder *Lamarckiana* hervor, diesmal aus den *gaudens*-Eizellen der *laeta* und dem *velans*-Pollen der *velutina* gebildet, und *velutina*, die als *albicans* $\cdot$ *velans* entsteht. Die Zahl der gesunden Samen wird durch die Kreuzung gegenüber der bei Selbstbestäubung erzeugten beträchtlich erhöht, bei der *laeta* von 39—56 % auf 68—75 %, bei der *velutina* von 16—37 % auf 88—91 %. — Die beiden Kreuzungen sind wohl der wichtigste Prüfstein für meine Auffassung der *laeta-velutina*-Spaltung, denn sie zeigen, daß durch Zusammenfügung der beiden in der Zwillingsspaltung getrennten Elemente die zusammengesetzte Form *Lamarckiana* wiederhergestellt wird.

Von hohem Interesse scheinen nach den Mitteilungen von de Vries die Kreuzungen zu sein, in denen die aus *O. muricata* gewonnenen Zwillinge, also *O. (muricata* $\times$ *Lamarckiana*) *laeta* und *velutina*, mit dem Pollen der Elternart *muricata* bestäubt werden. Es treten dabei (de Vries 1913, S. 169 ff.) eine *muricata*-ähnliche Form auf, die er als *coerulea* bezeichnet, und ein *gracilis*-Typus, der mit *O. (Lamarckiana* $\times$ *muricata*) identisch sein soll. Hier ist also das Verhalten verwirklicht, das ich bei der Kreuzung *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana*) *velutina* $\times$ *biennis* erwartet, aber bis jetzt nicht beobachtet habe. Die *coerulea* dürfte

wirklich einer *muricata* entsprechen und als *rigens* · *curvans* entstehen. Die *gracilis* soll in gleicher Weise aus *O. (muricata × Lamarckiana) laeta* und *velutina* hervorgehen, muß also das eine Mal *gaudens* · *curvans*, das andere Mal *velans* · *curvans* sein. Daß die beiden *gracilis*-Typen identisch sind, ist ausgeschlossen; de Vries beschreibt sie nicht eingehend. Ich habe aus der Kreuzung *O. (Lamarckiana × muricata)* nur einen lebensfähigen Bastard erhalten, wohl *velans* · *curvans*, es ist also auffallend, daß aus *laeta* der Bastard *gaudens* · *curvans* in lebensfähigem Zustande gewonnen werden kann. Doch wäre einerseits das de Vriessche Material daraufhin zu prüfen, ob auch hier die Kreuzung *O. Lamarckiana × muricata* zur Hälfte gesunde und zur Hälfte früh absterbende Keimlinge liefert, und andererseits ist abzuwarten, ob bei meiner *muricata* die Rückkreuzung der Zwillinge mit der Mutterart dasselbe Ergebnis liefert wie in den Versuchen von de Vries. Warum diese Kreuzungen von großer Bedeutung sein können, wird unten zu erörtern sein.

De Vries gibt auch kurz an (1913, S. 172), daß er aus den Kreuzungen *O. (biennis × Lamarckiana) laeta × muricata* und *(biennis × Lamarckiana) velutina × muricata* „nebst gelben Keimen nur eine Form, und zwar die *gracilis*“, erhielt. Ob diese *gracilis* eine *albicans*- oder aber eine *gaudens*- bzw. *velans*-Kombination ist, bleibt zu prüfen.

Der Bastard *fallax* entsteht sowohl als *O. (Lamarckiana × biennis)*, und zwar hier ohne lebenden Bruder, wie als *O. (biennis × Lamarckiana)*, hier mit den „Zwillingen“ *laeta* und *velutina* zusammen. Das rührt davon her, daß der *rubens*-Komplex der *biennis*, der die *fallax* erzeugt, sich isogam verhält. Der Komplex *velans* ist erwiesenermaßen ebenfalls isogam, es ist also zu erwarten, daß sowohl in den Eizellen wie in den Pollenzellen die beiden Komplexe aktiv auftreten. Wird nun *fallax*, einerlei auf welchem Wege gewonnen, mit dem Pollen von *biennis*, also *rubens*-Pollen bestäubt, so muß *velans* · *rubens* = *fallax* entstehen, und zwar als einzige lebensfähige Form, weil die homozygotische Kombination *rubens* · *rubens* fehlschlagen muß. Das ist tatsächlich festgestellt worden (S. 206, 212). Wird *O. biennis* mit dem Pollen der *fallax* belegt, so sind zu erwarten: *albicans* · *rubens* = *biennis*, *albicans* · *velans* = *velutina*, *rubens* · *velans* = *fallax*; *rubens* · *rubens* schlägt fehl. Alle drei Formen sind in Wirklichkeit beobachtet worden, und dazu noch weißnervige *biennis* und die Form *punctilaeta*, von denen wir später zu reden haben. Nach der Menge der auftretenden *velutina* gegenüber der *biennis* zu urteilen, besteht der Pollen zum größeren Teil aus *velans*, zum kleineren aus *rubens*; oder wächst der *velans*-Pollen rascher?

Wenn auch in den Samenanlagen der *velans*-Komplex vorherrscht, ist die geringe Zahl der gesunden Samen bei Selbstbestäubung verständlich; es müssen dann ja viele untüchtige Homozygoten *velans* · *velans* gebildet werden. Der Gehalt an gesunden Samen wird bei Bestäubung mit dem Pollen von *O. biennis* gesteigert — von 26—27% auf 45—68% bei *O. (biennis × Lamarckiana) fallax* F₁, von 26—38% auf 47—49% bei *O. (Lamarckiana × biennis) fallax* F₁, von 4—9% auf 59% bei *O. (Lamarckiana × biennis) fallax* F₃ von Heribert-Nilsson —, weil die Heterozygoten *velans* · *rubens* jetzt häufiger zustande kommen. Wird *O. (biennis × Lamarckiana) fallax* F₁ mit *O. (Lamarckiana × biennis) fallax* F₁ ♂ gekreuzt, so bleibt der Prozentsatz der gesunden Samen gering, 19%, weil die Kreuzung einer Selbstbestäubung gleichkommt. Bei der reziproken Verbindung sind 40% gesunder Samen gefunden worden, also etwas mehr als bei Selbstbestäubung der *O. (Lamarckiana × biennis) fallax* F₁ (26—38%), doch kann das ein Zufall sein. Auch der Unterschied, der zwischen den beiden reziproken *fallax*-Formen in dem Prozentsatz der gesunden Samen bei Selbstbestäubung gefunden wurde (26—27% gegen 26—38%), braucht nicht konstant zu sein. Hat doch de Vries bei *O. (Lamarckiana × biennis) fallax* Schwankung zwischen 20 und 64% beobachtet (1916 b, S. 273).

Werden *O. (Lamarckiana × biennis) fallax* ♀ und *O. Lamarckiana* ♂ verbunden, so sind zu erwarten: *velans* · *gaudens* = *Lamarckiana*, *rubens* · *velans* = *fallax*. Doch ist zu bedenken, daß *fallax* nur dann erscheinen kann, wenn die verwendete *biennis* im *rubens*-Komplex isogam ist. Die als Mutter benutzte *fallax* war eine F₃-Pflanze von Heribert-Nilsson, und über die Beschaffenheit seiner *biennis* weiß ich nichts, als daß sie rotnervig ist. Gefunden wurde *Lamarckiana*, ob auch *fallax* vorkommt, muß durch größere Kulturen entschieden werden. Der Prozentsatz der gesunden Samen ist bei der Kreuzung bedeutend höher als bei Selbstbestäubung, 31% statt 4—9%.

7. Das Verhalten des Rotnervenfaktors gegenüber den artunterscheidenden Faktorenkomplexen.

In der immer rotnervigen *O. biennis* wird der Rotnervenfaktor, den wir mit R bezeichnen wollen, von dem Komplex *rubens* augenscheinlich streng festgehalten, er geht nicht auf den *albicans*-Komplex über. Die Veränderung von *albicans* in die mit dem Rotfaktor ausgestattete Form, also von *r-albicans* in *R-albicans*, wäre natürlich nur möglich auf Kosten des Übergangs von *R-rubens* in *r-rubens*. Das Fehlen von weißnervigen

Individuen in der Nachkommenschaft selbstbefruchteter *O. biennis* ist noch kein Beweis für das Fehlen eines solchen Austauschs, denn die negativen Homozygoten könnten ja untauglich sein. Aber daß die Verbindungen des *albicans*-Komplexes mit anderen den Rotfaktor nicht besitzenden Komplexen immer weißnervig sind, und daß die Verbindungen des *rubens*-Komplexes immer rotnervig sind, ist schon eher ein Beweis dafür. Wir haben weißnervig gefunden $O. biennis \times muricata = albicans \cdot curvans$, $O. (biennis \times suaveolens) suavis = albicans \cdot flavens$, $O. (biennis \times Lamarckiana\text{-weißnervig}) laeta$ und $velutina = albicans \cdot gaudens$ bzw. $albicans \cdot velans$, ebenso $O. (biennis \times rubrinervis) subvelutina$ und $velutina$, die wir erst später analysieren können (s. unten). Rotnervig haben wir gefunden $O. (muricata \times biennis) = rigens \cdot rubens$, $O. (suaveolens \times biennis) flava = flavens \cdot rubens$ und reziprok, $O. (Lamarckiana \times biennis) fallax = velans \cdot rubens$ und reziprok, $O. (rubrinervis \times biennis) fallax$ und $subfallax$ und reziprok.

Hat der *rubens*-Komplex mit *flavens* oder *velans* eine Verbindung eingegangen, so kann er seinen Rotfaktor abgeben. Die F_2 von $O. (biennis \times Lamarckiana) fallax$ spaltet ja Weißnerven ab, die als *velans* · *r-rubens* entstehen müssen, ebenso ist die F_2 der rotnervigen $O. (suaveolens \times biennis) flava$ sogar zum größten Teil weißnervig. Daß in der *fallax* der Komplex *r-rubens* nur entstehen kann auf Kosten einer Umwandlung von *velans* in *R-velans*, ist klar, und daß die *fallax* tatsächlich zahlreiche mit dem Rotfaktor ausgestattete *velans*-Keimzellen erzeugt, geht aus dem Auftreten von rotnerviger *velutina* in der Kreuzung $biennis \times fallax$ hervor; diese *velutina* muß ja als *albicans* · *R-velans* gebildet sein. Die Befruchtung der *biennis*-Eizellen durch Pollenzellen, die *r-rubens* sind, scheint auffallend selten zu sein, denn der weißnervige *biennis*-Typus ist in ganz wenigen Individuen der Nachkommenschaft von $biennis \times fallax$ gefunden worden; vielleicht vertragen sich die *albicans*-Eizellen mit diesem Pollentypus schlecht, vielleicht wächst auch schon der Pollen schlecht. Die Beobachtung, daß die Färbung der Blattnerven bei der *velutina* aus $biennis \times fallax$ sehr verschieden kräftig ist, macht aber noch auf die Möglichkeit aufmerksam, daß die Rotnervigkeit der *O. biennis* durch mehr als einen Faktor bedingt ist, und daneben sind die Ausführungen von Heribert-Nilsson (1912, S. 101; 1915, S. 31) über die Polymerie der Rotnervigkeit von *O. Lamarckiana* zu stellen.

Nach den mitgeteilten Erfahrungen ist es sicher, daß der Rotnervenfaktor des *rubens*-Komplexes sich gegenüber *albicans* anders ver-

hält als gegenüber *velans* und *flavens*. Die Komplexe *velans* und *flavens* vermögen den Rotfaktor von *rubens* abzureißen, weil sie etwa gleich starke „Affinität“ zu dem Faktor haben wie *rubens*, *albicans* dagegen stößt den Rotfaktor ab oder zieht ihn wenigstens schwach an.

Die Übertragbarkeit des Rotnervenfaktors auf den *velans*-Komplex der *O. Lamarckiana* macht es möglich rotnervige *O. Lamarckiana* herzustellen. Einer der Wege zu diesem Ziel ist die Kreuzung *fallax* $\times$ *Lamarckiana*-weißnervig, bei der rotnervige *Lamarckiana*-Typen neben weißnervigen auftreten (S. 208). Diese Rotnerven müssen als R-*velans* $\cdot$ *gaudens* gebildet sein. Mit den so gewonnenen Pflanzen habe ich noch keine Kreuzungen ausgeführt, aber die von Heribert-Nilsson so sorgfältig studierten rotnervigen *Lamarckiana*-Stämme haben wohl eine ähnliche Genese¹⁾, und das Verhalten eines solchen Stammes kennen wir: Die Kreuzung mit *O. biennis* ♀ liefert beide Zwillinge, *laeta* wie *velutina*, als Rot- und als Weißnerven (S. 182). Die rotnervige *laeta* muß als *albicans* $\cdot$ R-*gaudens* entstehen, und der R-*gaudens*-Komplex durch Austausch des Rotfaktors zwischen R-*velans* und *gaudens*. Auf dem Umweg über den *velans*-Komplex kann der Rotnervenfaktor also auch auf den *gaudens*-Komplex übertragen werden. Die direkte Angliederung des Rotfaktors der *biennis* an *gaudens* ist deswegen nicht möglich, weil die Verbindung *gaudens* $\cdot$ *rubens* fehlschlägt. — Von dem *rigens*-Komplex der *O. muricata*-Venedig läßt sich der hier vorhandene Rotnervenfaktor auf *gaudens* unmittelbar übertragen, denn *O. (muricata* $\times$ *Lamarckiana)* *laeta* ist ebenso wie die zugehörige *velutina* rotnervig. Ob der Rotfaktor der *muricata* mit dem der *biennis* identisch ist, wissen wir noch nicht.

Die zweite Generation der rotnervigen *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana)* *laeta* kenne ich nur aus der ersten, von ungenügend bekannten Eltern stammenden Kreuzung. Diese F₂-*laeta*, die in der Gestalt und Farbe der Blätter von dem aus der rotnervigen Heribert-Nilssonschen *O. Lamarckiana* gewonnenen Bastard deutlich sich unterscheidet, hat sich in einer ansehnlichen Individuenzahl (221 Stück) als durchweg rotnervig erwiesen. Der Befund hat nichts Auffallendes, wenn wir uns an die Ähnlichkeit zwischen den Komplexen *rubens* und *gaudens* erinnern. Diese Ähnlichkeit wird durch Übertragung des Rotfaktors auf den *gaudens*-Komplex noch erhöht, und wenn R-*gaudens*-Pollenzellen der

¹⁾ de Vries (1916 b, S. 284) denkt an eine Entstehung durch Mutation aus der weißnervigen Form.

rotnervigen *O. Lamarckiana* mit den *albicans*-Eizellen der *O. biennis* zusammentreten, so kann der Rotnervenfaktor in der rotnervigen *laeta* sich ganz wohl ebenso verhalten wie in der *O. biennis*: er sitzt fest am *gaudens*-Komplex und bleibt dem *albicans*-Komplex fern. In diesem Fall erhält die *laeta* sich auf demselben Weg in der Nervenfarbe konstant wie die *biennis* es tut. Natürlich muß die aus Heribert-Nilsson-schem Material gewonnene rotnervige *laeta* auf diesen Punkt hin noch geprüft werden.

Die rotnervige *velutina*, ebenfalls aus der *Lamarckiana* X hergestellt, verhält sich anders als die zugehörige *laeta*. Die F_2 habe ich noch nicht aufgezogen, aber die aus der Kreuzung *O. biennis* $\times$ *velutina*-rotnervig gewonnene *velutina* ist teils rot- und teils weißnervig (S. 210). Spaltung nach der Nervenfarbe ist deshalb in der F_2 mit Sicherheit zu erwarten. Hier muß der R-*velans*-Komplex seinen Rotfaktor gelegentlich an *albicans* abgeben. Der *albicans*-Komplex stößt den Rotfaktor also nicht unter allen Umständen ab, sondern er übt nur geringe Anziehung auf ihn aus, so daß er ihn zwar von R-*velans*, aber nicht von *rubens* und von R-*gaudens* abzureißen vermag. Diese Erscheinungen, die auffallend an chemische Reaktionen¹⁾ erinnern, verdienen jedenfalls genaue Prüfung.

In der genannten Kreuzung überträgt der *velans*-Pollen der *velutina* teils rote, teils weiße Nerven, es muß also auch bei der Pollenbildung der Übergang des Rotnervenfaktors von R-*velans* auf *albicans* vorkommen. Das Vorhandensein des nicht aktiv werdenden *albicans*-Komplexes macht sich also in der Wirkung, die er bei der Reduktionsteilung auf den aktiven *velans*-Komplex ausübt, deutlich bemerkbar; nur die Anwesenheit des stillen Partners *albicans* gibt dem R-*velans*-Komplex die Möglichkeit den Faktor R abzustößen.

Die Erfahrung mit dem Rotnervenfaktor ist wichtig, weil sie zeigt, daß zwischen den beiden artverschiedenen Komplexen, die durch Kreuzung zweier Arten miteinander verbunden werden, doch Faktoren ausgetauscht werden können, wenn auch in bezug auf die wichtigsten Charaktere die Komplexe in den Keimzellen des Bastards ziemlich rein wieder in die Erscheinung treten. Mit der Blütengröße und mit der Griffellänge steht es augenscheinlich ähnlich wie mit der Färbung der Nerven, doch

¹⁾ Eine ausführliche Erörterung der Analogien von Vererbungserscheinungen mit chemischen Vorgängen hat Lehmann gegeben (1914, S. 161 ff.). Seine Bedenken gegen den Vergleich der Gene mit chemischen Radikalen kann ich nicht teilen.

sollen diese Merkmale jetzt nicht eingehender betrachtet werden, weil sie uns etwas grundsätzlich Neues kaum lehren können und zudem in den Kulturen nicht sorgfältig genug studiert worden sind. Das Auftreten kleinblütiger, kurzgriffeliger *Lamarckiana*-Formen in verschiedenen Kreuzungen weist jedenfalls darauf hin, daß die Faktoren für die betreffenden Charaktere in den Komplexen der *Lamarckiana* verändert werden können.

Die weitgehende Konstanz der Komplexe in den Arten und in den künstlich erzeugten Bastarden können wir uns durch die Annahme zurechtlegen, daß die einem Komplex zugehörigen Chromosomen aufeinander stärkere Anziehung ausüben als auf die Chromosomen des antagonistischen Komplexes, so daß bei der heterotypischen Mitose die beiden haploiden Chromosomensätze so voneinander getrennt werden, wie sie in die Zygote eingegangen sind, ohne Austausch ganzer Chromosomen. Die schwache Anziehung zwischen Chromosomen, die verschiedenen Komplexen angehören, kommt vielleicht in dem Ausbleiben der Konjugation in der Diakinese zum Ausdruck, wie es von Davis (1910a, 1911a) bei *O. Lamarckiana* und *biennis* beobachtet worden ist; für Artbastarde in der Gattung *Digitalis* wird dasselbe Verhalten von Haase-Bessell (S. 304), für Schmetterlingsartbastarde von Federley (S. 36) beschrieben. Gelegentlich kommt aber nach Davis bei den Önotheren Paarung einzelner Chromosomen vor, und damit wäre die Möglichkeit des „crossing over“, des Austauschs von Chromosomenteilen gegeben, der zu Spaltung nach der Nervenfarbe, Blütengröße usw. führen kann. Bastarde, die in F_2 nach mehreren Charakteren spalten, wären auf diese zytologischen Vorgänge hin mit den stabilsten Formen, wie *O. biennis*, *muricata*, zu vergleichen.

8. Die artunterscheidenden Faktorenkomplexe und die Mutationen.

Von besonderer Wichtigkeit sind die seltenen Bastardformen, deren Verhältnis zu den gewöhnlich auftretenden einigermaßen genau und sicher definiert werden kann¹⁾. Hier steht an erster Stelle die *punctilaeta*, die in drei Exemplaren aus *biennis* $\times$ *fallax* erhalten worden ist. Die Form gleicht im großen und ganzen einer *laeta*, hat aber die rot getupften Stengel und Fruchtknoten der *velutina* und auch etwas Anthokyan an den späteren Kelchen. Die Eizellen, die die weißnervige *punctilaeta* (zwei Individuen) geliefert haben, müssen *albicans* gewesen sein. Der Pollen hatte den Tupfenfaktor P von dem *velans*-Komplex, im übrigen muß er *gaudens*-artig gewesen sein. Nun ist aber *gaudens* in der *fallax*, die ja als *rubens* $\cdot$ *velans* oder als *velans* $\cdot$ *rubens* entsteht, nicht vorhanden. Dagegen haben wir wahrscheinlich gemacht, daß der *rubens*-Komplex dem *gaudens*-Komplex recht ähnlich ist, und deswegen steht nichts der Annahme im Weg, daß der fragliche Komplex durch

¹⁾ Bei der Mehrzahl der im speziellen Teil aufgeführten Abweicher ist eine solche Bestimmung noch nicht möglich.

Faktorenaustausch zwischen *rubens* und *velans* konstruiert worden ist; rP-*velans* wäre zu rp-*velans* geworden, Rp-*rubens* zu RP-*rubens*. Im Fall der beiden weißnervigen Individuen hat der neu gebildete Komplex den Rotnervenfaktor nicht erhalten; er war rP-*rubens*. Das dritte Individuum dagegen war blaß rotnervig; es wird aus einer *albicans*-Eizelle und einer RP-*rubens*-Pollenzelle entstanden sein.

Eine *biennis*-artige, hohe Form ist in der Kreuzung *biennis* $\times$ *suaveolens* aufgetreten. Die Rotnervigkeit weist darauf hin, daß der Komplex *rubens* daran irgendwie beteiligt ist; als Pollen nehmen wir unveränderten *flavens*-Pollen an, aber *rubens* $\cdot$ *flavens* ist *flava* und von dem fraglichen Typus weit verschieden. Dagegen ist nicht von der Hand zu weisen, daß die *biennis* eine Eizelle geliefert hat, in der Charaktere des *albicans*- und des *rubens*-Komplexes gemischt waren. Wir nehmen damit an, daß in vereinzelt Fällen doch auch in der *biennis* der Komplex *albicans* den Rotfaktor von *rubens* übernimmt, vielleicht sogar zusammen mit anderen *rubens*-Faktoren.

Schwieriger ist das Auftreten einer ungetupften, grünelchigen, rotnervigen *laeta*-Form in der Kreuzung *O. (Lamarckiana* $\times$ *biennis*) *fallax* F₃ $\times$ *Lamarckiana*-weißnervig zu verstehen. Ein *albicans*-Komplex, den wir für einen wesentlichen Bestandteil aller *laeta*- und *biennis*-artigen Formen halten, steht hier nicht zur Verfügung; *gaudens* wäre im *Lamarckiana*-Pollen vorhanden.

Wenn wir unter der durch Selbstbestäubung gewonnenen Nachkommenschaft so weit abweichende Formen finden, wie wir sie eben unter den Produkten von Kreuzungen betrachtet haben, sprechen wir mit de Vries von Mutation bzw. von Mutanten. Die einzige Mutante, die in meinen Kulturen der Arten nach Selbstbefruchtung aufgetreten ist, ist die *lutescens* aus *suaveolens*. Sie hat mit der *flava* aus *biennis* $\times$ *suaveolens* und reziprok große Ähnlichkeit, ist aber weißnervig. Sie könnte hervorgegangen sein aus einer *flavens*-Keimzelle und einer Keimzelle, die ein Mittelding zwischen *albicans* und *flavens* darstellt.

Es soll natürlich nicht behauptet werden, daß alle Mutationen der Önotheren auf dem angedeuteten Weg zustande kommen. Aber das Auftreten der rotnervigen *laeta* und vor allem der *punctilaeta* zwingt dazu die Mutanten daraufhin zu prüfen, ob sie aus Keimzellen entstanden sein können, in denen die Faktoren des jeweils vorhandenen Paares von Komplexen gemischt sind. Die Heterozygotie sämtlicher genauer untersuchten Formen ist außer Zweifel, Spaltungserscheinungen sind also eigentlich selbstverständlich, und was merkwürdig erscheint, ist nur die

Seltenheit der Spaltungen. Doch ist nicht zu vergessen, daß in den tauben Samen allerhand Mutanten stecken können. Wenn *O. Lamarckiana* immer weniger als 50% gesunde Samen erzeugt, so stellen die über 50% hinausgehenden tauben Samen vielleicht teilweise die Produkte mutierter Keimzellen dar.

Heribert-Nilsson hat auf Grund umfangreicher Züchtungen den Versuch gemacht, die Mutationerscheinungen bei *O. Lamarckiana* samt und sonders auf Mendelsche Spaltung und Rekombination zurückzuführen (1915). Er hält die *Lamarckiana*-Stämme für sehr komplizierte Heterozygoten, in denen zahlreiche Faktoren nur im heterozygotischen oder negativ-homozygotischen, aber nicht im positiv-homozygotischen Zustand verwirklicht werden können. Die negativen Homozygoten machen für ihn die Mehrzahl der Mutanten aus, und die gewöhnlich geringe Häufigkeit der Abweicher erklärt er aus Polymerie, aus der Wirksamkeit mehrerer gleichsinnig wirkender Faktoren für dieselbe Eigenschaft. Er streift auch die Möglichkeit von Koppelungs- und Abstoßungserscheinungen (S. 107), ohne dieser Deutung vor der ersten den Vorzug zu geben¹⁾. Wir möchten uns eher für den zweiten Erklärungsversuch aussprechen, weil wir in den beiden außerordentlich stabilen Komplexen *gaudens* und *velans* solche sehr haltbar verketteten Faktorengruppen mit Sicherheit nachgewiesen zu haben glauben²⁾. Natürlich können Komplexe, die verschiedenen Individuen angehören und sich noch fraglos z. B. als *gaudens* zu erkennen geben, untereinander sich doch in zahlreichen Faktoren unterscheiden; es genügt an den Rotnervenfaktor zu erinnern. Für gewisse Eigenschaften, wie eben die Rotnervigkeit, können die Konstruktionen von Heribert-Nilsson sehr wohl ihre Berechtigung haben. Die Spaltungserscheinungen kommen eben durch Austausch zwischen den beiden in ihrem wesentlichen Bestand häufig unverändert bleibenden Komplexen zustande, und die Abänderungen, die in den meisten Mutanten den *Lamarckiana*-Typus zur Hauptsache unangetastet lassen, sind fast geringfügiger, als wir zu erwarten geneigt sind. Ein Mittel der Analyse, das Heribert-Nilsson nicht angewendet hat, darf jedenfalls in Zukunft bei den Mutanten der *O. Lamarckiana*

¹⁾ Bei einem allgemeineren Versuch einer „mendelschen Erklärung der Verlustmutanten“ (1916) rechnet er mit der Kombination von Polymerie und Koppelung.

²⁾ Für den Versuch, die Koppelungsverhältnisse zahlenmäßig zu fassen, z. B. für das *punctilaela*-Beispiel den Wert von n in der Relation $n P\text{-}velans : 1 p\text{-}velans : 1 P\text{-}rubens : n p\text{-}rubens$ zu bestimmen, falls der Wert überhaupt konstant ist, ist der Umfang meiner Kulturen noch viel zu klein.

nicht unversucht bleiben: die Kreuzung mit Arten wie *O. biennis*, *muricata*, *suaveolens*, durch die wir über den Zustand der Komplexe *gaudens* und *velans* in günstigen Fällen wichtige Aufschlüsse erhalten können.

Wollen wir wieder die Anknüpfung an zytologische Vorgänge versuchen, so können wir uns vorstellen, daß weit abweichende Keimzelltypen durch Austausch ganzer Chromosomen zwischen den antagonistischen Chromosomensätzen entstehen, geringfügige Abweichungen durch Austausch von Chromosomenteilen zustande kommen.

9. Die Faktorenkomplexe einiger von de Vries verwendeten Arten.

Nach den ausführlichen Studien von de Vries ist die von ihm benutzte *O. biennis* ebenso streng heterogam wie *O. muricata*. Die Kreuzung *O. biennis* $\times$ *Lamarckiana* hat ihm immer die Zwillinge *laeta* und *velutina* gebracht, nicht dazu noch den Typus der reziproken Kreuzung, den wir *fallax* genannt haben. Als heterogam beschreibt er außerdem *O. biennis*-Chicago. Diese Art bringt, wenn ihr Pollen zur Bestäubung der *O. Lamarckiana* herangezogen wird, die Zwillinge *laeta* und *velutina* hervor, sie besitzt also im Pollen einen Komplex, der dem *albicans*-Komplex der *biennis*-Eizellen verwandt ist. Die reziproke Kreuzung *O. biennis*-Chicago $\times$ *Lamarckiana* ist ebenfalls zweiförmig, und die Bastardzwillinge werden von de Vries als *densa* und *laxa* bezeichnet. Die *laxa*, mit schmälern Blättern und zurückgebogenen rinnigen Brakteen muß die *velans*-Kombination sein, also einer *velutina* bzw. *fallax* entsprechen; sie hat nach der Fig. 61, S. 146, bei de Vries (1913) viel Ähnlichkeit mit *O. (Lamarckiana* $\times$ *suaveolens*) *suavi-velutina*. Sie dürfte unter allen Umständen rote Tupfen am Stengel und an den Fruchtknoten besitzen. Der Name *laxa* für unseren *fallax*-Typus konnte deswegen nicht gewählt werden, weil die Fruchtfähren der *fallax* außerordentlich dicht sind. Die *densa*, mit breiteren Blättern und abstehenden welligen Brakteen (nach der Fig. 62, S. 147, bei de Vries 1913 zu schließen), ist die *gaudens*-Kombination, entspricht also einer *laeta*-Form. Falls *O. biennis*-Chicago am Stengel nicht rot getupft ist, muß die *densa* ebenfalls ungetupft sein. Die beiden Komplexe der Art sind nach dem Befund von de Vries heterogam, doch nicht ganz streng (vergl. oben S. 235 über die metaklinen Bastarde). — Als *densa* und *laxa* bezeichnete Zwillingbastarde beschreibt de Vries auch von der Kreuzung *O. cruciata* $\times$ *Lamarckiana*. Die reziproke Kreuzung liefert eine nickende *gracilis*-Form.

Für de Vries beruht die Fähigkeit der *O. Lamarckiana* das Bastardpaar *laeta* und *velutina* einerseits und das Paar *densa* und *laxa* andererseits

hervorzubringen auf verschiedenen Qualitäten der Spezies, auf dem Vorhandensein verschiedener mutabler, labiler Pangene. Wir sehen in dem Auftreten der beiden Bastardpaare die Äußerung einer und derselben Eigenschaft, nämlich der Zusammensetzung aus den Komplexen *gaudens* und *velans*, und die Verschiedenheiten zwischen den jeweils einander entsprechenden Zwillingsformen, zwischen *laeta* und *densa* hier und zwischen *velutina* und *laxa* bzw. *fallax* dort, führen wir auf die Verschiedenheit der Komplexe zurück, die mit dem betreffenden Komplex der *O. Lamarckiana* verbunden werden. Noch größer ist der Unterschied zwischen den von de Vries *gracilis* genannten Formen und den ihnen von seiten der *O. Lamarckiana* wahrscheinlich entsprechenden *velutina*- bzw. *laxa*-Typen. Für uns zerlegen sich die in den verschiedenen Spezies vertretenen Komplexe vorderhand in drei Gruppen: 1. solche, die mit *O. Lamarckiana* die Zwillinge *laeta* und *velutina* geben, also *rigens* ♀ in *muricata*, *albicans* ♀ in *biennis* und in *suaveolens*, der Pollenkomplex in *biennis*-Chicago; 2. solche, die mit *O. Lamarckiana* die Zwillinge *densa* und *laxa* bzw. *fallax* erzeugen, also *rubens* ♀♂ in *biennis*, *flavens* ♀♂ in *suaveolens*, der Eizellenkomplex in *biennis*-Chicago und in *cruciata*; 3. solche, die nickende *gracilis* geben, also *curvans* ♂ in *muricata*, der Pollenkomplex in *cruciata*. Der *gaudens*-Komplex der *O. Lamarckiana* ist zweifellos der *rubens*-Gruppe nächst verwandt, *velans* hat wohl am meisten Ähnlichkeit mit *rigens*.

Die isogamen Arten *O. Hookeri*, *Cockerelli* und *strigosa*, mit denen de Vries experimentiert hat, interessieren uns natürlich vorzugsweise in dem Sinn, daß wir zu erfahren wünschen, ob sie wie normale Arten homozygotisch sind. In erster Linie ist deshalb der Zustand der durch Selbstbefruchtung gewonnenen Samen zu prüfen. Bei *O. Hookeri* (Samen, nicht Früchte, von Herrn Prof. de Vries) habe ich unter 50 Samen keinen einzigen tauben gefunden; de Vries selber (1916 b, S. 244, 245) zählt bei *O. Hookeri* 91—97%, bei *O. Cockerelli* 79—89% keimhaltiger Samen. Die reziproken Kreuzungen zwischen diesen Arten sollen keine vollkommen identischen Bastardtypen liefern, ebenso die Kreuzungen mit der isogamen *O. Lamarckiana*. Besonders die Bastarde zwischen *O. Lamarckiana* und *O. Hookeri* sind beträchtlich verschieden, je nachdem die eine oder die andere Art Mutter ist (de Vries 1913, S. 60, 116). Von reziproken Kreuzungen, die nach den beteiligten Komplexen identisch sind, haben wir im vorausgehenden sechs kennen gelernt: die *fallax* aus *O. Lamarckiana* × *biennis* und reziprok, die *fallax* und *subfallax* aus *O. rubrinervis* × *biennis* und reziprok, die *flava* aus *O.*

suaveolens $\times$ *biennis* und reziprok, die *suavilaeta* und die *suavivelutina* aus *O. Lamarckiana* $\times$ *suaveolens* und reziprok. In allen diesen Fällen schienen die reziprok entstandenen Formen einander vollkommen gleich, mit Ausnahme der *flava*, die schwächer ist, wenn sie als *biennis* $\times$ *suaveolens* entsteht, etwas stärker und reicher verzweigt, wenn sie als *suaveolens* $\times$ *biennis* gebildet wird. Honing (1911, S. 244) findet die *blanda* aus den reziproken Kreuzungen in den meisten Charakteren identisch, doch die Bruchstärke des Holzes bei *O. Lamarckiana* $\times$ *rubrinervis* zu 1,27 kg für 1 qmm, bei *O. rubrinervis* $\times$ *Lamarckiana* zu 0,71 kg. Nach der Schilderung von de Vries sind die Unterschiede zwischen den aus seinen isogamen Arten gewonnenen reziproken Bastarden recht ausgesprochen, und genaue Messungen würden vielleicht auch zwischen den Bastardtypen, die mir vollkommen gleich schienen, leichte Differenzen aufdecken. Absolute Gleichheit zwischen reziproken Hybriden kann ja nur dann bestehen, wenn dem Zytoplasma der Eizelle gar kein Einfluß auf den Phänotypus des Bastardes zukommt. Und das ist nicht einmal wahrscheinlich. Das Eiplasma ist für die teils dem Ei selber, teils dem Pollen entstammenden Kernelemente mindestens Umwelt, Substrat, und wenn dieselbe durch Bastardierung konstruierte Chromosomenkombination $a \cdot b$ das eine Mal im Plasma von a , das andere Mal in dem von b lebt, so brauchen die aus den beiderlei Eizellen sich entwickelnden reziproken Bastardtypen einander nicht vollkommen zu gleichen. Es werden ja wohl Wechselwirkungen zwischen Plasma und Chromatin sich einstellen, vielleicht wird vorzugsweise das Plasma vom Kern aus modifiziert, aber deswegen brauchen die Plasmen a und b einander nicht bis zur völligen Gleichheit angeähelt zu werden¹⁾.

Von den isogamen Arten hat de Vries die *O. Hookeri* am genauesten studiert. Sie gibt in der Verbindung *O. Hookeri* $\times$ *biennis*, also als *Hookeri* $\cdot$ *rubens*, einen Bastard *rubiennis*, der bei Selbstbestäubung in *rubiennis* und *Hookeri* spaltet (1913, S. 104). Wir finden hier also einmal die (fast?) reine Abspaltung einer Elterform aus einem Bastard. Bei Kreuzung der *O. Hookeri* mit *Lamarckiana*, und zwar nach beiden Richtungen, treten die Zwillinge *laeta* und *velutina* in der ersten Generation auf. Die *velutina* bleibt bei Selbstbestäubung konstant, die *laeta* dagegen soll dauernd *velutina* abspalten (S. 131). Die Beob-

¹⁾ Auf die Theorie der „Anlagenschwächung“ von A. v. Tschermak (1917) können wir hier nicht eingehen. — Ganz unmöglich ist es, die Verschiedenheit der von *O. muricata* ♀ und ♂ erzeugten Bastarde auf dieselbe Ursache zurückzuführen wie die schwachen Unterschiede zwischen den reziproken Verbindungen isogamer Komplexe.

achtung wäre für die Aufklärung des Verhältnisses zwischen den Komplexen *gaudens* und *velans* der *O. Lamarckiana* von großer Bedeutung, ich zweifle aber daran, daß de Vries seinen Befund richtig gedeutet hat. Die *velutina* scheint nämlich der *Hookeri* recht ähnlich zu sein, und die aus der *laeta* abgespaltene „*velutina*“ entspricht vielleicht in Wirklichkeit der aus *rubiennis* abgespaltenen *Hookeri*. Wir stoßen immer wieder auf die Ähnlichkeit zwischen dem *rubens*-Komplex des *biennis*-Pollens und dem *gaudens*-Komplex der *Lamarckiana*, und so hat ein ähnliches Verhalten von *Hookeri*·*rubens* und *Hookeri*·*gaudens* nichts Auffallendes.

Über das vom Standpunkt meiner Hypothese als kaum möglich zu érachende Auftreten von *velutina* aus *laeta*-Formen berichtet de Vries noch an anderer Stelle (1913, S. 139). *O. (biennis* × *Lamarckiana*) *laeta* × *Hookeri* soll 94% *laeta* und 6% *velutina* geben. Ich vermute, daß diese „*velutina*“ in Wirklichkeit dem schmalblättrigen, *velutina*-ähnlichen (S. 81, Fig. 36), von de Vries wie die *velutina* zu seinem *Conica*-Typus gerechneten Bastard *O. biennis* × *Hookeri* entspricht. Die Eizellen der *laeta* aus *biennis* sind teils *gaudens* teils *albicans*, der genannte Bastard kann also sehr wohl als *albicans*·*Hookeri* gebildet werden. — *O. (muricata* × *Lamarckiana*) *laeta* × *Hookeri* soll gar 39% *velutina* neben 61% *laeta* geben. Ich vermute wieder, daß die „*velutina*“ tatsächlich als *rigens*·*Hookeri* entsteht und mit dem Bastard *O. muricata* × *Hookeri* identisch sein müßte, der ebenfalls der *O. Hookeri* und den *velutina*-Formen ähnlich ist (S. 81, Fig. 37).

Um die aus Verbindungen von *laeta* mit *O. biennis*-Chicago gewonnenen „*velutina*“ (S. 139) ist es jedenfalls ähnlich bestellt. De Vries legt eben bei der Vergleichung von *laeta* und *velutina* das Hauptgewicht auf die Blattbreite und nennt deswegen in den fraglichen Kreuzungen alles was breitblättrig ist *laeta* und alles was schmale Blätter hat *velutina*.

Im Vorbeigehen mögen noch zwei Arten erwähnt werden, mit denen Atkinson kürzlich experimentiert hat. Er findet in der Kreuzung *O. pycnocarpa* × *nutans* Zwillinge, die er *nutella* und *pycnella* nennt, in der reziproken Verbindung *O. nutans* × *pycnocarpa* Drillinge, nämlich außer den schon genannten beiden Formen noch eine dritte, *tortuosa*. Meine Erklärung ist die: *O. nutans* ist halb heterogam und hat die Formel $a \text{ ♀} \cdot b \text{ ♀} \sigma$, *O. pycnocarpa* ist isogam und hat die Formel $c \text{ ♀} \sigma \cdot d \text{ ♀} \sigma$. *O. pycnocarpa* × *nutans* gibt $c \cdot b = \textit{nutella}$ und $d \cdot b = \textit{pycnella}$, *O. nutans* × *pycnocarpa* gibt $a \cdot c = \textit{tortuosa}$, $b \cdot c = \textit{nutella}$, $b \cdot d = \textit{pyc-}$

nella, und eine nicht lebensfähige Form a. d. Abgesehen von dem Fehlen der vierten Bastardform verhalten sich also *O. pycnocarpa* und *nutans* zueinander wie *O. Lamarckiana* und *suaveolens*; sie verhalten sich damit genau so wie *O. Lamarckiana* und meine *O. biennis*.

10. Das Verhältnis einiger Mutanten von *O. Lamarckiana* und *O. biennis* zu den Mutterarten.

Nachdem in der typischen *Lamarckiana* zwei dauernd getrennte Komplexe von Charakteren unterschieden werden konnten, muß der Versuch gemacht werden ein Urteil darüber zu gewinnen, welche Veränderungen der Komplexe das Wesen der „Mutanten“ in ihrem Verhältnis zur Stammform ausmachen. Fürs erste muß entschieden werden, ob die bei der „Mutation“ aufgetretenen Änderungen des Genotypus den *gaudens*- oder den *velans*-Komplex betroffen haben oder beide. Aus eigener Anschauung kann ich vorerst nur über die *rubrinervis* reden. Über die *nanella* läßt sich dem reichen von de Vries mitgeteilten Material fast alles entnehmen, was wir zu wissen brauchen, für die meisten übrigen Mutanten fehlt vorerst jede Möglichkeit einer Analyse. Einen besonderen Typus von Mutanten dürften die Glieder der *gigas*- und der *lata*-Gruppe insofern darstellen, als die primäre Veränderung, die der „Mutation“ zugrunde liegt, nach den neuen Untersuchungen und Überlegungen von Winkler (1916) wohl doch in den bekannten Abweichungen der Chromosomenverteilung von der Regel zu suchen ist, trotz der Kritik, die z. B. von Heribert-Nilsson, von Stomps an dieser Auffassung geübt worden ist.

a) Die Mutanten der *lata*-Gruppe.

Die *lata*-Formen besitzen soweit untersucht sämtlich 15 Chromosomen statt 14. Sie müssen also durch Zusammentreffen einer mutierten achtchromosomigen Keimzelle mit einer normalen siebenchromosomigen entstehen und bilden selber Keimzellen teils mit sieben teils mit acht Chromosomen. Aus der Kreuzung der eigentlichen *lata* mit *Hookeri* ♂ gingen in Versuchen von de Vries (1913, S. 252) sowohl *laeta* als *velutina* vom *lata*-Typus hervor. Das überzählige Chromosom kann also in der einmal gebildeten Mutante sowohl dem *gaudens*- wie dem *velans*-Komplex zugeteilt werden, und auch die mutierten achtchromosomigen Keimzellen der *O. Lamarckiana* können vielleicht bald dem *gaudens*-bald dem *velans*-Typus angehören. Daß verschiedene *lata*-Formen zu

erwarten sind, leuchtet ein. Denn die überzähligen Chromosomen können von Fall zu Fall verschiedene Erbqualitäten tragen, schon wenn wir etwa lauter solche Fälle vergleichen, in denen dem *velans*-Komplex immer ein *gaudens*-Chromosom angegliedert wird. Hat die mutierte Keimzelle *gaudens*-Charakter, so muß das überzählige Chromosom dem *velans*-Komplex entstammen. Für die in *lata* mutierten Zygoten von *O. Lamarckiana* gilt, daß in ihnen jedes der 14 Chromosomen doppelt, als Nr. 15, vorhanden sein kann; Individualität der Chromosomen angenommen, sind also theoretisch 14 verschiedene *lata*-Formen möglich allein nach den chromosomalen Verhältnissen, falls sämtliche Chromosomen des *gaudens*-Komplexes von denen des *velans*-Komplexes verschieden sind. Die betreffenden Keimzellen bzw. Zygoten können aber zudem noch in anderem Sinn mutiert sein, auf dieselbe Weise wie bei Mutanten mit der normalen Chromosomenzahl, d. h. durch crossing over, und so ist zu erwarten, daß alle möglichen Formen in *lata*-Prägung zur Entstehung kommen. Diese Erwartung scheint durch die Erfahrung bestätigt. De Vries hat ja schon 1909 (S. 415) eigentliche *lata* und *semilata* unterschieden, Gates findet die Grenze zwischen beiden Formen unscharf (1914, S. 530), doch ausgesprochene *semilata* ziemlich in der Mitte zwischen *lata* und *Lamarckiana* stehend, und Frl. Lutz (1910) hat unter den 15-chromosomigen Individuen, die sie untersuchte, eine ganze Anzahl distinkter Typen unterscheiden können. — Die Annahme, die Stomps (1916, S. 133) zu widerlegen sich bemüht, daß der 15-Zahl der Chromosomen eine ganz besondere „Statur“ entspreche, wird wohl von keinem der Autoren gemacht, die die abweichende Chromosomenzahl für die primäre Ursache der Mutation halten, deswegen, weil die betreffenden Autoren qualitative Verschiedenheit der einzelnen Chromosomen eines haploiden Satzes annehmen. — Die *laeta-lata* ist in den Versuchen von de Vries viel seltener aufgetreten als die *velutina-lata*¹⁾. Es besteht also entweder eine

¹⁾ Auch de Vries (1917 a, S. 134) legt hierauf Gewicht. Es könnte ja sein, daß die betreffenden *lata*-Formen aus mit einem *gaudens*-Chromosom ausgestatteten *velans*-Keimzellen hervorgegangen sind und daß bei der Reduktionsteilung dieses Chromosom öfter dem *velans*- als dem *gaudens*-Komplex zugeteilt wird. Mit diesem größeren Quantum *gaudens* könnte die gesteigerte Blattbreite der meisten *lata*-Formen zusammenhängen. Zu der *lata*-Gruppe gehört aber nach der Chromosomenzahl auch die von Gates (1915) aufgefundene *incurvata* mit schmalen Blättern (zitiert nach Winkler 1916, S. 519). Hier könnte das überzählige Chromosom von dem „schmalblättrigen“ *velans*-Komplex stammen. Es wäre wichtig zu erfahren, ob in den Keimzellen dieser Form das 15. Chromosom vorzugsweise an den *gaudens*-Komplex gebunden erscheint; darauf wäre zu schließen, wenn in Kreuzungen die *laeta-lata* häufiger erschiene als die *velutina-lata*.

gewisse Abstoßung zwischen dem *gaudens*-Komplex und dem überzähligen Chromosom, oder die *laeta-lata* erleidet leicht Entwicklungsstörungen. — Eine *fallax* von unzweifelhaftem *lata*-Charakter, rotnervig, habe ich unter der ersten Generation von *O. Lamarckiana* $\times$ *biennis* gefunden; sie wird aus einer *velans*-Keimzelle hervorgegangen sein, die als achttes Chromosom ein *gaudens*-Element enthielt.

b) Die Mutanten der *gigas*-Gruppe.

Die de Vriessche Mutante *Lamarckiana-gigas* mit 28 Chromosomen hat die roten Tupfen des *velans*-Komplexes¹⁾, aber sehr breite Blätter, enthält also wohl auch den *gaudens*-Komplex. Was die Entstehung der Mutante betrifft, so hat für mich am meisten Wahrscheinlichkeit die Annahme, daß die diploiden Keimzellen, durch deren Zusammentreten die tetraploide *gigas* ins Leben gerufen wird, beiderseits (*gaudens* + *velans*) sind, daß die Formel der neuen Bildung also (*gaudens* + *velans*) $\cdot$ (*gaudens* + *velans*) zu schreiben ist. Es ist ja wahrscheinlicher, daß der Doppelkomplex (*gaudens* + *velans*) homozygotisch verwirklicht wird, als daß in den Keimzellen die als Zygoten untauglichen Verbindungen (*gaudens* + *gaudens*) und (*velans* + *velans*) funktionsfähig sind. Damit ist angenommen, daß die diploiden Keimzellen unter Überspringung der Reduktionsteilung gebildet werden, nicht ihre doppelte Chromosomenzahl durch nachträgliche Verdoppelung der Haploidzahl erhalten, wie Stomps will (1916, S. 157).

Zwei verschiedene echte, d. h. tetraploide Riesentypen dürften, wenn meine Vermutung richtig ist, in der Nachkommenschaft eines diploiden Individuum nicht gefunden werden. Nun hat Heribert-Nilsson drei Riesenformen beschrieben, die er als *gigantea*, *excelsa* und *stricta* unterscheidet (1915, S. 54), und in seinem Stammbaum I (S. 72) erzeugen zwei *Lamarckiana*-Individuen je *excelsa* und *stricta* nebeneinander. Die Chromosomenzahlen der schwedischen Riesenmutanten sind noch nicht bekannt. Wenn *excelsa* und *stricta* als tetraploid sich erweisen, ist meine Annahme von der gametischen Struktur der *gigas*-Formen falsch, oder es ist sogar das ganze Problem der Tetraploidie der Riesentypen im Sinne von Heribert-Nilsson und von Stomps aufzufassen, die in der Chromosomenzahl eine sekundäre Wirkung der veränderten genotypischen Konstitution sehen, statt für die Veränderung des Geno-

¹⁾ Der Ansicht von de Vries (1917 a, S. 134), daß der *gigas* der *velutina*-Anteil fehlt kann ich mich also nicht anschließen.

typus die Verdoppelung der Chromosomenzahl verantwortlich zu machen, wie Gates und Winkler tun. *Stricta* und *excelsa* spalten aber *Lamarckiana* ab, sind also vielleicht triploide *semigigas*-Formen, und solche sind natürlich von einer und derselben Mutterpflanze als (*gaudens* + *velans*) • *gaudens* und als (*gaudens* + *velans*) • *velans* möglich, wobei außerdem noch die haploiden Keimzellen mutiert sein, Mittelbildungen zwischen *gaudens* und *velans* darstellen können. Die dritte Riesenform von Heribert-Nilsson, die *gigantea*, spaltet keine *Lamarckiana* ab und ist vielleicht tetraploid.

Die aktiven Keimzellen der *O. gigas* de Vries dürften zur Hauptsache den Typus (*gaudens* + *velans*) wiederholen. Zwillinge, die der *laeta* und der *velutina* entsprechen, können dann in den Kreuzungen mit *O. biennis* usw. nicht auftreten, und tatsächlich soll die Nachkommen-schaft immer einförmig sein (de Vries 1913, S. 180 u. ff.)¹⁾; augenscheinlich entsprechen die betreffenden Bastarde weder den *laeta*- noch den *velutina*-Formen, sondern sind eigentliche „*Lamarckiana*“-Bastarde, nicht Bastarde eines ihrer Komplexe. Der Verlust der „Labilität des *laeta*-Pangens“, der bei der Mutation der *O. Lamarckiana* in *O. gigas* eintreten soll (de Vries, Stomps), würde sich so auf einfache Weise erklären. Wie sich der diploide Komplex zu seinen Komponenten verhält, muß einerseits an den Kreuzungen mit *O. Lamarckiana*, andererseits an den Verbindungen mit *O. (biennis* × *Lamarckiana*) *laeta* und *velutina* geprüft werden. Daß hier lehrreiche Aufschlüsse über die Wirkung der quantitativen Faktoren- und Chromosomenverhältnisse zu erwarten sind, liegt auf der Hand, denn unter günstigen Umständen wird es möglich sein, die triploiden *semigigas*-Kombinationen (*gaudens* + *velans*) • *gaudens* und (*gaudens* + *velans*) • *velans* zu vergleichen.

Wenn in den Keimzellen nur Faktorenkombinationen gebildet würden, die dem ursprünglichen Doppelkomplex (*gaudens* + *velans*) genau entsprechen, dann wäre *O. gigas* eine streng homozygotische Form und müßte die Variabilität der heterozygotischen *O. Lamarckiana* ganz verloren haben. Tatsächlich ist *O. gigas* sogar stärker variabel als die Stammart. Heribert-Nilsson hat diese Variabilität der de Vriesschen Mutante ausführlich geschildert (1912, S. 140 u. ff.) und, wie andere Autoren, besonders das Vorkommen schmalblättriger und selbststeriler Typen hervorgehoben. Auch mir sind in Kulturen von sehr geringem

¹⁾ Davis (1910 b, S. 109) findet *muricata* × *gigas* zweiförmig, seine *muricata* ist aber mit der holländischen heterogamen Rasse nicht identisch.

Umfang dieselben Abweichungen vom klassischen *gigas*-Typus mehrfach zu Gesicht gekommen. De Vries kennt die Erscheinung natürlich auch und verschweigt sie auch nicht, hat ihr aber kein großes Gewicht beigelegt. Mir scheint die auffallende Inkonstanz darauf hinzuweisen, daß die Chromosomen bei der Reduktionsteilung, selbst wenn die Zahl beibehalten bleiben sollte, sehr unregelmäßig verteilt werden, so daß die Keimzellen gelegentlich ein größeres Quantum von *velans* als von *gaudens* oder umgekehrt erhalten. Die schmalblättrigen Typen sind vielleicht dadurch gekennzeichnet, daß in ihnen der *velans*-Komplex gegenüber *gaudens* stark vorwiegt; wir wissen ja, daß die *velutina*-Bastarde schmälere Blätter haben als die *laeta*-Bastarde. Die auch bei *gigas* nicht fehlenden tauben Samen (Renner 1914, S. 138; de Vries 1916 b, S. 262) sind wohl, wenigstens zum Teil, wie sonst ganz untaugliche zygotische Kombinationen.

Ein Beleg für die vorgetragene Hypothese über die Struktur der *gigas* ist das Verhalten der unten (S. 266) zu erwähnenden *gigas-nanella*. Kreuzungsversuche, bei denen das wirkliche oder scheinbare Fehlen einer *laeta-velutina*-Spaltung sorgfältig zu prüfen ist, müssen über allerhand strittige Punkte in der Auffassung der *gigas*-Mutation sicheren Aufschluß bringen. — Bei der Analyse der *O. biennis-gigas* wäre vor allem darauf zu achten, ob reziproke Kreuzungen dieser Riesenform mit isogamen Komplexen untereinander identisch sind, wie es zu erwarten ist, falls die Keimzellen dieses *gigas*-Typus die Konstitution (*albicans* + *rubens*) haben.

Daß die Neigung der Önotheren diploide Keimzellen zu bilden¹⁾ mit ihrer Heterozygotie zusammenhängt, ist nicht von der Hand zu weisen. Federley hat ja bei gewissen Schmetterlingsartbastarden das Ausbleiben der Meiose bei den Reifeteilungen als Norm gefunden.

c) *O. Lamarckiana-brevistylis*.

Die Mutante *brevistylis* ist durch sehr kurze Griffel ausgezeichnet, die bei Kreuzung mit der Stammart sich rezessiv verhalten und in der F₂ typische Mendelspaltung bedingen. Der *brevistylis*-Charakter wird also nur sichtbar, wenn er homozygotisch vorhanden ist, d. h. wenn die beiden Komplexe *gaudens* und *velans* in gleichem Sinn verändert sind.

¹⁾ *Gigas*-Formen sind bis jetzt bekannt bei *O. Lamarckiana*, *biennis*, *atrovirens* (= *cruciata* de Vries), *stenomeres*, *pratincola*; vergl. Stomps, 1916, S. 130. Die beiden letztgenannten Arten mutieren nach Bartlett auch sonst, sind also sicher auch heterozygotisch.

Danach ist zu erwarten, daß die beiden Zwillinge *laeta* und *velutina* mit *brevistylis*-Ausprägung auftreten können. Das ist nach der Mitteilung von de Vries (1913, S. 189) der Fall. Aus Kreuzungen der Mutante mit *O. biennis*, *muricata*, *Cockerelli* als Müttern gehen normale *laeta*- und *velutina*-Pflanzen hervor, und beide Zwillinge spalten in F_2 etwa 25 % *brevistylis*-Formen ab. Aus diesen Erfahrungen ist zu schließen, daß in der Mutante der *brevistylis*-Faktor beiden Komplexen zukommt, und daß der Faktor auf die von den gekreuzten Arten stammenden Komplexe, also z. B. auf *albicans* und *rigens*, übertragen wird.

d) Die Zwergformen.

aa) *O. Lamarckiana-nanella*.

Worauf der Zwergcharakter der bei *O. Lamarckiana* und *biennis* beobachteten *nanella*-Formen beruht, kann noch nicht erörtert werden. Nur über die Beziehungen des Zwergfaktors zu den Elementarkomplexen der *O. Lamarckiana* können wir aus dem reichen Züchtungsmaterial von de Vries Schlüsse ziehen. Die wichtigsten Daten sind folgende: Werden *O. Lamarckiana* und *nanella* miteinander gekreuzt, einerlei in welcher Richtung, so besteht die Nachkommenschaft aus *Lamarckiana* und *nanella*. Wird *O. muricata* ♀ mit *nanella* ♂ gekreuzt, so entstehen in F_1 nur hohe Pflanzen, und zwar *laeta* und *velutina*; von den Zwillingen bleibt die *laeta* bei Selbstbestäubung konstant hoch, die *velutina* spaltet dauernd Zwerge ab, die ihrerseits konstant Zwerge erzeugen. Die einfachste Deutung für diese Erscheinungen ist folgende: Der Zwergcharakter hängt am *velans*-Komplex, *gaudens* ist unverändert¹⁾. Die Formel für *O. nanella* ist also *gaudens* ♀ ♂ · *nanovelans* ♀ ♂, und der *nano*-Faktor im *velans*-Komplex dominiert über das Gen für hohe Statur in *gaudens*. Aus der Kreuzung *Lamarckiana* × *nanella* gehen hervor *gaudens* · *nanovelans* = *nanella* und *velans* · *gaudens* = *Lamarckiana*. In der Kreuzung *nanella* × *Lamarckiana* entsteht die *nanella* als *nanovelans* · *gaudens*, die *Lamarckiana* als *gaudens* · *velans*. Die Verbindungen *velans* · *nanovelans* und reziprok sind nicht lebensfähig. Woher die außerordentlich hohe Variabilität des Zahlenverhältnisses zwischen den hohen und den verzwergten Individuen kommt (vergl. S. 217), ist noch rätselhaft²⁾. — Weiter: Die *muricata* liefert in ihren

¹⁾ De Vries kommt (1917 a, S. 134) zu demselben Schluß, „daß die Zwergmutationen in den *velutina*-Gameten von *O. Lamarckiana* stattzufinden pflegen“.

²⁾ Die Variabilität kann davon herrühren, daß das Zahlenverhältnis zwischen den zur Befruchtung gelangenden *nanovelans*- und *gaudens*-Pollenschläuchen variiert. Wenn

Eizellen den *rigens*-Komplex. Die *laeta* als *rigens* · *gaudens* muß natürlich hochwüchsig sein. Die *velutina* als *rigens* · *nanovelans* hat zunächst ebenfalls hohe Statur, der Zwergcharakter ist also *rigens* gegenüber rezessiv. In F_2 entstehen *velutina*-Zwerge, die im Zwergfaktor homozygotisch sein müssen. Der Zwergfaktor ist also auf den *rigens*-Komplex übergegangen, die Formel für die „*murinella*“-Zwerge, die wir *nanovelutina* nennen wollen, ist *nanorigens* ♀ · *nanovelans* ♀♂. Außer den beiden *nano*-Komplexen müssen in den Keimzellen der (*muricata* × *nanella*) *velutina* auch noch *rigens* ♀ und *velans* ♀♂ auftreten; der Komplex *nanorigens* wird sich ja nur auf Kosten eines *nanovelans*-Komplexes bilden können, der in *velans* übergeht. Falls alle diese Komplexe in den Keimzellen der *velutina* aktiv sind und lebensfähige Zygoten ergeben, müßten wir in der F_2 der *velutina* finden: *nanorigens* · *nanovelans* = *nanovelutina* (*murinella*), *nanorigens* · *velans* = spaltende? *velutina*, *rigens* · *nanovelans* = spaltende *velutina*, *rigens* · *velans* = hohe nicht spaltende *velutina*. De Vries findet 62% *nanovelutina* und 38% *velutina*, von der die geprüften Individuen spalteten (S. 220). Daß uns das Fehlen einer erwarteten Form nicht schrecken darf, dafür haben wir schon genug Beispiele. Es soll also versucht werden auf Grund der gemachten Annahmen auch die übrigen Verbindungen durchzusprechen, über die de Vries berichtet, und zwar in der Reihenfolge, wie sie de Vries gewählt hat (1913, S. 221 u. ff.).

O. nanella × *nanovelutina* (S. 221) gibt nur breitblättrige Zwerge. Erwartung: *gaudens* · *nanovelans* = *nanella*; *nanovelans* · *nanovelans* schlägt natürlich fehl ¹⁾.

O. Lamareckiana × *nanovelutina* (S. 221) gibt 95% breitblättrige Zwerge und 5% hohe Exemplare. Erwartung: *gaudens* · *nanovelans* = *nanella*. Die hohen Exemplare könnten aus mutierten Keimzellen stammen, denen gegenüber der Zwergcharakter rezessiv ist. Die Theorie der labilen Pangene von de Vries verlangt hohe Individuen, aber in größerer Zahl.

O. nanovelutina × *Lamareckiana* (S. 221) gibt 8% breitblättrige Zwerge, 60% hohe *velutina*, 32% hohe *laeta*. Erwartung: *nanovelans* · *gaudens* = *nanella*; *nanorigens* · *gaudens* = *laeta*, wohl zwergig; *nanorigens* · *velans* = hohe *velutina* (wahrscheinlich spaltend). Daß die *laeta* hohe Statur hat, ist nicht zu verstehen.

O. muricata × *nanovelutina* (S. 221) gibt hohe *velutina*. Erwartung: *rigens* · *nanovelans* = spaltende hohe *velutina*. In F_2 tatsächlich 45% *velutina* und 55% Zwerge.

O. (muricata × *nanella*) *laeta* × *nanella* (S. 222) gibt etwa 50% Zwerge vom *laeta*-Typus, die hohen Nachkommen sind teils *laeta*, teils *velutina*. Erwartung: *rigens* ·

die bei trübem Wetter gebildeten Früchte weniger Zwerge hervorbringen als die bei sonniger Witterung entstandenen (de Vries 1915 c, S. 465), so heißt das wohl, daß bei trübem Wetter verhältnismäßig weniger *nanovelans*-Schläuche die Befruchtung vollziehen.

¹⁾ Die ausfallenden Kombinationen werden im folgenden nicht aufgeführt werden.

gaudens = hohe *laeta*; *rigens* · *nanovelans* = hohe, spaltende *velutina*; *gaudens* · *nanovelans* = *nanella*. Wir glauben also, daß die Zwerge reine *nanella* waren, nicht *laeta*; es ist hier daran zu erinnern, daß de Vries auch bei anderen Kreuzungen die auftretende *Lamarckiana* als *laeta* anspricht (vergl. oben S. 212, 214).

O. (muricata × *nanella*) *laeta* × *nanovelutina* (S. 222) gibt etwa 50 % Zwerge vom *laeta*-Typus und 50 % hohe, spaltende *velutina*. Erwartung: *rigens* · *nanovelans* = hohe, spaltende *velutina*; *gaudens* · *nanovelans* = *nanella*. Die „*laeta*“-Zwerge dürften auch hier *nanella* gewesen sein. Daß „eine Assoziation der Zwergmerkmale mit denen der *laeta*“ vorliegt, „wie solche öfter vorkommt“, glaube ich nicht.

O. (muricata × *nanella*) *laeta* × *Lamarckiana* (S. 222) gibt 58 % hohe *laeta* und 42 % hohe *velutina*. Erwartung: *rigens* · *gaudens* = *laeta*; *rigens* · *velans* = *velutina*; *gaudens* · *velans* = *Lamarckiana*. De Vries dürfte die *Lamarckiana* mit der *laeta* zusammengefaßt haben, wie bei der entsprechenden Kreuzung *O. (biennis* × *Lamarckiana*) *laeta* × *Lamarckiana* (vergl. oben S. 212).

O. (muricata × *nanella*) *laeta* × (*muricata* × *Lamarckiana*) *velutina* (S. 222) gibt 57 % hohe *laeta* und 43 % hohe *velutina*. Erwartung: *rigens* · *velans* = *velutina*; *gaudens* · *velans* = *Lamarckiana*. Die *Lamarckiana* hat de Vries wieder als *laeta* angesprochen.

O. nanovelutina × *O. (muricata* × *nanella*) *laeta* (S. 222) gibt 100 % Zwerge. Erwartung: *nanovelans* · *gaudens* = *nanella*; *nanorigens* · *gaudens* = zwerigige *laeta*. Nach dem Ergebnis der Kreuzung *nanovelutina* × *Lamarckiana* müßte eine hohe *laeta* auftreten. De Vries selber erwartet nach seiner Theorie der labilen Pangene eine hohe Form, für deren Ausbleiben er keine recht plausible Erklärung hat (S. 222/23).

O. nanella × *O. (muricata* × *nanella*) *laeta* (S. 222) gibt wieder nur Zwerge. Erwartung: *nanovelans* · *gaudens* = *nanella*. De Vries erwartet nach seiner Theorie auch hier Spaltung in hohe *laeta* und Zwerge. Nach unserer Hypothese kann hohe *laeta* nicht auftreten, weil *gaudens* · *gaudens* fehlschlagen muß.

O. nanella × *O. (muricata* × *Lamarckiana*) *laeta* (S. 223) gibt wieder nur Zwerge. Die Übereinstimmung mit dem Ergebnis der vorher aufgeführten Kreuzung ist nach unserer Annahme selbstverständlich, weil die *laeta* aus der *nanella* mit der aus der *Lamarckiana* identisch ist.

O. nanella × *O. (biennis* × *Lamarckiana*) *laeta* (S. 223) gibt einmal nur Zwerge, ein andresmal 3 % hohe Individuen. De Vries sieht hierin natürlich eine Bestätigung seiner Theorie. Ich möchte die Wirkung von etwas abgeänderten *gaudens*-Pollenzellen annehmen, wie es in der ähnlichen Kreuzung *O. Lamarckiana* × *nanovelutina* Eizellen waren. In beiden Fällen sind die abweichenden Individuen aus der Verbindung von *nanovelans* mit *gaudens* hervorgegangen. Daß die Dominanzverhältnisse des Zwergcharakters, verschiedenen Komplexen gegenüber verschieden sind, wissen wir ja. Und über das Verhalten eines mit *gaudens* nahe verwandten Komplexes werden wir bei Betrachtung der *O. rubrinervis* uns unterrichten.

O. nanovelutina × *O. (muricata* × *nanella*) *velutina* (S. 223) gibt lauter Zwerge. Erwartung: *nanorigens* · *nanovelans* = *nanovelutina*; *nanorigens* · *velans* = hohe, spaltende? *velutina*. Von dem Aktivwerden dieser *velans*-Keimzellen haben wir auch sonst keine Kenntnis.

O. nanella × *O. (muricata* × *nanella*) *velutina* (S. 223) gibt nur Zwerge. Erwartung: *gaudens* · *nanovelans* = *nanella*; *gaudens* · *velans* = *Lamarckiana*. Wieder finden wir kein Aktivwerden des abgespaltenen *velans*-Komplexes.

O. Lamarckiana $\times$ *O. (muricata* $\times$ *nanella)* *velutina* (S. 223) gibt 95 % Zwerge. Erwartung: *gaudens* $\cdot$ *nanovelans* = *nanella*; *gaudens* $\cdot$ *velans* = *Lamarckiana*. Hier könnten die *velans*-Pollenzellen der *velutina* einmal aktiv aufgetreten sein. Wahrscheinlicher ist aber, daß die 5 % hoher Individuen aus veränderten *gaudens*-Eizellen und *nanovelans*-Pollen entstanden sind, wie in der Kreuzung *Lamarckiana* $\times$ *nanovelutina*.

O. (muricata $\times$ *nanella)* *laeta* $\times$ *O. (muricata* $\times$ *nanella)* *velutina* (S. 223) gibt 50 % Zwerge. Erwartung im günstigsten Fall: *gaudens* $\cdot$ *nanovelans* = *nanella*; *gaudens* $\cdot$ *velans* = *Lamarckiana*; *rigens* $\cdot$ *nanovelans* = hohe, spaltende *velutina*; *rigens* $\cdot$ *velans* = hohe, konstante *velutina*.

O. (muricata $\times$ *nanella)* *velutina* $\times$ *nanovelutina* (S. 224) gibt 59 % Zwerge. Erwartung: *rigens* $\cdot$ *nanovelans* = hohe, spaltende *velutina*; *nanorigens* $\cdot$ *nanovelans* = *nanovelutina*.

O. (muricata $\times$ *nanella)* *velutina* $\times$ *nanella* (S. 224) gibt 57 % Zwerge. Erwartung: *rigens* $\cdot$ *nanovelans* = hohe, spaltende *velutina*; *nanorigens* $\cdot$ *nanovelans* = *nanovelutina*; *rigens* $\cdot$ *gaudens* = hohe *laeta*; *nanorigens* $\cdot$ *gaudens* = hohe? *laeta*; *nanovelans* $\cdot$ *gaudens* = *nanella*; *velans* $\cdot$ *gaudens* = *Lamarckiana*. De Vries gibt über den Typus der Zwerge und der hohen Individuen nichts an.

O. (muricata $\times$ *nanella)* *velutina* $\times$ *Lamarckiana* (S. 225) gibt 11 bzw. 51 % „*laeta*“-Zwerge, 19 bzw. 30 % hohe *laeta*, 70 bzw. 19 % hohe *velutina*. Erwartung: *nanorigens* $\cdot$ *gaudens* = hohe? *laeta*; *rigens* $\cdot$ *gaudens* = hohe *laeta*; *nanorigens* $\cdot$ *velans* = hohe *velutina* (vergl. die Kreuzung *O. nanovelutina* $\times$ *Lamarckiana*, oben S. 261); *nanovelans* $\cdot$ *gaudens* = *nanella*; *velans* $\cdot$ *gaudens* = *Lamarckiana*. Die „*laeta*“-Zwerge dürften in Wirklichkeit wieder *nanella* gewesen sein; zwergige *laeta* sollte nach dem Ergebnis der leichter zu übersehenden Kreuzung *nanovelutina* $\times$ *Lamarckiana* nicht vorkommen. Das Auftreten von *Lamarckiana* in größerer Zahl würde das Aktivwerden des abgespaltenen *velans*-Komplexes in der spaltenden *velutina* sicher stellen. — Daß keine *velutina*-Zwerge auftreten, deutet nach de Vries wieder „auf eine Assoziation der Zwergeigenschaften mit der *laeta*“ hin. Ich halte das nicht für wahrscheinlich.

O. (muricata $\times$ *nanella)* *velutina* $\times$ *O. (muricata* $\times$ *nanella)* *laeta* (S. 225) gibt 53 % „*laeta*“-Zwerge und 47 % hohe *laeta*, keine *velutina*. Erwartung: *rigens* $\cdot$ *gaudens* = hohe *laeta*; *nanovelans* $\cdot$ *gaudens* = *nanella*; *velans* $\cdot$ *gaudens* = *Lamarckiana* ist wie immer fraglich, desgleichen *nanorigens* $\cdot$ *gaudens* = hohe? *laeta* nach den Erfahrungen der Kreuzung *nanovelutina* $\times$ *(muricata* $\times$ *nanella)* *laeta*.

O. (muricata $\times$ *nanella)* *velutina* $\times$ *O. (muricata* $\times$ *Lamarckiana)* *laeta* gibt 31 % Zwerge und 69 % hohe *laeta*. Die Erwartung ist dieselbe wie vorher, weil die *laeta* aus *Lamarckiana* mit der aus *nanella* identisch ist.

De Vries gibt (S. 225) noch eine Zusammenstellung der Tatsachen, aus denen ersichtlich ist, daß die *laetae* aus *Lamarckiana* und *nanella* sich gleich verhalten, während die *velutinae* verschieden konstituierten Pollen besitzen. Die Deutung, daß die *nanella* gegenüber der *Lamarckiana* überhaupt nur im *velans*-Komplex verändert ist, erklärt die Tatsachen wohl auf die einfachste Weise.

O. Hookeri $\times$ *nanella* gibt in der ersten Generation hohe *laeta* und hohe *velutina* (S. 227). Die *laeta* spaltet „*velutina*“ ab, worüber die früheren Ausführungen zu vergleichen sind (oben S. 254). Die *velutina* spaltet in Zwerge vom *Hookeri*-Typus, in weiter spaltende *velutina* und in konstante *velutina*. Am meisten interessiert uns hier die letztgenannte Bastardform, weil wir diesen Typus bisher nur postuliert, aber unter

den Protokollen von de Vries nicht mit Sicherheit gefunden haben. Die spaltende *velutina* der ersten und der folgenden Generationen ist *Hookeri*·*nanovelans*, wobei der Zwergcharakter zunächst wieder rezessiv ist, die Zwerge sind *nano-Hookeri*·*nanovelans* die konstante hohe *velutina* ist wahrscheinlich *Hookeri*·*velans*. Bei der Ähnlichkeit zwischen *Hookeri* und *velutina* ist allerdings Vorsicht in der Deutung geboten, doch erwähnt de Vries nirgends etwas von Abspaltung der *Hookeri* aus *velutina*. — Die reziproke Kreuzung *O. nanella* $\times$ *Hookeri* liefert natürlich das gleiche Ergebnis, weil beide Arten isogam sind. Mit den komplizierteren Kreuzungen wollen wir uns hier nicht abgeben, weil sie im groben wohl ebenso leicht zu deuten sind wie die Kreuzungen der *O. muricata*.

O. biennis ♀ verhält sich in den Kreuzungen mit *O. nanella* zur Hauptsache ebenso wie *O. muricata* ♀. Die Zwillinge *laeta* und *velutina* aus *O. biennis* $\times$ *nanella* sind beide hoch, die *laeta* bleibt so, die *velutina* spaltet dauernd zwergige *velutina*, also *nanovelutina* ab. Der Zwergcharakter von *nanovelans* ist also dem Komplex *albicans* gegenüber wieder rezessiv, die Zwerge müssen *nanoalbicans*·*nanovelans* sein. — Die reziproke Kreuzung *O. nanella* $\times$ *biennis* gibt fast lauter Zwerge in der ersten Generation, nur bei großer Individuenzahl sind wenige hohe Exemplare zu finden (S. 241). Sämtliche Pflanzen, die zwergigen wie die hohen, haben den Typus von *fallax*. Die Zwerge sind also *nanovelans*·*rubens* = *nanofallax* und zeigen in dem Dominieren des Zwergmerkmals wiederum die Ähnlichkeit zwischen dem *rubens*- und dem *gaudens*-Komplex. Die hohen *fallax*-Pflanzen dürften aus veränderten *rubens*-Keimzellen hervorgegangen sein. Warum die Zwerge aus *O. nanella* $\times$ *biennis* mitunter zwei Typen darstellen, einen gesunden *semialta* und einen krüppelhaften *debilis* (S. 242), weiß ich nicht zu erklären.

O. (muricata $\times$ *nanella*) *velutina* $\times$ *biennis* (S. 241) gibt 75% Zwerge und 25% hohe Pflanzen, alle vom *fallax*-Typus. Hier haben wir endlich einmal eine Bestätigung für das Auftreten des *velans*-Komplexes aus der Verbindung *rigens*·*nanovelans*, wenn die hohe „*fallax*“ wirklich *velans*·*rubens* und nicht *rigens*·*rubens* ist. Erwartet werden ja: *rigens*·*rubens* = *O. (muricata* $\times$ *biennis*), *nanorigens*·*rubens* (zwergig), *velans*·*rubens* = *fallax*, *nanovelans*·*rubens* = *nanofallax*. — *O. nanofallax* $\times$ *biennis* gibt natürlich nur Zwerge und zwar *nanofallax* (S. 244). Desgleichen *nanofallax* $\times$ *nanella*, doch müssen die Zwerge hier *nanella* sein, nicht *nanofallax*, weil sie als *nanovelans*·*gaudens* entstehen; der *rubens*-Komplex ist bei der de Vries'schen *O. biennis* streng männlich, er kann in den Eizellen der *nanofallax* nicht auftreten. De Vries berichtet auch, daß die Merkmale der *biennis* hier ausgeschaltet werden.

O. biennis-Chicago $\times$ *nanella* gibt hohe konstante *densa* und hohe *laxa*, die Zwerge abspaltet (S. 235). Die *laxa* gibt sich durch ihre Verbindung mit dem Zwergmerkmal wieder als *velans*-Kombination zu erkennen. Ebenso verhalten sich *densa* und *laxa* aus *O. cruciata* $\times$ *nanella* (S. 236).

Für eine Bastardform, nämlich die *O. (muricata* $\times$ *nanella*) *velutina*, nimmt de Vries selber an, „daß die Erbschaften der beiden elterlichen Arten (hohe Statur der *muricata* und Zwergstatur der *nanella*) in dem Bastarde nebeneinander liegen, etwa so, wie es bei den Mendelschen Hybriden der Fall ist“; er glaubt nicht, daß „die Spaltungsfähigkeit des weiblichen Sexualtypus der *velutina* auf dem labilen Zustande der Pangene beruht“. Man sieht aber, daß die Kreuzungsergebnisse sich auch sonst zum großen Teil nach Mendelschem

Schema voraussagen lassen, wenn auch gewisse Einzelheiten, so besonders der Charakter der Verbindung *nanorigens* · *gaudens* und das Auftreten des *velans*-Komplexes in den Keimzellen von *O. (muricata* × *nanella)* *velutina* F₁ — vor allem wäre das Vorkommen von *velans* im Pollen interessant, weil es wieder einen Faktorenaustausch zwischen dem aktiven (*nanovelans*) und dem inaktiven (*rigens*) Komplex bestätigen würde, vergl. oben S. 247 —, noch recht unklar sind. Für eine genauere Charakterisierung der in den Kreuzungen auftretenden „Zwerge“, der „hohen“ und der „*laeta*“-Formen ist jedenfalls ein Schlüssel gegeben, dessen Handhabung Erfolg verspricht. Die Angabe z. B. von de Vries, daß das Zwergmerkmal, trotzdem es im allgemeinen nur den *velutina*-Formen zukommt, in vereinzelt Fällen umgekehrt an den *laeta*-Typus geknüpft sei, läßt sich mit der überwiegenden Mehrzahl der Erscheinungen nicht vereinbaren, und die Erfahrung, daß de Vries anderswo zweifellos das Auftreten von *laeta* zu Unrecht annimmt, läßt es erlaubt erscheinen, die von ihm mitgeteilten Ausnahmen auf eine Irrung in der Deutung der Formen zurückzuführen.

De Vries hat für das Auftreten der Mutante *nanella* die zunächst plausible Annahme gemacht, daß sie im Zwergcharakter homozygotisch sei — oder, wie er es ausdrückt, daß sie im Sturfaktor inaktiv sei —, und Heribert-Nilsson z. B. schließt sich dieser Deutung an. Wir können die beobachteten Erscheinungen auch in diesem Sinn erklären, auf Grund der Annahme, daß *gaudens* den Zwergfaktor immer besitze, und daß niedere Statur gegen hohe Statur immer rezessiv sei, auffällig wäre dann freilich, daß gerade die *laeta*-Formen immer so hochwüchsig sind. Dann entsteht die Mutation in *nanella*, sobald eine ebenfalls mit dem Zwergfaktor ausgestattete *velans*-Keimzelle mit *gaudens* zusammentrifft. Diese Zurechtlegung hätte den Vorzug, daß sie das Auftreten der *nanella*-Mutanten einigermaßen verständlich machen würde. Der *nano*-Faktor, vielleicht das Fehlen eines Sturfaktors, wäre verhältnismäßig fest an *gaudens* gekoppelt, ginge aber doch gelegentlich auf *velans* über. Nach den im Austausch veränderten *gaudens*-Keimzellen müßte dann gesucht werden; sie müßten mit *nanovelans*-Keimzellen hohe Individuen geben, wie solche z. B. in den Kreuzungen *Lamarckiana* × *nanovelutina* und *nanella* × (*biennis* × *Lamarckiana*) *laeta* wirklich gefunden worden sind. Wäre *nanella* im Sturfaktor heterozygotisch, wie es oben angenommen worden ist, dann sollte sie eigentlich mitunter hochwüchsige Mutanten abspalten, und davon ist bis jetzt nichts bekannt.

bb) *O. biennis-nanella*.

Neuerdings hat de Vries (1915 a, S. 185 ff.) auch über Kreuzungen der aus *O. biennis* hervorgegangenen *nanella*-Mutante mit der normalen *biennis* und mit *Lamarckiana* eine kurze Mitteilung gemacht. Wenn wir dem *biennis*-Zwerg die denkbar größte Ähnlichkeit mit dem *Lamarckiana*-Zwerg versuchsweise zusprechen wollen, so muß er die Struktur *nano-albicans* · *rubens* haben. Die Komplexe *rubens* und *gaudens* sind ja nahe verwandt, und wir können uns einmal vorstellen, daß der Zwergcharakter bei *biennis* mit dem bei *Lamarckiana* identisch sei und nicht auf den *rubens*-Komplex überzugehen vermöge, so wenig wie auf *gaudens*. Im Pollen muß die *biennis-nanella* sich dann so verhalten wie die normale *biennis*, der Zwergcharakter ihrer Eizellen dagegen muß dominieren über die im Pollen übermittelte hohe Statur der Stammform. Tatsächlich gibt die Kreuzung *biennis-nanella* × *biennis* lauter Zwerge (S. 185), die Kreuzungen *biennis* × *biennis-nanella* und *Lamarckiana* × *biennis-nanella* lauter hohe Pflanzen, im ersten Fall typische *biennis*, im zweiten *fallax* (S. 186).

Wie in *gaudens*, so können wir auch in *rubens* einen rezessiven, fest gebundenen, selten auf *albicans* überspringenden Zwergfaktor annehmen. Die Verbindung *gaudens* · *rubens* müßte die sichere Entscheidung bringen, denn sie müßte Zwerge liefern. Leider ist die Kombination nicht lebensfähig.

cc) *O. Lamarckiana-gigas-nanella*.

Die bisher behandelten Zwergformen sind zum Teil vielleicht heterozygotisch im Zwergfaktor mit Dominanz des Zwergmerkmals (*Lamarckiana-nanella* = *nanovelans* · *gaudens*, *biennis-nanella* = *nano-albicans* · *rubens*, [*nanella* × *biennis*] *nanofallax* = *nanovelans* · *rubens*), teils sind sie sicher homozygotisch im Zwergfaktor mit Rezessivität des Zwergmerkmals gegenüber hoher Statur (alle *nanovelutinae*, die aus *biennis* = *nano-albicans* · *nanovelans*, die aus *muricata* = *nanorigens* · *nanovelans*, die aus *Hookeri* = *nano-Hookeri* · *nanovelans*, desgleichen die Zwerge aus der *laxa* von *biennis-Chicago* und von *cruciata*). An diesen zweiten, sicheren Typus schließen sich nun die Zwerge an, die aus der Mutante *gigas* hervorgegangen sind und die de Vries als *gigas-nanella* beschreibt (1915 d). Wird die hohe Form der *gigas* mit dem Zwerg gekreuzt, so entstehen zur Hauptsache hohe Individuen, die bei Selbstbefruchtung in $\frac{1}{4}$ hohe Zwerge, $\frac{1}{4}$ hohe konstante Individuen und $\frac{1}{2}$ hohe spaltende

Individuen spalten. Das Mendelsche Verhalten dieses Zwergfaktors liegt klar zutage, was de Vries auch nicht in Zweifel zieht. Hohe Statur dominiert hier über Zwergwuchs, der Zwergwuchs tritt nur in die Erscheinung bei homozygotischer Verwirklichung des Zwergfaktors. Diese ist nach unserer früheren Annahme (S. 257) möglich, weil zwei *velans*-Komplexe zur Verfügung stehen. Der Zwerg dürfte die Formel (*gaudens* + *nanovelans*) · (*gaudens* + *nanovelans*) haben, die auch als Mutante auftretende spaltende Form die Formel (*gaudens* + *velans*) · (*gaudens* + *nanovelans*).

e) *O. Lamarckiana-rubrinervis*.

Die Kreuzung *O. biennis* × *rubrinervis* liefert aus dem *albicans*-Komplex der *biennis* nicht *laeta* und *velutina*, sondern zwei *velutina*-Typen, die eigentliche *velutina* und die *subvelutina*. Die *rubrinervis* unterscheidet sich also von der *Lamarckiana* dadurch, daß der *gaudens*-Komplex durch einen *velans*-ähnlichen Komplex *subvelans* ersetzt ist. Aus der Kreuzung *O. (rubrinervis* × *biennis*) gehen ebenfalls zwei sehr ähnliche Zwillingstypen hervor, die *fallax* als *velans* · *rubens*, die *subfallax* als *subvelans* · *rubens*. Während also die aus *O. Lamarckiana* × *biennis* zu gewinnende Verbindung *gaudens* · *rubens* nicht lebensfähig ist, liefert der für *gaudens* eintretende *subvelans*-Komplex mit *rubens* eine gesunde kräftige Bastardform. Dem entspricht die Erfahrung, daß die Kreuzung *O. rubrinervis* × *biennis* fast lauter gesunde Samen ergibt, nämlich 94—95 %, während *O. rubrinervis* bei Selbstbestäubung 65—73 % gesunder Samen erzeugt. Warum hier die keimhaltigen Samen immer beträchtlich mehr als 50 % ausmachen, ist ebenso unklar¹⁾, wie das regelmäßige Vorkommen von weniger als 50 % gesunder Samen bei *O. Lamarckiana*. Die *fallax* und die *subfallax* entstehen natürlich auch in der Kreuzung *O. biennis* × *rubrinervis* aus den *rubens*-Eizellen der *biennis*, neben dem anderen Paar *velutina* und *subvelutina*. Der *subvelans*-Komplex ist von *velans* weit genug verschieden, daß die zygotische Kombination beider Komplexe lebensfähig ist. Er ist aber auch weit genug von *gaudens* verschieden, um mit dem *gaudens*-verwandten *rubens*-Komplex sich in der Zygote zu vertragen. Die Vermutung liegt

¹⁾ De Vries hat neulich (1917) eine *rubrinervis*-Form studiert, die eine „Vollmutante“, d. h. homozygotische Form *deserens* abspaltet; hier ist der hohe Keimgehalt verständlich. Bei meinem Material sind mir abweichende Individuen nicht aufgefallen. Jedenfalls sind unter dem Namen *rubrinervis* bis jetzt allerhand durch Sprödigkeit ausgezeichnete Biotypen zusammengefaßt worden.

also nahe, daß *subvelans* einem Faktorenaustausch zwischen *velans* und *gaudens* die Entstehung verdankt.

Wird *rubrinervis* ♀ mit *Lamarckiana* ♂ gekreuzt (nach de Vries ist das Resultat der reziproken Kreuzung das gleiche), so entsteht *Lamarckiana* neben der *blanda* (Honing 1911, S. 240) oder *subrobusta* (de Vries), die eine Mittelform zwischen *rubrinervis* und *Lamarckiana* darstellt. Die *Lamarckiana* kann hier nur als *velans* ♀ · *gaudens* ♂ entstehen. Die *blanda* dürfte die Kombination *subvelans* · *velans*, nicht *subvelans* · *gaudens* darstellen, denn sie ähnelt der *rubrinervis* beträchtlich mehr als der *Lamarckiana* und auch als der *subfallax*, die als *subvelans* · *rubens* Ähnlichkeit mit *subvelans* · *gaudens* haben müßte. Der *subvelans*-Komplex verträgt sich also nicht mit *gaudens*, vielleicht weil er dem *gaudens*-Komplex noch zu ähnlich ist. Wie oben ausgesprochen (S. 193), finde ich allerdings im Habitus der *subvelutina* mehr Annäherung an *velutina* als an *laeta*. Wenn die Entstehung der *blanda* richtig gedeutet ist, müssen wir an der Formel für *rubrinervis* noch eine Korrektur anbringen, wir müssen annehmen, daß auch der zunächst *velans* genannte Komplex leicht verändert ist; er wäre etwa *paenevelans* zu nennen. Die Formel der *rubrinervis* wäre also *paenevelans* ♀ ♂ · *subvelans* ♀ ♂, und die Bastarde zwischen *Lamarckiana* und *rubrinervis* wären *subvelans* · *velans* = *blanda* und *paenevelans* · *gaudens* = „*Lamarckiana*“. Diese letztere Form dürfte mit der ursprünglichen *Lamarckiana* nicht identisch sein und müßte bei Kreuzung mit *rubrinervis* gleich *rubrinervis* geben statt *blanda*; nach de Vries (1913, S. 194) spaltet die *blanda* erst bei Selbstbestäubung *rubrinervis* ab. Auch die *velutina* aus *biennis* × *rubrinervis* dürfte dann mit der aus *biennis* × *Lamarckiana* nicht ganz identisch sein, sie müßte eine *paenevelutina* sein, desgleichen die *fallax* eine *paenefallax*. Die Aufklärung des jetzt noch fraglichen Punktes ist jedenfalls durch ein paar geeignete Kreuzungen leicht zu gewinnen.

Bei Honing habe ich aber nachträglich schon eine Bestätigung für die aufgestellte Forderung gefunden. Die aus der Kreuzung *Lamarckiana* × *rubrinervis* gewonnene *Lamarckiana* hat vielleicht ein anderes Verhältnis zwischen Blattlänge und -breite als die ursprüngliche *Lamarckiana*; der Punkt müßte allerdings wegen der verschiedenen für *Lamarckiana* gewonnenen Werte (Tabelle XIII, S. 254) noch genauer geprüft werden. Klarer scheint die Sache bei der *velutina* zu liegen. Die Bruchstärke des Holzes von Seitenzweigen der *velutina* aus *biennis* × *Lamarckiana* ist im Mittel 1,67 kg für 1 mm², bei der *velutina* aus

biennis $\times$ *rubrinervis* dagegen 1,34 kg (Tabelle VIII, S. 245); für *rubrinervis* selber, bei der ja die außerordentliche Brüchigkeit aller Organe zu den auffälligsten Eigentümlichkeiten zählt, ist der Wert zu 0,25 kg gefunden worden.

Die *fallax* aus *rubrinervis* und *biennis* verhält sich bei Selbstbestäubung und bei Kreuzung mit *biennis* ♀ wie die *fallax* aus *Lamarckiana*. Ganz entsprechend ist auch das Verhalten der *subfallax* in der Verbindung mit *biennis* ♀; es entsteht *biennis* = *albicans* · *rubens*, *subvelutina* = *albicans* · *subvelans*, *subfallax* = *rubens* · *subvelans*; dazu noch eine ungetupfte *laeta*-artige Form, vielleicht weißnervige *biennis* = *albicans* · *r-rubens* (vergl. S. 245). Bei Selbstbestäubung spaltet die *subfallax* aber *rubrinervis* ab, als die einzige unter den von mir in F₂ beobachteten Bastardformen, die auffällige Spaltung nach den wesentlichsten Artcharakteren aufweist, und zwar ziemlich rein den einen Elterntypus wiederherstellt. Dementsprechend ist der Prozentsatz der keimhaltigen Samen bei der *subfallax* auch recht hoch, 61—69%, gegenüber 20—27% bei der *fallax*. Auch de Vries berichtet von verschiedenen „*laeta*“-Formen aus der *rubrinervis*, also zweifellosen *subvelans*-Kombinationen, daß sie *rubrinervis* abspalten (1913, S. 195 ff.), während die zugehörige *velutina* jeweils konstant bleibt, wie in meiner Kultur die *fallax*; Honing findet Spaltung bei *O. (biennis* $\times$ *rubrinervis*) „*laeta*“ (S. 234, 235), die ungefähr das gleiche ist, wie unsere *subvelutina*. Ganz identisch mit der ursprünglichen *rubrinervis* ist der abgespaltene Typus äußerlich nicht, auch in den Versuchen von de Vries nicht; er hat bei mir viel weniger verzweigte Stengel, kleinere Blüten und schwach pigmentierte Kelche. Eine identische Wiederherstellung der *rubrinervis* etwa aus *subfallax* kann auch von vornherein nicht erwartet werden, weil dem Bastard der *paenevelans*-Komplex fehlt. Vielmehr muß das Wiederauftreten der „*rubrinervis*“ darauf beruhen, daß durch Faktorenaustausch zwischen dem *rubens*- und dem *subvelans*-Komplex ein *paenevelans*-ähnlicher Komplex gebildet wird, der mit *subvelans* (oder mit einem ebenfalls neu kombinierten Komplex; oder gar in homozygotischer Kombination?) einen der Mutterart *rubrinervis* ähnlichen Phänotypus konstruiert.

Befremdend ist nach den eben erörterten Erfahrungen der Befund von de Vries, daß die beiden aus der Kreuzung *O. biennis*-Chicago $\times$ *rubrinervis* gewonnenen Bastarde *densa* (soviel wie *laeta* bzw. *subfallax*) und *laxa* (soviel wie *velutina* bzw. *fallax*) spröde *rubrinervis* abspalten (1913, S. 202 ff.). Mit den bisher beschriebenen Erscheinungen dürfte nur die Spaltung der *densa* vergleichbar sein, die der *laxa* da-

gegen hat wohl mehr zu tun mit der hier sonst beobachteten Abspaltung von *atra* (1913 S. 151). Über alle diese Spaltungsvorgänge werden eingehendere Vorstellungen erst dann entwickelt werden können, wenn das züchterische Verhalten der miteinander kaum identischen abgespaltenen „*rubrinervis*“-Formen bekannt ist; vorläufig wissen wir durch de Vries nur, daß sie bei Selbstbefruchtung konstant sind. Es wird sich empfehlen, diese spröden Formen, oder vielleicht sogar die ganze *rubrinervis*-Gruppe, die ja in den jetzt gezüchteten Biotypen zum kleinsten Teil rotnervig ist, mit einem neuen Namen, etwa *fragilis*, zu belegen.

Schon Honing („Doppelnatur“, z. B. S. 227, S. 275) hat ausgesprochen, daß zwischen der Mutante *rubrinervis* und den *velutina*-Bastarden der *Lamarckiana* unverkennbare Ähnlichkeit besteht. Tatsächlich erscheint die *rubrinervis* wie eine potenzierte, in den eigentlichen *velutina*-Charakteren: geringe Breite der Blätter, Lage und Rinnenform der Brakteen, Größe und Dicke der Früchte, Rotfärbung der Kelche und Früchte, Tiefe der Kronenfarbe, Brüchigkeit der Stengel, sozusagen homozygotisch gewordene *velutina*. Dieser aus dem Habitus gewonnene Eindruck hat durch die Bastardanalyse volle Bestätigung gefunden. Auch ein Punkt, der für Honing noch unverständlich war, ist jetzt aufgeklärt. Er berichtet (S. 294), daß nach seinen Bestimmungen der Bruchstärke der Stengel „die *laeta* aus *biennis* $\times$ *Lamarckiana* stärker ist als die zugehörige *velutina*“ — ich möchte dazu bemerken, daß die größere Zähigkeit der *laeta* beim Säubern der zu stark verzweigten Pflanzen gegenüber der Brüchigkeit der *velutina* ohne weiteres auffällt —, daß aber „die *laeta* aus *biennis* $\times$ *rubrinervis* schwächer ist als die *velutina*“. Nun haben wir gefunden, daß diese „*laeta*“ aus der *rubrinervis*, unsere *subvelutina*, gerade den für *rubrinervis* besonders charakteristischen Komplex *subvelans* enthält und infolgedessen mitunter (bei Honing, S. 239, nicht bei de Vries 1913, S. 201) wie die *subfallax* befähigt ist, vollkommen spröde *rubrinervis* abzuspalten. Es hat also nichts Erstaunliches mehr, daß sie spröder ist als die zugehörige eigentliche *velutina* oder *paenevelutina*.

Von den Kreuzungen zwischen *O. rubrinervis* und *nanella* soll nur hervorgehoben werden, daß die erste Bastardgeneration — die Verbindung gibt nach beiden Richtungen dasselbe Resultat — aus *Lamarckiana* und hoher *blanda* („*subrobusta*“) besteht, von denen die *Lamarckiana* konstant bleibt, die *blanda* in konstante *rubrinervis*, konstante *rubrinervis*-Zwerge und weiter spaltende *blanda* spaltet (de Vries 1913, S. 215). Das Abspalten der Zwerge aus der *blanda* beweist, daß die *blanda* tat-

sächlich, wie wir oben (S. 268) angenommen haben, die Verbindung des *subvelans*-Komplexes der *rubrinervis* mit *velans*, nicht mit *gaudens* ist; im jetzt vorliegenden Fall ist die *blanda* = *subvelans* · *nanovelans*. Was uns besonders interessiert, ist die Rezessivität des Zwergmerkmals gegenüber dem *subvelans*-Komplex. Dieser stimmt also in seinem Verhalten gegenüber dem Zwergfaktor nicht mehr mit dem *gaudens*-Komplex überein, sondern schließt sich an *rigens* (aus *muricata*) und *albicans* (aus *biennis*) an, auch insofern, als er selber oder ein von ihm erzeugter Komplex den Zwergfaktor aufzunehmen vermag. Die Zwerge müssen ja im Zwergfaktor homozygotisch sein, können also etwa als *nanovelans* · *nanosubvelans* entstehen. Die Diskussion der Spaltungserscheinungen in ihrer Gesamtheit ist nicht möglich, solange die Abspaltung von *rubrinervis* aus einfacher zu übersehenden Kreuzungen, z. B. aus *O. (rubrinervis* × *biennis*) *subfallax* und aus *O. (rubrinervis* × *Lamarckiana*) *blanda*, nicht vollkommen aufgeklärt ist.

f) *O. Lamarckiana-oblonga*.

Aus der Mutante *oblonga* ist durch Kreuzungen mit den geeigneten Arten nur *velutina* zu erhalten, *laeta* bleibt immer aus. In den Kreuzungen von *O. biennis*, *muricata*, *Cockerelli*, *Hookeri* mit *oblonga* ♂ ist die *velutina* die einzige Bastardform; wird *oblonga* ♀ mit *biennis-Chicago*, *Cockerelli*, *Hookeri* gekreuzt, so findet sich neben der *velutina* auch „*oblonga*“ selbst; die letztgenannte Form kann natürlich mit dem Eltertypus nicht identisch sein. *O. oblonga* × *biennis* liefert nur *fallax*, *O. biennis-Chicago* × *oblonga* nur *laxa*. Nach diesen von de Vries (1913, S. 266, 267) mitgeteilten Befunden ist in den Keimzellen von *oblonga* fast nur der *velans*-Komplex aktiv; *gaudens* muß zum mindesten tief verändert sein, wenn überhaupt vorhanden. Dazu stimmt auch das Verhalten der Kreuzungen mit *nanella*, in denen nie Zwerge auftreten (abgesehen von dem S. 266, Anm. 3 erwähnten Fall), also der *nanovelans*-Komplex der *nanella* entweder gar keinen tauglichen Partner findet, oder zum mindesten nicht *gaudens*.

11. Die Zahlenverhältnisse zwischen den Keimzelltypen.

Es gehört zum Wesen der dauernd „komplex-heterozygotischen“ Formen, wie ich unsere Önotheren nennen möchte¹⁾, daß die Zahl der

¹⁾ In der vorläufigen Mitteilung (Berichte 1916) habe ich von Heterogamete gesprochen. Ich möchte aber doch aus verschiedenen Gründen davon absehen, den bisher für die Erscheinungen der Geschlechtsvererbung vorbehaltenen Terminus auf unseren Fall anzuwenden.

Haupttypen von Keimzellen nicht größer ist als zwei, daß die betreffenden Formen sich also wie Mendelsche Monohybriden verhalten. Innerhalb der Komplex-Heterozygotie kann dann noch typische Mendelsche Faktoren-Heterozygotie vorkommen, wie bei der rotnervigen *O. Lamarckiana*, bei Bastarden zwischen groß- und kleinblütigen Arten. Eine vollkommen strenge Komplexheterozygotie gibt es vielleicht überhaupt nicht, denn die bei den meisten Arten beobachteten „Mutationen“ weisen darauf hin, daß die Koppelung der in den Komplexen vereinigten Faktoren nicht absolut ist. Von den seltenen, „mutierten“ Keimzellen soll aber abgesehen werden, weil wir über ihre Häufigkeit noch zu wenig Erfahrungen haben.

Nach Analogie mit Mendelschen Verhältnissen möchten wir die beiden Keimzelltypen, die die beiden verschiedenen Komplexe repräsentieren, im selben Geschlecht in gleichen Zahlen erwarten. Die weißnervige *O. Lamarckiana* von Heribert-Nilsson scheint auch wirklich die *gaudens*- und die *velans*-Samenanlagen zu gleichen Teilen auszubilden; denn bei Bestäubung mit dem *rubens*-Pollen von *O. biennis* und mit dem *gaudens*-Pollen von *O. (biennis × Lamarckiana) laeta* sind gesunde und taube Samen gleich häufig. In anderen Fällen dagegen ist mit Sicherheit entschieden, daß die beiden in einem Geschlecht auftretenden Keimzelltypen in verschiedener Zahl vorhanden sind. Bei der de Vriesschen Rasse von *O. Lamarckiana* sind die *gaudens*-Eizellen spärlicher als die *velans*-Eizellen. Denn bei Bestäubung mit dem Pollen von *O. Hookeri* tritt die *laeta* in 11—41%, die *velutina* in 59—89% auf (de Vries 1913, S. 118); bei Kreuzung mit *O. Cockerelli* ♂ sind die Zahlen 7—15% bzw. 85—93% (S. 118), bei Kreuzung mit *O. biennis-Chicago* ♂ 3—29% bzw. 71—97% (S. 124). Ganz entsprechend machen bei Bestäubung mit *biennis*-Pollen die gesunden, *fallax* liefernden, also aus *velans*-Eizellen entstehenden Samen 79%, die tauben, aus *gaudens* gebildeten 21% aus (bei de Vries 1916 b, S. 266, 69—92% gesunde), und ebenso gibt die Kreuzung mit *O. (biennis × Lamarckiana) laeta* ♂, also die Belegung mit *gaudens*-Pollen, 73% gesunde Samen. — Bei *O. suaveolens* sind die *albicans*-Eizellen seltener als die *flavens*-Eizellen, denn in der Kreuzung *O. suaveolens × biennis* sind die gelben Keimlinge zu etwa $\frac{3}{4}$, die grünen zu etwa $\frac{1}{4}$ vertreten. Bei meiner Rasse der *O. biennis* sind die *rubens*-Eizellen viel seltener als die *albicans*-Eizellen, denn in der Kreuzung mit *O. Lamarckiana* ♂ steht die *fallax* hinter der *velutina* an Zahl meistens weit zurück. Noch seltener findet sich bei *O. biennis-Chicago* und *O. cruciata* der Pollenkomplex in den Embryo-

säcken in aktivem Zustand (vergl. S. 235). Der letzte Schritt ist dann in der strengen Heterogamie verwirklicht, bei der in den Samenanlagen überhaupt nur der eine der beiden Komplexe aktiv wird. Auf welchem Wege die Veränderung des in der Ontogenie wahrscheinlich im Anfang doch vorhandenen Verhältnisses 1 : 1 zustande kommt, muß noch untersucht werden.

Beim Pollen ist die Bestimmung des Zahlenverhältnisses für die Pollenkörner streng genommen gegenwärtig gar nicht möglich, nur das Verhältnis der wirklich zur Befruchtung gelangenden Pollenschläuche läßt sich ermitteln. Daß dieses bei *O. Lamarckiana* recht variabel ist, haben wir oben erörtert (S. 218). Den Fall, in dem im Pollen nur der eine Komplex aktiv wird, kennen wir wieder von den streng heterogamen Formen wie *O. muricata*, und bei den halb heterogamen wie *O. biennis* und *suaveolens*.

Das Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen muß bei heterozygotischen Formen nach Selbstbestäubung 1 : 1 sein, wenn auch nur in einem Geschlecht die beiden Keimzelltypen gleich zahlreich aktiv sind. Bei isogamem Verhalten der beiden Komplexe liegen die Dinge so, wie schon früher erörtert wurde (vergl. oben S. 151). Sind bei einer halb heterogamen Form die Eizellen zu 50% a und zu 50% b, und kommt im Pollen nur a in aktiver Form vor, so entstehen ebenfalls 50% lebensfähige Heterozygoten ab und 50% Homozygoten aa als taube Samen. Sind von den Samenanlagen 80% a und 20% b, im Pollen 50% a und 50% b, so entstehen: 40% aa, 40% ab, 10% ba und 10% bb, also wieder 50% Heterozygoten und 50% absterbende Homozygoten; von den letzteren stellen 40% den einen und 10% den anderen Typus dar, aber nur wenn die Hemmung der Samen auf verschiedenem Stadium erfolgt, lassen die beiden Typen sich unterscheiden. Sind die Eizellen a häufiger als die Eizellen b, und ist der Pollen einförmig b (Typus von *O. biennis*), so sind die keimhaltigen Samen ab häufiger als die tauben bb. Sind die Eizellen a häufiger als die Eizellen b und ist der Pollen einförmig a, so sind die keimhaltigen Samen ab seltener als die tauben aa (Typus von *O. suaveolens*). Herrscht bei Isogamie der Komplex a sowohl im Pollen wie in den Eizellen gegenüber b vor, so sind die gesunden Heterozygoten seltener als die kranken Homozygoten; angenommen, in *O. (biennis × Lamarckiana) fallax* seien die Eizellen wie die Pollenkörner zu 80% *velans* und zu 20% *rubens*, so entstehen 16% *velans · rubens*, 64% *velans · velans*, 16% *rubens · velans*, 4% *rubens · rubens*, also im ganzen 32% gesunde *fallax*-Samen

und 68 % taube Homozygotensamen. — Bei heterogamem Verhalten beider Komplexe, wie bei *O. muricata* und der de Vriesschen *O. biennis*, können sämtliche Samen gesund sein, weil Homozygoten gar nicht zur Bildung kommen.

Aus einem von 1:1 abweichenden Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen auf eine Zahl von Keimzelltypen zu schließen, die größer ist als zwei, ist nach dem Vorausgehenden nicht zulässig. Eine solche Abweichung kann allerdings durch das Hinzutreten von Faktorenheterozygotie zur Komplexheterozygotie hervorgerufen werden. So scheint die rotnervige *O. Lamarckiana*, in der der Rotnervenfaktor nicht homozygotisch verwirklicht werden kann, weniger gesunde Samen zu haben als die weißnervige (25—33 % gegen 30—49 %).

Bei experimentell erzeugten konstanten Bastardtypen macht ein sehr hoher Gehalt an gesunden Samen es wahrscheinlich, daß die Komplexe der betreffenden Form sich heterogam verhalten, Häufigkeit tauber Samen, daß die Komplexe isogam sind. Die sichere Entscheidung darüber, ob in einem Geschlecht mehr als ein Typus von Keimzellen aktiv ist, wird aber immer nur durch günstige Kreuzungen mit genotypisch gut bekannten Formen zu erbringen sein, d. h. durch Kreuzungen, in denen die bei Selbstbestäubung taube Samen ergebenden Keimzellen keimfähige Samen erzeugen.

Wir haben bis jetzt eine Erörterung der Tatsache unterlassen, daß auch *O. Lamarckiana*, trotzdem sie in beiden Geschlechtern zwei aktive Keimzelltypen erzeugt, auch noch zur Hälfte sterile Samenanlagen und Pollenkörner besitzt. Diese 50 % steriler Keimzellen können bei einer isogamen Form nicht das gleiche bedeuten wie bei den heterogamen Arten. Die Spaltung der Keimzellen muß bei *O. Lamarckiana* weiter gehen als bis zur Bildung von zwei Typen, wahrscheinlich treten vier gleich häufige Typen auf wie bei Dihybriden. Die eine Hälfte stellt schon im haploiden Zustand unverträgliche Anlagenkombinationen dar, die andere Hälfte kennen wir als *velans* und *gaudens*. Daß es aber auch so noch recht große Komplexe von Erbanlagen sein müssen, die bei der Aufspaltung im Zusammenhang bleiben, ist nicht zu bezweifeln. Doch entfernt sich *O. Lamarckiana* von der Idealform einer streng digametischen Komplexheterozygote verhältnismäßig weit, was ja schon aus ihrer hohen Mutabilität hervorgeht. — Auch die anderen Sippen mit isogamen Komplexen, Arten wie Bastarde, sind auf sterile Pollenkörner und Samenanlagen zu untersuchen, wenn wir über die Zahl der Keimzelltypen einigermaßen sicher werden wollen.

12. Die Veränderung der artunterscheidenden Faktorenkomplexe in den Bastarden.

Wir haben aus den Ergebnissen der Kreuzungen vielfach schließen dürfen, daß bei den Bastarden die Faktorenkomplexe annähernd im selben Zustand in den Keimzellen anzutreffen sind wie bei den ursprünglichen Arten. Aus der sesquizeiproken Kreuzung *O. (biennis × muricata) × biennis* geht eine Form hervor, die ich von der ursprünglichen *biennis* nicht zu unterscheiden vermag, abgesehen von der Blütengröße. Die Kreuzung *O. biennis × (biennis × Lamarckiana) laeta* liefert eine so typische *laeta*, daß wir notwendig annehmen müssen, der Pollen der *laeta* stelle ziemlich genau den *gaudens*-Komplex der *O. Lamarckiana* dar, dem die *laeta* ihre Entstehung verdankt. Das gleiche gilt von den entsprechenden Verbindungen der *velutina* und der *fallax*. Bei genauer Vergleichung stellen sich aber doch geringe Unterschiede etwa zwischen der ursprünglichen *velutina* und der aus *O. biennis × velutina* gewonnenen Form heraus, Unterschiede, die man wohl im Garten sehen, aber schwer beschreiben kann. Es macht also den Eindruck, als ob der *velans*-Komplex durch sein Zusammenleben mit dem *albicans*-Komplex der *biennis* sich doch einigermaßen von dem Zustand entfernt hätte, in dem er sich in der *Lamarckiana*, mit *gaudens* verbunden, befand. Daß die Komplexe durch Kreuzung der stabilen Arten sehr oft in den gut zu definierenden Faktoren für die Nervenfarbe, für die Blütengröße, für die Statur verändert werden, brauchen wir nicht noch einmal auszuführen.

Auch im züchterischen Verhalten scheinen solche Veränderungen gar nicht selten sich zu offenbaren, besonders auffällig nach den Angaben von de Vries in den Verbindungen der *O. muricata*. Auf die Fälle, in denen nach den Protokollen von de Vries eine Form, die man als lebensfähig erwarten möchte, nicht aufzutreten scheint, möchte ich nicht eingehen. Aber für sicher verbürgt halte ich einen Fall, in dem ein Bastard, der direkt aus einer Art nicht zu gewinnen ist, auf dem Umweg über eine Kreuzung gewonnen werden kann. *O. Lamarckiana × muricata* liefert nämlich bei de Vries eine einzige *gracilis*-Form neben gelben absterbenden Keimlingen, während durch Kreuzung sowohl von *O. (muricata × Lamarckiana) laeta* als von *O. (muricata × Lamarckiana) velutina* mit *muricata* ♂ ein *gracilis*-Typus konstruiert werden kann (vergl. oben S. 243); einer von diesen beiden Typen muß dem lebensunfähigen Zwilling der Kreuzung *Lamarckiana × muricata* entsprechen. Die neben der *gracilis* auftretende *muricata* (de Vries nennt sie *coerulea*) soll von der Mutterart beträcht-

lich verschieden sein. Hier ist also eine Veränderung einerseits am *rigens*-Komplex, andererseits am *gaudens*- (oder *velans*?-) Komplex sicher gestellt: die *rigens*-Eizellen der Zwillingbastarde geben mit dem *nutans*-Pollen der Mutterart nicht mehr die reine *O. muricata*, und die *gaudens*-Eizellen der *laeta* liefern mit *curvans*-Pollen eine lebensfähige Bastardform, nicht eine kranke wie die *gaudens*-Eizellen der *O. Lamarckiana*.

Eine tiefgehende Veränderung der Keimzellen im Bastard kommt darin zum Ausdruck, daß eine F_2 überhaupt nicht erzogen werden kann, d. h. daß der Bastard bei Selbstbefruchtung steril ist, wie es oft genug — bei den Önotheren allerdings nicht sehr häufig — vorkommt. Ob noch kranke Zygoten gebildet werden oder ob schon die Keimzellen untauglich sind, ist dabei von untergeordneter Bedeutung¹⁾. Der zweite Modus zeigt nur, daß schon die aus den Reifeteilungen hervorgehenden haploiden Biotypen, die Sporen oder günstigerenfalls die Prothallien, ungünstig konstituiert sind, macht aber natürlich die weitere experimentelle Analyse, die des Mittels der Kreuzung bedarf, unmöglich²⁾. Wir wissen allerdings nicht, ob für die Sterilität eines Bastardes in einem gegebenen Fall die durch Umgruppierung der elterlichen Gene herbeigeführte Veränderung der genotypischen Konstitution seiner Keimzellen oder irgendwelche rein physiologischen, dem Phänotypus angehörenden und dann vielleicht irgendwie zu überwindenden Störungen verantwortlich zu machen sind. Wenn es aber auf keine Weise gelingt, von einem Bastard keimfähige Samen zu erhalten, müssen wir notwendig mit der Möglichkeit rechnen, daß unter den Keimzellen des Bastardes die Genotypen der elterlichen Keimzellen überhaupt nicht vertreten sind. Durch Kreuzung des Bastardes mit den Eltern oder mit anderen Arten läßt sich günstigenfalls die Veränderung der Hybridkeimzellen experimentell prüfen³⁾. Der Bastard *O. (Lamarckiana* $\times$ *muricata*) *gracilis* hat bei Selbstbestäubung weder in de Vries' Kulturen noch in den meinigen jemals einen keimfähigen Samen gebracht; anscheinliche taube Samen werden gebildet. *O. biennis* dagegen wird durch den Pollen des genannten Bastardes zur Ausbildung großer keimhaltiger

¹⁾ Literatur bei Sirks, 1917.

²⁾ So bei den sterilen Embryosäcken und Pollenkörnern, die nach Belling bei *Stizolobium*-Bastarden, neben gesunden Keimzellen, gebildet werden. Die einfachen Mendelschen Zahlenverhältnisse zwischen gesunden und kranken Keimzellen und bei der Vererbung der „Semisterilität“ machen es hier aber doch zur Gewißheit, daß die Erscheinung genotypisch bedingt ist.

³⁾ Wichtige Erfahrungen hierüber an Weizen-Roggen-Bastarden bei Jesenko, 1913.

Samen veranlaßt. Bestäubung der *gracilis* mit dem Pollen anderer Formen ist noch auszuführen. — Warum meine *O. (muricata × Lamarckiana) laeta*, anders als bei de Vries, selbststeril war, ist noch nicht klar. Bei Selbstbestäubung trat überhaupt keine Befruchtung ein.

Eine bedeutsame Veränderung wäre es auch, wenn isogame Komplexe durch eine neue Verbindung in heterogame umgewandelt würden oder umgekehrt. Der zweite Fall liegt vielleicht bei den Bastarden zwischen *O. biennis* und *muricata* vor. Denn während die beiden Elterarten (*biennis* wenigstens in der holländischen Rasse) als heterogam fast nur gesunde Samen erzeugen, sind die Samen der Bastarde mindestens zur Hälfte taub, wie wenn untaugliche homozygotische Kombinationen gebildet würden. Die Erscheinung muß durch zweckdienliche Kreuzungen noch analysiert werden.

Nach den mitgeteilten Erfahrungen dürfen wir uns von dem Verhalten der jeweils paarweise zusammengekoppelten Komplexe wohl folgendes Bild machen. Zwischen den beiden Komplexen einer gegebenen „Art“ besteht ein gewisses Gleichgewicht, das bei der Keimzellbildung im großen und ganzen festgehalten wird; davon rührt die hohe Konstanz her, die trotz Heterozygotie zur Erscheinung kommt. Die Elemente eines und desselben Komplexes, ins grob Morphologische übersetzt die den Komplex vererbenden Chromosomen, üben eine gewisse Anziehung aufeinander aus, und die Elemente des einen Komplexes stoßen die des anderen ab. Dafür gibt eine gute Illustration das Verhalten der *O. biennis*, in der der Rotfaktor des *rubens*-Komplexes von dem *albicans*-Komplex streng ferngehalten wird. Wird nun durch Kreuzung eine neue Verbindung von Komplexen hergestellt, so wird gewöhnlich das Gleichgewicht fürs nächste gestört sein und bei der Keimzellbildung des F₁-Bastardes ein neues Gleichgewicht angestrebt werden. Solche Faktoren, die zu beiden Komplexen gleiche „Affinität“ haben, werden bald dem einen, bald dem anderen Komplex zugeteilt werden, sie werden mit Leichtigkeit von dem sie ursprünglich tragenden Komplex abgerissen und dem neuen Komplex angegliedert. Affinität soll nur ein handliches Wort für die unbekannten Momente sein, die den Faktorenaustausch bedingen; ob diese Momente chemischer Natur, in der Konstitution der Keimplasmen begründet, oder räumlicher Art, in der Struktur eines morphologisch definierten Vererbungsapparats gegeben sind, bleibt dabei offen. Bei ganz gleicher Affinität treten beide Bindungen des Faktors, die alte und die neue, in gleicher Häufigkeit auf, d. h. bei der Hälfte der Tetradenteilungen bleibt die alte Bindung erhalten, bei der andern Hälfte tritt die neue

in Kraft. Falls die betreffenden Faktoren homozygotisch verwirklicht werden können, tritt bei Selbstbefruchtung der F_1 in der F_2 in bezug auf die betreffenden Faktoren normale Mendelspaltung zutage; sind die positiven Homozygoten nicht lebensfähig, dann ist die Spaltung nicht ganz typisch (so verhält sich bei der rotnervigen *O. Lamarckiana* von Heribert-Nilsson der Rotnervenfaktor). Bei den Önotheren kennen wir als mendelnde Faktoren vorzugsweise die Träger untergeordneter Charaktere, wie es Anthokyanbildung, Blütengröße, Statur sind. Wir sehen den Rotfaktor von *rubens* der *biennis* auf *velans* der *Lamarckiana* übergehen und aus der rotnervigen *fallax* in F_2 Weißnerven herausspalten; wir finden bei Kreuzung von Arten mit verschieden großen Blüten regelmäßig Spaltung nach der Blütengröße; wir beobachten die Übertragung des Zwergfaktors von *nanovelans* der *Lamarckiana-nanella* auf *albicans* der *biennis*, auf *rigens* der *muricata*, auf *Hookeri*, und sehen die zunächst hochwüchsigen Bastarde in F_2 homozygotische Zwerge abspalten. Nur die Abspaltung der *rubrinervis* aus *O. (rubrinervis* $\times$ *biennis*) *subfallax* ist ein Beispiel für mendelndes Verhalten der wichtigsten habitusbestimmenden Artmerkmale.

Gelegentlich bleibt derselbe Faktor, der in der einen Komplexverbindung mendelt, in einer anderen Verbindung fest an einen Komplex geknüpft. So lagert sich der Rotnervenfaktor R in der *O. Lamarckiana* bald an *gaudens* bald an *velans* an, und auch wenn R-*velans* mit r-*albicans* zu rotnerviger *velutina* vereinigt wird, pendelt er zwischen *velans* und *albicans* hin und her. Dagegen bleibt er in der rotnervigen *laeta* fest mit *gaudens* verbunden und geht nicht auf *albicans* über. Die Festigkeit der Bindung eines Faktors an einen gegebenen Komplex (wie *gaudens*) ist also keine konstante Größe, sondern sie hängt von der Beschaffenheit des mit dem Faktor nicht ausgestatteten antagonistischen Komplexes ab, oder der Grad der Abstoßung, die ein gegebener Komplex (wie *albicans*) auf einen Faktor ausübt, variiert je nach dem antagonistischen Träger des Faktors. Kurz, das Verhalten eines Faktors wird bestimmt durch das Verhältnis zu den beiden Komplexen, zwischen denen der Faktor zu wählen hat. Ja, nach den Erfahrungen von Bateson, Baur u. a. ist sogar zu erwarten, daß bei der Keimzellenbildung eines Bastards immer die elterlichen Faktorkombinationen vor neuen Verbindungen bevorzugt werden, wenn schon einmal Ungleichheit der Chancen vorliegt, daß also Koppelung oder Abstoßung auftritt, je nach den Gametentypen, die in die Heterozygote eingegangen sind. Wenn das für unsere Objekte gilt, dann wird eine

Faktorenbindung, die selten zu stande kommt (wie etwa die Kombinationen *P-rubens* und *p-velans* in der *fallax*, vergl. oben S. 248), auch selten wieder gelöst werden. Es gäbe dann überhaupt keine Affinität eines Faktors, die zu dem einen von zwei gegebenen Komplexen größer wäre als zu dem andern, sondern nur ein größeres oder geringeres Maß der Leichtigkeit, mit der der Austausch eines Faktors zwischen zwei gegebenen Komplexen in der einen wie in der umgekehrten Richtung sich vollzieht.

In den Kern der artunterscheidenden Anlagenkomplexe dringen die Austauschvorgänge bei den Önotheren im allgemeinen nicht ein¹⁾. Daß aber die Kreuzungen der *O. rubrinervis* sich vielfach anders verhalten, haben wir schon erwähnt, und nach den Angaben von de Vries über gewisse Kreuzungen von *O. muricata* mit *Lamarckiana* (vergl. S. 275) werden auch hier die im Bastard vereinigten Komplexe bei der Keimzellbildung weitgehend verändert. Augenscheinlich ist die Zahl der selbständig mendelnden Faktoren abhängig von dem Verhältnis der Komplexe, denen man die Möglichkeit gibt miteinander zu reagieren. Ein äußerster, bei den Önotheren vielleicht überhaupt nicht verwirklichter Grenzfall wäre ein Aufmenden nach sämtlichen unterscheidenden Erbinheiten bis auf den identischen Grundstock hinunter, den wir bei verwandten Sippen wohl annehmen dürfen. Das Extrem nach der andern Seite wäre eine absolute Abstoßung der zusammengebrachten Komplexe, so daß der Bastard von der ersten Generation an so konstant wäre wie die komplexheterozygotischen „Arten“, durch deren Kreuzung er entstanden ist. Das gewöhnliche Verhalten der Önotheren²⁾ dürfte ein mäßiges Aufspalten der F_2 nach untergeordneten Merkmalen sein. Auch weiter abweichende seltene Typen, „Mutanten“, treten unter der F_2 von Bastarden und bei Kreuzung von Bastarden miteinander oder mit den Eltern nach meinen Erfahrungen viel häufiger auf als bei Selbstbefruchtung der alten Arten. Durch Kreuzung wird also die Stabilität der Komplexe in der Regel doch recht tief erschüttert.

Zwischen spaltenden gleich Varietätmerkmalen und nicht spaltenden gleich Artmerkmalen können wir bei den Önotheren offensichtlich

¹⁾ Ähnliche Erfahrungen scheint Cook bei Baumwollspezieskreuzungen gemacht zu haben. Er schreibt (S. 242): „The contrasted characters of interspecific hybrids do not behave as independant Mendelian units, but tend to remain more or less united with others derived from the same parental stock.“

²⁾ Bei *Erophila verna* findet Rosen in F_2 bald fast unübersehbare, bald mäßige bald sehr geringe Variation.

nicht unterscheiden. Wenn wir einen Kern von nicht auseinander weichenden Erbanlagen als die Summe der Artcharaktere den leicht ablösbaren, selbständig mandelnden Einzelfaktoren gegenüberstellen möchten, so finden wir ja, daß der Kern verschiedene Ausdehnung hat je nach dem antagonistischen Komplex. Außerdem trifft es auch bei „intermediärer“ Vererbung der „konstanten“ Bastarde nicht zu, daß nach den Kernen der Komplexe keine Spaltung eintritt. Die Komplexe lösen sich ja in der Keimzellbildung voneinander und vereinigen sich wenigstens bei Isogamie in der Befruchtung bald zu Heterozygoten bald zu Homozygoten. Daß die Spaltung in der lebensfähigen Nachkommenschaft nicht sichtbar wird, ist für die Theorie des Mendelismus gleichgültig, macht aber die Heterozygotie erst zu einer dauernden, habituellen.

Von den in der F_2 -Generation auftretenden Typen wird ein Teil vielleicht in den späteren Generationen weitermenden, ein anderer Teil (oder sollten es gelegentlich alle sein wie bei *Erophila* nach Rosen?) erreicht vielleicht schon in der F_2 den Zustand, auf den alle Typen bei Selbstbefruchtung hintreiben: Die Formen werden, die einen früher, die andern später, so konstant wie die zu der Kreuzung verwendeten Arten, weil zuletzt alle selbständig mandelnden Faktoren homozygotisch vertreten sind und die übrigen Gene bzw. höheren Einheiten von Erbanlagen trotz heterozygotischem Vorhandensein sich wieder zur selben Stabilität ins Gleichgewicht setzen, wie wir sie von älteren komplexheterozygotischen Formen kennen.

Daß bei diesen Vorgängen der Neukombination allerhand haploide Genotypen entstehen werden, die keine funktionsfähigen Prothallien liefern, und daß in den lebensfähigen Sporenformen allerhand Anlagenkomplexe auftreten werden, die bald in homozygotischer Verwirklichung (wie der simple R-Faktor), bald in irgendwelchen heterozygotischen Verbindungen nur untaugliche Zygoten in ein kurzes Leben rufen, brauchen wir nicht zu betonen. Trotzdem kann die Zahl der aus einer Kreuzung hervorgehenden weiterlebenden Formen beträchtlich sein.

IX. Kreuzung und Artentstehung.

Daß zwei so verschiedene haploide Komplexe wie *gaudens* und *velans* in *O. Lamarckiana*, wie *albicans* und *rubens* in *O. biennis*, wie *rigens* und *curvans* in *O. muricata* einander ursprünglich jeweils gleich gewesen und innerhalb der reinen, homozygotischen Art allmählich oder plötzlich so ungleich geworden sein sollen, hat wenig Wahrscheinlichkeit.

Viel wahrscheinlicher ist die Entstehung dieser dauernd heterozygotischen Sippen durch Bastardierung. Die Ausgangsformen dürften homozygotische Arten gewesen sein, wie sie unter den von de Vries verwendeten Materialien vielleicht die isogamen Typen *O. Hookeri*, *Cockerelli* und *strigosa* darstellen. Die Bastarde zwischen diesen Arten sind nach de Vries (1913, S. 60) mehr oder weniger intermediär und bei Selbstbefruchtung konstant, sie kehren nicht zu den Eltern zurück. Das heißt soviel wie, daß in ihren Keimzellen nur die ursprünglichen Komplexe aktiv werden, daß diese Komplexe aber auch nicht ganz unverändert geblieben sind. Wären sie noch vollkommen intakt, so müßte die F_2 der Bastarde wohl die Elternformen als lebensfähige Homozygoten abspalten, nur die Hälfte der Nachkommenschaft würde den Bastardtypus reproduzieren; die Heterozygotie wäre noch nicht habituell. Konstanz der intermediären Bastardform wäre freilich auch dadurch zu erzielen, daß die vorher isogamen Komplexe in der neuen, heterozygotischen Verbindung heterogam werden, aber damit wäre doch auch eine wesentliche Veränderung des haploiden Genotypus gegeben. Solche konstanten Bastarde müssen nun, falls sie isogam bleiben wie die Elternarten, bei Kreuzungen sich so verhalten wie *O. Lamarckiana*: bei Selbstbefruchtung werden sie etwa zur Hälfte taube Samen erzeugen, und bei Kreuzung mit einem neuen Komplex werden günstigenfalls in der ersten Generation Zwillinge sichtbar werden. Leider hat de Vries seine Bastarde zwischen den isogamen Arten nicht weiter gekreuzt. Die dringendste Unternehmung zur Klärung des *Oenothera*-Problems werden aber fürs nächste diese Kreuzungen sein. Natürlich müssen auch einerseits solche Arten, die mit einiger Sicherheit als homozygotisch gelten können, und andererseits „konstante“ Bastarde zwischen so beschaffenen Arten auf das Vorkommen von „Mutationen“ geprüft werden. Vielleicht werden unter den Nachkommen der Bastarde Mutanten sichtbar, die sich bald dem einen, bald dem andern Elter nähern.

Ein guter Beleg für die Möglichkeit der Artentstehung bei den Önotheren durch Kreuzung ist die Aufdeckung des Verhältnisses zwischen *O. biennis* und *suaveolens*. Beide enthalten denselben Komplex *albicans*, aber in Verbindung mit zwei weit verschiedenen Komplexen, *rubens* dort *flavens* hier. Die beiden Arten können also als Bastarde einer Art a mit zwei verschiedenen Arten b und c entstanden sein. Weiter sind der *gaudens*-Komplex der *O. Lamarckiana* und der *rubens*-Komplex der *O. biennis* zwar nicht ganz gleich, aber doch recht ähnlich und stammen vielleicht von einer und derselben Art her; durch die beiden Kreuzungen, von denen die eine die *Lamarckiana*, die andere die *biennis* geliefert

hat, kann der ursprünglich gleiche Komplex sich ja nach zwei verschiedenen Richtungen verändert haben. Natürlich brauchen die eben genannten, und ebenso die anderen durch Züchtungen genauer bekannt gewordenen heterozygotischen Arten gar nicht unmittelbar aus homozygotischen Spezies hervorgegangen zu sein, sondern ihre Stammeltern können bereits Formen gewesen sein, die ihrerseits schon als Bastarde gebildet waren. Mehr als zwei Komplexe kann eine diploide Art nicht enthalten — bei einer tetraploiden *gigas*-Form, die nicht als Mutation bei Selbstbefruchtung, sondern infolge einer Bastardbefruchtung entstanden wäre, könnten allerdings vier verschiedene Haploidkomplexe vertreten sein, bei einer *semigigas*-Form drei —, und ob diese beiden Komplexe aus zwei homozygotischen Arten, oder aus einer homo- und einer heterozygotischen, oder aus zwei heterozygotischen Formen stammen, ist ihnen nicht anzusehen. So können *O. suaveolens* und *Lamarckiana* auch durch Kreuzung der *biennis* mit anderen Arten ins Leben gerufen worden sein; zu *suaveolens* müßte *biennis* dann Mutter, zu *Lamarckiana* könnte sie Vater gewesen sein. Eine solche Art der Entstehung der verbreitetsten Spezies würde auch die sonderbare Tatsache verständlich machen, daß weder *O. Lamarckiana*, noch *biennis*, noch *muricata*, noch *suaveolens* in Nordamerika unter den zahlreichen dort in wildem Zustand vorkommenden Formen haben entdeckt werden können¹⁾. Auch die Aussicht, eine der europäischen Spezies durch mehrfache Kreuzungen zwischen den in Amerika wild wachsenden Typen herzustellen, ist sicher sehr gering, weil die Wege, die zu der Bildung dieser Arten geführt haben, wahrscheinlich sehr verschlungen gewesen sind. Es kann ja auch ein seltener aus einem gar nicht mehr existierenden primären Bastard herausgespaltener Typus besonders lebenskräftig gewesen sein und sich über ein weites Gebiet ausgebreitet haben. Doch wird ein letztes Ziel, wie es sich Davis für *O. Lamarckiana* gesteckt hat, natürlich immer die Synthese solcher heterozygotischen Arten sein, von denen man annehmen kann, daß sie in historischer Zeit entstanden sind.

Für die Entstehungsgeschichte der holländischen *O. Lamarckiana* wäre es von großer Wichtigkeit zu wissen, ob die Art ursprünglich heterozygotisch-rotnervig gewesen ist wie die Rasse von Heribert-Nilsson. Eine Angabe von de Vries macht das sehr wahrscheinlich, nämlich die Beschreibung der zuerst beobachteten *rubrinervis*-Mutanten: „Eine schöne Art mit meist roten Blattnerven“ (Mutationstheorie I,

¹⁾ De Vries 1914, S. 357.

S. 161). Wenn die Mutante ursprünglich rotnervig war, wird auch die Stammform rote Nerven besessen haben, die von einer Kreuzung mit einer konstant rotnervigen Art, wie *O. biennis*, herrühren dürften.

Ein weiteres Problem neben dem der habituellen Heterozygotie ist das der Heterogamie (de Vries). Fürs erste wird zu prüfen sein, ob durch Verbindung zweier isogamen Formen, oder genauer zweier sich isogam verhaltenden Komplexe ein heterogamer Typus konstruiert werden kann. Unter den wenigen Kombinationen, die ich bis jetzt kenne, findet sich ein derartiger Fall nicht. Die Beobachtung, daß die de Vriessche *O. biennis* rein heterogam ist, während meine *biennis* Eizellen vom Pollentypus auch nur in geringer Zahl erzeugt, kann so verstanden werden, daß die Heterogamie sich hier aus der isogamen Heterozygotie herausgebildet hat. Es könnte aber doch sein, daß gelegentlich zwei isogame, von verschiedenen homozygotischen Arten stammende Komplexe durch ihre Verbindung mit einem Schlag zu heterogamem Verhalten gebracht werden. Die konstanten Bastarde zwischen den isogam-homozygotischen Arten wie *O. Hookeri*, *Cockerelli* verdienen jedenfalls daraufhin geprüft zu werden.

Die *O. Lamarckiana* erscheint jetzt den anderen Spezies gegenüber gar nicht mehr merkwürdig. Die wesentlichste Abweichung von der gametischen Struktur der normalen, homozygotischen Arten, die dauernde Heterozygotie ohne Abspaltung lebensfähiger Homozygoten, findet sich bei einer ganzen Zahl von Arten, allerdings in der Form von reiner oder halber Heterogamie; und derselbe Modus von Heterozygotie ist das gewöhnliche Verhalten der experimentell hergestellten Artbastarde. Die heterogamen Arten wie *O. muricata* sind sogar noch viel merkwürdiger als *O. Lamarckiana*, deren isogame Heterozygotie erst den Schlüssel für das Verständnis der Heterogamie an die Hand gibt. Falls die Zurückführung der „Mutabilität“ der *O. Lamarckiana* auf ihre Heterozygotie richtig ist, sind auch bei den anderen Arten Mutationen zu erwarten. Tatsächlich sind solche, von denen vor allem die Typen mit abweichender Blattform wichtig sind, bei einer ganzen Reihe von Arten schon beobachtet worden. De Vries stellt 1915 a, S. 183, folgende Liste zusammen: *O. biennis* L., *O. biennis-Chicago* de Vries, *O. muricata* L., *O. atrovirens* Bartl. (= *cruciata* de Vries), *O. suaveolens* Desf., *O. grandiflora* Ait., *O. stenomerus* Bartl. Dazu kommen nach weiteren Mitteilungen aus dem Jahre 1915 von Bartlett noch *O. pratensis* Bartl. und *O. Reynoldsii* Bartl., die de Vries in seine zweite Zusammenstellung der mutierenden Arten (1916 a) schon aufgenommen

hat. Ob die Entstehung der *gigas*-, der *lata*- und der *nanella*-Formen mit der Heterozygotie unmittelbar etwas zu tun hat, ist noch am ehesten zweifelhaft. Von anderen Mutationen aber, vor allem von den schmalblättrigen Typen, die so häufig in der Nachkommenschaft breitblättriger Formen auftreten, ist anzunehmen, daß sie durch Faktorenaustausch zwischen den Komplexen zustande kommen. De Vries hat zugegeben (1915 a, S. 180), daß *O. Lamarckiana* sich zum Studium der Mutationserscheinungen nicht besonders gut eigne, wenn die Hypothese der Heterozygotie sich bestätige, und er meint, *O. biennis* sei dafür geeigneter, weil nicht der geringste Zweifel an ihrer gametischen Reinheit bestehe. Die Begründung ist einigermaßen befremdend, weil de Vries selber die Erscheinungen entdeckt hat, die ihn zur Annahme der Heterogamie bei *O. biennis* zwangen. Und meine Rasse ist vollends, wenigstens was die Eizellen betrifft, im selben Sinne digametisch wie *O. Lamarckiana*. Allerdings sind gerade von *O. biennis* hauptsächlich solche Mutationen bekannt geworden, deren Zusammenhang mit der Heterozygotie weniger sicher ist: *gigas* und *semigigas*, *lata*, *nanella*. Eher könnten die blaßblütige Mutante *sulfurea* und die von Gates beobachteten Mutanten *laevifolia* und *rubrinervis* durch Mischung der Komplexe *albicans* und *rubens* zustande gekommen sein. Zuversichtlich zu erwarten sind weißnervige Mutanten, am ehesten unter den blaßblütigen; denn aus der Kreuzung *biennis* $\times$ *suaveolens* wissen wir, daß der Pollenkomplex *rubens* seinen Rotfaktor gelegentlich an *albicans* abgibt. Um die Mutationserscheinungen an einer von jedem Verdacht der Heterozygotie freien Form zu studieren, müßte man sich also an homozygotische Arten wie *O. Hookeri* halten.

Für die Önotheren scheint mir das Vorkommen konstanter Artbastarde — konstant wenigstens wenn wir uns an die tatsächlich zur Entwicklung kommenden Phänotypen halten — außer Zweifel gestellt zu sein. Ob die kaum jemals absolute Konstanz, die ja das Auftreten von „Mutationen“ noch immer zuläßt, irgendwo schon in der ersten Generation erreicht wird, ist noch fraglich; von der zweiten oder einer späteren Generation an dürfte die Konstanz in günstigen Fällen schon ihren maximalen Endwert erreichen. Für gewisse Fragestellungen der Systematik, der Pflanzengeographie und auch der Deszendenzlehre genügt der Nachweis der praktischen Konstanz von Artbastarden. Ob die Konstanz im Lauf von Generationen durch typisches Aufspalten und allmähliches Homozygotischwerden herbeigeführt wird, oder von der ersten Generation an durch diploide Apogamie (vergl. Lotsy und besonders

Ernst 1917), oder auf dem für die Önotheren klargelegten Weg, ist für die genannten Teildisziplinen von untergeordneterer Bedeutung. Die experimentelle Vererbungsforschung dagegen hat andere Ziele und stellt andere Fragen, und sie hat alle Angaben, daß typisch amphimiktische Spezieshybriden von der ersten oder zweiten Generation an konstant sein sollten, mit Mißtrauen betrachtet, aus dem Wunsche heraus, nur die eine Gesetzmäßigkeit der klaren Mendelspaltung in allen Kreuzungserscheinungen zu finden. Und tatsächlich haben die überzeugten Mendelianer, also die erfolgreichsten Führer der Vererbungsforschung, wenigstens bei den Önotheren mit ihrer zuversichtlichen Erwartung Recht behalten, daß hinter der Konstanz, wenn sie praktisch irgendwo verwirklicht sei, doch irgend eine Art von verkappter Mendelspaltung stecken müsse. Die Erscheinungen der Spaltung werden nur verdunkelt durch verschiedene Formen der auf Kreuzung folgenden Sterilität, deren Wesen Bateson das dunkelste aller genetischen Phänomene genannt hat.

Ob der Vererbungsmodus, den wir bei den Artbastarden in der Gattung *Oenothera* finden, weitere Verbreitung hat, darüber werden wir wohl in Bälde unterrichtet sein. Am nächsten liegt es, in der Verwandtschaft der Önotheren, etwa in der Gattung *Epilobium*, Umschau zu halten, und sonst überall da, wo Bastarde von hoher Konstanz vorkommen.

X. Zusammenfassung der wesentlichen Ergebnisse.

Die untersuchten *Oenothera*-Arten, nämlich *O. Lamarckiana*, *biennis*, *muricata*, *suaveolens*, sind sämtlich habituell komplex-heterozygotisch, d. h. sie bilden dauernd zwei weit verschiedene Typen von Keimzellen, die sich wahrscheinlich in zahlreichen, aber fest verketteten, nicht unabhängig mendelegenden Faktoren unterscheiden. Homozygotisch ist keiner dieser je paarweise vereinigten Komplexe von Erbanlagen existenzfähig. Wenn Homozygoten gebildet werden, erscheinen sie als bald früher bald später gehemmte Embryonen in tauben Samen.

Die beiden Typen von Keimzellen treten innerhalb desselben Geschlechts auch bei Isogamie (de Vries) meist nicht in gleichen Zahlen aktiv auf. Im extremen Fall, bei Heterogamie (de Vries), ist ein Haploidkomplex nur in den Embryosäcken und der andere nur in den Pollenzellen aktiv. Der jeweils inaktive Komplex liegt in Form von abortierenden Embryosäcken bzw. Pollenkörnern vor. Die Heterogamie

ist ein Spezialfall der Komplexheterozygotie und von der isogamen Ausprägung verschieden durch das selektive Fehlschlagen von Keimzellen, das an die Stelle des Fehlschlagens von Homozygoten tritt.

O. Lamarckiana besteht aus zwei Komplexen, die wir *velans* und *gaudens* genannt haben und die beide in den Eizellen wie im Pollen etwa gleich häufig sind. Die Art ist isogam, weil Eizellen wie Pollen dityp sind, ihre Strukturformel ist *velans* ♀♂ · *gaudens* ♀♂. Der Komplex *velans* vererbt schmale Blätter und Anthokyanbildung an den Kelchblättern und in den Haarbasen am Stengel und an den Fruchtknoten (rote Tupfen). Der Komplex *gaudens* vererbt breite Blätter, grünen Kelch und farblose Haarbasen.

O. muricata ist streng heterogam; die Eizellen sind monotyp und stellen den Komplex *rigens* dar, der Pollen ist ebenfalls monotyp und repräsentiert den Komplex *curvans*. Die Formel ist also *rigens* ♀ · *curvans* ♂. Der Komplex *rigens* überträgt aufrechte Sprosse und rote Tupfen, *curvans* vererbt nickende Sproßgipfel, die in den bekannten Verbindungen sich dominant verhalten.

O. biennis ist in der von mir kultivierten Rasse halbheterogam. Der Weißnervigkeit vererbende Komplex *albicans* ist auf die Eizellen beschränkt, verhält sich heterogam, der Rotnervigkeit übertragende Komplex *rubens* ist isogam, denn er kommt in dem monotypen Pollen und in einem kleinen Teil der Eizellen aktiv vor. Die Formel der Art ist *albicans* ♀ · *rubens* ♀♂.

O. suaveolens ist ebenfalls halbheterogam und hat die Formel *albicans* ♀ · *flavens* ♀♂. Der eine Eizellenkomplex stimmt mit dem von *O. biennis* anscheinend überein. Der Komplex *flavens* überträgt breite, mehr oder weniger gelblichgrüne Blätter und sehr schlanke Früchte. In den ditypen Eizellen ist der Komplex *flavens* häufiger als *albicans*, im Pollen fehlt *albicans* in aktivem Zustand vollständig.

Nicht lebensfähige Homozygoten, also aus genotypischer Ursache taube Samen, kommen nur dort vor, wo die Eizellen dityp sind, bei strenger Heterogamie (*O. muricata*) fehlen sie. Zweierlei Homozygoten sind bei der isogamen *O. Lamarckiana* anzunehmen, ein homozygotischer Typus bei den halb heterogamen Arten *O. biennis* (*rubens* · *rubens*) und *O. suaveolens* (*flavens* · *flavens*).

Bei Kreuzungen zwischen den Arten ist die erste Generation einförmig, wenn monotype Eizellen mit monotypem Pollen verbunden werden. Die F₁ ist zweiförmig, wenn ditype Keimzellen mit monotypen, und vierförmig, wenn ditype Keimzellen mit ditypen verbunden werden. In

günstigen Fällen sind alle Kombinationen lebensfähig, in anderen treten gewisse heterozygotische Typen als nicht ergrünende, sehr früh absterbende Keimlinge oder gar nur als taube Samen mit winzigen Embryonen in die Erscheinung. Die Arten, die bei Selbstbestäubung zahlreiche taube Samen erzeugen, weil ihre Samenanlagen dityp sind, bringen in solchen Kreuzungen, die unter den Keimpflanzen oder noch später mehrere Bastardtypen erkennen lassen, fast lauter keimfähige Samen hervor.

Reziproke Kreuzungen zwischen zwei heterogamen Arten oder zwischen einer heterogamen und einer isogamen Art können keine identischen Bastarde geben, weil eine heterogame Art als Vater ganz andere Erbanlagen überträgt denn als Mutter (de Vries). Reziproke Verbindungen isogamer Arten bzw. isogamer Komplexe liefern annähernd identische Bastarde.

Einförmig ist die F_1 -Generation der Kreuzung *O. muricata* $\times$ *biennis* der Bastard hat die Formel *rigens* $\cdot$ *rubens*.

Einförmig scheint die F_1 der Kreuzung *O. Lamarckiana* $\times$ *biennis*; Lebensfähig ist nämlich nur der Bastard *fallax* = *velans* $\cdot$ *rubens*, die Kombination *gaudens* $\cdot$ *rubens* ist durch taube Samen vertreten.

Bei der Keimung zweiförmig ist die F_1 der Kreuzung *O. Lamarckiana* $\times$ *muricata*. Lebensfähig ist der Bastard *gracilis* = *velans* (?) $\cdot$ *curvans*, auf sehr frühem Stadium stirbt die Kombination *gaudens* (?) $\cdot$ *curvans*. Ebenso verhält sich die Kreuzung *O. biennis* $\times$ *muricata*; die lebensfähige *gracilis*-Form ist *albicans* *curvans*; die Verbindung *rubens* $\cdot$ *curvans* ist wohl noch keimfähig, die Keimlinge ergrünen aber nicht.

Zwei lebensfähige Bastardformen, Zwillingbastarde, treten in folgenden Kreuzungen auf: *O. muricata* $\times$ *Lamarckiana* liefert *velutina* = *rigens* $\cdot$ *velans* und *laeta* = *rigens* $\cdot$ *gaudens*. *O. biennis* $\times$ *suaveolens* liefert *albicans* $\cdot$ *flavens* = *suaveolens* (*suavis*) und *rubens* $\cdot$ *flavens* = *flava*. *O. suaveolens* $\times$ *biennis* liefert *albicans* $\cdot$ *rubens* = *biennis* (*redempta*) und *flavens* $\cdot$ *rubens* = *flava*. Die *flava*-Typen der beiden reziproken Kreuzungen sind identisch. *O. Lamarckiana* $\times$ *suaveolens* liefert *velans* $\cdot$ *flavens* = *suavi-velutina* und *gaudens* $\cdot$ *flavens* = *suavi-laeta*.

Aus drei lebensfähigen Bastardformen besteht die F_1 der Kreuzung *O. biennis* $\times$ *Lamarckiana*. Es treten auf: *albicans* $\cdot$ *velans* = *velutina*, *albicans* $\cdot$ *gaudens* = *laeta*, *rubens* $\cdot$ *velans* = *fallax*, diese mit der auf reziprotem Wege gewonnenen *fallax* identisch. Die vierte Kombination *rubens* $\cdot$ *gaudens* ist nur durch taube Samen vertreten.

Vier lebensfähige Formen setzen die F_1 der Kreuzung *O. suaveolens* $\times$ *Lamarckiana* zusammen, nämlich *flavens* $\cdot$ *velans* = *suavi-velutina*, *flavens* $\cdot$ *gaudens* = *suavi-laeta* (diese beiden mit den Zwillingen der reziproken Kreuzung identisch), *albicans* $\cdot$ *velans* = *bienni-velutina*, *albicans* $\cdot$ *gaudens* = *bienni-laeta* (diese beiden mit den Zwillingen aus *O. biennis* $\times$ *Lamarckiana* identisch).

Die artunterscheidenden Faktorenkomplexe bleiben in den Keimzellen der Bastarde in ihrem Hauptbestand meistens unverändert. Nur in bezug auf gewisse untergeordnete Merkmale tritt bei den im übrigen konstanten Bastardrassen in F_2 fast immer Mendelsche Spaltung ein, nämlich nach der Nervenfarbe, wenn ein weißnerviger und ein rot-nerviger Komplex verbunden worden sind, nach der Blütengröße, nach der Griffellänge. Faktorenaustausch kann auch zwischen einem aktiven und einem inaktiven Keimzelltypus stattfinden.

Ob ein Faktor mendelt oder mit dem ihn tragenden Komplex fest im Zusammenhang bleibt, hängt von der Beschaffenheit des antagonistischen Komplexes ab.

Auch das Verhältnis der Komplexe zum Geschlecht der Keimzellen bleibt in den Bastarden im allgemeinen dasselbe wie in den Arten. Ein isogamer Komplex bleibt isogam, ein heterogamer bleibt heterogam. Bei den meisten hergestellten Bastarden sind die Bedingungen für die Bildung von Homozygoten bei Selbstbefruchtung gegeben, weil die Keimzellen wenigstens in einem Geschlecht dityp zu sein pflegen, die Zahl der tauben Samen ist deshalb meistens beträchtlich. Die Konstanz der Artbastarde in unserer Gruppe beruht demnach nur zu einem geringen Teil auf der Wiederherstellung eines homozygotischen Zustandes, zur Hauptsache darauf, daß jeweils nur eine heterozygotische Kombination zugelassen wird und die Kombinationen, die in bezug auf den Kern der Anlagenkomplexe homozygotisch sind, entweder (bei Heterogamie) sich gar nicht bilden können oder (bei Isogamie) nicht lebensfähig sind, genau wie bei den zu den Kreuzungen verwendeten heterozygotischen Arten.

Sind die im gleichen Geschlecht aktiven Komplexe einer Art durch Kreuzung mit einer anderen Art voneinander getrennt, auf ein Paar von Zwillingbastarden verteilt, so kann durch Kreuzung der Zwillinge die Art wieder hergestellt werden. So gelingt die Synthese der *O. Lamarckiana* aus den Zwillingen *O. (biennis* $\times$ *Lamarckiana*) *laeta* und *velutina*.

Im übrigen geben die Bastarde bei Kreuzung mit Arten oder mit anderen Bastarden ein- bis vierförmige Nachkommenschaft, je nach dem heterogamen oder isogamen Verhalten der Komplexe.

Ausnahmsweise reißt sich ein Faktor, der sonst an den zugehörigen Komplex fest gebunden ist, bei der Keimzellbildung eines Bastardes von seinem Komplex los und geht auf den antagonistischen Komplex über. So verhält sich in seltenen Fällen der Faktor, der die Rotfärbung der Haarbasen bedingt, bei dem Bastard *O. (Lamarckiana × biennis) fallax* und reziprok.

Die Variabilität aller Zahlenverhältnisse zwischen den Kombinationen ist zum Teil wohl darauf zurückzuführen, daß Pollenzellen, die verschiedene haploide Genotypen darstellen, verschiedene und von den Außenbedingungen in verschiedener Weise beeinflusste Keimungs- und Wachstumsgeschwindigkeit haben können, auch wenn sie im selben Pollensack entstanden sind.

Es wird die Vermutung ausgesprochen, daß die in einer Art jeweils verbundenen Komplexe allgemein nicht absolut stabil sind, sondern gelegentlich Faktoren miteinander austauschen, und daß ein Teil der aus *O. Lamarckiana* und anderen komplexheterozygotischen Arten hervorgehenden „Mutanten“ durch solchen Faktorenaustausch zwischen den Komplexen entsteht.

Auf dem angedeuteten Wege dürfte die Mutante *rubrinervis* entstanden sein. Sie unterscheidet sich von *O. Lamarckiana* in beiden Komplexen. Der *velans*-Komplex ist sehr wenig modifiziert, aber doch nicht ganz unverändert. Statt des *gaudens*-Komplexes enthält *O. rubrinervis* den Komplex *subvelans*, der etwa in der Mitte zwischen *gaudens* und *velans* steht. Mit den beiden Komplexen der *O. biennis* liefern beide Komplexe der *O. rubrinervis* lebensfähige Verbindungen: Die Kreuzung *O. rubrinervis × biennis* gibt *fallax = velans · rubens* und die sehr ähnliche *subfallax = subvelans · rubens*, die Kreuzung *O. biennis × rubrinervis* gibt *velutina = albicans · velans*, die sehr ähnliche *subvelutina = albicans · subvelans*, weiter *fallax = rubens · velans* und *subfallax = rubens · subvelans*. Die Kreuzung *O. rubrinervis × Lamarckiana* zeigt, daß auch der *velans*-Komplex etwas abgeändert ist. Denn die beiden Bastardformen, die aus der Kreuzung hervorgehen, sind mit den Elterarten nicht identisch; *subvelans · velans* ist *blanda*, nicht *rubrinervis*, und die Verbindung *velans · gaudens* ist der *O. Lamarckiana* zwar sehr ähnlich, aber doch nicht ganz gleich; *subvelans · gaudens* scheint nicht lebensfähig zu sein.

Von der Mutante *O. Lamarckiana-nanella* ist vorläufig nur so viel zu sagen, daß der Zwergcharakter dem *velans*-Komplex zukommt und über die im *gaudens*-Komplex vererbte hohe Statur dominiert; denn von den Zwillingsbastarden treten nur die *velutina*-Formen als Zwerge auf, nicht die *laeta*-Formen. In Verbindung mit den Komplexen anderer

Arten (z. B. *muricata*) ist aber das Zwergmerkmal rezessiv, Zwerge können also erst in der zweiten Bastardgeneration als Homozygoten auftreten. Der Zwergfaktor gehört demnach in diesen Verbindungen zu den mendelnden Faktoren, während er in der *O. Lamarckiana-nanella* nicht von *velans* auf *gaudens* übergeht. — Ebensogut oder noch besser verständlich sind die Erscheinungen, wenn wir annehmen, daß der Zwergcharakter immer rezessiv ist, daß er dem *gaudens*-Komplex der *O. Lamarckiana* immer angehört und gewöhnlich nicht, aber doch gelegentlich auf *velans* übergeht.

Für *O. Lamarckiana-gigas* wird die experimentell leicht zu prüfende Hypothese aufgestellt, daß ihre Keimzellen die Konstitution (*velans* + *gaudens*) haben. Das Ausbleiben der *laeta-velutina*-Spaltung in der Kreuzung mit *O. biennis* ♀ wäre damit erklärt.

Bei der Rückkreuzung gewisser Bastarde mit den Elterarten treten Erscheinungen auf, die auf eine tiefere Veränderung der ursprünglichen Komplexe in der neuen, durch Kreuzung herbeigeführten Verbindung hinweisen. Vor allem ist gelegentlich eine Verbindung eines Komplexes lebensfähig, wenn der betreffende Komplex aus einem Bastard stammt, während dieselbe Verbindung nicht verwirklicht werden kann, wenn der Komplex der Art entnommen wird. Ebenso kann umgekehrt eine aus der Art in lebensfähiger Form zu gewinnende Verbindung gelegentlich aus dem Bastard nicht gewonnen werden.

Diese Erfahrungen legen die Aufstellung folgender Hypothese über die Entstehung der komplexheterozygotischen Arten nahe. Das Ausgangsmaterial sind homozygotische Arten wie *O. Hookeri*, *Cockerelli*. Durch Kreuzung zweier solcher Arten entsteht dann und wann ein Bastard, in dessen Keimzellen die beiden vereinigten Komplexe durch Faktorenaustausch so verändert werden, daß die Komplexe nicht mehr in homozygotischer Form lebensfähig sind, daß also die Elterarten nicht aus dem Bastard herauspalten können. Vertragen sich die bei der Keimzellbildung modifizierten Komplexe auch in heterozygotischer Verbindung nicht mehr miteinander, so ist der Bastard selbststeril und kann sich nicht erhalten. Gewöhnlich aber liefern bei den Önotheren die Keimzellen der F_1 eine lebensfähige, bald mehr bald weniger vielförmige heterozygotische Nachkommenschaft, und damit ist der Bestand einer oder mehrerer dauernd heterozygotischer Formen gesichert. Durch weitere Kreuzungen zwischen schon heterozygotischen Formen entstehen weitere Scharen von neuen, untereinander teilweise wenig verschiedenen heterozygotischen Arten.

München-Zamdorf, im Januar 1917.

Nachschrift.

Nach der Absendung des Manuskripts sind mir noch zwei Mitteilungen von Davis (1916 a und b) zugegangen, und auch von de Vries ist ein neuer Beitrag erschienen (1917). In Fußnoten habe ich auf diese drei Arbeiten schon an verschiedenen Stellen Bezug genommen.

Davis ist es in Verfolgung seines alten Ziels gelungen, durch Synthese einen sehr *Lamarckiana*-ähnlichen Typus zu gewinnen, den er *neo-Lamarckiana* nennt. In der primären Kreuzung ist *O. franciscana* die Mutter, mit schmalen Blättern, roten Haarpolstern, rotstreifigen Kelchen, großen langgriffeligen Blüten; *biennis* ist Vater. Das stimmt mit den Ergebnissen unserer analytischen Versuche über die Beschaffenheit der Komplexe *velans* und *gaudens* aufs beste überein. Die F_1 der Kreuzung spaltet stark, die eigentliche *neo-Lamarckiana* ist erst in F_2 entstanden und ist noch nicht konstant, sondern spaltet bei Selbstbestäubung noch immer *franciscana*-ähnliche (homozygotische?) Typen ab; bei Kreuzung mit *O. biennis* ♀ und mit *O. biennis*-Chicago ♂ liefert sie Zwillinge. Davis, der seit dem Erscheinen meiner ersten Mitteilung die tauben Samen berücksichtigt, bringt die Inkonstanz der gewonnenen Form mit ihrem hohen Gehalt an keimfähigen Samen (87% in F_3) in Beziehung und sucht nun nach Typen mit geringerer Fruchtbarkeit, die vielleicht konstant werden. Seine Versuche bewegen sich also genau in der Richtung, die auch mir als die aussichtreichste erscheint.

Auch de Vries nimmt jetzt an, daß *O. Lamarckiana* dauernd zwei Typen von Keimzellen bildet, die er *laeta* und *velutina* nennt und die in homozygotischer Kombination taube Samen erzeugen. Der *velutina*-Typus (unser *velans*-Komplex) soll durch primäre Mutation aus *laeta* (unserem *gaudens*-Komplex) entsprungen sein, und *O. Lamarckiana* ist, weil aus einer mutierten und einer nicht mutierten Keimzelle der hypothetischen homozygotischen Stammart hervorgegangen, eine „Halbmutante“. Als Vollmutante gehört zu ihr die homozygotische(?) Mutation *velutina*, die de Vries als Abkömmling der *Lamarckiana* vor kurzem aufgefunden hat.

Die Frage, wie die *Lamarckiana* entstanden sein mag, ist wie alle derartigen historischen Fragen im strengen Sinn nicht exakt lösbar. Aber geben wir einmal zu, daß der *velutina*-Komplex infolge einer spontanen Abänderung von *laeta* ins Leben getreten sei, und daß gleichzeitig, ebenfalls durch Mutation, sowohl *laeta* wie *velutina* einen „letal Faktor“ erworben haben, der ihnen die Möglichkeit homozygotischer Existenz raubte, so ist die *Lamarckiana* eben doch nicht mehr und nicht weniger als ein heterozygotisches Wesen, das verschiedene Keimzellen immer erzeugen muß, nicht infolge einer seltsamen Mutabilität unter gewissen Bedingungen erzeugen kann. De Vries nennt das dauernde Auftreten von *velutina*- neben *laeta*-Keimzellen „sekundäre Mutation“, und zwar im Anschluß an Bartlett (1915) sekundäre „Massenmutation“. Ich kann nicht finden, daß zwischen diesem Vorgang und monohybrider Mendelspaltung ein Unterschied besteht.

Im übrigen sieht de Vries in der Bastardierung der *Lamarckiana* ein Mittel, die beiden Komplexe in Form von Zwillingbastarden getrennt zu studieren, und er hat auch schon begonnen, die Mutanten im selben Sinn zu analysieren, wie es in den oben mitgeteilten Versuchen geschehen ist. Bei seiner unvergleichlichen Erfahrung wird er uns sicher in Kürze die Aufklärung der wichtigsten Mutantentypen bescheren.

Ulm, im September 1917.

Zitierte Literatur.

- De Vries, H. Die Mutationstheorie. 1. Bd. 1901, 2. Bd. 1903.
- Über doppeltreziproke Bastarde von *Oenothera biennis* L. und *O. muricata* L. Biolog. Centralblatt, 1911, Bd. 31, S. 97.
- Gruppenweise Artbildung. Berlin 1913.
- The probable origin of *Oenothera Lamarckiana* Ser. Bot. Gaz. 1914, vol. 59, p. 345.
- 1915 a. The coefficient of mutation in *Oenothera biennis* L. Bot. Gaz. 1915, vol. 59, p. 169.
- 1915 b. Über künstliche Beschleunigung der Wasseraufnahme in Samen durch Druck. Biolog. Centralblatt, 1915, Bd. 35, S. 161.
- 1915 c. Über amphikline Bastarde. Berichte der Deutsch. Bot. Gesellschaft, 1915, Bd. 33, S. 461.
- 1915 d. *Oenothera gigas nanella*, a Mendelian mutant. Bot. Gaz. 1915, vol. 60, p. 337.
- 1916 a. Die endemischen Pflanzen von Ceylon und die mutierenden Önotheren. Biolog. Centralblatt, 1916, Bd. 36, S. 1.
- 1916 b. Gute, harte und leere Samen von *Oenothera*. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre, 1916, Bd. 16, S. 239.
- Halbmutanten und Zwillingsbastarde. Berichte der Deutsch. Bot. Gesellschaft, 1917, Bd. 35, S. 128.
- Atkinson, G. F. Sorting and blending of „unit characters“ in the zygote of *Oenothera* with twin and triplet hybrids in the first generation. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre, 1916, Bd. 16, S. 193.
- Bartlett, H. H. Twelve elementary species of *Onagra*. Cybele Columbiana, 1914, vol. 1, p. 37.
- Additional evidence of mutation in *Oenothera*. Bot. Gaz., 1915, vol. 59, p. 81.
- Mass mutation in *Oenothera pratincola*. Bot. Gaz., 1915, vol. 60, p. 425.
- Bateson, W. Mendels Vererbungstheorien. Übersetzt von A. Winckler. Leipzig 1914.
- Baur, E. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin, 1. Auflage 1911, 2. Auflage 1914.
- Belling, J. The mode of inheritance of semi-sterility in the offspring of certain hybrid plants. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre, 1914, Bd. 12, S. 303.
- Cook, O. F. Mendelism and interspecific hybrids. Amer. Naturalist, 1913, vol. 47, p. 239.
- Correns, C. Scheinbare Ausnahmen von der Mendelschen Spaltungsregel für Bastarde. Berichte der Deutsch. Bot. Gesellschaft, 1902, Bd. 20, S. 159.
- Davis, B. M. 1910 a. Cytological studies on *Oenothera*. II. The reduction division of *Oenothera biennis*. Annals of Bot., 1910, vol. 24, p. 631.
- 1911 a. III. A comparison of the reduction divisions of *Oenothera Lamarckiana* and *O. gigas*. Ebenda, 1911, vol. 25, p. 941.
- 1910 b. Genetical studies on *Oenothera*. I. Notes on the behavior of certain hybrids of *Oenothera* in the first generation. Amer. Naturalist, 1910, vol. 44, p. 108.
- 1911 b. II. Some hybrids of *O. biennis* and *grandiflora* that resemble *O. Lamarckiana*. Ebenda, 1911, vol. 45, p. 193.
- 1912. III. Further hybrids of *O. biennis* and *O. grandiflora* that resemble *O. Lamarckiana*. Ebenda, 1912, vol. 46, p. 377.

- Davis, B. M. 1913. IV. The behavior of hybrids between *O. biennis* and *O. grandiflora* in the second and third generations. *Ebenda*, 1913, vol. 47, p. 449.
- 1914. V. Some reciprocal crosses of *Oenothera*. *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre*, 1914, Bd. 12, S. 169.
- 1915 a. A method of obtaining complete germination of seeds in *Oenothera* and of recording the residue of sterile seed-like structures. *Proceed. of the National Academy of Sciences*, 1915, vol. 1, p. 360.
- 1915 b. The test of a pure species of *Oenothera*. *Proceed. of the American Philosophical Society*, 1915, vol. 54, p. 226.
- 1916 a. Hybrids of *Oenothera biennis* and *O. franciscana* in the first and second generations. *Genetics*, 1916, vol. 1, p. 197.
- 1916 b. *Oenothera neo-Lamarckiana*, hybrid of *O. franciscana* Bartl. $\times$ *O. biennis* L. *Amer. Naturalist*, 1916, vol. 50, p. 688.
- East, E. M. Inheritance of flower size in crosses between species of *Nicotiana*. *Bot. Gaz.* 1913, vol. 55, p. 177.
- Ernst, A. Experimentelle Erzeugung erblicher Parthenogenesis. *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre*, 1917, Bd. 17, S. 203.
- Federley, H. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. Ein Beitrag zur Frage der konstanten intermediären Artbastarde. *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre*, 1913, Bd. 9, S. 1.
- Chromosomenstudien an Mischlingen I, II, III. Referat von Tischler in *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre*, 1917, Bd. 18, S. 62.
- Gates, R. R. Tetraploid mutants and chromosome mechanisms. *Biolog. Centralblatt*, 1913, Bd. 33, S. 92.
- Gates, R. R., and Thomas, N. A cytological study of *Oenothera mut. lata* and *Oe. mut. semilata* in relation to mutation. *The quarterly Journal of Microscopical Science*, 1914, vol. 59, p. 523.
- Geerts, J. M. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. *Recueil trav. bot. néerland.* 1909, vol. 5, p. 93.
- Haase-Bessell, Gertraud. Digitalisstudien I. *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre*, 1916, Bd. 16, S. 293.
- Heribert-Nilsson, N. Pollenslangarnas tillväxthastighet hos *Oenothera Lamarckiana* och *gigas*. *Botaniska Notiser*, 1911, p. 19.
- Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre*, 1912, Bd. 8, S. 89.
- Die Spaltungserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana*. *Lunds Universitets Årsskrift*, 1915, Bd. 12, Nr. 1.
- Eine mendelsche Erklärung der Verlustmutanten. *Berichte der Deutsch. Bot. Gesellschaft*, 1916, Bd. 34, S. 870.
- Honing, J. A. Die Doppelnatur der *Oenothera Lamarckiana*. *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre*, 1911, Bd. 4, S. 227.
- Jeffrey, E. C. Spore conditions in hybrids and the mutation hypothesis of de Vries. *Bot. Gaz.*, 1914, vol. 58, p. 322.
- Jesenko, J. Über Getreide-Speziesbastarde (Weizen-Roggen). *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre*, 1913, Bd. 10, S. 311.

- Johannsen, W. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 2. Aufl. Jena 1913.
- Jost, L. Über die Selbststerilität einiger Blüten. Botan. Zeitung, 1907, Jahrg. 65, S. 77.
- Klebahn, H. Formen, Mutationen und Kreuzungen bei einigen Önotheren aus der Lüneburger Heide. Jahrb. d. Hamburg. Wissensch. Anstalten, Bd. 31, 3. Beiheft, 1914.
- Lehmann, E. Über Bastardierungsuntersuchungen in der Veronica-Gruppe agrestis. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre, 1914, Bd. 13, S. 88.
- Lotsy, J. P. Kreuzung oder Mutation die mutmaßliche Ursache der Polymorphie? Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre, 1915, Bd. 14, S. 204.
- MacDougal, D. T., Vail, Shull and Small. Mutants and hybrids of the Oenotheras. Carnegie Inst. of Washington, 1905, Publ. No. 24.
- Renner, O. Befruchtung und Embryobildung bei Oenothera Lamarckiana und einigen verwandten Arten. Flora, 1914, Bd. 107, S. 115.
- Die tauben Samen der Önotheren. Berichte der Deutsch. Bot. Gesellschaft, 1916, Bd. 34, S. 858.
- Rosen, F. Die Entstehung der elementaren Arten von Erophila verna. Cohns Beitr. z. Biologie d. Pfl., 1911, Bd. 10, S. 379.
- Saunders, E. R. On the mode of inheritance of certain characters in double-throwing stocks. A reply. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre, 1913, Bd. 10, S. 297.
- Sirks, J. M. Stérilité, auto-inconceptibilité et différenciation sexuelle physiologique. Arch. néerland. d. sc. exact. et natur., série B, 1917, t. 3, p. 205.
- Stomps, Th. Über den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl bei den Önotheren. Biolog. Centralblatt, 1916, Bd. 36, S. 129.
- Tanaka. Occurrence of different systems of gametic reduplication in male and female hybrids. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre, 1915, Bd. 14, S. 12.
- Tischler, G. Neuere Arbeiten über Oenothera. Sammelreferat. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre, 1911, Bd. 5, S. 324.
- Chromosomenzahl, -Form und Individualität im Pflanzenreiche. Progr. rei bot., 1915, Bd. 5, S. 164.
- Tschermak, A. v. Über das verschiedene Ergebnis reziproker Kreuzungen von Hühner-rassen und über dessen Bedeutung für die Vererbungslehre (Theorie der Anlagen-schwächung oder Genasthenie). Biolog. Centralblatt, 1917, Bd. 37, S. 217.
- Winkler, Hans. Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Bot., 1916, Bd. 8, S. 417.
-