

# Vererbungsversuche an *Önotheren* I.

## *Oenothera Cockerelli* Bartlett und ihre Kreuzungen.

Von Friedrich Oehlkers.

(Eingegangen am 11. November 1920.)

In der „Gruppenweisen Artbildung“ führt de Vries drei Arten von *Önotheren* als isogam an: *Oe. Hookeri*, *Oe. Cockerelli* und *Oe. strigosa*. Nach den Untersuchungen von Renner trifft das mit Sicherheit nur für *Oe. Hookeri* zu. Vorläufige Versuche, die Renner mit den beiden andern Arten vorgenommen hat, lassen erkennen, daß es sich hier um heterogam-heterozygotische Formen handelt, der *Oe. muricata* analog. In der folgenden Arbeit soll eine genauere Komplexanalyse der *Oe. Cockerelli* gegeben werden sowie einige weitere Resultate aus Kreuzungsversuchen der *Cockerelli* mit anderen *Önotheren*arten.

Das Material für meine Versuche erhielt ich durchweg von Renner, der mir zum Teil auch Samen von eigenen Kreuzungen überlassen hat. Alle vor 1919 hergestellten Kreuzungen stammen von Renner; 1919 wurden die Kreuzungen von mir hergestellt und die Pflanzen in den Jahren 1919 und 1920 von mir aufgezogen. Renner hat das Material von *Oe. Cockerelli*, *Hookeri*, *strigosa* und *suaveolens* von de Vries erhalten, die Samen von *Oe. Lamarckiana* (es wurde nur die weißnervige verwandt) von Heribert-Nilsson, *Oe. biennis* ist die von Renner mehrfach analysierte Münchner Form und *Oe. muricata* die ebenfalls von Renner benutzte, von v. Goebel am Lido gesammelte Art. Meine Ergebnisse in bezug auf *Oe. Cockerelli* sind also mit denen von de Vries vergleichbar. — Das Verfahren bei der Aufzucht entspricht dem von Renner in seinen „Versuchen über die gametische Konstitution der *Önotheren*“ angegebenen.

Ich möchte an dieser Stelle Herrn Professor Renner, der mich in die Vererbungstheorie, insbesondere in das Önotherenproblem einführte, für alle seine Mühe meinen herzlichen Dank sagen. Ferner bin ich Herrn Geheimen Rat Professor v. Goebel für die Ermöglichung meiner Arbeiten im Institut und die freimütige Überlassung von Gartenland zur Aufzucht meiner Kulturen zu großem Danke verpflichtet.

## I. Beschreibung des Ausgangsmaterials.

### A. *Oenothera Cockerelli*.

Beschreibung und Abbildung der *Oe. Cockerelli* findet sich in der „Gruppenweisen Artbildung“ von de Vries (1913, S. 56, 114 u. 115). Es sollen hier nur ihre wichtigsten Merkmale angegeben werden (vergl. Fig. 1).

Bei einigermaßen früher Aussaat läßt sich die *Oe. Cockerelli* leicht einjährig zur Stengel- und Blütenbildung bringen. Sie besitzt eine kräftige, breite Rosette, deren Blätter leicht gebuckelt sind. Die Stengelblätter sind schmaler und haben eine in den Stiel verlaufende Spreite. Die Spitzen der Blätter wie der Brakteen sind seitlich nach der gleichen Richtung abgebogen, so daß die Rosette und der wachsende Gipfel von oben betrachtet eigentümlich gedreht erscheinen. Der Stengel ist einjährig etwa 140—150 cm hoch, fein und weich behaart, mit Anthokyan in den schwachen Haarbasen, gegen den Gipfel zu etwas rot überlaufen. Die Brakteen sind schmal und gewellt und abgesehen von der seitlichen Ausbiegung am Gipfel auch nach außen ausgebogen: der Gipfel scheint sich daher oben etwas zu verbreitern. Die Grundseitensprosse sind kräftig, plagiotrop und weit ausladend; in halber Höhe finden sich zahlreiche aber schwache und radiäre Seitensprosse. Die Blüten sind sehr klein, die Länge der Kronblätter beträgt 15—17 mm. Die Kelchblätter sind rein grün, vielfach an der Spitze zusammenhaftend, so daß keine vollständige Öffnung der Blüte erreicht wird. Die Antheren sind arm an Pollen; neben den leeren Pollenkörnern finden sich zwei, der Größe nach unterscheidbare, Typen von Körnern: aktive und inaktive (s. Tabelle 2). Der Griffel endigt zwischen den Antheren, seine Länge beträgt durchschnittlich 44 mm. Die Länge der Kelchröhre mißt etwa 36 mm (es wurde gemessen vom oberen Rande des Fruchtknotens bis zur Umbiegung der Kelchblätter an der geöffneten Blüte). Die Früchte sind grün und kräftig und enthalten etwa 200 Samen, klein und 98—99% keimhaltig.

**B. Die Beschreibung der übrigen zu Kreuzungen verwandten Arten**  
findet sich bei Renner 1917, S. 158—164 und bei de Vries 1913,  
S. 55—56.



Fig. 1. *Oe. Cockerelli* auf der Höhe der Blüte. Der beigegebene Maßstab beträgt 1 m, jeder einzelne Abschnitt 10 cm.

## II. Beschreibung der Kreuzungen.

### A. F<sub>1</sub>-Generationen.

1. *Oe. (Cockerelli × suaveolens)*.

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Samen zu 89% keimhaltig.

Keimlinge schwächlich, gelblich und äußerst empfindlich gegen Botrytis. Von 50 Keimpflanzen nur 15 hochgebracht. Sie wuchsen zu-

nächst schlecht, später kräftiger, blieben aber bis ins Alter gelblich. Keinerlei Rosettenbildung; weder Blätter noch Brakteen zeigen eine Spur der *Cockerelli*-Drehung. Die Höhe beträgt ausgewachsen 90—120 cm. Der Stengel ist rau behaart und rot getupft<sup>1)</sup>; wenige, verhältnismäßig sperrige Seitenzweige, keine Grundseitenzweige. Größe der Blätter 12—14 : 3—5 cm; das Maximum der Blattbreite liegt an der Basis der Blätter (wesentliches Merkmal von *flavens*). Die Knospen sind rein grün. Größe der keilförmigen Kronblätter 20—22 mm. Länge der Kelchröhre 28—30 mm, Länge des Griffels 41—43 mm. Die Antheren öffnen sich früh und sind reich an Pollen. Im Herbst ist die Spitze des Stengels rot überlaufen. Die Früchte sind grün, groß und kräftig (vergl. Fig. 2).

2. *Oe. (suaveolens × Cockerelli)*.

Hergestellt 1917, aufgezogen 1920. Samen zu 95% keimhaltig.

35 Pflanzen ausgepflanzt. Diese sind, wie zu erwarten, zweiförmig: *flavens × Cockerelli* und *albicans × Cockerelli*.

a) 30 Pflanzen *Oe. (suaveolens × Cockerelli) suavis*<sup>2)</sup>.

Große kräftige Pflanzen, Höhe einjährig ausgewachsen 160—170 cm, Stengel leicht rot überlaufen, kein Anthokyan in den Haarbasen. Bepflanzung rein grün, Blätter mit typischem *flavens*-Maximum wie reziprok; Größe der Blätter 15—17 : 5 cm. Brakteen glatt, ganz schwache *Cockerelli*-Drehung. Blüten intensiv gelb, glockenförmig: Länge der Kronblätter 28—30 mm, Länge der Kelchröhre 47—49 mm, Länge des Griffels etwa 55 mm. Kelchblätter und Früchte grün (vergl. Fig. 2).

b) 5 Pflanzen *Oe. (suaveolens × Cockerelli) albata*.

Höhe 150—160 cm. Stengel etwas schwächer als *suavis*, fällt leicht um. Blätter schmal und rinnig, Größe 17 : 3,5 cm, kein deutliches Maximum der Breite. Brakteen viel stärker gedreht als bei *suavis* und ebenso am Gipfel stark abgebogen. Die Knospen sind dick, mit kurzen Spitzen (Gegensatz zu *suavis*). Länge der Kronblätter

<sup>1)</sup> Im Folgenden wird der Kürze halber vielfach der Ausdruck „getupft“ für „mit Anthokyan in den Haarbasen“ gebraucht.

<sup>2)</sup> Bezüglich der Bezeichnung der Bastarde ist folgendes Verfahren angewandt worden: es wurde wie üblich ♀ stets vor, ♂ hinter das ×-Zeichen gestellt, wobei die Speziesnamen in Klammern gesetzt sind. Entstehen aus einer Kombination Zwillinge oder Spaltungsprodukte, so wird die nähere Bezeichnung der betreffenden Form hinter die Klammer gesetzt: *Oe. (suaveolens × Cockerelli) suavis*. Zur Bezeichnung einer späteren Generation kommt die Formel F<sub>2</sub> oder F<sub>3</sub> hinter die Klammer oder hinter die Bezeichnung des Spaltungsproduktes: *Oe. (suaveolens × Cockerelli) suavis* F<sub>2</sub> oder *Oe. [(suaveolens × Cockerelli) suavis F<sub>2</sub>]* kurzröhrig F<sub>3</sub>.

23—25 mm, Länge der Kelchröhre 38—40 mm, Länge des Griffels 56—60 mm. Kelchblätter und Früchte grün.

3. *Oe. (Cockerelli × biennis* München).

Hergestellt 1918, aufgezogen 1919 und 1920, zweijährig.

Samen zu 90% keimhaltig.

Von 30 Keimpflanzen 25 ausgeblieben. 5 Pflanzen wurden 1919 im Gewächshaus in tiefen Töpfen als Rosetten kultiviert. Sie blieben



Fig. 2.

Links: *Oe. (Cockerelli × suaveolens)*. Rechts: *Oe. (suaveolens × Cockerelli) suavis*.

gelbgrün und zeigten ganz schwache *Cockerelli*-Drehung. 1920 wurden die 5 Exemplare ausgepflanzt und wuchsen zu kräftigen Rosetten heran. Sehr zahlreiche Grundseitensprosse, schwache Stengelseitensprosse. Rote Tupfen am Stengel. Blätter leicht gebuckelt, Größe etwa 20 : 4 cm. ältere Brakteen etwa 5 : 2 cm. Acropetal zunehmende Rotnervigkeit. Höhe ausgewachsen 90—100 cm. Blüten klein, Länge der Kronblätter

23—25 mm, Länge der Kelchröhre 25 mm. Kelchblätter grün, Basis der Früchte rot überlaufen (vergl. Fig. 3).

4. *Oe. (biennis München × Cockerelli)*.

Hergestellt 1918, aufgezogen 1919.

Samen zu 98% keimhaltig.

Von 31 Keimpflanzen 10 ausgeblieben. 17 Exemplare ausgepflanzt: 6 Pflanzen *albicans × Cockerelli*, 11 Pflanzen *rubens × Cockerelli*.

a) *Oe. (biennis × Cockerelli) albata*.

Identisch mit *Oe. (suaveolens × Cockerelli) albata*. Der einzige Unterschied besteht in der etwas größeren Höhe der *albata* aus der *biennis*.

b) *Oe. (biennis × Cockerelli) rubefacta*.

Außerordentlich große Rosette; breite, gewellte, gebuckelte, tiefgrüne Blätter. Acropetal zunehmende Rotnervigkeit. Brakteen sehr stark gedreht. Grundseitenzweige breit ausladend. Stengelhöhe einjährig 160—170 cm, keine roten Tupfen. Kronblattlänge 28—30 mm, Länge der Kelchröhre 48—50 mm. Kelchblätter und Früchte rein grün (vergl. Fig. 3).

5. *Oe. (Cockerelli × Lamarckiana)*.

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Keine tauben Samen.

Zweiförmig: *laeta* und *velutina*.

a) *Oe. (Cockerelli × Lamarckiana) laeta*.

Große kräftige Pflanzen. Stengel steif behaart, rot getupft und leicht rot überlaufen. Blätter breit, leicht gewellt, keine *Cockerelli*-Drehung, Größe 16—18 : 4,5 cm, Blütengröße 22—23 mm, Länge der Kelchröhre 34—35 mm, Länge des Griffels 50—52 mm. Kelchblätter grün, Früchte an der Basis leicht rot überlaufen (vergl. Fig. 4).

*Oe. (Cockerelli × Lamarckiana) velutina*.

Typische *velutina* niedriger, schmaler und feiner als die *laeta*, weicher behaart. Stengel stark rot überlaufen, getupft. Blätter 15 bis 17 : 2,5—3 cm, keine *Cockerelli*-Drehung, Brakteen leicht flatterig. Kronblattlänge 21—23 mm; Kelchröhre grün, Länge 31—35 mm; Griffellänge 47—50 mm. Kelchblätter und Früchte rot gestreift (vergl. Fig. 5).

6. *Oe. (Lamarckiana × Cockerelli)*.

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Keine tauben Samen.

Je 6 *laetae* und *velutinae*.

e) *Oe. (Lamarckiana × Cockerelli) laeta*.

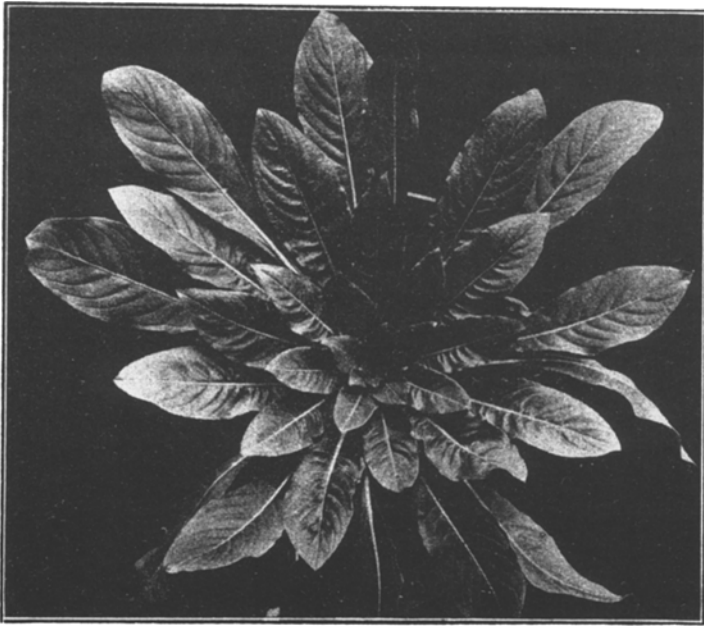


Fig. 3a. *Oe. (Cockerelli × biennis)*, Rosette mit schwacher Drehung.



Fig. 3b. *Oe. (biennis × Cockerelli) rubefacta*. Rosette mit starker Drehung.

Der reziproken ähnlich, jedoch bedeutend höher. Höhe 180—190 cm. Stengel ungetupft, rein grün. Blätter 16—18 : 6—7 cm. Kronblattlänge 28—30 mm, Kelchröhre 55 mm, Griffellänge 75—78 mm. Kelchblätter und Früchte rein grün (vergl. Fig. 4).

b) *O. (Lamarckiana × Cockerelli) velutina*.



Fig. 4. Links: *Oe. (Cockerelli × Lamarckiana) laeta*.  
Rechts: *Oe. (Lamarckiana × Cockerelli) laeta*.

Höher und derber als reziprok. Stengel kräftiger, schwächer rot, aber getupft. Blätter 14—16 : 4—4,5 cm. Kronblattlänge 25—26 mm, rein grüne Kelchröhre, Länge 48—60 mm, Länge des Griffels 60—62 mm. Kelchblätter und Früchte schwach rot gestreift (vergl. Fig. 5).

7. *Oe. (Cockerelli × muricata)*.

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Samen zu 86% keimhaltig.



28 Keimpflanzen sind mit winzigen gelben Kotyledonen zugrundegegangen.

8. *Oe. (muricata × Cockerelli)*.

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Nur 2 Pflanzen als Rosetten aufgezogen. *Rigida*-Typus mit *Cockerelli*-Einschlag.



Fig. 5. Links: *Oe. (Cockerelli × Lamarckiana) velutina*.  
Rechts: *Oe. (Lamarckiana × Cockerelli) velutina*.

9. *Oe. (Cockerelli × Hookeri)*.

Hergestellt 1918, aufgezogen 1920.

Kräftige Pflanzen von vorwiegend *Hookeri*-Typus. Schlanker, rot überlaufener Stengel, Höhe 130—140 cm, dicht und weich behaart, rot getupft. Blätter schmal, weißnervig, 16—17 : 3 cm. Brakteen glatt, keine *Cockerelli*-Drehung. Länge der Kronblätter 20 mm, Kelchröhre

30—33 mm, Griffellänge 50 mm. Kelchblätter und Früchte rotgestreift (Abbildung s. de Vries 1913, S. 58).

10. *Oe. (Hookeri × Cockerelli)*.

Hergestellt 1918, aufgezogen 1920.

Ebenfalls vorwiegend *Hookeri*-Typus. Stengel höher als reziprok und weniger rot überlaufen, getupft. Höhe 150—160 cm. Blätter 17—18 : 3 cm. Deutliche *Cockerelli*-Drehung, obere Brakteen am Scheitel auswärts gebogen. Kronblattlänge 18—20 mm, Kelchröhrenlänge 49—52 mm. Griffellänge 70 mm. Kelchblätter und Früchte weniger rot gestreift als reziprok (Abbildung s. de Vries 1913, S. 58; vergl. Fig. 6).

11. *Oe. (Cockerelli × strigosa)*.

Hergestellt 1918, aufgezogen 1920.

Samen zu 94% keimhaltig.

18 Pflanzen ausgepflanzt. Gute Rosette mit sehr schmalen Blättern; 28—30 : 3—4 cm. Stengelblätter etwas breiter. Hauptsproß gut orthotrop, Seitensprosse stark plagiotrop. Stengel getupft, Höhe 89—90 cm. Die *Cockerelli*-Drehung kommt bloß an schießenden Hauptsprossen heraus und da auch nur schwach. Brakteen sehr flatterig. Blüten ähnlich denen der *strigosa*, Länge der Kronblätter 14—15 mm. Kelchröhre etwas kräftiger, Länge 25 mm, Griffellänge 35 mm. Kelchblätter und Früchte rot gestreift.

1 metakliner Bastard. Höherer, kräftigerer und dickerer Hauptsproß, weit ausladende plagiotrope Seitensprosse. Sehr starke *Cockerelli*-Drehung. Dicht und weich behaart, Stengel getupft. Blüten mehr *Cockerelli*-Typus, Kronblätter keilförmig, Länge 20—23 mm, Länge der Kelchröhre 45 mm, Länge des Griffels 50 mm. Kelchblätter schwach rot gestreift, Früchte grün.

12. *Oe. (strigosa × Cockerelli)*.

Hergestellt 1918, aufgezogen 1920.

Keine tauben Samen.

Höher und kräftiger als reziprok. Dicht und weich behaart. Grundseitensprosse plagiotrop am Boden liegend. Stärkste überhaupt beobachtete *Cockerelli*-Drehung. Stengel höher als reziprok und ohne jede Seitensprosse, fein getupft, Höhe 130—140 cm. Blätter sehr stark gewellt, 22—24 : 5—5,5 cm, Mittelnerven der Blätter mit einem blauen Streifen versehen. Blüten *Cockerelli*-Typus, oft kuppelförmig, Länge der Kronblätter 16—17 mm, Länge der Kelchröhre 45—46 mm, Länge des Griffels 49—50 mm. Kelchblätter und Früchte grün.

**B. Das Verhalten der Kreuzungen in späteren Generationen.**

1. *Oe. Cockerelli*  $\times$  (*Cockerelli*  $\times$  *suaveolens*) *suavis*.

Hergestellt 1918, aufgezogen 1919.

Samen zu 95% keimhaltig.

75 Keimlinge, alle sehr schwächlich und blaß. 65 in den Keim-  
schalen durch *Botrytis* zugrundegegangen, ein Anzeichen dafür, daß nur



Fig. 6. Links: *Oe. (Hookeri*  $\times$  *Cockerelli*. Rechts: *Oe. (Cockerelli*  $\times$  *Hookeri*).

der Bastard (*Cockerelli*  $\times$  *suaveolens*) *suavis*, nicht aber reine *Cockerelli* vorhanden war. Die im Garten hochgebrachten Exemplare zeigten lediglich die Merkmale des Bastardes.

2. *Oe. (suaveolens*  $\times$  *Cockerelli*) *suavis* F<sub>2</sub>.

Hergestellt 1918, aufgezogen 1919.

Samen zu 31% keimhaltig.

Von 75 keimhaltigen Samen haben 72 gekeimt. 69 von diesen glichen vollkommen der  $F_1$ , 3 wichen etwas ab: die erste Pflanze<sup>1)</sup> (49 I Nr. 2) war schwächlich, mit schmalen, sehr spitzwinkligen gelblichen Blättern und sehr langer Kelchröhre, die zweite (49 I Nr. 11) kam nicht zur Blüte, war sehr niedrig und schwächlich, möglicherweise als eine annähernd homozygotische flavens-Form aufzufassen, die dritte (49 II Nr. 6) war niedrig, buschig, mit tiefgrünen, etwas gedrehten Blättern. Bei Selbstbestäubung war der geerntete Same zu 18% keimhaltig. Es findet im übrigen eine Spaltung nach der Kronblattlänge und nach der Länge der Kelchröhre statt (s. Tabelle 1). Da die Länge des Griffels konstant ist, die der Kelchröhre aber stark variiert, so ist der Griffel je nach der Länge der Kelchröhre stets in einer andern Lage zu den Antheren. Diese Veränderung der Lage des Griffels kann so weit gehen, daß er bei sehr langer Kelchröhre (52—53 mm) überhaupt nicht mehr aus ihr herausragt (vergl. Fig. 7).

Eine  $F_3$  wurde von einem kurzröhrigen, der  $F_1$  gleichenden Exemplar der  $F_2$  und einem sehr langröhrigen, abweichenden Exemplar (49 I Nr. 2) aufgezogen.

3. [(*Oe. suaveolens* × *Cockerelli*) *suavis*  $F_2$ ] kurzröhrig  $F_3$ .

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Samen zu 38% keimhaltig.

Es wurden 19 Exemplare aufgezogen, von diesen glichen 18 der  $F_2$ . Die Kronblattlänge betrug 27—34 mm, die Kelchröhrenlänge 35 bis 40 mm, die Griffellänge 51—56 mm. 1 Exemplar wich vollständig ab. In der Rosette war es äußerst schmalblättrig, es bildete erst spät einen Hauptsproß, der sehr steif aber spröde 110 cm hoch wurde, wenige ganz kurze und schwächliche Seitensprosse hatte und nicht zur Blüte kam.

4. [(*Oe. suaveolens* × *Cockerelli*) *suavis*  $F_2$ ] langröhrig 49 I Nr. 2  $F_3$ .

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Samen zu 10% keimhaltig.

9 Exemplare hochgebracht. Diese waren zunächst sehr schwächlich und begannen früh zu schießen. Allmählich wurden sie kräftiger und tiefer grün. Es entwickelten sich daraus nach und nach 6 verschiedene Formen:

a) 1 Exemplar (61 Nr. 7). Breitblättrig, buschig, hellgrün, kräftig, fein behaart. Höhe 120 cm. Spitzen der oberen Brakteen um den

<sup>1)</sup> Zur Bezeichnung dieser Exemplare führe ich die Nummern meiner Versuchsprotokolle an.

Gipfel gerade aufwärts stehend wie bei der  $F_1$ . Die oberen Brakteen zeigen eine leichte Flattrigkeit. Die Blüten öffnen sich gut, Länge der Kronblätter 28—30 mm, Länge der Kelchröhre 53 mm, Länge des Griffels 68—70 mm. Bei Selbstbestäubung ist der geerntete Same zu 65% keimhaltig.

b) 3 Exemplare (61 Nr. 2, 5 u. 6).

Breitblättrig, buschig, tiefgrün, kräftig. Stark gedrehte Brakteen, Spitzen der oberen Brakteen am Sproßgipfel auswärts gebogen. Die Blüten bleiben vielfach geschlossen, d. h. die Kelchblätter haften an den Spitzen zusammen. Kelchzipfel rot. Kronblattlänge 30—37 mm, Kelchröhrenlänge 60—65 mm, Griffellänge 50—55 mm. Bei Selbstbestäubung ist der Same zu 8% keimhaltig.

c) 2 Exemplare (61 Nr. 1 u. 4).

Schmalblättrig, buschig, tiefgrün. Die Spitzen der Brakteen sind einwärts gedreht. Außerordentlich zahlreiche und kleine Seitensprosse. Kronblattlänge 30—33 mm, Kelchröhrenlänge 40—45 mm, Griffellänge 50—52 mm. Bei Selbstbestäubung ist der geerntete Same zu 15% keimhaltig.

d) 1 Exemplar (61 Nr. 8).

Schmalblättrig, niedrig, buschig, hellgrün. Auswärts gebogene Brakteenspitzen. Kronblattlänge 30—35 mm, Kelchröhrenlänge 42 mm, Griffellänge etwa 50 mm.

e) 1 Exemplar (61 Nr. 9).

Sehr schmalblättrig, hellgrün und schwächlich. Buschiger Wuchs. Kommt nicht zur Blüte.

f) 1 Exemplar (61 Nr. 3).

Schmalblättriger Krüppel von 30 cm Höhe, ohne Blüte eingegangen.

5. *Oe. (biennis × Cockerelli) rubefacta*  $F_2$ .

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Samen zu 61% keimhaltig.

15 Exemplare im Freien hochgebracht, davon 9 zur Blüte gekommen. Größere Spaltungen sind nicht sichtbar. Die Blattgröße variiert zwischen 15—18 : 5—6,5 cm. Von den zur Blüte gelangten Exemplaren sind 4 schwächlich, mit gelben Blattspitzen und schwachen Seitenzweigen, während die übrigen der  $F_1$  gleichen. Die Kronblattlänge schwankt zwischen 16 und 20 mm, die Länge der Kelchröhre zwischen 43 und 49 mm und die Länge des Griffels zwischen 48 und 64 mm.

6. *Oe. (biennis × Cockerelli) albata* F<sub>2</sub>.

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Samen zu 41% keimhaltig.

Die Kombination gleicht der F<sub>1</sub>. Die einzelnen Exemplare weisen eine Verschiedenheit nach der Blattbreite auf. Von den 41 ausgepflanzten Exemplaren sind 12 schmalblättrig, Blattgröße 12—18 : 1,5—2,5 cm. Äußerst schwächliche Pflanzen, die Blattspreite ist um die Mittelrippe etwas eingekrümmt. Die Kronblattlänge beträgt 15—16 mm, die Kelchröhrenlänge 38—40 mm, die Griffellänge 45—46 mm. Die übrigen breitblättrigen Pflanzen weisen eine Blattgröße von 15—20 : 3—4,5 cm auf, eine Blütengröße von 13—22 mm, eine Kelchröhrenlänge von 40—43 mm und eine Griffellänge von 45—60 mm.

7. *Oe. (Cockerelli × Lamarckiana) velutina* F<sub>2</sub>.

Hergestellt 1918, aufgezogen 1919.

Samen zu 56% keimhaltig.

67 Exemplare. Sie gleichen fast vollständig der F<sub>1</sub>. Unterschiede finden sich in der Griffellänge und in der Intensität der Färbung von Kelchblättern, Kelchröhre und Früchten (s. Tabelle 1). Bei den schwächer gefärbten Pflanzen ist die Kelchröhre bis zum Aufblühen grün, so daß diese Farbe bei der Auszählung als Merkmal genommen wird. Je ein Exemplar mit großer, mittelgroßer und kleiner Blüte wurde selbst bestäubt und eine F<sub>3</sub> davon aufgezogen.

8. *Oe. (Cockerelli × Lamarckiana) velutina* F<sub>2</sub> großblütig, rote Kelchröhre, F<sub>3</sub>.

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Samen zu 44% keimhaltig.

43 Exemplare. Sie gleichen der F<sub>2</sub>. Spaltungen siehe Tabelle 1.

9. *Oe. [(Cockerelli × Lamarckiana) velutina F<sub>2</sub>]* mittelgroßblütig, rote Kelchröhre, F<sub>3</sub>.

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Samen zu 48% keimhaltig.

37 Exemplare. Sie gleichen der F<sub>2</sub>. Spaltungen siehe Tabelle 1.

10. *Oe. [(Cockerelli × Lamarckiana) velutina F<sub>2</sub>]* kleinblütig, hellrote Kelchröhre, F<sub>3</sub>.

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Samen zu 44% keimhaltig.

35 Exemplare. Sie gleichen der F<sub>2</sub>. Spaltungen siehe Tabelle 1.

11. *Oe. (Lamarckiana × Cockerelli) laeta* F<sub>2</sub>.

Hergestellt 1918, aufgezogen 1919 und 1920.

Samen zu 32% keimhaltig.

Die Kreuzung wurde sehr spät im Jahr hergestellt. Die Frucht war außerdem mit *Botrytis* befallen, mit dem die Keimlinge infiziert wurden, so daß der größte Teil von ihnen bald zugrunde ging. So erklärt sich die große Zahl tauber Samen. Von den gekeimten konnten im Jahr 1920 nur 7 von 35 hochgebracht werden. Die 1919 aufgezogenen Pflanzen glichen vollkommen der  $F_1$ , mit auffällig breiter Rosette. Von den 1920 aufgezogenen Pflanzen glichen 6 der  $F_1$ , ein Exemplar mit gestauchtem Hauptsproß und sehr dicht zusammenstehenden, etwas krausen Blättern war abweichend. Die übrigen Spaltungen siehe Tabelle 1.

12. *Oe. Cockerelli*  $\times$  (*Lamarckiana*  $\times$  *Cockerelli*) *velutina*.

Hergestellt 1918, aufgezogen 1920.

Samen zu 97% keimhaltig.

Die Kombination ist zweiförmig.

a) *Cockerelli*-Typus, 15 Exemplare.

Sie spalten in 8 mit reingrünen Kelchblättern und 7 mit leicht rot gefärbten Kelchblättern. Diese spalten unter sich wieder nach der Kronblattlänge und zwar unabhängig von dem Farbfaktor; 2 Klassen: 16—18 mm und 20—22 mm.

b) *Velutina*-Typus, 25 Exemplare.

Sie spalten in 14 kräftigere, mit größerem Reichtum an Seitensprossen und rot gefärbten Kelchblättern und 11 schwächere mit weniger Seitensprossen und grünen Kelchblättern. Die Kronblattlänge beträgt bei beiden 18—25 mm. Eine etwaige Spaltung, die hier wahrscheinlich ist, wird überdeckt.

13. *Oe. Cockerelli*  $\times$  (*Lamarckiana*  $\times$  *Cockerelli*) *laeta*.

Hergestellt 1919, aufgezogen 1920.

Samen zu 97% keimhaltig.

Zweiförmig, *Cockerelli*-Typus und *laeta*-Typus. Im wesentlichen ohne Spaltungen, der *laeta* der  $F_1$  gleichend. Die Abweichungen in der Kronblattlänge sind sehr gering, *Cockerelli*  $\ominus$  dominiert anscheinend sehr stark.

14. *Oe. (Cockerelli*  $\times$  *Lamarckiana)* *velutina*  $\times$  *Cockerelli*.

Hergestellt 1918, aufgezogen 1919.

Wenig taube Samen.

111 Exemplare. Zweiförmig: 62 *Cockerelli* und 49 *velutinae*, die im wesentlichen der  $F_1$  gleichen, siehe Tabelle 1.

15. *Oe. (Lamarckiana × Cockerelli) laeta × Cockerelli*.

Hergestellt 1918, aufgezogen 1919.

Samen zu 75% keimhaltig.

41 Exemplare, außerordentlich groß, breit, ausladend und der  $F_1$  gleichend. Spaltungen siehe Tabelle 1.

### III. Allgemeine Resultate.

#### A. Komplexanalyse der *Oe. Cockerelli*.

Aus den vorliegenden Versuchen erhellt die heterozygotische und streng heterogame Natur der *Oe. Cockerelli*, analog der *Oe. muricata*.

*Oe. Cockerelli* vererbt durch die Eizelle schmale Blätter mit schwach angedeuteter *Cockerelli*-Drehung, halbhohen, rot überlaufenen Stengel, rotgefärbte Haarbasen, kurze grüne Kelchröhre, grüne, vielfach kuppelförmig zusammenhaftende Kelchblätter, kurze, keilförmige Kronblätter und grüne Früchte, deren Basis hin und wieder leicht rot gefärbt ist. Das Eizellenplasma ist für mehrere Kreuzungen ungeeignet; so sind *Oe. (Cockerelli × suaveolens)*, *Oe. (Cockerelli × biennis)* und *Oe. Cockerelli × muricata*) gelb und schwächlich, bezw. gänzlich lebensunfähig.

Der Pollen der *Oe. Cockerelli* vererbt breite, stark gedrehte Blätter<sup>1)</sup>, einen hohen grünen Stengel ohne Tupfen, sehr lange grüne Kelchröhre, grüne, vielfach kuppelförmig zusammenhaftende Kelchblätter, keilförmige Kronblätter (etwas größer als ♀) und grüne Früchte.

Eizelle und Pollen vererben also qualitativ verschiedene Eigenschaften, einige übereinstimmende Merkmale weichen quantitativ voneinander ab. Die *Oe. Cockerelli* ist heterogam, und Renner hat deshalb (1920 S. 3 des Sonderabdrucks) die beiden Haplonten mit gesonderten Bezeichnungen versehen: *Cockerelli* ♀ = *curtans* und *Cockerelli* ♂ = *elongans*.

In der *Cockerelli* selbst dominieren aus dem Eizellenkomplex die gefärbten Haarbasen über die ungefärbten und die kurze Kelchröhre über die lange, aus dem Pollenkomplex die starke Drehung der Blätter über die schwächere und der hohe Wuchs über den niederen. Die Blattbreite ist intermediär. — Die Dominanzverhältnisse bei den ver-

<sup>1)</sup> Nach Renner (Vorläuf. Mittel. 1919 S. 3 des Sonderabdrucks) soll die Drehung der Brakteen vorzugsweise durch die Eizellen, kaum durch den Pollen vererbt werden. Die Angabe beruht, wie Prof. Renner mir bestätigt, nur auf einem Versehen bei der Niederschrift.



schiedenen Kreuzungen mit *Cockerelli* sind aus den Beschreibungen S. 3—16 ersichtlich.

Ein weiterer Beweis für die Heterogamie der *Oe. Cockerelli* liegt in dem Verhalten der Bastarde bei Rückkreuzungen. Wird ein Bastard mit dem gleichen Komplex rückgekreuzt, also entweder *Cockerelli* ♀ mit dem Pollen eines Bastardes aus *Cockerelli* ♀ und einer andern Art belegt, oder die Eizelle eines Bastardes aus einer andern Art  $\times$  *Cockerelli* ♂ mit dem Pollen *Cockerelli* ♂ belegt, so entsteht stets nur der Bastard, niemals aber *Cockerelli* (s. *Oe. Cockerelli*  $\times$  (*Cockerelli*  $\times$  *suaveolens* und *Oe. (Lamarckiana*  $\times$  *Cockerelli)* *laeta*  $\times$  *Cockerelli*).

Die Heterogamie der *Oe. Cockerelli* wird ferner durch das Verhalten des Pollens bestätigt. Es sind nämlich neben den guten aktiven Körnern und neben den gänzlich leeren noch inaktive Pollenkörner vorhanden (s. Renner 1919, S. 339 und 365 und hier Tabelle 2).

Die gametische Konstitution des *Oe. Cockerelli* ist = *curtans* ♀ · *elongans* ♂. Die zygotische Konstitution ist entsprechend der Tatsache der Heterogamie beider Komplexe = *curtans* ♀ · *elongans* ♂. Die gonische Konstitution der *Oe. Cockerelli* ist wohl (*curtans*, *elongans*) ♀ · (*elongans*, *curtans*) ♂.

De Vries verwendet die *Oe. Cockerelli* als isogame Form überall gemeinsam mit *Oe. Hookeri* und *strigosa*, um heterogame Arten auf ihre Eigenschaften hin zu prüfen. Mit den Versuchsergebnissen der Kreuzungen aber, die de Vries anführt, stimmen die meinigen durchaus überein; so zeigt beispielsweise die Abbildung von *Oe. (Cockerelli*  $\times$  *Hookeri*) und reziprok (de Vries 1913, S. 58) den Unterschied in der Blattbreite und in der Drehung der Brakteen besonders deutlich. Die verschiedenartige Beurteilung gleicher Ergebnisse mag daher rühren, daß de Vries gerade auf das qualitativ unterscheidende Merkmal, die Rotfärbung der Haarbasen durch den Eizellenkomplex, geringen Wert legt. Ferner erklärt er eine Erscheinung, die als besonders beweiskräftig für die Heterogamie der Art gelten muß, auf andere Weise: die Tatsache nämlich, daß aus den selbstbestäubten Bastarden von *Oe. Cockerelli* mit einer andern Art in der  $F_2$  nicht auch die *Cockerelli* sondern nur der Bastard entsteht (s. S. 107). Die betreffende Deutung wird aber mit dem Beweis der heterogamen Natur der *Oe. Cockerelli* entbehrlich.

Übrigens erwähnt de Vries selbst (S. 32, Anm. 2) eine Möglichkeit, welche die Annahme der Heterogamie einer Art gestattet, obwohl ein großer Teil oder gar alle äußeren vererbten Eigenschaften des Eizellen-

wie des Pollenbildes übereinstimmen: „... an dieser Stelle möchte ich die Möglichkeit hervorheben, daß die im Pollen und die in den Eizellen einer Art vererbten Eigenschaften einander zwar gleich sind, aber dennoch derartig gebunden, daß sie nicht von dem einen Geschlecht auf das andere übergehen können. Isogam in ihren Merkmalen, wäre eine solche Art heterogam in ihren Potenzen. Offenbar würde sich eine solche Sonderung bei der Fortpflanzung der Art selbst nicht verraten, wohl aber in ihren Bastarden. Diese würden sich als heterogame verhalten müssen. . .“ — De Vries unterscheidet also zweierlei Formen von Heterogamie: die eine nach den an Bastarden gefundenen Merkmalen einer Art und die andere nur nach der physiologischen Potenz ihrer Geschlechtszellen. Von den ersten Formen der Heterogamie sagt er noch (S. 32), daß „... es zwischen heterogamen und isogamen Arten zahlreiche Übergänge geben kann, je nachdem ein größerer oder kleinerer Teil der Artmerkmale sich als heterogam ausnimmt“.

Demgegenüber muß allerdings festgestellt werden, daß es wohl kaum angängig ist, diese beiden Phänomene als getrennt oder trennbar zu denken. Vielmehr ist eine Trennung der Potenzen der Geschlechtszellen die Bedingung, ohne die eine Trennung der vererbten Merkmale nicht angenommen werden kann. Die Pollen- bzw. Eizellensterilität beider oder eines der beiden Haploidkomplexe ist somit als die Ursache der Heterogamie anzusehen. Dem Prinzip nach gibt es darum keinen graduellen Übergang zwischen heterogamen und isogamen Formen, sondern zwei scharf trennbare Fälle müssen unterschieden werden: entweder sind die beiden haploiden Komplexe je in einer ihrer beiden Geschlechtszellen steril, dann haben wir die streng heterogamen Formen wie *Oe. muricata*, *Oe. Cockerelli* und de Vries' *Oe. biennis*. oder aber nur der eine der beiden Komplexe unterliegt der partiellen Sterilität wie bei den halbheterogamen Formen der *Oe. suaveolens* und der Münchner *Oe. biennis*. Hierbei sind unter den spontanen Arten nur solche bekannt, die zweiförmige Eizellen und einförmigen Pollen besitzen, während unter Bastarden auch schon das Umgekehrte beobachtet und leicht herzustellen ist (s. *Oe. (suaveolens × Cockerelli) suavis*). Freilich ist dieser Bastard nicht konstant, sondern spaltet, wie noch zu erörtern sein wird. — Bei der vorgebrachten Auffassung der Heterogamie gilt es gleich, wie viele voneinander verschiedene Merkmale die Haplonten vererben; so ist denkbar, wenn auch wenig wahrscheinlich, daß sie durchweg die gleichen äußeren Merkmale vererben. Prinzipiell müssen sie nur in einem Merkmal voneinander unterschieden sein: in

der Pollen- resp. Eizellensterilität. Es liegt indessen nahe, daß das Merkmal der partiellen Sterilität mit andern gekoppelt auftritt, wie es in der Tat bei den bis jetzt daraufhin untersuchten Arten geschieht; denn auch die *Oe. Cockerelli*, deren beiderlei Haploidkomplexe eine einander sehr ähnliche Bastardnachkommenschaft ergeben, zeigt bei genauerer Analyse qualitative Unterschiede.

Fragen wir nun nach den Ursachen der partiellen Sterilität, so ist es wahrscheinlich, daß für die Eizellen- resp. Pollensterilität verschiedene Gründe vorliegen (vergl. Renner, 1919, S. 370f.). Die Sterilität im männlichen Geschlecht beruht offenbar auf einer genotypisch bedingten Entwicklungshemmung des Haplonten, während es anzunehmen ist, daß die Eizellensterilität gewisser Haploidkomplexe nur durch das Unterliegen ihres weiblichen Gones in der Konkurrenz mit einem anderen zustandekommt. Es wird nämlich der im Pollen aktive Komplex gelegentlich, wenn auch selten, in den Eizellen aktiv. Wenn diese Erscheinung, die für *Oe. muricata*, *biennis* und *Cockerelli* (vgl. S. 10) charakteristisch ist, allgemeine Gültigkeit hat, so gibt es faktisch keine strenge Heterogamie, sondern nur halbheterogame Formen, bei denen unter Umständen das theoretische Zahlenverhältnis 1 : 1 der beiden Zwillinge aus der Eizelle sehr zugunsten des einen der beiden verschoben ist.

### B. Zu den Spaltungen der *Oe. Cockerelli*.

Die von mir angestellten Kreuzungsversuche an *Oe. Cockerelli* waren zunächst nur darauf gerichtet, die Heterogamie dieser Form zu erweisen und eine genaue Komplexanalyse zu geben. Infolgedessen reichte der Umfang der Kulturen nicht aus, um eine vollständige faktorielle Analyse der haploiden Komplexe zu gewinnen. Immerhin möchte ich einige Einzelheiten berichten.

Zunächst die Tatsache, daß die Bastarde zwischen *Oe. Cockerelli* und andern *Önotheren*-Arten in späteren Generationen spalten und nicht völlig konstant sind. Wenn de Vries angibt, daß die Bastarde konstant seien, so kann das nur so verstanden werden, daß die  $F_2$ -Formen im wesentlichen den Typus der  $F_1$  reproduzieren. In den Einzelheiten ist das jedoch nicht der Fall.

De Vries faßt die aus der Kreuzung *suaveolens*  $\times$  *Cockerelli* hervorgehende schmalblättrige Form als Mutante auf (1918, S. 418). Nach den Ergebnissen von Renner (1917) handelt es sich jedoch um die Verbindung (*suaveolens*  $\times$  *Cockerelli*) *albata*. Damit stimmt überein,

daß in späteren Generationen des Bastardes (*suaveolens*  $\times$  *Cockerelli*) *suavis* eine schmalblättrige Form nicht oder nur ganz selten auftritt, de Vries gibt nur einen Fall an. Diese Pflanze ist offenbar identisch mit der von mir in der  $F_3$  gefundenen schmalblättrigen Form (S. 12; 3 u. S. 13; f), die aber ihrerseits sicher nicht identisch mit der *albata* ist; sie ist sehr schwächlich und kommt nicht zur Blüte, die Blätter sind nicht rinnig. Im übrigen stimmt die *albata* aus der *suaveolens* vollständig mit der *albata* aus der *biennis* überein, sie stellt den „conica-Typus“ von de Vries dar.

Die  $F_2$  des Bastardes *Oe. (suaveolens*  $\times$  *Cockerelli)* spaltet vorwiegend nach der Kronblattlänge und der Länge der Kelchröhre. Die Kronblattlänge ist ungeeignet als Merkmal für eine faktorielle Analyse, weil sie stark transgredierender Variabilität unterworfen ist. Zudem nimmt in der  $F_2$  auch die individuelle Variabilität in hohem Maße zu. Aus der Tabelle 1 ist ersichtlich, daß die Weite der Blütenkurve gegenüber der  $F_1$  stark zugenommen hat. Offenbar spaltet die Kronblattlänge nach mehreren Faktoren, denn die Zahlen der P erscheinen in der  $F_2$  nicht.

Die Spaltung nach der Länge der Kelchröhre erscheint insofern interessant, als sie sich unabhängig von der Griffellänge vollzieht. Infolgedessen reicht bei annähernd homozygotisch langröhrigen Individuen die Länge des Griffels nicht aus, um die Narbenschkel aus der Kelchröhre herauszustrecken. Dadurch kommt als Bastardspaltung eine ähnliche Form zustande, wie sie de Vries als Mutante „*brevistylis*“ aus der *Lamarckiana* beschrieben hat. Da nun in der *Oe. Cockerelli* selbst die kurze Kelchröhre über die lange dominiert, so vererbt sie ein Merkmal, das sie selbst in ihrem Phänotypus nicht besitzt. Man muß also mit der Deutung von „Mutanten“ aus Kreuzungen, deren Material nur wenig analysiert ist, vorsichtig sein (vergl. Fig. 7). — Das Merkmal der Kelchröhrenlänge wird gleich dem der Kronblattlänge durch mehrere Faktoren beeinflusst, so daß die größte Anzahl der Individuen in der  $F_2$  der  $F_1$  ähnlich ist.

Die  $F_3$  eines der  $F_1$  ähnlichen  $F_2$ -Exemplare war verhältnismäßig einförmig. Die  $F_3$  eines von der  $F_1$  abweichenden Exemplares spaltete stark auf: nach der Wuchshöhe, nach der Wuchsform, nach der Laubfarbe, nach der Blattbreite in mindestens drei Faktoren, nach der Drehung der Brakteen, nach der Biegung der Brakteen und nach der Kelchröhrenlänge.

Die *Cockerelli*-Drehung wird also mindestens durch zwei Faktoren bedingt, die unabhängig voneinander spalten (vergl. S. 12—13).

Das Resultat ist deshalb zunächst schwer verständlich, weil ja alle von der  $F_1$  abweichenden Formen stärker homozygotisch sein müssen, ihre Nachkommen also in geringerem Maße aufspalten sollten, als die

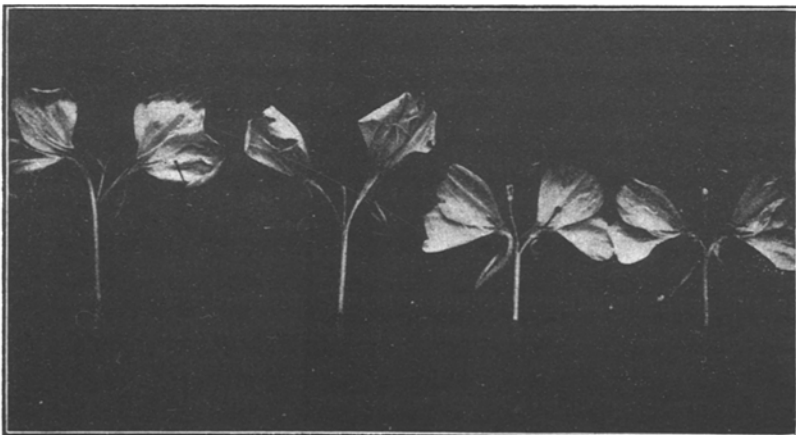
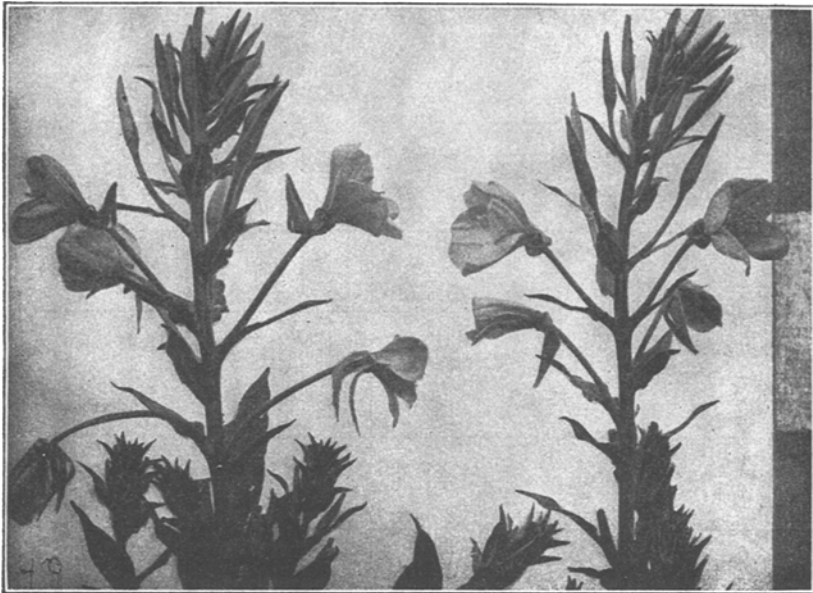


Fig. 7. Oben: *Oe. (suaveolens × Cockerelli) suavis*  $F_2$  lang- und kurzröhriges Exemplar.  
Unten: das gleiche, die Kelchröhre aufgeschnitten.

## Tabelle

Die einzelnen Messungen wurden in Klassen mit

[illegible]

1.

dem Abstand von je 2 Millimetern zusammengefaßt.

[illegible]

der  $F_1$  gleichenden. Nun sind die Spaltungsprodukte der abweichenden Formen solche, die in der  $F_2$  selbst zu finden sind, es fehlen die  $F_1$ -Formen selbst. Dazu findet sich die schon angegebene Zunahme von tauben Samen. Nimmt man an, daß das der  $F_1$  gleichende Exemplar auch stärker homozygotisch war, was bei den gegebenen Dominanzverhältnissen durchaus möglich ist, so ist das Resultat verständlich.

Die  $F_2$  von *Oe. (biennis × Cockerelli) albata* spaltete nach der Blattbreite. Die Blätter der schmalblättrigen Exemplare sind um die Mittelrippe etwas eingekrümmt, die Pflanzen so schwächlich, daß nur zwei von zwölf zur Blüte kamen. Es ist also anzunehmen, daß es sich dabei um keine einfache Spaltung handelt, sondern daß komplizierte Faktorenkoppelungen vorliegen (vergl. S. 14). — Wenn de Vries dagegen (1913, S. 71) angibt, daß der *Conica*-Typus der *Cockerelli* aus der *biennis* in mehreren Generationen hintereinander konstant bleibt, so kann das nur so zu verstehen sein, daß ein gewisser gleichförmiger Typus erhalten bleibt, nicht aber, daß keine Spaltungen stattfänden.

Die  $F_2$  der *Oe. (Cockerelli × Lamarckiana) velutina* spaltet nach zwei voneinander unabhängigen Merkmalen: nach der Kornblattlänge und nach der Intensität der Färbung des Kelches. Auch hier spaltet die Kronblattlänge nach mehreren Faktoren, so daß unter 67 Pflanzen die Kronblattlänge der beiden P-Typen nicht zu finden war. Es dominieren — in freilich nicht vollständiger Dominanz — kleine Blüten über große. Von einer Kronblattlänge von etwa 35 mm aufwärts spaltet damit gekoppelt der lange *Lamarckiana*-Griffel heraus.

Unabhängig davon spaltet ein Kelchfarbfaktor in einfacher Mendelspaltung (s. Tabelle 1). Die Tupfenfaktoren der übrigen *Önothere*-Arten sind stets mit Kelchfarbfaktoren gekoppelt. Der Tupfenfaktor der *Cockerelli* ist der einzige bisher bekannte, der ohne diese Koppelung auftritt. In der  $F_1$  der Kreuzung *Oe. (Cockerelli × Lamarckiana) velutina* dominiert die Färbung der Kelchblätter des *velans*-Komplexes so stark über die Farblosigkeit der *Cockerelli*, daß auch die Kelchröhre vor dem Aufblühen hellrot gefärbt erscheint. In der  $F_2$  mendelt ein Streifenfaktor, so daß  $\frac{1}{4}$  grüne Kelchröhren und  $\frac{3}{4}$  rote entstehen. Die Exemplare mit grünen Kelchröhren sind aber getupft und haben gefärbte Kelchblätter, so daß vom *velans*-Komplex nur einer von mehreren derartigen Tupfenfaktoren leicht beweglich ist. Damit stimmt überein, daß bei der Rückkreuzung *Oe. (Cockerelli × Lamarckiana) velutina × Cockerelli* Exemplare mit gefärbten und ungefärbten Kelchblättern zu gleichen Teilen entstehen. Es ist dabei zu berücksichtigen, daß *Oe.*



*Cockerelli elongans* ziemlich stark über schwache Farbfaktoren dominiert. Da nun die Kreuzung *Oe. (Lamarckiana × Cockerelli) velutina* kaum gefärbte Kelchblätter besitzt, so ist es nicht verwunderlich, wenn die Kreuzung mit einem *velans*-Komplex, der einen seiner Farbfaktoren verloren hat, rein grüne Kelchblätter aufweist. Der *Cockerelli*-Typus der Rückkreuzung zeigt nur ganz geringe Spuren der Rotfärbung auf den Kelchblättern.

### C. Die Bedeutung der leeren Pollenkörner.

In seiner Arbeit über die „männlichen Haplonten der Önotheren“ (1919) hat Renner die Bedeutung der inaktiven Pollenkörner d. h. derjenigen, die zwar wohl ausgebildet aber nicht keimfähig sind, aufgewiesen. Neben den beiden Typen der aktiven und inaktiven Körner finden sich in dem Pollen fast aller Arten und Bastarde in wechselnder Anzahl gänzlich leere Körner (Abbildung s. Renner 1919, S. 348, 351 u. 352). Auf die Bedeutung dieser leeren Körner wirft die Kreuzung *Oe. (suaveolens × Cockerelli) suavis* einiges Licht.

Die Messung der aktiven Pollenkörner dieser Kreuzung ergibt eine Kurve, deren Gipfel genau zwischen den Gipfeln der Kurven der aktiven Pollenkörner von *Oe. suaveolens* und *Oe. Cockerelli* liegt (s. Tabelle 2), und die verhältnismäßig steil ansteigt. Nach den Erfahrungen an andern Bastarden wäre zu erwarten gewesen, daß die  $F_2$  Mischtypen zwischen *Oe. suaveolens* und *Oe. Cockerelli* in größerer Anzahl aufweisen würde. Das ist aber, wie gezeigt, nicht der Fall (s. Ergebnisse der Kreuzungsversuche). Es fanden sich in der  $F_2$  nur drei abweichende Exemplare, alle übrigen glichen der  $F_1$ . Nun fragt es sich, wie die Unstimmigkeit zu erklären ist.

Zwei Erscheinungen gehen dabei parallel: Spaltung nach der Anzahl der leeren Pollenkörner und Spaltung nach der Anzahl der tauben Samen. Es wurde der Pollen von verschiedenen Exemplaren aus  $F_1$ ,  $F_2$  und  $F_3$  auf den Prozentgehalt an tauben (leeren) Pollenkörnern untersucht; dabei zeigte sich, daß dieser in einer gewissen Beziehung zu dem Phänotypus der betreffenden Pflanze steht. Die  $F_1$  besitzt zu etwa gleichen Teilen gesunden und völlig tauben Pollen. In der  $F_2$  verschob sich das Verhältnis. Es wurden mehrere Blüten von zwei der  $F_1$  gleichenden Exemplaren der *Oe. (suaveolens × Cockerelli) suavis* selbst und von den beiden zur Blüte gekommenen von der  $F_1$  abweichenden Exemplaren untersucht (49 I 2 und 49 II 6). Die der  $F_1$  gleichenden

Tabelle

Die Messung wurde mit Objektiv 3 und Okular 4 von Winkel, bei 153 mm Tubuslänge, mit einer in  $\frac{1}{30}$  mm geteilten Okularskala vorgenommen. Ein ganzer Teilstrich des Mikrometers ( $\frac{1}{10}$  mm) entspricht 12,3  $\mu$ .

Nr.	Art	Zustand des Pollens
1	<i>Oe. suaveolens</i>	aktive Pollenkörner
1	<i>Oe. suaveolens</i>	inaktive Pollenkörner 67% aktive und inaktive, 33% taube
2	<i>Oe. Cockerelli</i>	aktive Pollenkörner
2	<i>Oe. Cockerelli</i>	inaktive Pollenkörner 65% aktive und inaktive, 35% taube
3	<i>Oe. (suaveolens × Cockerelli)</i> <i>suavis</i> F <sub>1</sub>	aktive und taube Pollenkörner keine inaktiven auf 405 aktive 390 taube 51% aktive, 40% taube gemessen wurden die aktiven
4	<i>Oe. (suaveolens × Cockerelli)</i> <i>suavis</i> selbst F <sub>2</sub> Kelchröhre mittellang	aktive und taube Pollenkörner keine inaktiven auf 410 aktive 193 taube 68% aktive, 32% taube gemessen wurden die aktiven
5	<i>Oe. (suaveolens × Cockerelli)</i> <i>suavis</i> selbst F <sub>2</sub> Kelchröhre lang	aktive und taube Pollenkörner keine inaktiven auf 193 aktive 435 taube 31% aktive, 69% taube gemessen wurden die aktiven
6	<i>Oe. (suaveolens × Cockerelli)</i> <i>suavis</i> selbst F <sub>2</sub> Kelchröhre kurz	aktive und taube Pollenkörner keine inaktiven auf 462 aktive 196 taube 70% aktive, 30% taube gemessen wurden die aktiven
7	<i>Oe. (suaveolens × Cockerelli)</i> <i>suavis</i> selbst F <sub>2</sub> 49 II Nr. 6	aktive und taube Pollenkörner keine inaktiven auf 115 aktive 471 taube 20% aktive, 80% taube gemessen wurden die aktiven
8	<i>Oe. (suaveolens × Cockerelli)</i> <i>suavis</i> selbst kurze Kelchröhre selbst F <sub>3</sub> , Kelchröhre kurz	aktive und taube Pollenkörner keine inaktiven auf 408 aktive 103 taube 80% aktive, 20% taube gemessen wurden die aktiven

2.

Die einzelnen gemessenen Körner wurden in Klassen mit dem Abstand von je 0,5 Teilstrichen zusammengefaßt. Nur die Zahlen der Klassengruppen werden in der Tabelle mitgeteilt.

$8-8,5$	$8,6-9$	$9,1-9,5$	$9,6-10$	$10,1-10,5$	$10,6-11$	$11,1-11,5$	$11,6-12$	$12,1-12,5$	$12,6-13$	$13,1-13,5$	$13,6-14$	$14,1-14,5$
				2	7	22	53	29	5	1		
4	12	24	56	36	6							
		2	9	47	32	7	1					
4	31	51	17	3								
			4	24	31	50	39	19	4			
			1	7	24	52	34	15	3			
		1	11	12	26	50	22	12	2			
			3	16	30	51	18	6	1			
			1	5	11	31	16	8	2			
			1	6	15	51	24	17	3	2		

Zu Tabelle 2 (Fortsetzung)

Nr.	Art	Zustand des Pollens
9	<i>Oe. (suaveolens × Cockerelli)</i> <i>suavis</i> selbst lange Kelchröhre selbst F <sub>3</sub> , 61 Nr 7	aktive dreilappige und vierlappige und taube dreilappige und vierlappige Pollenkörner keine inaktiven auf 349 dreilappige aktive 82 vierlappige aktive, 137 dreilappige taube und 14 vier- lappige taube 60% dreilappige aktive, 23,5% dreilappige taube 14% vierlappige aktive, 2,5% vierlappige taube gemessen wurden 1) die aktiven dreilappigen 2) die aktiven vierlappigen
10	<i>Oe. (suaveolens × Cockerelli)</i> <i>suavis</i> selbst lange Kelchröhre selbst F <sub>3</sub> , 61 Nr. 2	aktive und taube Pollenkörner keine inaktiven auf 229 aktive 728 taube 24% aktive, 76% taube gemessen wurden die aktiven
11	<i>Oe. (suaveolens × Cockerelli)</i> <i>suavis</i> selbst lange Kelchröhre selbst F <sub>3</sub> , 61 Nr. 1	aktive und taube Pollenkörner keine inaktiven auf 201 aktive 402 taube 33% aktive, 67% taube gemessen wurden die aktiven
12	<i>Oe. (suaveolens × Cockerelli)</i> <i>suavis</i> selbst lange Kelchröhre selbst F <sub>3</sub> , 61 Nr. 8	aktive und taube Pollenkörner keine inaktiven auf 298 aktive 158 taube 65% aktive, 35% taube gemessen wurden die aktiven

Exemplare zeigten eine Zunahme an guten Pollenkörnern, die von der F<sub>1</sub> abweichenden eine Zunahme an leeren Körnern. Diese Tatsache ist freilich nur dann zu verstehen, wenn wir ebenso wie bei den sonstigen Spaltungen die Annahme machen, daß die untersuchten der F<sub>1</sub> phänotypisch gleichenden Exemplare ebenfalls stärker homozygotisch sind als die F<sub>1</sub>.

Die F<sub>2</sub> wies ferner einen höheren Gehalt an tauben Samen auf, als man theoretisch erwarten sollte. Halten wir an dem Komplex-Schema fest, so wären etwa 50% tauber Samen zu erwarten gewesen;

von S. 26 und 27).

	8—8,5	8,6—9	9,1—9,5	9,6—10	10,1—10,5	10,6—11	11,1—11,5	11,6—12	12,1—12,5	12,6—13	13,1—13,5	13,6—14	14,1—14,5
1)					2	4	30	41	30	9	1		
2)							2	12	17	5	2		
				7	10	17	52	32	10	8			
				4	9	26	51	26	5	3			
				4	10	17	42	17	7	3			

tatsächlich ist die Anzahl größer: etwa 69%. An sich will diese Abweichung nicht viel sagen, da ja die Ausbildung der Samen in hohem Maße von den äußeren Bedingungen abhängig ist. Es findet sich aber, daß unter den selbstbestäubten F<sub>2</sub>-Formen diejenige diesen Prozentsatz ungefähr festhält, die phänotypisch der F<sub>1</sub> gleicht, während die abweichenden Formen eine erhebliche Zunahme des Gehalts an tauben Samen zeigen: bis zu 82% und 90%.

Aufgezogen als F<sub>3</sub> wurden nur zwei Kombinationen: die Nachkommen eines der F<sub>1</sub> gleichenden kurzröhrigen und die Nachkommen

des etwas abweichenden langröhrigen Exemplares (49 I 2). Es ergibt sich das gleiche Bild: die  $F_3$  der kurzröhrigen Pflanze hat einen höheren Prozentgehalt an guten Pollen; bei den Nachkommen des abweichenden Exemplares (s. Tabelle 2) gilt dies wiederum nur von denen, die mehr dem Typus der  $F_1$  gleichen (hellgrüne Blätter, glatte Brakteen s. Tabelle 2 Nr. 9 u. 12). Die übrigen zeigen wieder eine starke Zunahme (s. Tab. 2 Nr. 10 u. 11) an leeren Pollenkörnern und bei Selbstbestäubung bis zu 92% tauben Samen.

Das Größenverhältnis der gesunden Pollenkörner ist, wie aus der Tabelle ersichtlich, stets das gleiche.

Ich schließe daraus, daß auch die leeren Pollenkörner eine genotypische Bedeutung haben und nehme an, daß sie einen Teil der Mischkombinationen enthalten, die aus den Spaltungen zwischen den väterlichen und mütterlichen Haploidkomplexen hervorgehen (vgl. Renner 1919, S. 371f.). Freilich muß betont werden, daß sich Mendelzahlen nicht ohne weiteres in den Prozentzahlen dieser Pollenkörner finden lassen werden, weil das Auftreten der leeren Körner in hohem Grade von den äußeren Bedingungen abhängig ist. Renner (1919, S. 338) gibt an, daß selbst die völlig homozygotische *Oe. Hookeri* unter Umständen im Pollen Nester von leeren Körnern aufweist. Um nun den Einfluß der äußeren Umstände möglichst auszuschalten, wurden nur gut entwickelte Blüten vom Hauptsproß einer Pflanze, deren Pollen während günstiger Witterung ausgereift war, zum Vergleich benutzt.

Ein weiterer Teil der Spaltungsprodukte geht als tauber Same zugrunde, so daß im Züchtungsexperiment nur der Typus der  $F_1$  auftritt.

Die hier am Beispiel der *Oe. (suaveolens*  $\times$  *Cockerelli*) *suavis* angeführte Möglichkeit zur Erklärung des Abweichens von den Mendelschen Regeln und des Zustandekommens der Komplexe ist indessen nur eine Möglichkeit; bei andern Kreuzungen werden aller Erfahrung nach noch andere Momente hinzukommen, die der besonderen Erklärung bedürfen.

Bezüglich der tauben Pollenkörner ist noch zu bemerken, daß die hier vorliegende Sterilität, die auf der Entwicklungsunfähigkeit des Haplonten beruht, durchaus verschieden ist von einer Pollensterilität, wie sie z. B. die *Oe. lata* aufweist, die de Vries (Mutationstheorie, I, S. 287ff.) beschreibt. Bei dieser wird die Pollenentwicklung offenbar durch eine Störung im Soma des Diplonten gehemmt, wie sie sich ebenfalls in der abweichenden Ausbildung des Tapetums ausspricht.

Durch die neueren Untersuchungen an Önotheren hat es sich herausgestellt, daß die genotypisch bedingte Entwicklungsunfähigkeit in jedem Stadium des Lebensprozesses eines Bastardes in Erscheinung treten kann. Sie kann bereits die Haplonten an der Weiterentwicklung hindern, wobei die zwei Typen von entwicklungsunfähigen Pollenkörnern: die leeren und die inaktiven entstehen können. Es kann der Embryo im Samen zugrunde gehen, wodurch sich die tauben Samen bilden. Es kann die Keimpflanze schwächlich, mit mangelhaft gefärbten Kotyledonen absterben. Ein weiterer Schritt in der Reihe ist ein verhältnismäßig gesundes vegetatives Wachstum der Pflanzen, ohne daß sie jedoch fähig wäre, Blüten hervorzubringen. Endlich finden wir Pflanzen, die wohl Blüten besitzen, nicht aber imstande sind, Haplonten in diesen auszubilden. So stehen gerade die beiden an Önotheren beobachteten Typen der Pollensterilität an den zwei Endpunkten einer äußerst mannigfaltigen Reihe von Formen, die entweder gar nicht oder nur ganz mangelhaft analysierbar sind und die Mendelforschung bei den Önotheren in hohem Grade erschweren.

München-Nymphenburg, Botanisches Institut, im November 1920.

### Literatur.

- Renner, Versuche über die gametische Konstitution der Önotheren. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs. 1917. Bd. 18. S. 121—294.
- Weitere Vererbungsstudien an Önotheren. Flora 1918. Bd. 111, 112 S. 641—667.
- Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Önotheren. Zeitschr. für Botanik. 1919. Bd. 11. S. 305—380.
- Oenothera Lamarckiana und ihre Bedeutung für die Mutationstheorie und für die Bastardforschung. Vorläufige Mitteilung. Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München. 1919. S. 1—6 im Sonderabdruck.
- De Vries, Die Mutationstheorie. Bd. I. Leipzig 1901. Bd. II. Leipzig 1903.
- Gruppenweise Artbildung unter spezieller Berücksichtigung der Gattung Oenothera. Berlin 1913.
- Gute, harte und leere Samen von Oenothera. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs. 1916. Bd. 16. S. 239ff.
- Twin hybrids of Oenothera Hookeri. Genetics, 1918. S. 397ff.
-