

DER ZUSAMMENHANG ZWISCHEN  
DEN CHROMOSOMEN UND MUTATIONEN BEI  
*OENOTHERA LAMARCKIANA*

von

K. BOEDIJN.

I. EINLEITUNG

Seitdem Hugo de Vries im Jahre 1886 seine Kulturversuche mit *O. Lamarckiana* anfing, um das Verhalten dieser Pflanze als experimentellen Beweis für seine Mutationstheorie zu benutzen, ist über das Genus *Oenothera* sehr viel Literatur erschienen. Während de Vries anfangs hauptsächlich Beschreibungen neu entstandener Mutationen lieferte, unternahm er später auch Forschungen über Kreuzungen, wodurch die gametische Struktur der *Oenotheren* entdeckt wurde. Zahlreiche andere Forscher, namentlich Gates, Geerts, Bartlett, Shull, Renner und andere haben nach dieser Richtung hin weiter gearbeitet. Während de Vries *O. Lamarckiana*, die Pflanze, auf welche sich das *Oenothera*-problem gründet, noch immer als eine reine Art betrachtet, treten einige Forscher dieser Ansicht entgegen und meinen, dass die *O. Lamarckiana* als ein Bastard anzusehen sei.

Besonders Renner ist es, der diese Ansicht weiter ausgeführt und auch auf die andern *Oenothera*-arten übertragen hat. Nach ihm sind alle *Oenotheren*, ausgenommen die Arten, die ausschliesslich fertilen Pollen haben, Bastarde sehr besonderer Natur. In seiner Komplextheorie verkündet er, dass die betreffenden Arten je aus 2 Komplexen oder Gruppen von Eigenschaften aufgebaut sind, die den ursprünglichen Elterntypen entstammen. Diese Komplexe

haben sich jedoch im Laufe der Zeit durch das Auftreten neuer Eigenschaften im Bastard so verändert, dass sie nicht mehr imstande sind, die Elterntypen wieder hervorzubringen. Statt dessen finden wir bei einigen *Oenotheren* einen gewissen Prozentsatz toter Samen. Weiter werden die Mutanten der *Oenotheren* von Renner als durch Chromosomenvermehrung, gepaart mit Komplexveränderung, entstandene Formen aufgefasst.

Die Tatsache, dass viele *Oenotheren* und besonders *O. Lamarckiana* 2 Arten Geschlechtszellen bilden, braucht durchaus kein Beweis für ihre Bastardnatur zu sein. Gibt es doch zahlreiche Pflanzen, wie selbststerile, heterostyle und dioecische Formen, wo etwas derartiges die Regel ist. Im Tierreich, wo meistens ein ausgesprochener Unterschied zwischen Männchen und Weibchen herrscht, ist Heterogametie normal. Oft findet man dort, wie z. B. bei Schmetterlingen, mehr als zwei verschiedene Typen.

Wenn man annimmt, dass bei *O. Lamarckiana* die eine Art Geschlechtszellen durch Mutation aus der anderen entstanden ist, und dass weiter durch Mutation entstandene, letale Faktoren die Abspaltung gewisser Kombinationen verhindern, dann ist kein einziger Grund vorhanden, die *Oenotheren* als unreine Arten zu betrachten. Man kann ihnen, wenn man das Wort „Art“ für Organismen mit einförmigen Geschlechtszellen vorbehalten will, den von de Vries (51, 1924) vorgeschlagenen Namen „Scheinbastarde“ geben.

Wenn man die *Oenothera*arten systematisch studiert, so zeigt es sich, dass es nur 3 Typen mit ganz einförmigem Blütenstaub gibt. Diese sind *O. argillicola*, *O. Hookeri* und *O. Franciscana*. Alle anderen, gut bekannten *Oenothera*arten besitzen zwei Typen Gameten und teilweise sterilen Blütenstaub. Ebenso die Mutanten, von denen einige ausschliesslich fertilen Pollen haben, andere gemischten.

Die Tatsachen weisen wohl darauf hin, dass man die

meisten *Oenothera*arten von der *O. Lamarckiana* herleiten muss. Dass die *O. Lamarckiana* tatsächlich eine Art ist, die noch immer imstande ist, neue Formen in groszer Zahl zu erzeugen, das haben die Experimente mit dieser Pflanze genügend bewiesen. Die Art, die sich direkt an die *O. Lamarckiana* anschliesst nämlich *O. biennis*, zeigt, wie sich aus den neuesten Untersuchungen ergibt, die Mutabilität denn auch noch in hohem Grade. Das kann u. a. als Argument dafür angesehen werden, dass *O. biennis* eine jüngere Art als *O. Lamarckiana* ist.

Das Studium der Mutanten der *Oenotheren* hat in späteren Jahren in der Zytologie eine wichtige Stütze erhalten. Neben Mutanten mit 14 Chromosomen, wie die Mutterart, wurden auch solche mit 21 und 28 Chromosomen gefunden. Von besonderer Bedeutung erwiesen sich dann die Typen, wie *O. lata*, die 15 Chromosomen in ihren Kernen enthalten. Es gibt nämlich 7 Haupttypen, die je 15 Chromosomen besitzen: *O. lata*, *O. scintillans*, *O. cana*, *O. pallescens*, *O. liquida*, *O. spathulata* und *O. pulla*. Für jeden dieser Typen kann man annehmen, dass eins der 7 haploiden Chromosomen verdoppelt worden ist. Neben diesen 7 Haupttypen sind jedoch noch zahlreiche sekundäre Formen zu unterscheiden, die ebenfalls 15 Chromosomen besitzen. Diese müssen natürlich Mutationen sein, die ihre Ursache nicht in der Chromosomenverdopplung finden können. Sie sind oft sehr leicht als Nebenformen einer der primären Mutationen zu erkennen.

Viele dieser Typen kann man auf experimentellem Wege hervorrufen, wenn man *O. L. semigigas* mit einer *Oenothera* bestäubt, die ein- oder zweigestaltigen Pollen besitzt. Die Reduktionsteilung bei *O. L. semigigas* verläuft nämlich nach den Regeln der Wahrscheinlichkeitsrechnung, so dass Gameten mit 7—14 Chromosomen gebildet werden. Diese liefern bei der Befruchtung mit Gameten mit 7 Chromosomen Pflanzen mit 14—21 Chromosomen. Es zeigt sich aber,

dass in solch einer Nachkommenschaft von *O. L. semigigas* die Pflanzen mit 15 Chromosomen den Hauptbestandteil bilden. Sie gehören grossenteils zu den bekannten Typen, die auch unmittelbar aus *O. Lamarckiana* hervorgingen. Man findet unter ihnen sowohl primäre als sekundäre Formen. Typisch für solche Kreuzungen ist ferner, dass Pflanzen mit mehr als 15 Chromosomen doch in dieselben Gruppen untergebracht werden können. Immer scheint ein Typus zu überwiegen, auch wenn mehr als ein Chromosom verdoppelt wurde.

Durch diese Methode von Kreuzung, kombiniert mit zytologischer Forschung, hat es sich nun als möglich herausgestellt, eine Gruppierung der Mutanten der *O. Lamarckiana* zu geben, die in Übereinstimmung mit der haploiden Chromosomenzahl ist. Die zytologischen Untersuchungen haben weiter ans Licht gebracht, dass die Reduktionsteilung der *Oenotheren* im Prinzip nicht von derjenigen anderer Pflanzen abweicht. Auch Unterschiede in der Grösse der einzelnen Chromosomen konnten festgestellt werden. Es gibt 4 grosse und 3 kleinere Chromosomen. Das stimmt zu der Tatsache, dass von den Gruppen, zu denen man die Mutanten bringen kann, 4 gross und 3 klein sind. Es ist klar, dass das *Oenotheraproblem* durch das neuere Untersuchungsverfahren in ein ganz neues Stadium eingetreten ist.

Die Versuche und Beobachtungen, die in dieser Abhandlung beschrieben werden sollen, können meiner Meinung nach dazu beitragen zu zeigen, wie es auch in der Zukunft noch nützlich wird sein können.

## II. OENOTHERA LAMARCKIANA.

### § 1. Kurve der Pollengrösse.

Eine der merkwürdigsten Eigenschaften der *Oenothera Lamarckiana* ist, dass diese Pflanze zwei Typen Eizellen und Pollenkörner bildet. Diese Erscheinung, die schon lange bekannt und für das *Oenotheraproblem* von grosser

Bedeutung ist, um die Kreuzungen begreifen zu können, veranlasste viele Forscher, die *O. Lamarckiana* als Bastard anzusehen. Die beiden Arten Geschlechtszellen sind von de Vries Laeta und Velutina genannt worden und nach ihm durch Mutation entstanden, ohne dass von einer Kreuzung die Rede zu sein braucht. Demgegenüber steht die Meinung von Renner u. a., die in der *O. Lamarckiana* eine Hybride erblicken, wenn auch eine besondere Art. Sie stellen sich vor, dass durch die Kreuzung zweier Arten *Oenotheren* eine Pflanze vom *Lamarckianatypus* entstanden sei, die zuerst, wie es in solchem Falle Regel ist, die beiden Elterntypen abspaltete. Durch Veränderung der mütterlichen und väterlichen Komplexe im Bastard entstanden jedoch neue Gametenformen, die wohl noch zusammen den Bastard hervorbringen konnten, aber nicht mehr imstande waren, die homozygotischen Elternformen zu liefern.

Ohne jetzt auf beide Meinungen näher einzugehen, da ich später noch darauf zurückkommen muss, können wir also festsetzen, dass die Laeta- und Velutinagameten zusammen die *O. Lamarckiana* aufbauen. Der homozygotische Zustand beider gibt jedoch nur tote Samenkörner, die zu etwa 50 % anwesend sind. Auch das hat Renner untersucht. Derselbe Forscher stellte für andere *Oenothera*-arten fest, z. B. für *O. biennis*, *O. suaveolens* und *O. muricata*, dass es möglich sei, im Blütenstaub die verschiedenen Gametentypen zu unterscheiden. Dies war insofern nicht sehr schwierig, als bei den genannten Pflanzen der eine Gametentypus im Pollen nicht lebensfähig ist. Für *O. Lamarckiana*, wo beide Typen lebend im Blütenstaub anwesend sind, war die Sache schwieriger. Renner versuchte durch Messungen der Körner Unterschiede zu finden und hoffte auf diese Art, die Ditypie darlegen zu können. Es gelang ihm nicht, Laeta- und Velutinakörner zu unterscheiden. Die Kurve, die er gibt (37, 1919), zeigt nichts Besonderes.

Da Renner seine Kurve aus einer Messung von nur 200 Körnern konstruierte, habe ich versucht, eine grössere Menge zu messen, um zu sehen, was das Ergebnis sein würde. Es ist nicht ausgeschlossen, dass die *O. Lamarckiana*, die Renner für seine Untersuchung gebrauchte, nicht mit der meinigen identisch ist. Aus vorläufigen Beobachtungen wurde es mir bald deutlich, dass die *O. Lamarckiana* von de Vries ganz entschieden zweigestaltigen Blütenstaub besitzt. Weiter zeigte es sich, dass eine Messung von 500 Körnern vollauf genügte, wenn ich nur, und darauf kommt es vor allem an, jedes Korn unter ziemlich starker Vergrösserung mass. Ich benutzte Blütenstaub der *O. Lamarckiana*, der während verschiedener Jahre gesammelt worden war und sich in Glyzerin befand. Als Vergrösserung wählte ich Okular 2 kombiniert mit Objektiv D von Zeiss. Unter Anwendung dieser Vergrösserung und mittels eines Zeichenapparates wurde bei den Körnern die Entfernung zwischen den Spitzen zweier Keimporen ermittelt. Auf dieselbe Art und Weise mass Renner den Blütenstaub, und für unsren Zweck ist diese Methode sehr geeignet.

Tabelle I.

Pollen der *Oenothera Lamarckiana*.

Masse in $\mu$	Anzahl Körner	Masse in $\mu$	Anzahl Körner	Transport
118,8	1	151,2	16	213
121,5	1	153,9	12	
124,2	5	156,6	25	
126,9	14	159,3	30	
129,6	8	162,-	47	
132,3	17	164,7	59	
135	35	167,4	47	
137,7	46	170,1	29	
140,4	28	172,8	12	
143,1	25	175,5	4	
145,8	16	178,2	6	
148,5	17			
<hr/> Transport 213				500

Die Resultate der Vermessungen wurden graphisch dar-

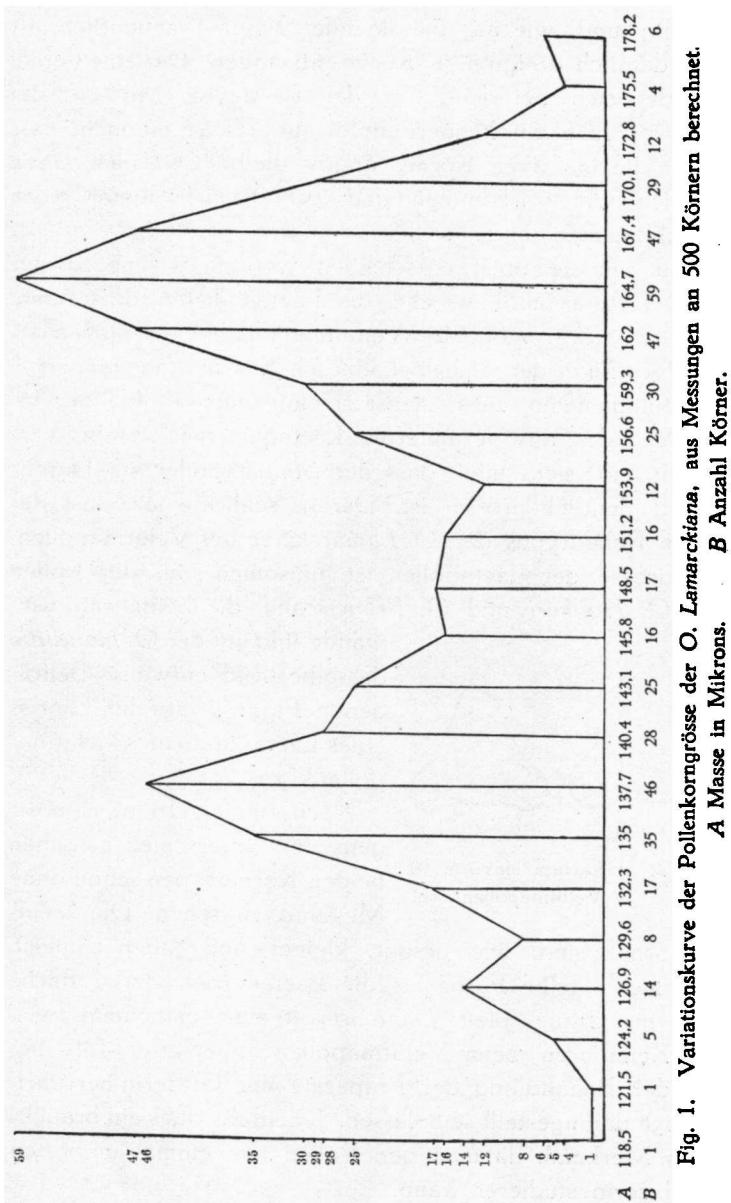


Fig. 1. Variationskurve der Pollenkorngrösse der *O. Lamarckiana*, aus Messungen an 500 Körnern berechnet.  
A Masse in Mikrons. B Anzahl Körner.

gestellt, und, wie aus beifolgender Figur 1 ersichtlich, ist eine deutlich dreigipflige Kurve entstanden. Der eine Gipfel befindet sich bei  $137,7 \mu$ ; der zweite bei  $146,7 \mu$ . Bei  $126,9 \mu$  fällt ein kleiner Gipfel auf. Es ist möglich, dass dieser die inaktiven Körner angibt, die bei *O. Lamarckiana* ziemlich viel vorkommen und auf die ich später noch zurückkommen muss.

Nun musste noch entschieden werden, welche Körner die Velutina- und welche die Laetagameten darstellten. Auch dass war möglich. Wenn man nämlich den Pollen der *O. blandina*, der sich bekanntlich nur aus abgeänderten Velutinagameten zusammensetzt, mit dem Pollen der *O. simplex*, der aus veränderten Laetagameten besteht, vergleicht, so sieht man, dass der *Simplex*-pollen im Durchschnitt deutlich grösser ist. Daraus schliesse ich, dass der kleine Pollentypus der *O. Lamarckiana* der Velutinapollen, der grosse der Laetapollen ist, umso mehr, als der Pollen der *O. Hookeri* und *O. Franciscana*, die beide eng ver-

wandt sind mit der *O. blandina*, dasselbe Bild aufweist. Beifolgende Figur 2 gibt den Umriss eines Laeta- und eines Velutinapollenkorns.

Nach einiger Übung ist übrigens der Unterschied zwischen beiden Körnertypen schon ohne Messung zu sehen. Die Velutinakörner sind, wie gesagt, kleiner, und haben zugleich eine mehr gelbe Farbe als die Laetakörner, deren Farbe mehr ins Graue spielt. Dann ist oft eine, manchmal zwei, der Keimporen beim Velutinapollen abgeplattet. Ob dies von der Behandlung der Präparate mit Glyzerin herrührt, will ich dahingestellt sein lassen. Jedenfalls ist es ein brauchbares Merkmal, da man den Pollen nun einmal am besten in Glyzerin studieren kann.

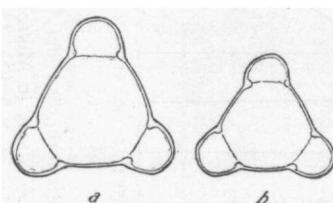


Fig. 2. *a* Laetapollenkorn.  
*b* Velutinapollenkorn.

tinakörner sind, wie gesagt, kleiner, und haben zugleich eine mehr gelbe Farbe als die Laetakörner, deren Farbe mehr ins Graue spielt. Dann ist oft eine, manchmal zwei, der Keimporen beim Velutinapollen abgeplattet. Ob dies von der Behandlung der Präparate mit Glyzerin herrührt, will ich dahingestellt sein lassen. Jedenfalls ist es ein brauchbares Merkmal, da man den Pollen nun einmal am besten in Glyzerin studieren kann.

## § 2. Fluktuierende Variabilität des Pollens.

### a. Untersuchungsverfahren.

Für das morphologische Studium des *Oenotherapollens* eignen sich Präparate in Glyzerin am besten. Das Anfertigen derselben ist schon sehr leicht. Man bestreicht mit einem Stempel einer *Oenothera* eine Stelle von der Grösse eines Deckglases auf einem Objektglase und zieht die geöffneten Staubblätter der Pflanze, die untersucht werden soll, darüber her. Das Ergebnis ist, dass eine dünne Schicht Staubmehl auf dem Glase haften bleibt und die Körner einander nicht zu sehr bedecken. Man fixiert die Körner mit Alkohol, den man einfach über das Glas hergiessen kann, ohne etwas wegzuspülen. Darauf fügt man einen Tropfen dünnes Glyzerin hinzu und bedeckt das Ganze mit einem Deckglas. Glyzerin wird nun weiter noch hinzu gefügt, bis es dick genug geworden ist. Eine andere Methode, die besonders dazu geeignet ist, in Präparaten mit gekeimtem Blütenstaub die Stärkekörner zu zeigen, ist das Fixieren der Körner mit starkem Jodalkohol. Dann lässt man das Präparat trocknen und schliesst es mit Kanadabalsam ein. Diese Präparate entfärbten sich jedoch auf die Dauer.

Über die Keimung des *Oenotherapollens* hat wiederum Renner ausführliche Angaben gemacht (37, 1919). Daran habe ich mich meistens gehalten. Die ringförmigen feuchten Kammern benutzt man jedoch besser nicht. Objektgläser, mit Stempelschleim bestrichen und mit Pollen besät, kann man regelrecht in einen feuchten Raum stellen. Als Flüssigkeit benutzte ich darin die von Renner angegebene Salzlösung nl. 0,2 Mol NaCl (37, 1919). Keimungsversuche mit *Oenotherapollen* haben meines Erachtens jedoch nur einen sehr beschränkten Wert. In einem grossen Präparat erreicht man nie die Keimung aller Körner und kann bei einer Form also nie beurteilen, ob alle Pollen-

Körner keimfähig sind. Kleine Präparate mit wenig Körnern haben bei solchen Erwägungen keinen Wert.

Alle Pollenzeichnungen in dieser Abhandlung sind mit einem Zeichenapparat in Arbeitstischhöhe angefertigt worden, mit Okular 2, kombiniert mit Objektiv D von Zeiss, als Vergrösserung. Man kann sie also unmittelbar mit einander vergleichen. Die Sterilitätszahlen sind meistens aus einer Zählung von 500 Körnern ermittelt worden.

*b. O. Lamarckiana und die Mutanten mit 14 Chromosomen.*

Bei *O. Lamarckiana* und ihren Mutanten mit 14 Chromosomen ist die Form der Pollenkörper typisch dreieckig und etwas abgeplattet. Der körnige Inhalt besteht meistens zum grossen Teil aus spindelförmigen Stärkekörnern. Bei einigen Mutanten, u. a. *O. rubrinervis*, *O. rubricalyx*, *O. erythrina* kommen auch fertile, gut keimfähige Körner vor, die runde Stärkekörper enthalten. Die Anzahl ist jedoch immer gering. Bei *O. rubrinervis* scheint es oft, als ob manche der Körner runde und spindelförmige Stärkekörper zugleich enthalten. Nur selten kommen Körner mit 4 Keimporen vor. Sie haben dann dieselbe Grösse wie die dreieckigen und die Vermutung liegt nahe, dass wir es hier mit einem Falle fluktuierender Variabilität zu tun haben.

Neben der Klasse der fertilen Körner finden wir nun bei fast allen *Oenotheren* eine zweite Klasse Pollenkörper, nämlich die sterilen. Während diese bei der *O. Lamarckiana* ungefähr die Hälfte aller Pollenkörper ausmachen, ist es für die einzelnen Mutanten sehr verschieden. Die Mutanten *O. blandina* und *O. deserens* haben praktisch sogar überhaupt keinen sterilen Pollen mehr.

Hand in Hand mit der Sterilität des Pollens geht die Sterilität der Samenkospeln. Ich habe dies für einige Formen untersucht und gefunden, dass die Prozentsätze einander ungefähr gleich sind.

Für die Entstehung dieser sterilen Gameten hat man

bis jetzt noch keine Erklärung finden können. Meiner Ansicht nach könnten sie in folgender Weise zustande kommen. Wie wir gesehen haben, finden wir bei der *O. Lamarckiana* 2 Arten Gameten, und zwar Laeta- und Velutinageschlechtszellen. Nehmen wir nun an, dass die Unterschiede, die das bestimmen, in 2 Chromosomen liegen, so ergibt sich daraus, dass wir z.B. in einer Pollenmutterzelle neben 12 gewöhnlichen Chromosomen auch ein Laeta- und ein Velutinachromosom finden werden. Oder mit andern Worten, es gibt 6 Paare gleicher Chromosomen plus 2 ungleiche Chromosomen. Bei der Reduktionsteilung kann nun zweierlei geschehen. Entweder die Laeta- und Velutinachromosomen trennen sich und wir erhalten Laeta- und Velutinapollenkörner, oder sie bleiben in einer Zelle und die zweite Zelle wird dann nur gewöhnliche Chromosomen bekommen. Diese beiden Teilungsprodukte sterben ab und liefern die sterilen Gameten. In einem Schema hat dies folgendes Aussehen. Die beiden abweichenden Chromosomen nenne ich L. und V.



Da auf beide Teilungsmodi gleiche Aussicht besteht, weil keine Affinität zwischen den Laeta- und Velutinachromosomen angenommen zu werden braucht, werden also ungefähr 50 % Geschlechtszellen absterben. Dies stimmt zu dem, was man bei der *O. Lamarckiana* beobachten kann.

Einige Mutanten mit 14 Chromosomen, wie *O. brevistylis* und *O. nanella*, haben dieselben Sterilitätszahlen, also dasselbe Pollenbild, wie *O. Lamarckiana*. Bei vielen andern Mutationen ist der Prozentsatz bedeutend geringer geworden, so z.B. bei der *O. rubrinervis*. Hier trat eine Mutation im Laetachromosomen auf und die mutierte Geschlechtszelle verschmolz mit einer Velutinageschlechtszelle. Die *O. ru-*

*brinervis* ist also ein halber Mutant, und in ihrem Pollen kann man denn auch die kleinen Velutinakörner deutlich unterscheiden. Da die Übereinstimmung zwischen dem mutierten Laeta- und dem normalen Velutinachromosom grösser ist als zwischen gewöhnlichen Laeta- und Velutinachromosomen, werden die Reduktionsteilungen bei der *O. rubrinervis* auch viel regelmässiger verlaufen, und wahrscheinlich tritt auch darum viel weniger steriler Pollen auf. Die fertilen Körner mit runden Stärkekörnern, die, wie schon gesagt, bei der *O. rubrinervis* in kleiner Menge vorkommen, stellen vielleicht den vierten Gametentypus dar, den man bei einer Pflanze mit zwei ungepaarten Chromosomen erwarten kann. Bei dem ganzen Mutanten *O. deserens*, bei dem nur homologe Chromosomen anwesend sind, ist kein steriler Pollen mehr zu sehen; dasselbe gilt z.B. für die Arten *O. argillicola* und *O. Hookeri* und für die Mutation *O. blandina*.

Eine dritte Kategorie Pollenkörper, die sich bei fast allen *Oenotheren* konstatieren lässt, sind die sogenannten inaktiven Körner. Der Ausdruck wurde von Renner (37, 1919), der diese Körner entdeckte, eingeführt. Während

sie bei der *O. Lamarckiana* sogar ziemlich häufig auftreten, gibt es Formen, wo sie selten oder nie gesehen werden.

Es sind Körner, die den Übergang vom sterilen zum fertilen Pollen darstellen. Eine scharfe Grenze lässt sich darum kaum ziehen, wie aus den beifolgenden Figuren

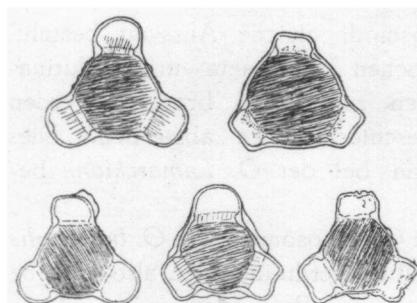


Fig. 3. Inaktiver Pollen der  
*O. Lamarckiana*.

(Fig. 3) ersichtlich ist. Typisch ist für diese Körner der Inhalt, den sie immer führen, im Gegensatz zu den leeren, sterilen

Körnern. Jedoch findet man fast leere bis zu ganz gefüllten Körnern mit allen Übergangstypen. Ein weiteres Merkmal der inaktiven Körner ist, dass sich die Exine immer von der Intine los löst. Auch das kann wieder in starkem Grade auftreten oder fast unmerkbar sein. Schliesslich kann es inaktive Körner geben, die sofort durch eine typisch graue Farbe im Präparat auffallen. Bei Keimversuchen zeigte es sich, dass alle diese Körner ausserstande sind, Pollenschläuche zu treiben.

### c. Die Mutanten mit 15 Chromosomen.

Das Pollenbild dieser Pflanzen weicht in einigen Punkten ab von demjenigen der Formen mit 14 Chromosomen.

Erstens finden wir unter den fertilen Körnern viel mehr Exemplare mit 4 Keimporen und unregelmässig gestellten Poren (Fig. 4). Bei einigen Typen, u. a. bei *O. cana*, ist

das nicht so auf-  
fallend, bei der  
*O. spathulata*  
dagegen sehr  
deutlich der Fall.  
Ebenso wie bei  
den Mutanten mit  
14 Chromosomen  
finden wir bei  
den Pflanzen mit  
15 Chromosomen  
zwischen den fer-  
tilen Körnern eine

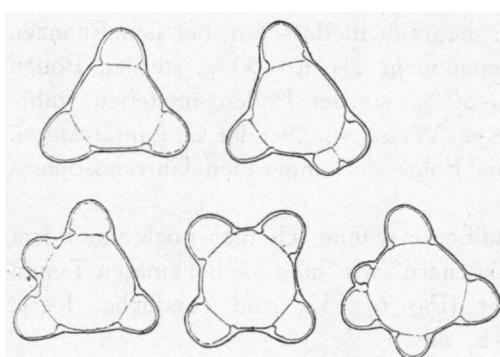


Fig. 4. Pollen der *O. spathulata*.

kleine Anzahl mit runden statt spindelförmigen Stärkekörnern. Dies ist u. a. der Fall bei *O. auricula*, *O. aurita*, *O. cana*, *O. lactuca*, *O. spathulata*. Inaktive Körner kommen sporadisch bei fast allen Mutanten mit 15 Chromosomen vor.

Steriler Pollen ist in grösserer Menge vorhanden als bei der Stammart oder ihren Mutanten mit 14 Chromo-

somen. Er ist auch oft dadurch gekennzeichnet, dass Körner mit 4 Poren vorkommen. Doch werden auch solche mit

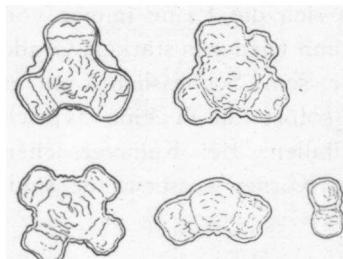


Fig. 5. Verschiedene Typen steriler Pollenkörper.

zwei und sogar mit einer Keimpore beobachtet (Fig. 5). Dieser sterile Zwergpollen deutet darauf hin, dass die Reduktionsteilung bei den Mutanten mit 15 Chromosomen nicht normal verläuft. Die 15 Chromosomen werden sich in der Regel in 7 und 8 trennen. Nur die kleinen, sterilen Körner haben vielleicht

einen Kern, der von einigen, wenn nicht einem einzigen Chromosome gebildet wird. Die trisomen Rassen vererben jedoch ihre Merkmale nicht durch den Pollen. Der reife, fertile Blütenstaub enthält also keine Körner mit 8 Chromosomen. So ist es begreiflich, dass wir bei den Pflanzen mit 15 Chromosomen mehr als 40—50 % sterilen Pollen antreffen. Die 40—50 % sterilen Pollen entstehen wahrscheinlich auf dieselbe Weise wie bei der *O. Lamarckiana*, der Rest kommt als Folge der ungeraden Chromosomenzahl zustande.

Vollständigkeitshalber erwähne ich hier noch eine Form von sterilen Pollenkörnern, wie man sie bei einigen Typen sporadisch vorfindet (Fig. 6). Es sind rundliche, leere, eingedrückte Körner, an denen keine deutlichen Keimporenwahrzunehmen sind. Solche Körner findet man u. a. bei der *O. lata*, wenn diese, was gelegentlich vorkommt, ein wenig Blütenstaub bildet. Obwohl es gerade eins der Merkmale der *O. lata* ist, dass sie keinen Pollen hervorbringt, so tritt

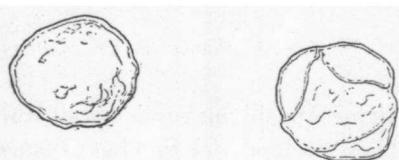


Fig. 6. Kugelförmiger steriler Pollen.

an Seitenzweigen von Pflanzen, die auch während der Blütezeit gut begossen werden, manchmal ein wenig Pollen auf.

*d. Die Mutanten mit 21 und 28 Chromosomen.*

*1. Semigigastypen.*

Der Pollen dieser triploiden Pflanzen ist, wie auch mehrmals in der Literatur bemerkt worden ist, sehr steril. Es gibt *Semigigaspflanzen*, die fast keinen guten Pollen produzieren. Bei anderen erscheint wieder etwas mehr fertiler Pollen; der Hauptteil der Körner gehört jedoch zur Kategorie der sterilen Sporen. Ebenfalls ist bekannt, dass der Pollen, was die Form betrifft, aus 2 Typen von Körnern

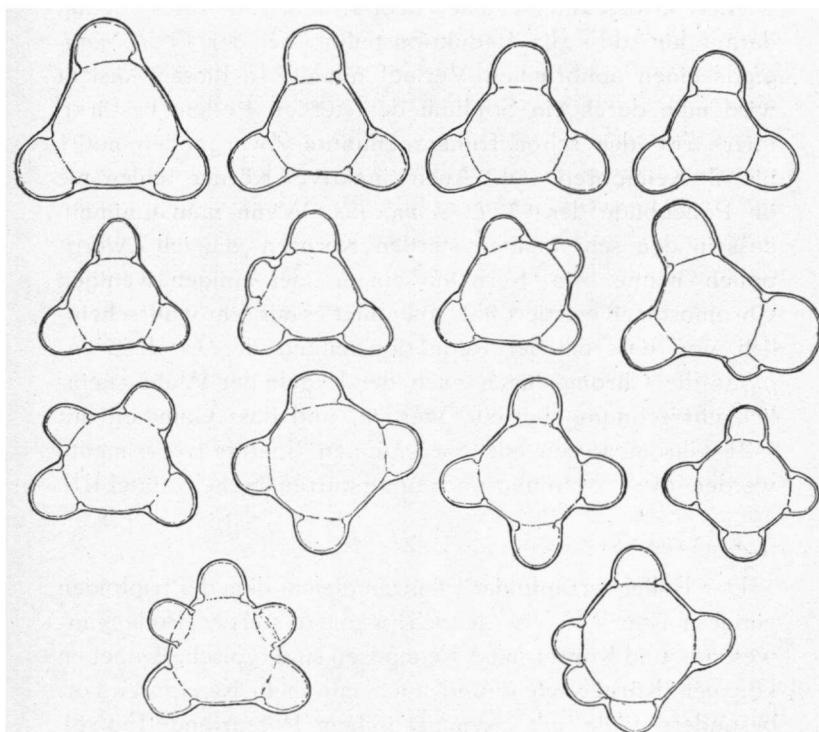
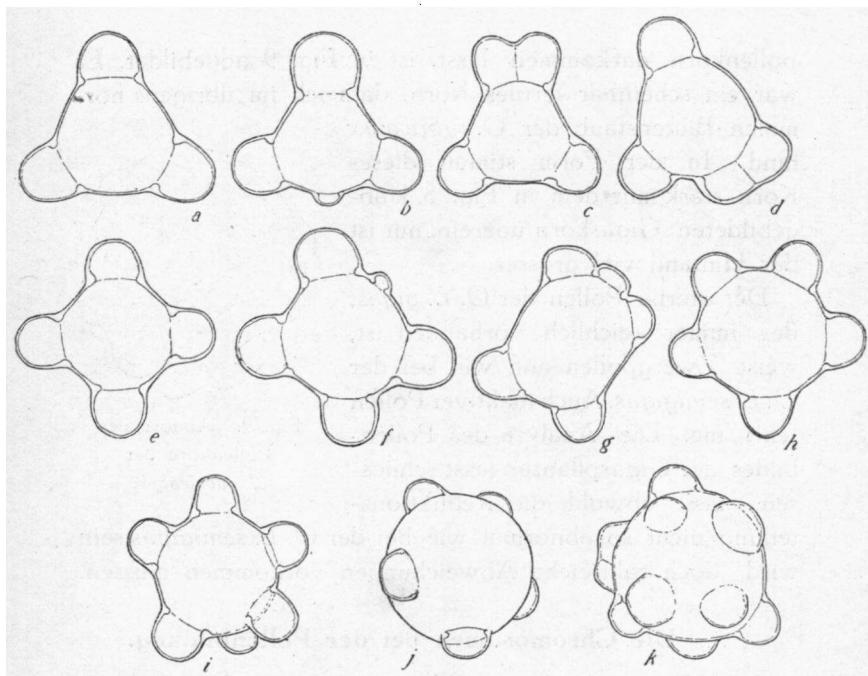


Fig. 7. Pollen der *O. L. semigigas*.

besteht, und zwar aus solchen mit 3 und anderen mit 4 Keimporen. Bei den von mir untersuchten *Semigigas*-Formen, u. a. *O. (lata × Lamarckiana) semigigas* und *O. perennis*, war der Blütenstaub zum grössten Teil steril und der fertile Pollen setzte sich aus Körnern mit 3 bis 5 Keimporen zusammen. Besonders bei Körnern mit mehr als 3 Poren standen diese meist unregelmässig, wie beifolgende Figuren das zeigen. Was beim Studium dieser Figuren ausserdem auffällt, ist der Größenunterschied der verschiedenen Sporenformen. Nicht nur die Körner mit 3 Keimporen unterscheiden sich von denen mit 4 und 5, sondern in der Kategorie der Sporen mit 3 Poren kann man auch wieder Größenunterschiede beobachten. All dies deutet darauf hin, dass die Reduktionsteilung bei der *O. L. semigigas* einen abnormalen Verlauf nimmt. In dieser Ansicht wird man durch ein Studium des sterilen Pollens bestärkt. Hier tritt der schon früher genannte Zwergpollen mit 1 bis 2 Keimporen auf. Auch inaktive Körner fehlen nie im Pollenbilde der *O. L. semigigas*. Wenn man annimmt, dass in den sehr kleinen sterilen Körnern, die ich Zwergpollen nenne, ein Kern aus einem oder einigen wenigen Chromosomen existiert hat, so kommt es mir sehr wahrscheinlich vor, dass bei der Reduktionsteilung der *O. L. semigigas* die Chromosomen nach den Regeln der Wahrscheinlichkeitsrechnung verteilt werden, und dass Gameten mit 1-21 Chromosomen entstehen können. Spätere Experimente werden diese Meinung noch unterstützen (Siehe Kapitel III).

## 2. Gigastypen.

Der Pollen tetraploider Pflanzen gleicht dem der triploiden einigermassen. Es ist jedoch weniger steriler Pollen anwesend, und Körner mit 4 Keimporen sind typisch. Daneben kommen Körner mit 3 und auch mit mehr Keimporen vor, besonders viele mit asymmetrischem Porenstand (Fig. 8). Weiter ist bemerkenswert, dass, ausgenommen eine Anzahl

Fig. 8. Pollen der *O. L. gigas*.

sehr unregelmässiger Formen, die Mehrzahl der Körner ungefähr von gleicher Grösse ist. Die wenigen Körner mit 3 Poren sind immer viel grösser als gewöhnliche, dreieckige *Oenotherapollenkörner* (vgl. Fig. 2 und 8). Ein sehr besonderer Pollentypus tritt ferner bei *O. L. gigas* auf. Während der *Oenotherapollen* sonst eine etwas abgeplattete Form hat, mit den Keimporen ungefähr in einer Ebene, findet man bei der *O. L. gigas* immer eine Anzahl kugelförmige Körner, meistens mit vielen Keimporen. Bisweilen sind diese sehr undeutlich und platt. Bei Typen wie Fig. 8, k fragt man sich, ob ein solches Korn nicht aus einer ganzen Pollenmutterzelle entstanden ist.

Ein Fall, der den Gedanken an eine Verschmelzung von mehreren Pollenmutterzellen zu einem einzigen Riesen-

pollenkorn aufkommen lässt, ist in Fig. 9 abgebildet. Es war ein scheinbar fertiles Korn, dass ich im übrigens normalen Blütenstaub der *O. rubricalyx* fand. In der Form stimmt dieses Korn stark mit dem in Fig. 8, k abgebildeten Gigaskorn überein, nur ist der Umfang viel grösser.

Der sterile Pollen der *O. L. gigas*, der immer reichlich vorhanden ist, weist Zwergpollen auf, wie bei der *O. L. semigigas*. Auch inaktiver Pollen fehlt nie. Die Analyse des Pollenbildes der Gigaspflanzen lässt schliessen, dass, obwohl die Reduktionsteilung nicht so abnormal wie bei der *O. L. semigigas* sein wird, doch zahlreiche Abweichungen vorkommen müssen.

### § 3. Die Chromosomen bei der Pollenbildung.

#### a. Material und Methode.

Alles Material stammte aus den Kulturen von Professor Hugo de Vries und wurde in Lunteren oder in Amsterdam gezüchtet und fixiert. Da es sich um das Studium von Pollenmutterzellen handelte, wurden junge Antheren genommen. Das richtige Stadium lässt sich nach einiger Übung und unter Zuhilfenahme der Tabelle von Geerts (19, 1909) wohl finden.

Als Fixationsflüssigkeit diente hauptsächlich Picroformol nach Bouin, aber auch andere Mischungen, wie die von Flemming und Carnoy, wurden versucht. Die Präparate wurden meistens 7–10  $\mu$  dick geschnitten. Die Kerne wurden mit Heidenhains Eisenalaun Haematoxylin gefärbt, das Plasma mit Orange G. nachgefärbt. Letzteres erreicht man am besten, indem man ein wenig des Farbstoffes in das Nelkenöl bringt. Ueberfärbung braucht man

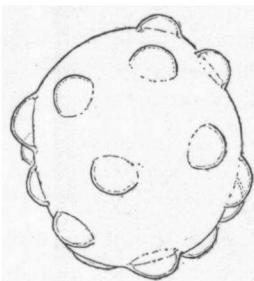


Fig. 9. Abnormales  
Pollenkorn der  
*O. rubricalyx*.

nicht zu befürchten. Was bei den Reduktionsteilungspräparaten wohl zutage trat, war, dass man sehr stark differenzieren muss, um deutliche Bilder zu erhalten. Beifolgende zytologische Abbildungen sind mit einem Zeichenapparat in Arbeitstischhöhe angefertigt worden. Als Vergrösserung wählte ich Okular 18 mit der apochromatischen Immersion 2 mm. von Zeiss.

*b. O. Lamarckiana.*

Die Reduktionsteilung dieser Art haben besonders Davis und Geerts untersucht. Mit den übereinstimmenden Mutanten mit 14 Chromosomen beschäftigten sich weiter Gates und Thomas. Andere Arten studierten Davis, Cleland und Emerson. Alle diese Untersuchungen haben gemeinsam, dass sie für *Oenothera* angeben, dass Metasyndesis auftreten würde. Man nimmt an, dass eine Kette von 14 hintereinander folgenden Chromosomen gebildet wird, und nicht 7 Paare von Chromosomen. Bis jetzt gilt die Gattung *Oenothera* denn auch als eins der wenigen Beispiele dieses Prinzips.

Meine ersten, vorläufigen Studien (4, 1924) bewiesen mir jedoch schon, dass die Reduktionsteilung der *O. Lamarckiana* im Prinzip ganz übereinstimmt mit derjenigen anderer Pflanzen, und man es also auch bei *Oenothera* mit Parasyndesis zu tun hat. Ich bildete seinerzeit hauptsächlich besonders treffende Stadien ab. Tatsache ist jedoch, dass man allerlei irreführende Bilder beobachten kann, auf die ich jedoch noch zurückkommen werde.

Dass bei anderen *Onagraceen* Parasyndesis sich als die Regel herausstellte, macht das Vorkommen bei *Oenothera* noch wahrscheinlicher. Parasyndesis wurde beobachtet bei *Epilobium* (20, 1924) (39, 1924), sodann bei *Godetia* (22, 1925), einer mit *Oenothera* eng verwandten Gattung. Besonders die Abbildungen Håkansson's für *Godetia* erinnern oft sehr stark an der gleichen Stadien bei *Oenothera*.

Wie wir aus den weiteren Schilderungen noch ersehen werden, gelangt das paarweise Auftreten der Chromosomen besonders während der Synapsis und frühen Diakinese zur Beobachtung. Später werden die Bilder dadurch undeutlich, dass die Paare sich in ihre Komponente trennen und an einander haften.

Im Tapetum der *Oenotheren* sind fast alle Zellen mehrkernig. Gewöhnliche Kernteilung ist die Ursache dieser Erscheinung. In vielen Präparaten konnte ich zahlreiche Mitosen wahrnehmen.

Betrachtet man den Kern der Pollenmutterzellen im Ruhezustand, dann fällt besonders der stark gefärbte zentrale Nukleolus auf. Das Übrige des Kernes ist fast ganz hyalin.

In der Prophase treten dünne Fäden aus dem Nukleolus hervor, die ein dichtes Netzwerk bilden, das sich hauptsächlich längs der Kernperipherie ausstreckt.

Die jetzt auftretende Synapsis, die sehr lange dauert, wird dadurch gekennzeichnet, dass der Nukleolus an der Kernabgrenzung liegt und das Knäuel der dünnen Chromatinfäden mit sich gezogen hat. Nach und nach nimmt die Farbe des Kernkörperchens stark ab und geht in ein durchsichtiges Hellbraun über. Während man in dem verwinkelten Netzwerk der feinen Fäden met Querverbindungen wenig wahrnehmen kann, tritt bald ein Stadium ein, bei dem es mehr zu sehen gibt. Wenn man nämlich späte

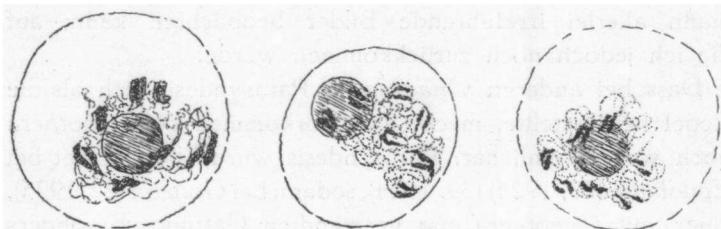


Fig. 10. Späte Synapsisstadien einiger Kerne aus Pollenmutterzellen der *O. Lamarckiana*.

Synapsisstadien stark ausdifferenziert, so sieht man eine deutliche paarweise Gruppierung dicker Fadenteile (Fig. 10). Feine, stark entfärbte Fäden sind überall darum herumgelagert. Die dicken Teile, die natürlich die Chromosomenpaare darstellen, wachsen und werden deutlicher. Schliesslich bekommen sie eine langgestreckte Form und ballen sich besonders in der Nähe des Nukleolus zu einer unkenntlichen Masse zusammen. Dieses Stadium ist es, das die amerikanischen Forscher mit dem Ausdruck "second contraction" (Fig. 11) bezeichnet haben. Das Zusammenballen der chromatischen Substanz geht so weit, bis schliesslich nur



Fig. 11.



Fig. 12.

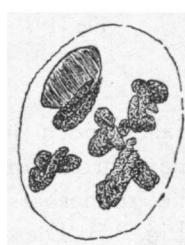


Fig. 13.

Fig. 11. Stadium der „second contraction“ bei *O. Lamarckiana*.

Fig. 12. Anfang der Diakinese bei *O. Lamarckiana*.

Fig. 13. Diakinese mit 7 Paaren von Chromosomen bei *O. Lamarckiana*.

noch eine formlose, schwarze Masse auf dem Nukleolus übrigbleibt. Aus dieser Masse sieht man sich dann die Chromosomenpaare loslösen und sich längs der Kernperipherie zerstreuen (Fig. 12). Auf letzteres Stadium beziehen sich z. B. die Figuren von Cleland (6, 1922, Taf. XXVI, Fig. 20) und Geerts (19, 1909, Taf. VI, Fig. 9). Oft weichen die Chromosomen jetzt schon auseinander, mit den Enden jedoch in Zusammenhang mit einander bleibend, wodurch typische Ringe entstehen. In idealen Fällen erhält man jedoch eine paarweise Gruppierung aller Chromosomen in der frühen Diakinese (Fig. 13).

Meistens geht das Auseinanderweichen der Chromosomen so weit, dass nur noch von einer unordentlichen Verteilung durch den Kern die Rede ist. Fig. 14 gibt davon eine gute Darstellung. Man trifft aber auch in diesen

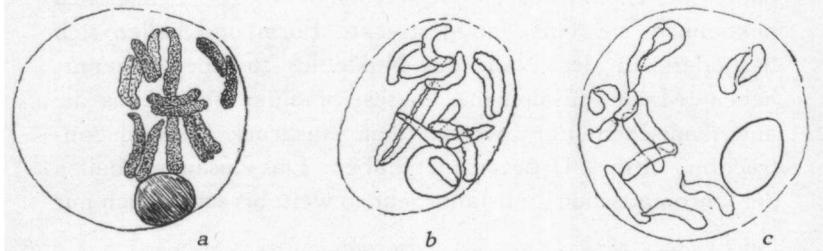


Fig. 14. Diakinesestadien mit Auseinanderweichen der Chromosomen bei *O. Lamarckiana*.

Fällen noch immer einige Chromosomen gepaart an. Da die Chromosomen nun leicht aneinander haften, kommen die sonderbarsten Figuren und Gruppierungen zustande (Fig. 15). Diese Figuren stimmen durchaus mit den Abbildungen der früheren Verfasser überein. Nur haben jene nie die Anfangsstadien gut beobachtet und darum von der Reduktionsteilung bei *Oenothera* eine falsche Interpretation gegeben. Eine Regelmässigkeit in der Gruppierung der Chromosomen zu Ringen und Reihen, wie Cleland sie zu finden glaubte (7, 1923), liesz sich nie feststellen.

Der hier beschriebene Verlauf der Reduktionsteilung bildet keinen vereinzelt dastehenden Fall. Eine Teilung, bei der die Anfangsstadien regelmässig verlaufen, später jedoch alles unordentlich durch einander liegt, erwähnt z. B. Tischler für *Tradescantia fluminensis* (44, 1921-22).

Besonders in der Diakinese, wenn die Chromosomen deutlich sichtbar sind, fällt

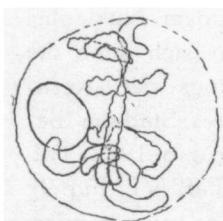


Fig. 15. Späte Diakinese mit nur noch 2 Paaren von Chromosomen bei *O. Lamarckiana*.

ein Unterschied in den Dimensionen der verschiedenen Chromosomen auf. Man kann etwa 4 grosse und 3 kleinere Chromosomen unterscheiden. Von den langen Chromosomen ist ein Paar länger als alle anderen, während bei den kleineren deutlich ein kleinstes Paar unterschieden werden kann (Fig. 14, c).

Hance (23, 1918) hat die somatischen Chromosomen von *O. scintillans* gemessen und kam zu der Überzeugung, dass in jeder haploiden Serie eine ganz allmähliche Gröszenabnahme stattfindet. Das ist bei *O. Lamarckiana* auch wohl möglich.

Obwohl der Unterschied zwischen grossen und kleinen Chromosomen ganz unleugbar ist, so hat es doch sehr wenig Sinn, ein bestimmtes Mass für sie anzugeben. Die Kernteilung ist nun einmal ein kontinuierlicher Prozess, während dem eigentlich kein Stadium dem andern gleich ist. Um die Masse vergleichen zu können, müsste man also jedesmal genau das Stadium wissen, in dem die Kerne sich befinden, die man vergleichen will. Ohnehin ist eine genaue Messung gebogener Chromosomen unmöglich, besonders wenn die Biegung von oben nach unten oder umgekehrt verläuft. Dazu kommt noch, dass der Umriss der Chromosomen nichts weniger als scharf ist: bei *Oenothera* ist er geradezu vielfach typisch gezähnt.

Was die weiteren Stadien der Reduktionsteilung betrifft, so sieht man, wie sich die Chromosomen nach der Diakinese wieder stark verkürzen, besonders bei der Bildung der Reduktionsspindel. Von den schönen, regelmässigen Gruppen, die Cleland für *O. Franciscana*, *O. biennis*, *O. muricata* und *O. oblonga* schildert, habe ich nichts beobachten können. Vielmehr liegen alle Chromosomen getrennt voneinander. Früher meinte man beobachten zu können, dass ein Festwachsen der Spindelfasern an gewisse Chromosomen stattfand (7, 1923). Heutzutage nehmen einige an, dass die Spindelfigur ein Kunstprodukt ist. Dass keine

regelmässige Gruppierung der Chromosomen bei der Reduktionsteilung der *O. biennis* zustande kommt, erwähnt auch Emerson (11, 1924).

Einige Forscher, u. a. Shull (41, 1923; 42, 1923), haben auf die Möglichkeit eines „crossing over“ bei *Oenothera* hingewiesen. Wenn dies in der Tat vorkommt, dann kann es, wie übrigens immer, nur während der Synapsis geschehen. Eine Anordnung der „Erbeinheiten“ hintereinander auf den dünnen Fäden des Synapsisknäuels ist sehr gut denkbar (27, 1923), nicht jedoch für die dicken Chromosomen des Diakinesestadiums. Merkwürdigerweise findet man in den Hand- und Lehrbüchern immer Abbildungen in „crossing over“ befindlicher Diakinesechromosomen. Dass ein Überkreuzen der Fäden mit darauffolgendem Abbrechen und Wieder-Festkleben stattfinden sollte, ist ganz und gar Hypothese. Man kann annehmen, dass es einen Austausch von Faktoren oder Faktorenkomplexen gibt, aber, da dieser Austausch in der Synapsis vor sich geht, werden wir, was den Mechanismus desselben betrifft, wohl immer im Finstern tappen.

Aus den für die Reduktionsteilung der *O. Lamarckiana* festgestellten Tatsachen geht hervor, dass diese nach dem Schema der Parasyndesis vor sich geht. Die Chromosomen treten also in Paaren auf und nicht hintereinander, wie man bisher meinte. Diese Auffassung konnte dadurch zustande kommen, dass die väterlichen und mütterlichen chromosomen oft schon in früher Diakinese auseinandergehen und sich dann wieder zu unregelmässigen Verbänden zusammenfügen. Dadurch entstehen die Ketten, Ringe u.s.w., wie man sie in der alten Literatur abgebildet und beschrieben findet.

### c. Die Mutanten mit 15 Chromosomen.

Von dieser Art Mutanten sind nur wenige auf die Reduktionsteilung hin untersucht worden. Abermals war



Fig. 16.  
Reduktions-  
spindel  
bei *O.*  
*pallescens*.

es Gates, der einige dieser Typen studierte, ausserdem Hance, der einiges über die heterotypische Teilung der *O. scintillans* mitteilte.

Obwohl ich von den Mutanten mit 15 Chromosomen reichlich Material fixiert hatte, zeigte es sich doch, dass nicht genug Stadien anwesend waren, um eine Chromosomenanalyse zu machen.

Die Teilungen verlaufen im Prinzip auf dieselbe Weise wie bei der *O. Lamarckiana*; nur treten mehr Unregelmässigkeiten auf. Diese Abweichungen sind besonders auffallend bei der Bildung der Reduktionsspindel und der Tetrabildung.

Die 15 Chromosomen können offenbar auf mannigfaltige Weise über die beiden Tochterzellen verteilt werden, obwohl eine Trennung in 7 und 8 doch am häufigsten aufzutreten scheint. Oft bleibt das überzählige Chromosom mitten in der Reduktionsspindel liegen, wie beifolgende Fig. 16 das für *O. pallescens* zeigt.

Bei der Bildung der Tetraden treten oft 5 Pollenkörner auf, wovon eins oder mehrere meistens bedeutend kleiner als die übrigen sind. Fig. 17 gibt einen solchen Fall für *O. spathulata*.

Dass in all jenen Fällen Kern- und Zellgrösse in deutlichem Zusammenhang stehen, ist aus Fig. 18 ersichtlich. Hier sieht man 2 junge Pollenkörner aus demselben Fach einer Anthere der *O. spathulata*. Dass das kleine Korn einen Kern von nur wenigen Chromosomen besitzen muss, ist wohl klar. Solche Körner bilden später den sterilen Zwergpollen, den ich schon beim Pollenbilde dieser Pflanzen besprach.

Schliesslich findet man bei der *O. spathulata* oft Körner, die neben dem gewöhnlichen Kern noch einen, manchmal sogar zwei kleine Kerne haben (Fig. 19).

Etwas Ähnliches hat auch Tischler bei *Primula sinensis*

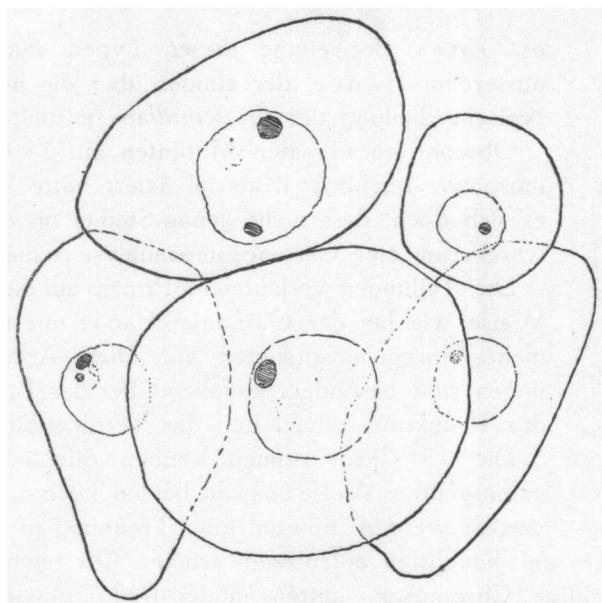


Fig. 17. Pollenpentade bei *O. spathulata*.

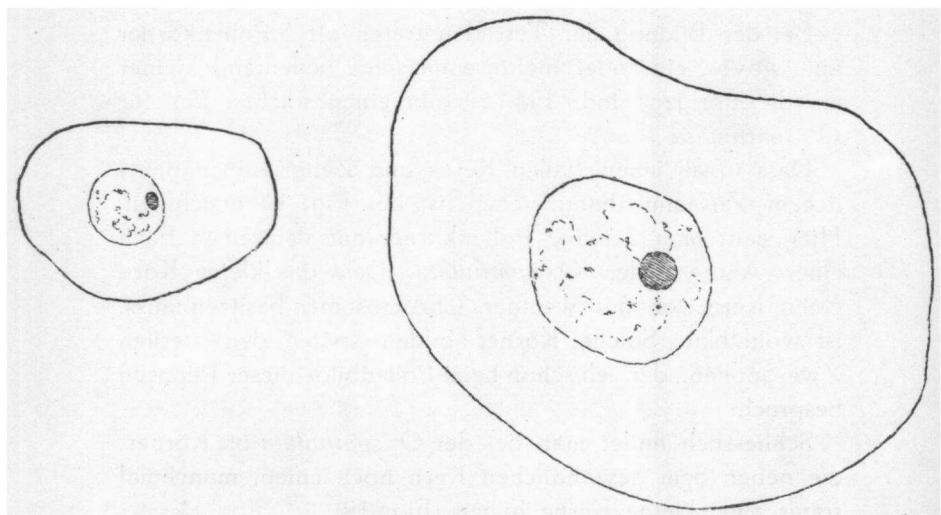


Fig. 18. Unterschiede in der Pollengrösse bei *O. spathulata*.

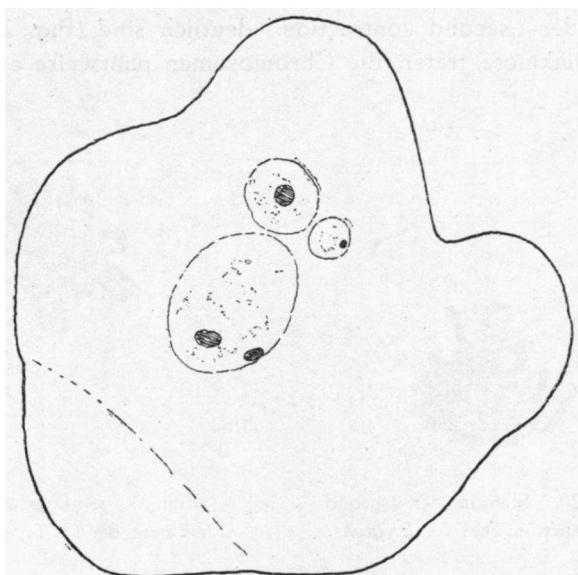


Fig. 19. Pollenkorn mit 3 Kernen bei *O. spathulata*.

gefunden (45, 1924). Eine Erklärung dieser Erscheinung kann man vorläufig nicht geben.

#### d. *O. L. gigas*.

Die Reduktionsteilung der *O. L. gigas* untersuchten Davis und Gates, die zu denselben Resultaten gelangten. Auch hier findet ihrer Meinung nach Metasyndesis statt und treten die 28 Chromosomen hintereinander auf. Auch dem muss ich widersprechen, da ich fand, dass die Teilung in derselben Weise wie bei der *O. Lamarckiana* verläuft.

Von der *O. L. gigas* stand ein so reichliches Material zu meiner Verfügung, dass alle Stadien gefunden wurden und mit den betreffenden Stadien bei der *O. Lamarckiana* verglichen werden konnten. Die Kerne sind auffallend grösser als bei den andern Oenotheren. Man sieht wiederum gepaarte Chromatinfäden erscheinen, die besonders im Sta-

dium der „second contraction“ deutlich sind (Fig. 20). In der Diakinese treten die Chromosomen paarweise auf, um

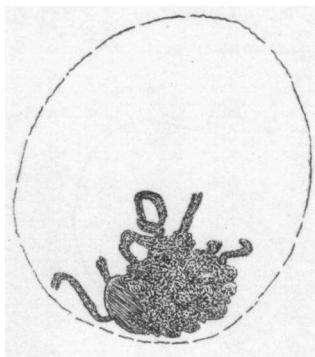


Fig. 20. Stadium der „second contraction“ bei *O. L. gigas*.

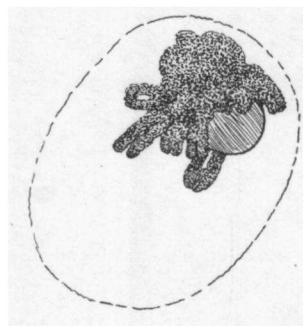


Fig. 21. Anfang der Diakinese bei *O. L. gigas*.

sich jedoch sehr bald wieder zu trennen und sich zu Gruppen und Ringen anzurichten.

Fig. 22 stellt einen angeschnittenen Kern dar, in dem 20 Chromosomen sichtbar sind. Einige Paare sind hier noch sehr evident; die übrigen Chromosomen fangen an, sich unregelmässig längs der Kernperipherie zu zerstreuen. Dieser Kern stammt aus demselben Fach wie der in Fig. 21 abgebildete Kern, der sich im Anfangsstadium der Diakinese befindet.

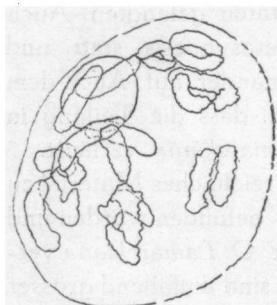


Fig. 22.  
Diakinese bei *O. L. gigas*.

Wir sehen also wohl, dass die Reduktionsteilung der *O. L. gigas* derjenigen der *O. Lamarckiana* genau gleicht. Nur treten hier mehr Unregelmässigkeiten auf, die einen grösseren Prozentsatz steriler Körner veranlassen. Das konnte bereits aus dem Pollenbilde geschlossen werden.

#### § 4. Die Chromosomen in den Wurzelspitzen.

Die meisten zytologischen Forschungen beschränken sich auf die somatischen Teilungen, wobei die Wurzelspitzen zu den günstigsten Objekten zählen. Viele Forscher, wie Lutz, Gates, Stomps, van Overeem, Hance, haben auf diesem Gebiete Untersuchungen angestellt und Chromosomenzahlen bestimmt.

Der ruhende Kern ist auch hier typisch hyalin und zeigt nur einen sehr stark gefärbten zentralen Nukleolus. Auch hier hat man stark den Eindruck, dass in der Prophase das Chromatin aus dem Nukleolus hervortritt. Weiter fällt auf, dass die Abgrenzung des Kernes gegen das Protoplasma sehr an eine Vakuolenwand erinnert, also keine eigene Kernwand existiert. Bei der Bildung der Spindelfigur hat man es wahrscheinlich mit einer Ausstreckung des Kernes zu einer Ellipse zu tun, während die Spindelfasern, die meistens äußerst undeutlich sind, nur Folgen einer Längsfaltung der Kernabgrenzung sind. Bei gut fixiertem Material ist die ganze Spindelfigur fast unsichtbar. Nie bekommt man deutliche Fäden zu sehen, die sich an die Chromosomen heften, wie man es überall lesen kann.

Die Anordnung der somatischen Chromosomen in der Metaphase ist ganz regellos und von einer paarweisen Gruppierung habe ich nichts entdecken können. Was jedoch viel vorkommt, ist das Festkleben der Chromosomen aneinander. Diese Erscheinung ist von Bedeutung, weil wir sie schon für die heterotypische Teilung als wichtig kennen gelernt haben.

Fig. 23 zeigt eine Kernplatte, in der alle Chromosomen hintereinander hängen und ganz den Eindruck machen, ein kontinuirliches Spirem zu bilden. Solche Bilder kann man in



Fig. 23.

Fig. 23. Kernplatte aus einer Wurzelspitze der *O. Lamarckiana*. Alle Chromosomen miteinander verbunden.

späten Prophasen und frühen Metaphasen oft antreffen. Später trennen sich die Chromosomen jedoch wieder, genau so wie das bei der heterotypischen Teilung auch der Fall ist.

### § 5. Die Mutanten mit 14 Chromosomen.

Bei den vielen Mutanten der *O. Lamarckiana* sind zahlreiche, wo die Chromosomenzahl dieselbe geblieben ist. Doch weichen sie oft in mancher Hinsicht von der Stammart ab, was man aus den vorhandenen Beschreibungen und Abbildungen leicht entnehmen kann. Auch die Sterilität in den Geschlechtszellen ist oft stark verschieden von derjenigen bei der *O. Lamarckiana*. Das geht aus folgender Liste hervor, die die Pflanzen nach dem Prozentsatz des sterilen Pollens geordnet gibt.

Tabelle II.  
Steriler Pollen bei den Mutanten mit 14 Chromosomen.

	Steriler Pollen in %	Durch- schnittlich
<i>O. deserens</i> . . . . .	7,2	
" <i>blandina</i> . . . . .	8,8	
" <i>decipiens</i> . . . . .	11,-	
" <i>tarda</i> . . . . .	12,4	
" <i>rubricalyx</i> . . . . .	14,8	
" <i>erythrina</i> . . . . .	15,4	
" <i>rubrinervis</i> . . . . .	25,-	
" <i>pallida</i> . . . . .	29,-	
" <i>secunda</i> . . . . .	32,2	
" <i>brevistylis</i> . . . . .	40,-	
" <i>nanella</i> . . . . .	45,-	
" <i>elongata</i> . . . . .	46,6	
" <i>recurrens</i> . . . . .	47,5	
" <i>simplex</i> . . . . .	64,4	
" <i>fragilis</i> . . . . .	68,-	
" <i>compacta</i> . . . . .	68,2	
		11,6
		27
		42,2
		66,8

Hieraus ersieht man, dass es Mutanten mit fast ganz fertilem

Pollen gibt, solche mit ungefähr einem Viertel steriler Sporen, dann Typen, die genau denselben Sterilitätsprozentsatz aufweisen wie *O. Lamarckiana*, und schliesslich noch einige, die mehr sterilen Pollen besitzen als die Mutterart.

In der Gruppe der Mutanten mit 14 Chromosomen kann man wiederum eine deutlich abgegrenzte Unterabteilung unterscheiden. Es sind die sogenannten zerbrechlichen Formen, die, wie die *O. rubrinervis*, schlecht entwickelte Bastfasern haben und folglich sehr leicht abbrechen.

Weitere Merkmale sind der im Zickzack gewachsene Hauptstengel und der merkwürdige Knospenstand. Die Blütenknospen stellen ihre Längsachse parallel mit dem Hauptstengel, was beifolgende Fig. 24 für *O. tarda* verdeutlicht. Zu diesen zerbrechlichen Mutanten gehören:

*O. deserens*  
„ *rubricalyx*

*O. fragilis*  
„ *rubrinervis*

*O. pallida*  
„ *tarda*.

Über die Entstehung der Mutanten mit 14 Chromosomen ist die herrschende Meinung, dass in kleiner Zahl bereits vor der Befruchtung mutierte Geschlechtszellen erzeugt werden. Es wird öfter vorkommen, dass eine solche mutierte Geschlechtszelle mit einer normalen zusammentrifft, als dass zwei im gleichen Sinne veränderte Geschlechtszellen kopulieren.

Im ersten Falle entsteht ein sogenannter halber Mutant. Bei Selbstbefruchtung des halben Mutanten erhält man zu ungefähr einem Viertel der Nachkommenschaft den ganzen Mutanten. So ist z. B. *O. rubrinervis* der halbe Mutant der *O. deserens*. Die mutierte oder *Deserens*-Geschlechtszelle ist eine veränderte Laetageschlechtszelle, die mit einer Velutinageschlechtszelle die *O. rubrinervis* bildet. In der Nachkommenschaft der *O. rubrinervis* findet man denn auch ein Viertel *O. deserens*-Pflanzen, während die Kombination Velutina-Velutina als ein Viertel toter Samenkörner anwesend ist. Dazu sieht man im Pollen der *O.*

*rubrinervis* deutlich die kleinen Velutinakörner, während der Pollen der *O. deserens* gleichförmig ist.

Nicht für alle Mutanten ist jedoch der Zusammenhang



Fig. 24. Knospenstand bei den zerbrechlichen Mutanten  
der *O. Lamarckiana*. *O. tarda*.

des ganzen und halben Mutanten entdeckt worden, sodass man auch noch mit anderen Entstehungsmöglichkeiten rechnen muss.

Die Fähigkeit, neue Formen hervorzu bringen, die die *O. Lamarckiana* so ganz besonders kennzeichnet und die bei keiner anderen *Oenothera* art in gleicher Weise ausgebildet ist, scheint ab und zu auch auf ihre Mutanten überzugehen. Neben Mutanten, die nie irgendeine Mutation lieferten, wie z. B. *O. blandina*, *O. deserens* usw., finden wir solche, die im Produzieren neuer Formen hinter der Stammart nicht zurückstehen. Unter den Formen mit 14 Chromosomen ist besonders die *O. simplex* dafür ein bekanntes Beispiel. Sie ist der halbe Mutant der *O. fragilis* und hat u. a. folgende Mutationen erzeugt:

Tabelle III.

Mutanten aus der *O. simplex*.

	Anzahl Chromosomen		Anzahl Chromosomen
<i>O. compacta</i> . . . . .	14	<i>O. linearis</i> . . . . .	14
" <i>deserens</i> . . . . .	14	" <i>nanella</i> . . . . .	14
" <i>elongata</i> . . . . .	14	" " <i>duplex</i> . .	28
" <i>lata</i> . . . . .	15	" <i>semigigas</i> . . .	21

Alle diese Formen, ausser *O. compacta* und *O. elongata*, die der *O. simplex* sehr ähnlich sehen, sind Mutationen, die bereits früher aus der *O. Lamarckiana* hervorgingen. Sie unterscheiden sich jedoch deutlich von denselben, indem die Velutinamerkmale fehlen, man also folglich bei keinem der genannten Mutanten die von Anthozyan herrührende rote Farbe des Velutinatypus beobachten kann. Ein Mutant aus der *O. simplex*, der wohl Velutina-eigenschaften besitzt, ist die *O. secunda*. Diese lieferte wiederum einen Mutanten *O. secunda lata*.

Aus der *O. rubricalyx*, einer von Gates (13, 1911) entdeckten Form, habe ich 2 neue Mutanten isolieren können. Die *O. rubricalyx* stimmt im Aussehen sehr stark mit der *O. rubrinervis* überein und hat ebenso wie diese einen spröden Stengel. Ein Unterschied ist jedoch, dass

die *O. rubricalyx* viel mehr Anthozyan enthält. Die Blütenknopse und das Hypanthium sind bei dieser Art dunkelrot.

Der erste Mutant, den ich aus der *O. rubricalyx* erhielt, war eine nicht zerbrechliche und höhere Form. Ich nannte sie *O. rubicunda*. Die Beschreibung folgt unten.

#### *O. rubicunda.*

Blattrosette mit elliptischen buckeligen Blättern mit roten Mittelrippen. Stengel nicht spröde, stark rot, mit vereinzelten grünen Streifen. Blätter elliptisch, gezähnt, schwach buckelig, Nerv undeutlich rot, nicht so gedreht wie bei *O. rubricalyx*, ca.  $14\frac{1}{8}/4$  cm. Infloreszenz wie bei *O. Lamarckiana*, Knospenstand also nicht parallel mit der Hauptachse. Blütenknopse und Hypanthium ganz dunkelrot wie bei *O. rubricalyx*, ca. 7 cm./11 mm. Blüte gelb, ca. 8 cm. im Durchschnitt, 34 % des Pollens steril. Ausserdem ermittelte ich noch die Chromosomenzahl in den Wurzelspitzen und fand die Zahl 14.

Dieser neue Mutant gehört zu den schönsten *Oenotheren*, da er ausser der dunkelroten Farbe der Knospen, die er mit der Stammart *O. rubricalyx* gemein hat, einen starken Stengel und dadurch auch eine zierlichere Form hat.

Der zweite Mutant der *O. rubricalyx* ist eine auffallend niedrige und zerbrechliche Form, die ich *O. tenella* nannte.

#### *O. tenella.*

Blattrosette mit elliptischen, schwach gezähnten, schwach buckeligen Blättern. Durch den emporstehenden Rand scheint es, alsob die Blätter eine stark abgerundete Spitze hätten. Mittelrippe weiss. Stengel gefurcht, spröde, grün mit rötlichem Schein, sehr starke Zackenform. Stengelblätter klein, elliptisch, fast ungezähnelt, Spitze abgerundet, Mittelrippe weiss. Infloreszenz ziemlich locker, Knospenstand wie bei *O. rubricalyx*. Blütenknospe und Hypanthium gelblich rot gefärbt, Farbe also viel heller als bei der Stammart, Kelchzipfel sehr kurz, abgestumpft, ca. 47 mm./9 mm. Blüte gelb, ca. 6 cm. im Durchschnitt. Frucht grün mit anfangs

roten Streifen, ca.  $1\frac{1}{2}$  cm./5 mm. Die ganze Pflanze ist etwas grösser als *O. nanella*. Der Pollen wird nur sparsam ausgebildet und ist zu 60,5 % steril. Ich untersuchte die Chromosomen in den Wurzelspitzen und fand für diese Art die Zahl 15.

### § 6. Die Mutanten mit 15 Chromosomen.

Früher waren von diesen Typen nur wenige bekannt, jetzt ist ihre Zahl sehr bedeutend geworden. Grösztenteils sind es ziemlich schwache Pflanzen und besitzen sie viele sterile Sporen. Auch diese Gruppe kann man in 2 Unterabteilungen zerlegen. Es gibt Typen, die nach Selbstbestäubung immer *O. Lamarckiana* abspalten, und andere, die konstant sind (49, 1923).

Tabelle IV.

Steriler Pollen bei den Mutanten mit 15 Chromosomen.

A Dimorphe Formen	Steriler Pollen in %
<i>O. cana</i> . . . . .	68,-
" <i>hamata</i> . . . . .	71,3
" <i>lactuca</i> . . . . .	63,4
" <i>lata</i> . . . . .	meistens kein Pollen
" <i>liquida</i> . . . . .	63,-
" <i>pallescens</i> . . . . .	66,2
" <i>pulla</i> . . . . .	45,4
" <i>scintillans</i> . . . . .	58,4
" <i>semilata</i> . . . . .	76,-
" <i>spathulata</i> . . . . .	56,3
B Sesquimplex Formen	
<i>O. albida</i> . . . . .	79
" <i>auricula</i> . . . . .	70,5
" <i>aurita</i> . . . . .	61,-
" <i>candidans</i> . . . . .	65,-
" <i>delata</i> . . . . .	77,3
" <i>diluta</i> . . . . .	52,8
" <i>distans</i> . . . . .	57,7
" <i>flava</i> . . . . .	60,2
" <i>nitens</i> . . . . .	45,-
" <i>oblonga</i> . . . . .	68,-

im Durchschnitt 63,3.

### § 7. Die Mutanten mit 21 und 28 Chromosomen.

Zu den längst bekannten Mutanten gehören wohl die *Semigigas*- und *Gigas*formen (3, 1924). Während *O. L. gigas* äusserst selten vorkommt, bietet die *O. L. semigigas* sich in grossen Kulturen fast jedes Jahr dar.

Die *Semigigaspflanzen*, die auch nach Kreuzungen oft auftreten, sind dem Äuszern nach nicht sehr verschieden von der *O. Lamarckiana*. Sie sind etwas kräftiger und haben dickere Knospen, während der Pollen zum grössten Teile defekt ist.

Viel seltener sind, wie gesagt, die *Gigas*formen. Die echte *O. Lamarckiana gigas* ist nur einmal entstanden, nämlich im Jahre 1896. De Vries hat sie damals beschrieben.

Auch *O. L. gigas nanella* ist ein Jahr später von De Vries in seinen Kulturen entdeckt worden. Aus Kreuzungen mit *O. Lamarckiana* oder ihren Mutanten sind jedoch mehrere *Gigas*formen, also Pflanzen mit 28 Chromosomen, hervorgegangen, so z. B. aus Kreuzungen der *O. Lamarckiana* mit *O. lorea* und mit *O. grandiflora gigas*. Ferner sind aus *O. L. semigigas Gigaspflanzen* entstanden. Durch Kreuzung mit *O. biennis Chicago* z. B. erzielte man eine *Gigasrasse*.

Aus Selbstbefruchtung der *O. L. semigigas* trat eine merkwürdige Pflanze zutage, die ich als *Deuterogigas* (3, 1924) beschrieb. Eine zweite *Deuterogigas* entstand nach Kreuzung von *O. L. semigigas* mit *O. (biennis × Lamarckiana) velutina*. Das Kennzeichnende der *O. deuterogigas* ist das Aussehen, dass stark an *O. spathulata* erinnert. Weiter ist sie in hohem Grade steril, sodass man nach Selbstbefruchtung keinen Samen erhält. Ähnlichkeit mit der *O. L. gigas* besteht nur durch die dicken Knospen, den viereckigen Pollen und die Chromosomenzahl. Eine *Deuterogigas* wurde mit Pollen der *O. Lamarckiana* bestäubt und aus dem erzielten Samen konnten im Jahre 1925 dreizehn Pflanzen gezüchtet werden. Fast keine Pflanze war wie die andere, so dass *O. deute-*

*rogigas* sich genau so verhält wie *O. L. semigigas*, trotzdem sie 28 statt 21 Chromosomen besitzt. Drei Pflanzen glichen der ursprünglichen *Deuterogigas* am meisten. Davon hatten zwei lang elliptische Blätter und waren ungefähr identisch. Die dritte hatte jedoch kurze, dunkelgrüne Blätter. Alle besaßen die typischen kurzen, dicken Knospen, die bei dem Exemplar mit kurzen Blättern rotgestreift waren. Die anderen Typen stellten meistenteils schwer definierbare, schmalblättrige bis linealisch beblätterte Pflanzen dar.

Erwähnt sei noch, dass in der Nachkommenschaft der *O. L. gigas* eine *O. L. gigas lata* entstanden ist, die 29 Chromosomen in ihren Zellen enthält und im Habitus der *O. lata* sehr ähnlich ist. So besitzt diese Pflanze auch die gebogene Stengelspitze und die gleichmäsig grünen, breiten Blütenknospen.

Unten schliesslich ein paar Tabellen in Bezug auf die Pollensterilität bei Mutanten mit 21 und 28 Chromosomen.

Tabelle V.

## Steriler Pollen bei den Mutanten mit 21 Chromosomen.

	Steriler Pollen in %	Durch- schnittlich
<i>O. Lamarckiana semigigas</i> . . . . .	89	
" ( <i>lata</i> × <i>Lamarckiana</i> ) <i>semigigas</i> . .	75,5	81,7
" <i>perennis</i> . . . . .	80,6	

Tabelle VI.

## Steriler Pollen bei den Mutanten mit 28 und 29 Chromosomen.

	Chromo- somen zahl	Steriler Pollen in %	Im Durch- schnitt
<i>O. Lamarckiana gigas</i> . . . . .	28	61	
" ( <i>Lam.</i> × <i>grandiflora</i> <i>gigas</i> ) <i>gigas</i> .	28	86	
" ( <i>lorea</i> × <i>Lam.</i> ) <i>gigas</i> . . . . .	28	69,7	68,1
" ( <i>simplex</i> × <i>biennis Chicago</i> ) <i>gigas</i> .	28	53,1	
" <i>Lam. gigas lata</i> . . . . .	29	71,-	

### § 8. Chromosomen und Mutantengruppen.

Aus den vorhergehenden Paragraphen geht hervor, dass die Anzahl der abweichenden Formen, die in Kulturen der *O. Lamarckiana* aufraten, allmählich sehr gross geworden ist. Fast jedes Jahr werden wieder einige neue Typen entdeckt, sodass die Zahl der jetzt bekannten Mutanten gut 50 ist. Natürlich hat man versucht, diese nach allgemeinen Gesichtspunkten in Gruppen einzuteilen, um eine bessere Übersicht über das Ganze zu bekommen.

Wenn man zytologische Daten benutzt, erhält man eine Einteilung in 4 Gruppen und zwar erstens eine grosse Gruppe Typen, die dieselbe Chromosomenzahl besitzen wie die Stammart, nl. 14, zweitens eine ebenfalls grosse Gruppe Formen mit einem Chromosom zu viel, also 15 Chromosomen führernder Typen, schliesslich 2 kleine Gruppen mit den triploiden und tetraploiden, also durch 21 und 28 Chromosomen gekennzeichneten Formen.

Die Mutanten mit 14 Chromosomen kann man weiter noch unterteilen in Typen mit starken und solchen mit zerbrechlichen Stengeln.

In der grossen Gruppe der Mutanten mit 15 Chromosomen sind 6 Typen sehr deutlich verschieden: *O. lata*, *O. scintillans*, *O. cana*, *O. pallescens*, *O. liquida* und *O. spathulata*. Die andern Formen sind meistens aus *O. lata* oder *O. scintillans* entstanden, sind also als Nebenformen dieser Mutanten zu betrachten. Dafür spricht oft auch ihr Aussehen. *O. nitens* gleicht *O. scintillans* z. B. ganz und gar, ist jedoch konstant in ihrer Nachkommenschaft, während *O. scintillans* immer *O. Lamarckiana* abspaltet. *O. albida* entsteht regelmässig aus *O. lata* und *O. oblonga* aus *O. scintillans*, was auf Verwandtschaft hindeutet.

Schliessen wir die triploiden und tetraploiden Formen aus, dann bleiben also im ganzen 7 Gruppen Mutanten

übrig. Von jenen 7 Gruppen fallen 3 durch ihre Grösse auf, die 4 übrigen sind kleiner. Da man heutzutage allgemein annimmt, dass die erblichen Eigenschaften und besonders die, welche die kleinen Unterschiede zwischen verwandten Formen bedingen, im Zellkern liegen, ist es begreiflich, dass man die Gruppierung der Mutanten auch von einem zytologischen Standpunkte aus betrachtet. Morgan nimmt bei seinen Untersuchungen mit *Drosophila* an, dass grosse Gruppen zusammengehöriger Faktoren in den grossen Chromosomen, die kleineren Faktorengruppen in den kleinen Chromosomen ihren Sitz haben. Wenn wir dieses Prinzip auch auf die Mutantengruppen der *O. Lamarckiana* anwenden, so finden wir, dass für jede Mutantengruppe ein Chromosom anwesend ist. Wir müssten jetzt jedoch Grössenunterschiede zwischen den Chromosomen feststellen können. Man würde grosse und kleinere Chromosomen zu finden erwarten. Tatsächlich zeich die zytologische Forschung die Existenz einer solchen Chromosomengarnitur an. Wir haben gesehen, dass es 4 grosse und 3 kleinere unter den Chromosomen gibt. Wenden wir also Morgans Prinzip auf die Chromosomen der *O. Lamarckiana* an, so haben wir ein grosses Chromosom für die grosse Gruppe mit fast ausschliesslich 14-chromosomigen Mutanten. Verdoppelt sich dieses Chromosom, so erhalten wir eine Pflanze, die wir *O. pulla* nannten. Weiter haben wir drei fast gleich grosse Chromosomen für die *Lata-*, die *Scintillans-* und die *Canagruppen* der Pflanzen mit 15 Chromosomen, und schliesslich drei kleinere für die übrig bleibenden *Pallescens-*, *Liquida-* und *Spathulatagruppen*.

Diese Gruppen sind also durch Verdopplung eines bestimmten Chromosomes charakterisiert und umfassen dann noch verschiedene sekundäre Typen. Wie das genau zu verstehen ist, blieb bis jetzt unerklärt. Es ist selbstverständlich unmöglich, mit Sicherheit anzugeben, welches Chromosom bei einer bestimmten Gruppe verdoppelt

wurde. Eins der grossen Chromosomen z. B. ist wohl sicher der Träger der Eigenschaften der zentralen Gruppe, wie eins der kleineren Chromosomen derjenige der Eigenschaften der *Liquidagruppe* ist. Aber welches Chromosom im besonderen lässt sich schwer feststellen, da wir nur einen Unterschied zwischen grossen und kleinen Chromosomen sehen und nicht jedes Chromosom für sich identifizieren können.

Es lässt sich übrigens nicht leugnen, dass einer Gruppierung, wie sie hier in Anschluss an das, was man bei anderen Untersuchungen auf dem Gebiete der Erblichkeitslehre getan hat, zu geben versucht wurde, nur die Bedeutung einer Möglichkeit und nicht die einer bewiesenen Tatsache zukommt. Wir werden jetzt aber versuchen, auf experimentellem Wege zu einer Beweisführung zu geraten, wie aus dem nächsten Kapitel des näheren hervorgehen wird.

### III. DIE NACHKOMMENSCHAFT DER OENOTHERA LAMARCKIANA SEMIGIGAS.

#### § 1. Untersuchungsverfahren.

Wie wir im vorigen Paragraphen sahen, kann man die zahlreichen Mutanten der *O. Lamarckiana* in Gruppen ordnen. Dabei kann man erstens auf Übereinstimmung in Bezug auf die Merkmale achten, zweitens betrachtete ich die Typen als eng verwandt, von denen der eine den andern ständig erzeugt. So tritt z. B. *O. oblonga* in der Nachkommenschaft der *O. scintillans* und *O. albida* in der der *O. lata* sehr häufig auf. Wir erhalten dann im ganzen deutlich 7 Gruppen, von denen 3 gross und 4 klein sind. Das stimmt zu unseren Erfahrungen in Bezug auf die Dimensionen der Chromosomen in den Kernen der *O. Lamarckiana*, obgleich hier 4 grosse Chromosomen beobachtet werden. Vielleicht ist das eine Andeutung dafür, dass die Canagruppe auch zu den grossen gehört.

Obwohl unsere Gruppierung es ziemlich wahrscheinlich macht, dass es einen Zusammenhang zwischen den Chromosomen und Mutantengruppen gibt, fehlte dieser Auffassung doch immer der überzeugende Beweis. Es ist deshalb von Bedeutung, dass es sich als möglich erwiesen hat, auf experimentellem Wege dasselbe Resultat zu erzielen (60, 1924).

*O. Lamarckiana semigigas* führt bekanntlich in den Zellkernen der vegetativen Phase 21 Chromosomen. Bei gewöhnlichen Pflanzen kann man nicht sehen, wie die väterlichen und mütterlichen Chromosomen über die beiden Tochterkerne der Reduktionsteilung verteilt werden, bei *O. L. semigigas* jedoch wohl und zwar findet die Verteilung nach den Regeln der Wahrscheinlichkeitsrechnung statt. Da *O. L. semigigas* dreimal die haploide Chromosomenzahl aufzuweisen hat, werden viele Geschlechtszellen gebildet werden, die eins oder mehrere Chromosomen doppelt enthalten. In der Nachkommenschaft solch einer *Semigigas*-pflanze müssen also u.a. deutlich die bekannten Typen mit 15 Chromosomen auftreten und eine Gruppierung der verschiedenen Formen nach den Chromosomen möglich sein.

Da *O. L. semigigas* sehr selbststeril ist und nach Bestäubung mit dem eigenen Pollen nur wenig guten Samen produziert, ist es besser, für die Bestäubung den Pollen anderer *Oenotheren* zu verwenden. Man muss einförmigen Blütenstaub dazu wählen.

Die Nachkommenschaft wird so bald wie möglich in Töpfen gepflanzt. Das ist erstens zum Fixieren der Wurzelspitzen nötig, und zweitens kann man so die verschiedenen Typen ordnen und später die verwandten Formen möglichst neben einander auspflanzen.

### § 2. *O. Lamarckiana semigigas* × *O. (biennis* × *Lamarckiana) velutina*.

Professor de Vries hat verschiedene Kreuzungen mit *O. L. semigigas* vorgenommen, um die vielgestaltige Nach-

kommenschaft untersuchen und in Gruppen einteilen zu können (47, 1923; 54, 1924).

Er kreuzte *O. L. semigigas* mit *O. tardescens*, *O. blanda*, *O. Lamarckiana* und *O. grandiflora*. Bei all diesen Versuchen stellte es sich heraus, dass die Nachkommenschaft in dieselben 7 Hauptgruppen zerfiel, die nach den alten dimorphen Rassen genannt worden sind, ausgenommen *O. pulla*. Die 7 Haupttypen sind *O. lata*, *O. scintillans*, *O. cana*, *O. pallescens*, *O. liquida*, *O. spathulata* und *O. pulla*. Ausserdem treten noch zahlreiche Nebenformen auf, die sich jedoch ziemlich leicht in die betreffenden Gruppen einreihen lassen. Auch reine *O. Lamarckiana* kann man wohl immer in der Nachkommenschaft der *O. L. semigigas* erwarten.

Dieselben Ergebnisse hatten schon die Kreuzungen, die de Vries mit *O. Lamarckiana* mut. *perennis* ausführte, geliefert. *O. perennis* ist eine aus einer Kreuzung von *O. blanda* mit *O. simplex* entstandene *Semigigas* und hat die Eigentümlichkeit, an der Basis der alten Stengel viele Seitenrosetten auszubilden, was einer vegetativen Fortpflanzung dieser Art sehr beförderlich ist. Diese *O. perennis* wurde mit *O. blanda*, *O. oblonga*, *O. candicans*, *O. Hookeri*, *O. biennis*, *O. Lamarckiana* und *O. gigas* bestäubt und ausserdem wurde noch eine Nachkommenschaft aus frei bestäubtem Samen gezüchtet. In allen Fällen war wiederum eine Gruppierung nach den 7 Haupttypen möglich.

Da nach keiner dieser zahlreichen Kreuzungen die Nachkommenschaft auf die Chromosomen hin untersucht worden ist, war es natürlich von Bedeutung, die Untersuchungen nach dieser Seite hin auszudehnen.

Die erste Kreuzung, bei der die Absicht vorlag, die Nachkommenschaft der *O. L. semigigas* zytologisch zu erforschen, wurde mit dem Pollen der *O. (biennis × Lamarckiana) velutina* ausgeführt. Dieser Pollen ist einförmig, genügt also den von uns gestellten Anforderungen. Dazu lässt er

sich leicht von jedem, der diese Experimente zu kontrollieren wünscht, beschaffen. Die Bestäubung lieferte 30 Früchte, worin 3,3 ccm Samenkörper enthalten waren. Ein Keimversuch lehrte, dass nur ein Viertel von allem Samen mit guten Keimen versehen war. Der übrige Samen wies misslungene Keime in verschiedenen Entwicklungsstadien auf. Von dem ausgesäten Samen gingen 81 Keimpflänzchen auf. Schon bald konnten an den Rosettenblättern allerlei Unterschiede festgestellt werden. Beifolgende Figur 25 zeigt acht Blattformen, mit den dazugehörigen Nummern und Chromosomenzahlen der Pflanzen. Von allen Pflanzen

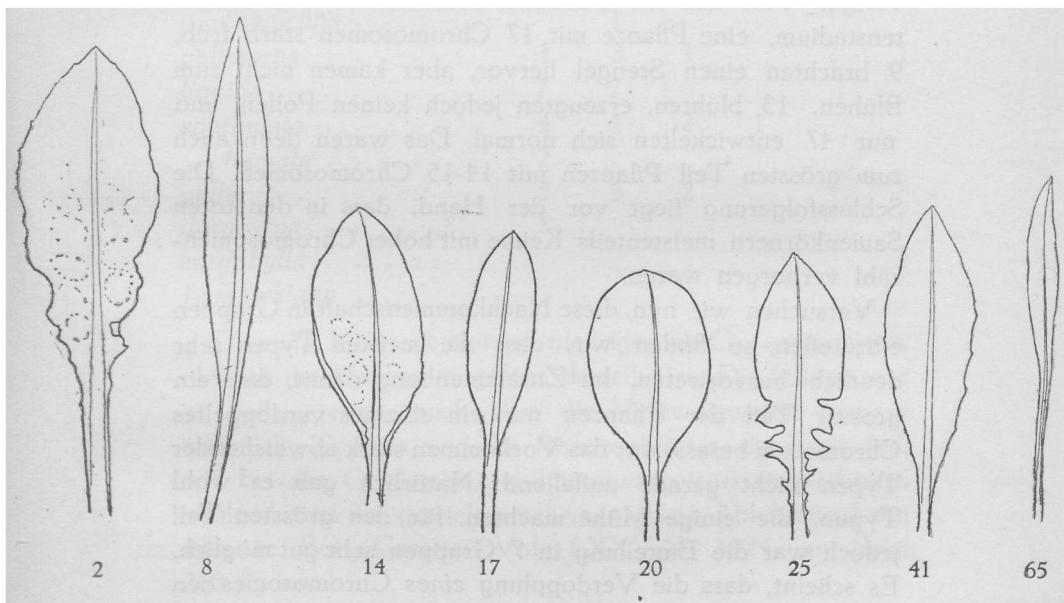


Fig. 25. Verschiedene Blattformen aus der Kreuzung *O. L. semigigas* × *O. (biennis* × *Lamarckiana) velutina.*

No. 2.... 14 Chromosomen.	No. 20.... 19 Chromosomen.
„ 8.... 20	„ 25.... 16
„ 14.... 16	„ 41.... 15
„ 17.... 15	„ 65.... 17

wurden Wurzelspitzen fixiert und die Chromosomenzahlen bestimmt. Das Ergebnis war folgendes:

Chromosomenzahl . . .	14, 15, 16, 17, 18, 19, 20.
Anzahl Pflanzen . . .	3, 35, 19, 13, 3, 4, 4.

Graphisch dargestellt wird dies zu einer asymmetrischen Kurve. Man muss wohl annehmen, dass eine hohe Chromosomenzahl auf den sich im Samen befindenden Keim meistens tödlich wirkt. Auch die weitere Entwicklung der Pflanzen zeigte deutlich, dass sie für solche mit hohen Chromosomenzahlen meistens langsam oder schlecht verlief. Von den 81 Pflanzen beharrten 12 im Rosettenstadium, eine Pflanze mit 17 Chromosomen starb früh, 9 brachten einen Stengel hervor, aber kamen nicht zum Blühen, 13 blühten, erzeugten jedoch keinen Pollen, und nur 47 entwickelten sich normal. Das waren denn auch zum grössten Teil Pflanzen mit 14-15 Chromosomen. Die Schlussfolgerung liegt vor der Hand, dass in den toten Samenkörnern meistenteils Keime mit hoher Chromosomenzahl verborgen waren.

Versuchen wir nun, diese Nachkommenschaft in Gruppen einzuteilen, so finden wir, dass die meisten Typen sehr deutlich hervortreten. Im Zusammenhang damit, dass ein grosser Teil der Pflanzen nur ein einziges verdoppeltes Chromosom besass, war das Vorkommen stark abweichender Typen nicht gerade auffallend. Natürlich gab es wohl Typen, die einige Mühe machten, für den grössten Teil jedoch war die Einteilung in 7 Gruppen sehr gut möglich. Es scheint, dass die Verdopplung eines Chromosomes den Typus bestimmt, auch wenn die Pflanze mehr als 15 Chromosomen besitzt. So gab es Canapflanzen mit 15, 16 und 17 Chromosomen, die sich eigentlich nur in der Dicke der Blütenknospe von einander unterschieden. Warum im einen Falle das eine Chromosom vorherrscht und im andern das andere, ist unbekannt. Ganz reine Typen waren

natürlich nicht häufig, was dem Leser begreiflich vorkommen wird. Folgende Typen konnten festgestellt werden:

Tabelle VII.  
(Gruppierung nach den Prototypen)

Typen	Chromosomenzahl						
	14	15	16	17	18	19	20
<i>lata</i> . . . . .		1		1			
<i>scintillans</i> . . . . .	2		3	2	2	1	
<i>oblonga</i> . . . . .	1						
<i>auricula</i> . . . . .	1			1			
<i>cana</i> . . . . .	10		3	3		1	1
<i>candicans</i> . . . . .			1				
<i>pallescens</i> . . . . .	1		3	1		2	1
<i>liquida</i> . . . . .	7		2				
<i>spathulata</i> . . . . .	4		4	2	1		
<i>hamata</i> . . . . .		2					
<i>pulla</i> . . . . .		5		3	2		
<i>dorycarpa</i> . . . . .			1				
<i>euryphylla</i> . . . . .							2
<i>Lamarckiana</i> . . . . .		3					

*O. pulla* bleibt bedeutend niedriger als *O. Lamarckiana*, obwohl ihr Habitus ungefähr derselbe ist. Die Infloreszenz ist gedrungener; auch sind die Verzweigungen weniger zahlreich. Typisch sind die Rosettenblätter, die breit sind, wie bei der *O. L. gigas*, und basalwärts stark eingeschnürt, infolgedessen sie gestielt erscheinen. Eine Abbildung kann man in Bot. Gazette, Vol. LXXVIII, 1924, auf Seite 266 finden.

Während *O. pulla* einen neuen Typus darstellt, der, einmal entdeckt, auch in der Nachkommenschaft geselbststerter *O. Lamarckiana* häufig beobachtet wurde, sind alle andern Formen alte Bekannte. Größtenteils gehören sie zu den Prototypen und nur einige sekundäre Formen, wie *Oblonga*, *Auricula*, *Candicans* und *Hamata*, wurden beobachtet.

Die Lamarckianapflanzen müssen dadurch entstanden sein, dass *O. L. semigigas* ab und zu auch reine Laetagameten bildet. Beim Zusammentreffen mit Velutinagameten müssen daraus Lamarckianapflanzen entstehen. Die der *O. Lamarckiana* ähnlich sehenden Pflanzen mit 15 Chromosomen erhielten den Namen *O. dorycarpa*, die mit 20 Chromosomen sind *O. euryphylla* genannt worden. *O. dorycarpa* zeichnet sich durch dünne, spitze Früchte aus, während *O. euryphylla* nur etwas kräftiger als *O. Lamarckiana* aussieht. Zwei Pflanzen der *O. dorycarpa* wurden mit dem eigenen Pollen bestäubt und im Jahre 1925 von jeder 60 Nachkommen gezüchtet. Diese glichen der *O. Lamarckiana* ganz und gar und unterschieden sich nur durch dünne Früchte. Während die Kulturen ziemlich gleichförmig waren, trat in 5 Exemplaren ein zweiter Typus mit breiten Blättern auf, der noch näher untersucht werden muss.

Im Laufe des Sommers 1924 habe ich den Pollen aller blühenden Pflanzen untersucht und die Resultate in untenstehender Tabelle festgelegt.

Tabelle VIII.

Sterilität des Pollens bei  $F_1$  der *O. L. semigigas*  $\times$  *O. (biennis*  $\times$  *Lamarckiana) velutina*.

Typus	Anzahl Ex.	Anz. Chrom.	Steril. Poll. in %	Durchschn.
<i>scintillans</i> . . .	2	15	58-60,3	59,1
" . . .	2	16	57-59,3	58,1
" . . .	1	16	kein Pollen	
" . . .	1	17	69,6	
<i>oblonga</i> . . .	1	15	60.-	
<i>auricula</i> . . .	1	15	58.-	
" . . .	1	17	51,2	
<i>cana</i> . . . . .	10	15	54,7-68,9	60,4
" . . . . .	2	16	70	
" . . . . .	1	16	Fast kein P.	

Typus	Anzahl Ex.	Anz. Chrom.	Steril. Poll. in %	Durchschn.
<i>cana</i> . . . . .	2	17	61-65,5	63,2
<i>candidans</i> . .	1	16	Fast kein P.	
<i>pallescens</i> . .	6	15-20	Kein Pollen	
<i>liquida</i> . . . .	5	15	57,4-62,2	59,5
" . . . . .	2	15	41-49,2	45,1
" . . . . .	1	16	60,2	
<i>spathulata</i> . .	3	15	61-79	69,5
" . . . . .	1	15	Fast kein P.	
" . . . . .	2	16	Kein P.	
" . . . . .	1	17	Fast kein P.	
<i>hamata</i> . . . .	2	15	59,2-71,7	65,4
<i>pulla</i> . . . . .	4	15	49,1-58,4	54,6
" . . . . .	2	16	50,3-67	58,6
" . . . . .	1	17	53	
<i>dorycarpa</i> . .	1	15	66	
<i>euryphylla</i> . .	1	20	70	
<i>Lamarckiana</i> .	3	14	39-41	40,2

Um eine deutlichere Übersicht zu bekommen, gruppieren wir diese Zahlen nach den Chromosomenzahlen und berechnen daraus den Durchschnitt.

Tabelle IX.

Die Sterilitätszahlen des Pollens in *F<sub>1</sub> O. L. semigigas* × *O. (biennis × Lamarckiana) velutina* im Durchschnitt.

Typus	Chromosomenzahl		
	15 Chr.	16 Chr.	17 Chr.
<i>scintillans</i> . . . . .	59,1	58,1	69,6
<i>auricula</i> . . . . .	58	—	51,2
<i>cana</i> . . . . .	60,4	70	63,2
<i>liquida</i> . . . . .	59,5	60,2	—
<i>pulla</i> . . . . .	54,6	58,6	53
Durchschnittlich . . . . .	58,3	61,7	59,2

Hieraus geht hervor, dass die Sterilitätszahlen der Pflanzen mit 15, 16 oder 17 Chromosomen im allgemeinen dieselben sind, und durchschnittlich 60 % des Pollens defekt wird. Das stimmt zu dem, was wir für die meisten Mutanten der *O. Lamarckiana* mit 15 Chromosomen gesehen haben.

Die Formen mit 14 Chromosomen machen eine Ausnahme, wie auch ein paar *Liquidap*-pflanzen mit 15 Chromosomen. Die Zahlen sind für diese beiden Gruppen bzw. 40,2 und 45,1 und stimmen mit den Zahlen der *O. Lamarckiana* überein.

Von den 60 blühenden Pflanzen, deren Pollen untersucht werden konnte, hatten 13, also gut ein Fünftel, keinen Pollen. Dies waren 1 *Scintillans* mit 16 Chr., 1 *Cana* mit 16 Chr., 1 *Candicans* mit 16 Chr., 6 *Pallescens* mit 15-20 Chr., 1 *Spathulata* mit 15 Chr., 2 *Spathulata* mit 17 Chr., für etwas mehr als die Hälfte also Pflanzen mit 16 Chromosomen.

Es scheint somit noch andre Ursachen zu geben, die eine Pollenproduktion nahezu ganz unmöglich machen. Für diese zeigten sich bei unsrem Experiment besonders *O. pallescens* und *O. spathulata* sehr empfindlich.

### § 3. *Oenothera Lamarckiana semigigas* × *O. decipiens*.

Beim zweiten Versuch wurde *O. Lamarckiana semigigas* mit Pollen der *O. decipiens*, eines homogametischen Mutanten der *O. Lamarckiana*, bestäubt. Ich wählte den Pollen dieser Pflanze für den Versuch, weil er keine zygoletalen Faktoren besitzt, man also annehmen kann, dass er imstande ist, alle Eizellen zu befruchten. Trotzdem war die Zahl der Keime nicht grösser als in der vorigen Serie und traten im ganzen genau dieselben Typen auf. Die Nachkommenschaft zählte 89 Pflanzen, während auch hier viele tote Keime im Samen festgestellt wurden.

Die Behandlung war genau dieselbe wie beim vorigen Experiment. Die Pflanzen kamen also zuerst in Töpfen und, nachdem die Wurzeln fixiert worden waren, wurden die einander gleichsehenden Individuen sortiert und ausgepflanzt. Folgende Chromosomenzahlen wurden ermittelt:

Chromosomen . . . .	14	15	16	17	18	19	20	21
Anzahl Pflanzen . . . .	6	45	15	3	4	10	4	2

Daraus ergibt sich wieder eine asymmetrische Kurve (Siehe Fig. 26).

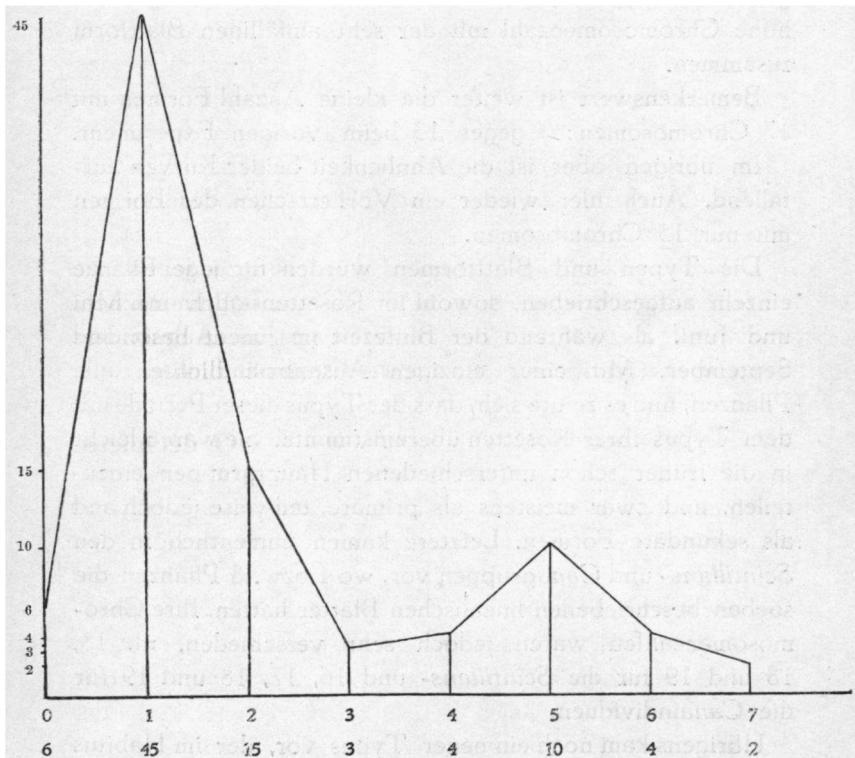


Fig. 26. Kurve von der Chromosomenverteilung in der Nachkommenschaft der *O. L. semigigas*  $\times$  *O. decipiens*.

Während in der vorigen Kurve ein zweiter Gipfel nicht deutlich hervortritt, springt hier der kleine Gipfel auf 19 Chromosomen sofort ins Auge. Dieser Gipfel ist teilweise der Anwesenheit von 4 Pflanzen zuzuschreiben, die einander in der Form gleich waren und sowohl in der Rosette als auf den blühenden Stengeln sehr lange, linealische Blätter hatten. Sie blieben denn auch schwach und von niedriger Statur. Wegen ihrer grauen Farbe wurden sie in der folgenden Tabelle zum *Canatypus* gerechnet. Die Pflanze des *Scintillanstypus* mit 19 Chromosomen hatte gleichfalls lange, linealische Blätter. Vielleicht hängt diese hohe Chromosomenzahl mit der sehr auffälligen Blattform zusammen.

Bemerkenswert ist weiter die kleine Anzahl Formen mit 17 Chromosomen: 3 gegen 13 beim vorigen Experiment.

Im übrigen aber ist die Ähnlichkeit beider Kurven auffallend. Auch hier wieder ein Vorherrschen der Formen mit nur 15 Chromosomen.

Die Typen und Blattformen wurden für jede Pflanze einzeln aufgeschrieben, sowohl im Rosettenstadium im Mai und Juni, als während der Blütezeit im Juli, August und September. Mit einer einzigen Ausnahme blühten alle Pflanzen, und es zeigte sich, dass der Typus dieser Periode mit dem Typus ihrer Rosetten übereinstimmte. Sie waren leicht in die früher schon unterschiedenen Hauptgruppen einzuteilen, und zwar meistens als primäre, teilweise jedoch auch als sekundäre Formen. Letztere kamen namentlich in den *Scintillans*- und *Canagruppen* vor, wo 4 bzw. 8 Pflanzen die soeben beschriebenen linealischen Blätter hatten. Ihre Chromosomenzahlen waren jedoch sehr verschieden, nl. 15, 18 und 19 für die *Scintillans*- und 16, 17, 18 und 19 für die *Canaindividuen*.

Übrigens kam noch ein neuer Typus vor, der im Habitus der *O. Lamarckiana* sehr ähnlich sah und im Rosettenstadium denn auch nicht als neu erkannt wurde. Dieser

Typus wurde in die folgende Liste unter dem Namen *Ligula* aufgenommen. Vom *Ligulatypus* hatte ich 8 Exemplare, welche einander während der Blütezeit genau gleich sahen. Sie hatten 15, 19, 20 und 21 Chromosomen und in den 3 letzten Fällen im Pollen ungefähr zur Hälfte viereckige Körner. Die Infloreszenz war locker gebaut wie bei *O. Lamarckiana*, aber die Brakteen waren schmal, glatt, ohne Buckel und langspitzig. Laub und Brakteen waren mehr oder weniger blaugrün, eine Eigenschaft, wodurch die Pflanzen während der Blütezeit sehr ins Auge fielen. Die Blütenknospen waren so dick wie bei einer *Semigigas* und der Pollen war grösstenteils steril. Von beiden Pflanzen mit 20 Chromosomen und von einem Exemplar mit 21 Chromosomen wurden je 10 bis 12 Blüten mit dem eigenen Pollen bestäubt. Die Früchte entwickelten sich gut, aber der Samen erwies sich als fast ganz taub. Beim Aussäen keimten in der Nachkommenschaft der Pflanze mit 21 Chromosomen 3 Samen, in der der beiden andern nichts. Jene 3 Keimpflanzen zeigten im Juni 1925 ungefähr den Typus der elterlichen Pflanze; später hatten 2 Pflanzen dunkelgrüne, schmale, die dritte jedoch breitere, stark gezähnte Blätter. Es ist nicht unmöglich, dass Unterschiede in der Chromosomenzahl dabei eine Rolle spielten.

Die 17 Pflanzen, die hier zur *Liquidagruppe* gehören, waren sekundäre Formen mit verlängerten Infloreszenzen und teilweise mit lang zugespitzten Blättern: übrigens waren ihnen jedoch die Merkmale der Gruppe, namentlich der matte Glanz der Blätter, eigen.

Von den *Spathulata*individuen zeigte ein Exemplar mit 18 Chromosomen eine stark abweichende Gestalt: der Habitus war fast der der *O. Lamarckiana*, aber die Früchte blieben klein, dünn und zylindrisch wie bei *O. spathulata*.

In folgender Tabelle gebe ich die Zahl der Exemplare für die Gruppen und Nebenformen.

Tabelle X.  
(Gruppierung nach den Typen)

Typen	Anzahl Pflanzen
<i>lata</i>	0
<i>scintillans</i>	4
<i>oblonga</i>	2
<i>auricula</i>	2
<i>cana</i>	14
" <i>linealisch</i>	4
<i>pallescens</i>	5
<i>liquida</i>	17
<i>spathulata</i>	19
<i>pulla</i>	8
<i>Ligula</i>	8
<i>Lamarckiana</i>	6
<b>zusammen</b>	<b>89</b>

Merkwürdig ist das Zahlenverhältnis der Gruppen bei beiden Experimenten. Beim vorigen Versuche war *O. lata* durch 2 Exemplare vertreten; beim zweiten fehlt sie ganz. Den Grund dafür muss man in dem geringen Umfang der Versuche erblicken, wenn man nicht annehmen will, dass die *Lata* Merkmale durch andere Typen unterdrückt werden können.

Bei gleichem Typus waren die Chromosomenzahlen der einzelnen Individuen oft sehr verschieden, wie aus folgender Übersicht hervorgeht.

Tabelle XI.  
Mutanten aus *O. Lamarckiana semigigas* × *O. decipiens*.

Prototypen	Chromosomenzahl							
	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>lata</i>								
<i>scintillans</i>			1		2	1		
<i>oblonga</i>			2					
<i>auricula</i>			2					

Prototypen	Chromosomenzahl.							
	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>cana</i> . . . . .	6	5	1	1	5			
<i>pallescens</i> . . . . .	4	1						
<i>liquida</i> . . . . .	14	1					2	
<i>spathulata</i> . . . . .	6	8	2	1	2			
<i>pulla</i> . . . . .	7					1		
<i>Ligula</i> . . . . .	3					1	2	2
<i>Lamarckiana</i> . . . . .	6							

Diese Tabelle zeigt, dass 2-, 3- und 4 fache Verdopplungen der Chromosomen (16, 17 und 18 Chromosomen) vorkommen können, ohne dass sie sich durch äusserliche Merkmale verraten. Die höheren Zahlen hängen wahrscheinlich, wie oben bereits bemerkt wurde, teils mit der linealischen Blattform (19 Chr.), teils mit den dicken Blütenknospen und andern Eigenschaften des *Semigigastypus* zusammen (19- 21 Chr.). Eine weitere Untersuchung wird jedoch durch die grosse Sterilität dieser Formen sehr erschwert, wie wir bald sehen werden.

#### § 4. Die Nachkommenschaft einiger Typen der F<sub>1</sub> *O. Lamarckiana semigigas* × *O. (biennis* × *Lamarckiana*) *velutina*.

Die normale Chromosomenzahl der *Oenotheren* ist 14, und zahlreiche Experimente haben bewiesen, dass die Nachkommenschaft solcher Pflanzen in der Regel auch wieder 14 Chromosomen hat. Ab und zu entstehen Pflanzen mit einem Extrachromosom, also mit 15 Chromosomen. Diese können konstant sein und sogenannte *Sesquimplex*-Formen darstellen, oder in ihrer Nachkommenschaft tritt wieder ein gewisser Prozentsatz Pflanzen mit 14 Chromosomen auf. Die Pflanzen mit 21 Chromosomen sind zu steril, um eine gute Nachkommenschaft hervorbringen zu

können, während die *Gigas*formen mit 28 Chromosomen meist wiederum solche mit 28 Chromosomen erzeugen. Im Zusammenhang hiermit kam es mir von Bedeutung vor, die Nachkommenschaft von Pflanzen mit anderen Chromosomenzahlen zu untersuchen, und zu diesem Zweck standen mir Pflanzen mit 16, 17, 20 und 26 Chromosomen zur Verfügung.

Es waren 5 Pflanzen und zwar alles Nachkommen der Kreuzung *O. Lam. semigigas* × *O. (biennis × Lamarckiana) velutina*:

No. 1 war cana mit . . .	16	Chromosomen
" 2 " <i>pulla</i> mit . . .	17	"
" 3 " <i>euryphylla</i> mit .	20	"
" 4 " <i>pallescens</i> mit .	20	"
" 5 " <i>alata</i> mit . . .	26	"

Was die beiden ersten Typen betrifft, fragte ich mich, ob sie nach Selbstbestäubung 2, bzw. 3 verschiedene Typen in der Nachkommenschaft aufweisen würden, jeder mit einem verdoppelten Chromosome korrespondierend. Die 3 letzten lassen als *Gigas*ähnliche Pflanzen ein gleiches Benehmen erwarten, wie es die Bastarde der *O. L. semigigas* und *Gigas* zeigen.

A. *O. [L. semigigas × (O. biennis × Lamarckiana) velutina] cana* mit 16 Chromosomen.

Die Pflanze wurde mit sich selbst bestäubt und von den gezüchteten neuen Pflanzen wurden die typischen Lamarckianarosetten, 20 an der Zahl, vernichtet, da man offenbar in ihren Kernen doch nur 14 Chromosomen erwarten konnte. Die übrigen 45 wurden ausgepflanzt, nachdem die Wurzelspitzen fixiert worden waren. Es stellte sich heraus, dass alle 45 Pflanzen 15 Chromosomen hatten.

Folgende Typen wurden beobachtet:

Tabelle XII.

Nachkommenschaft der *O. [L. semigigas × O. (biennis × Lamarckiana) velutina] cana*.

Typen.	Anzahl Pflanzen	Anzahl Chromosomen
<i>cana</i> . . . . .	32	15
„ <i>nanella</i> . . . . .	4	15
<i>oblonga</i> . . . . .	5	15
<i>liquida</i> . . . . .	1	15
„ <i>nanella</i> . . . . .	1	15
<i>spathulata</i> . . . . .	1	15
<i>pulla</i> . . . . .	1	15
<i>Lamarckiana</i> . . . . .	20	(14)

Ausser einigen Mutanten findet man hauptsächlich die Typen *Cana* und *Oblonga* vertreten. Man könnte die *Oblongapflanzen* also für den zweiten Typus halten, obwohl das Zahlenverhältnis nicht genügend Beweiskraft hat.

B. *O.[L. semigigas × O. (biennis × Lamarckiana) velutina] pulla* mit 17 Chromosomen.

Da es im Anfang des Rosettenstadiums sehr schwierig ist, *O. pulla* und *O. Lamarckiana* von einander zu unterscheiden, wurden nur 22 unzweifelhafte Exemplare des *Lamarckianatypus* ausgezogen in der Überzeugung, dass sie nur 14 Chromosomen haben würden. Dies erscheint erlaubt, wenn man weisz, dass in den Kernen der andren Exemplare dieses Typus tatsächlich 14 Chromosomen gefunden wurden. Von 60 Pflanzen wurden die Wurzelspitzen fixiert, wonach sie ausgepflanzt wurden. Die Chromosomenzählungen ergaben (vgl. untenstehende Tabelle) nur die Zahlen 14 und 15. Die Pflanzen mit 14 Chromosomen erwiesen sich alle als *O. Lamarckiana*, die bekanntlich immer in der Nachkommenschaft der *O. pulla* auftritt. Im ganzen wurden folgende Typen bei den 60 aufgezüchteten und 22 ausgerotteten Pflanzen festgestellt:

Tabelle XIII.

Nachkommenschaft der *O. [L. semigigas × (biennis × Lamarckiana) velutina] pulla*.

Typen	Anzahl Pflanzen	Anzahl Chromosomen
<i>Lamarckiana</i> . . . . :	26	14
" . . . . .	22	
<i>pulla</i> . . . . .	22	15
<i>oblonga</i> . . . . .	6	15
<i>liquida</i> . . . . .	4	15
<i>cana</i> . . . . .	1	15
<i>pallescens</i> . . . . .	1	15
zusammen . . .	82	

Neben *O. Lamarckiana* und *O. pulla* treten hier in nennenswerter Zahl blosz *O. oblonga* und *O. liquida* auf. Vielleicht ist es nicht ausgeschlossen, dass diese beiden den zweiten und dritten Typus darstellen, die man nach den verdoppelten Chromosomen in diesem Falle erwarten möchte.

Beide Versuche lehren, dass Pflanzen mit 16 und 17 Chromosomen nach Selbstbestäubung in Typen mit 14 und 15 Chromosomen zerfallen. Sie wiederholen ihre eigene Chromosomenzahl nicht, und diese ist somit nicht erblich. Pflanzen mit 16 und 17 Chromosomen können also offenbar bei den Oenotheren keine neuen Rassen bilden, wie Typen mit 15 Chromosomen es vermögen.

C. *O. [L. semigigas × (biennis × Lamarckiana) velutina] euryphylla* mit 20 Chromosomen.

Von dieser Pflanze keimten nur 10 Samen, konnten also nur 10 Nachkommen untersucht werden. Das fixierte Material einer dieser Pflanzen erwies sich weiter als nicht brauchbar, so dass für 9 Pflanzen die Chromosomenzahlen festgestellt wurden. Eigentümlich ist es, dass die Mehrzahl mehr als 20 Chromosomen in den Kernen führte. Folgende Zahlen wurden gefunden:

Tabelle XIV.

Nachkommenschaft der O. [*L. semigigas* × (*biennis* × *Lamarckiana*) *velutina*] *euryphylla*.

Anzahl Pflanzen	Anzahl Chromosomen
2	17
1	19
1	23
3	24
1	26
1	27

D. O. [*L. semigigas* × (*biennis* × *Lamarckiana*) *velutina*] *pallescens* mit 20 Chromosomen.

Von dieser Pflanze standen mir nur 3 Nachkommen zur Verfügung. Der Eine war eine *Pallescens* mit 15 Chromosomen, der zweite glich einer schmalblättrigen *Blandina* und hatte ebenfalls 15 Chromosomen, während der dritte einer normalen *Blandina* ähnlich sah und 14 Chromosomen hatte. Obwohl das Material viel zu gering ist, um eine Schlussfolgerung zu erlauben, so ist es doch sehr merkwürdig, dass hier, im Gegensatz zu dem, was wir für die Nachkommenschaft der O. *euryphylla* sahen, solch niedrige Chromosomenzahlen konstatiert wurden. Darin gleicht diese *Pallescens* mit 20 Chromosomen der *Cana* mit 16 Chromosomen und der *Pulla* mit 17 Chromosomen vollständig.

E. O. [*L. semigigas* × (*biennis* × *Lamarckiana*) *velutina*] *alata* mit 26 Chromosomen.

Die Pflanze lieferte mir 13 Nachkommen. Von einem erwies sich das fixierte Material als ungeeignet für zytologische Untersuchungen. Im ganzen konnten also die Chromosomen von 12 Pflanzen gezählt werden. Auch hier fand ich die Zahlen grösstenteils höher als die Chromosomenzahl der Elternpflanze.

Tabelle XV.

Nachkommenschaft der *O. [L. semigigas × (biennis × Lamarckiana) velutina] alata*.

Anzahl Pflanzen	Anzahl Chromosomen
4	26
6	27
2	28

Während das Feststellen der auftretenden Typen für die Nachkommenschaft der mit sich selbst bestäubten *Canavaria*- und *Pullap*-pflanzen nicht schwierig war, erschienen in der Nachkommenschaft der *Euryphylla*- und *Alata*-pflanzen durch das Vorherrschen von Gigaseigenschaften völlig unbekannte Formen. Da eins der wichtigsten Merkmale der *Oenotheren* die Form der Blütenknospen ist, folgen hier einige Abbildungen.

Fig. 27 zeigt eine Anzahl Blütenknospen von Pflanzen aus der Nachkommenschaft der *O. euryphylla*. Die Nummer,

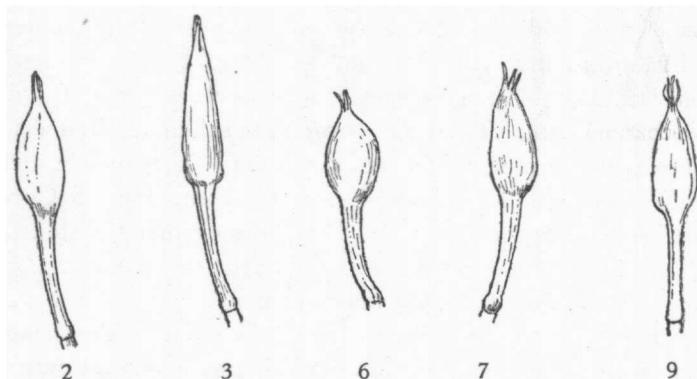


Fig. 27. Blütenknospen von Nachkommen der *O. euryphylla*.

No. 2.... 27 Chromosomen.

" 3.... 23 "

No. 6.... 24 Chromosomen.

" 7.... 24 "

No. 9.... 24 Chromosomen.

unter der die Pflanze gezüchtet wurde, nebst der Chromosomenzahl sind bequemlichkeitshalber hinzugefügt. Hierzu sei noch bemerkt, dass diese Nachkommen der *Euryphylla* sehr schlechten Pollen bildeten. Viele, wie z. B. No. 2, 6, 7, 9 brachten es sogar nicht einmal zur Pollenproduktion. Bei den übrigen war der Blütenstaub zum grössten Teil steril. Die merkwürdigste Pflanze war wohl No. 6, die mit ihren kugelförmigen Knospen einer *Oenothera* kaum noch ähnlich sah. Beim Öffnen der Knospen zeigte es sich, dass der Stempel wegen Raummangels gekrümmt darin sass.

Fig. 28 stellt 8 Knospen von Nachkommen der *O. alata* dar, auch mit Nummer und Chromosomenzahl versehen. Bei den Nachkommen der *O. euryphylla* waren die Knospen von fast allen Pflanzen gleichmässig grün; unter den Alatanachkommen kamen jedoch verschiedene Pflanzen mit rotgefärbten Blütenknospen vor. Auch war die Fertilität des Pollens grösser.

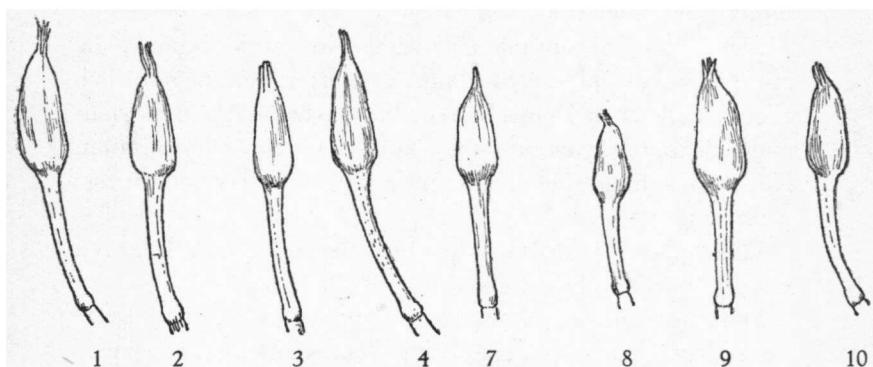


Fig. 28. Blütenknospen von Nachkommen der *O. alata*.

No. 1.... 27 Chromosomen.

" 2.... 26  
" 3.... 27  
" 4.... 26

No. 7.... 27 Chromosomen.

" 8.... 26  
" 9.... 28  
" 10.... 28

Tabelle XVI.

Sterilität des Pollens bei der Nachkommenschaft der *O.*  
 [*L. semigigas* × (*biennis* × *Lamarckiana*) *velutina*] *alata*.

Nummer der Pflanze	Anzahl Chromosomen	Steriler Pollen in %
2	26	54,7
4	26	59,5
8	26	fast kein Pollen
1	27	66,1
3	27	64,2
7	27	73,8
9	28	59,-
10	28	74,-
		Durchschnittlich 64,4

Diese Sterilitätszahlen stimmen zu dem, was man bei *O. gigas* sieht (Siehe S. 209).

Der *O. alata* entnahm ich eine Anzahl Stecklinge, die mir im Jahre 1925 sechs Pflanzen lieferten, welche natürlich alle den gleichen Typus hatten. Charakteristisch ist die flaumige Behaarung, die besonders auf den kurzen, rotgestreiften Knospen auffällt. Die Knospenform ist im Querschnitt fast viereckig.

Über die Entstehung der hier beschriebenen Pflanzen können wir uns kurz fassen.

Dass aus unserer *O. cana* und unserer *O. pulla* wieder diese Typen hervorgingen, neben *O. Lamarckiana*, die immer abgespalten wird, kann man verstehen. Weniger klar ist es jedoch, dass die in ihrer Nachkommenschaft noch weiter erwarteten Typen, und zwar einer bei *O. cana* und zwei bei *O. pulla*, in solch geringen Mengen auftraten.

Von der *Pallescens*-pflanze waren zu wenig Nachkommen vorhanden, um ein Urteil auszusprechen zu ermöglichen.

Die Nachkommen unserer *Euryphylla*- und *Alata*pflanzen sind vielleicht durch eine abweichende Chromosomenverteilung zustande gekommen. Das beweisen die verschiedenen Chromosomenzahlen für die einzelnen Pflanzen und der damit verbundene verschiedene Habitus. Im Gegensatz zu dem, was wir für die Nachkommen der *O. cana* und *O. pulla* gesehen haben, schienen nur Pflanzen mit hohen Zahlen lebensfähig zu sein, was auf eine Chromosomenverteilung nach dem *Gigastypus* schliessen lässt. Dies umso mehr, als die Nachkommen meistens mehr Chromosomen aufzuweisen hatten, als die Stammpflanzen.

#### IV. DIE ARTEN DES SUBGENUS ONAGRA.

##### § 1. Die Arten.

Die Anzahl Arten des Subgenus *Onagra* ist ziemlich gross. Da von vielen sich nur Beschreibungen — oft noch sehr kurze — finden und Herbarmaterial meistens unvollständig und spärlich vorliegt, kann es nicht wundernehmen, dass eine Bearbeitung des Genus *Onagra* bis jetzt nicht stattgefunden hat. In Amerika leben sogar noch zahlreiche unbeschriebene Arten. Im Laufe der Zeit ist jedoch eine Anzahl Typen in den experimentellen Kulturen aufgenommen worden. Ich hatte Gelegenheit, die meisten dieser Formen selbst zu züchten und zu studieren. Die in beifolgender Liste angegebenen Arten habe ich denn auch alle selbst gesehen. Über die vielen anderen noch existierenden *Onagra*formen möchte ich mir kein Urteil erlauben, bevor ich sie gesehen habe. Ein häufiger Fehler und Anlass zu viel Verwirrung ist nämlich, dass Pflanzen beschrieben werden, die nicht gesehen worden sind. Das gilt nicht so sehr für die Arten als wohl für die Mutanten, die mit ihren subtilen Merkmalen noch schwieriger zu beurteilen sind.

Tabelle XVII.

## Chromosomen und Pollen der Oenotheraarten.

Arten	Chromosomen- zahl	Steriler Pollen in %	Durch- schnittlich
<i>O. argillicola</i> Mackenzie .	14	2	
" <i>Hookeri</i> T. und G. . . .	14	3,2	
" <i>Franciscana</i> Bartlett .	14	4,2	4,5
" <i>Lam. mut. blandina</i> . .	14	8,8	
" <i>suaveolens</i> Desf. . . . .	14	25,8	
" <i>furca</i> . . . . .	14	26,8	26,3
" <i>Cockerelli</i> Bartlett . .	14	36,2	
" <i>Lamarckiana</i> Sér. . . .	14	44,2	
" <i>muricata</i> L. . . . .	14	49	
" <i>cruciata</i> Nutt. . . . .	14	49,2	
" <i>disjuncta</i> . . . . .	14	49,4	
" <i>biennis</i> L. . . . .	14	56,5	51,7
" <i>grandiflora</i> Ait . . . .	14	56,6	
" <i>Bauri</i> . . . . .	14	57,2	
" <i>biennis</i> Chicago . . . .	14	57,8	
" <i>germanica</i> . . . . .	14	61,4	
" <i>Lam. mut. bienniformis</i> 14		—	

Während im allgemeinen die Abgrenzung der Arten gegen einander schon ziemlich grosse Schwierigkeiten bereitet, ist sie innerhalb der *Onagragruppe* aussergewöhnlich schwierig geworden. In der Regel kann man erst von einer Art reden, wenn sie mit einer andern Art gekreuzt, keine oder eine sterile Nachkommenschaft erzeugt. Das trifft jedoch für die *Oenotheren* aus dem Subgenus *Onagra* nicht zu. Aus der Literatur sind zahlreiche Kreuzungen bekannt, die eine sehr fruchtbare Nachkommenschaft liefern. So z. B. *O. Lamarckiana* × *O. biennis*, *O. Lamarckiana* × *O. suaveolens*, *O. Hookeri* × *O. Lamarckiana*, *O. Hookeri* × *O. grandiflora* usw. Wird *O. muricata* jedoch bei einer Kreuzung benutzt, so hat das sofort einen ungün-

stigen Einfluss auf die Nachkommenschaft. Wenn überhaupt eine Nachkommenschaft in die Erscheinung tritt, so bringt ein oft ziemlich grosser Teil es jedoch nicht weiter als zu gelben, früh absterbenden Keimpflänzchen.

Um unsere Kenntnisse auf dem Gebiete der Artkreuzung noch etwas zu vervollständigen, kreuzte ich im Jahre 1923 *O. Hookeri* mit *O. Franciscana* und umgekehrt; beides Arten, die, was den Pollen betrifft, ganz steril sind. Aus der Kreuzung gingen normale Früchte und Samen hervor, welche letztere, wie es ein Keimversuch lehrte, gut 80 % lebensfähige Keime enthielten.

Die  $F_1$ , die ich im Jahre 1924 in 200 Exemplaren züchtete, war einförmig. Die reziproken Kreuzungen ergaben genau die gleiche Nachkommenschaft. Die Pflanzen gehörten deutlich dem *Franciscanatypus* an, was schon an den Rosetten zu sehen war. Ich lasse hier die Beschreibung folgen.

Stengel stark verzweigt und rötlich gefärbt, oft ganz rot mit dunkelroten Punkten, schwach gefurcht. Blätter elliptisch, gezähnt, mit weisser Mittelrippe, welche jedoch basalwärts einen roten Streifen aufwies,  $\pm 22$  cm. lang und 5 cm. breit. Infloreszenz ziemlich dicht. Knospen von roter Farbe mit schmalen, gelbgrünen Längsstreifen, behaart,  $\pm 7\frac{1}{2}$  cm./9 mm. Hypanthium auch hellrot gestreift. Blüte gross, hellgelb, im Durchschnitt  $\pm 9$  cm. Stempel aus den Staubfäden hervorragend. Frucht lang, anfänglich rotgestreift, später grün,  $\pm 6$  cm./8 mm. Pollen nur zu 5 % steril.

Besonders die langen Früchte und die breiten Blätter sind typische Merkmale für *O. Franciscana*. Da die  $F_1$ -Pflanzen ausgezeichnet fertil waren, wurden wiederum Pflanzen aus beiden Verbindungen mit sich selbst bestäubt. Die Ergebnisse werden später mitgeteilt werden.

Im Jahre 1924 kreuzte ich die *O. Hookeri* noch mit *O. argillicola* und zwar in beiden reziproken Richtungen. Das Resultat war merkwürdig. Der Samen keimte vorzüg-

lich und jede der beiden Kreuzungen lieferte mir ein paar hundert Nachkommen. Doch waren es nur gelbe Keimpflänzchen, die nach Entfaltung der Kotylen oder des ersten oder zweiten Blattes allmählich zu Grunde gingen, eine Erscheinung, wie sie auch bei gewissen Kreuzungen der *O. muricata* zur Beobachtung gelangt, und ein Grund, *O. argillicola* und *O. muricata*, abgesehen von andern übereinstimmenden Merkmalen, als eng verwandt zu betrachten.

Die Kreuzungen der verschiedenen *Onagra*arten lehren uns, dass 2 Gruppen von Arten zu unterscheiden sind. In der ersten und weitaus grössten Gruppe lassen sich leicht Kreuzungen effektuieren und erhält man in deren Folge in der Regel eine normale Nachkommenschaft. Die Arten der zweiten, kleineren Gruppe, zu der dann u.a. *O. argillicola* und *O. muricata* gehören, geben, wenn mit Vertretern der ersten Gruppe gekreuzt, eine verringerte, wenn nicht ganz unterdrückte Nachkommenschaft. Auch über den Artbegriff geben die Kreuzungen Aufschluss. Versteht man unter einer Art alle Formen, die gut miteinander gekreuzt werden können, dann bleiben nur wenig echte Arten im Subgenus *Onagra* übrig, und würde jede unsrer Gruppen eine Art repräsentieren. Wie dem auch sei, es scheint mir auf jeden Fall sicher, dass *O. Hookeri* und *O. Franciscana* keine scharf gesonderten Arten darstellen. Die Ergebnisse der Kreuzungen weisen deutlich darauf hin. Sie verhalten sich ungefähr zueinander, wie eine Art zu ihrer Varietät.

Vergleichen wir nun die *Onagra*formen mit andern *Onagraceen*, dann finden wir die nächsten Verwandten im Subgenus *Euoenothera*. Die Unterschiede sind nicht sehr gross und werden hauptsächlich durch die Form der Samen und die Wachstumsweise gegeben. Die *Onagra*arten bringen dunkelbraune, eckige, die Vertreter des Subgenus *Euoenothera* glatte, hellbraune, mit einem Anhängsel versehene Samenkörner hervor. Die *Euoenotheren* sind weiter

fast immer einjährig und bilden oft keine deutliche Hauptachse. Demgegenüber finden wir bei der Untergattung *Onagra* durchweg zweijährige Pflanzen, die eine sehr deutliche Hauptachse ausbilden. Wie gesagt sind die weiteren Unterschiede unbedeutend. Die Chromosomenzahl ist ebenso wie bei *Onagra* 14. Ich untersuchte das an Wurzelspitzen für *O. longiflora* und *O. mollissima*. Dazu tragen die bis jetzt von mir gesehen *Euoenothenen* alle grössere Blüten, in denen der Stempel aus den Staubblättern hervorragt.

Die Heimat der *Euoenothenen* ist sicherlich Südamerika. Von da aus dringen sie bis in die südlichen Staaten Nordamerikas vor. Während wir von der Verbreitung der einzelnen *Euoenothena*arten nicht viel wissen, findet sich für die Verbreitung vieler *Onagra*arten eine gute Übersicht bei Gates (14, 1915). Obwohl die von ihm verfertigte Karte nur Nordamerika berücksichtigt, hat sie für unsre Betrachtungen doch grossen Wert. Zweifellos müssen die grossblumigen *Onagra*arten auch in Südamerika zu finden sein. Darüber liegen jedoch nur spärliche Angaben vor. Hudson bildet z. B. grossblumige *Onagra*arten ab (26, 1893), die er am La Plata und Saladofluss in grossen Mengen antraf. Wir entnehmen aus Gates' Karte, dass die grossblumigen Arten in Nordamerika jedenfalls nur in den südlichen Staaten vorkommen. Die Arten mit mittelgrossen und kleinen Blumen bewohnen dann das übrige Gebiet. Typisch ist es, dass die kleinblumigen Formen am weitesten nach Norden vordringen. Je nördlicher also in Amerika, desto kleiner ist der Blütentypus der *Onagra*arten. Nach Süden nimmt die Grösse zu und wird im Gebiete der *Euoenothenen* dieselbe wie bei diesen Arten. Aus obigen Betrachtungen geht wohl hervor, dass es falsch wäre, das Subgenus *Onagra* mittels Pflanzen vom *Biennistypus* mit der Sektion *Euoenothena* zu verbinden. Zweifelsohne sind es die grossblumigen *Onagra*arten, welche den Anschluss vermitteln.

Bei den grossblumigen *Onagraarten* kann man nun, entsprechend unserer Erwartung (vergl. S. 236), deutlich 2 Typen unterscheiden, die jeder für sich gewisse Merkmale mit den *Euoenotheren* gemeinsam haben. Der erste ist der *Argillicolatypus*, durch stark nutzende Stengel gekennzeichnet und mit einer Blütenknospe, die mit ihren weit abstehenden Kelchspitzen ganz derjenigen der *Euoenotheren* ähnlich sieht. Der zweite ist der *Hookeritypus*, kann leicht einjährig gezüchtet werden und erinnert im Habitus besonders stark an die *Euoenotheren*. Diese beiden Typen schliessen sich also direkt an das Subgenus *Euoenothera* an. Alle anderen, oben erwähnten *Onagraarten* betrachte ich als deren Derivate.

Ein nicht zu unterschätzendes Hilfsmittel bei unseren systematischen Betrachtungen bietet die Beschaffenheit des Pollens. Alle von mir gesehenen *Euoenotheren* hatten ganz fertilen Pollen, den auch die *Onagraarten* *O. argillicola* und *O. Hookeri* aufzuweisen haben. Dass *O. Franciscana* ebenfalls nur fertilen Pollen hat, kann nicht wundernehmen, da wir aus den Kreuzungen ersahen, wie wenig sie von *O. Hookeri* abweicht. Alle anderen *Onagraarten* erzeugen jedoch in grösseren oder kleineren Mengen sterile Pollenkörper. Auch *O. biennis*, die man bisher für die Stammform der *Onagraarten* ansah, hat zur Hälfte sterilen Blütenstaub, ein Beweis für die Unrichtigkeit der herrschenden Ansicht, noch abgesehen davon, dass es wohl sehr unwahrscheinlich ist, dass die Untergattung *Onagra* anfänglich mittelgrosse Blüten gehabt haben würde, um später wieder grosse Blüten auszubilden. Die Untersuchung des Pollens ist zum Bestimmen der Verwandtschaft zwischen den verschiedenen Typen unentbehrlich. Aber nicht nur die Qualität, auch die Quantität des Pollens nimmt mit der Grösse der Blüte ab. So erhalten wir von *O. Hookeri*, *O. Franciscana* und *O. argillicola* vielen und guten Pollen. Bei den Arten des *Biennistypus* verringert sich die

Quantität um ungefähr die Hälfte, und die kleinblumigen Formen erzeugen wieder noch weniger Pollen. Wenn man die Sterilitätsziffern für die verschiedenen *Onagra*-arten betrachtet, dann fällt einem die Tatsache auf, dass alle heterogamen Arten sterilen Pollen produzieren. Bei neuen *Onagra*-arten wird man also einfach durch eine Untersuchung des Pollens die Heterogametie feststellen können, ohne umständliche Kreuzungsversuche anstellen zu brauchen.

Dass es möglich ist, die verschiedenen *Onagra*-formen z.B. nach der Grösse der Blüten zu Gruppen zu ordnen, ist klar. Jetzt werden wir die einzelnen Gruppen näher betrachten.

Die erste Gruppe, die sich unmittelbar an die *Euoenothena* anschliesst, ist die *Muricata*-gruppe, nach ihrem bekanntesten Vertreter, *O. muricata*, so genannt. Gemeinschaftliche Merkmale innerhalb dieser Gruppe sind die schmalen Blätter und stark nutierenden Stengel. Besonders die schmalen Blätter sind auch für *Euoenothena* typisch. Der Anschluss an *Euoenothena* wird dann, wie wir schon sahen, durch *O. argillicola* vermittelt.

Diese Pflanze hat sehr schmale Rosettenblätter. Die Stengel sind stark gefurcht, grün, bisweilen nach den Spitzen zu rötlich gefärbt, zeigen jedoch nie rote Tupfen. Die Blätter sind schmal, schwach gezähnt, weissnervig,  $\pm 19$  cm./18 mm. Besonders die obersten Blätter sind oft gefaltet. Die Knospe ist gelbgrün,  $\pm 9$  cm./7 mm., die Kelchspitzen stehen weit ab. Die Blüte ist gelb,  $\pm 8$  cm. im Durchschnitt. Die Frucht ist grün,  $\pm 43$  mm./8 mm.

Zu der *Muricata*-gruppe gehören weiter:

*O. germanica* (Fig. 29, vgl. auch die Beschreibung (2, 1924).

Stengel grün, gefurcht, mit vielen roten Punkten. Ziemlich viel Seitenzweige. Blätter elliptisch, schwach gezähnt, mit weisser Mittelrippe,  $\pm 16/3\frac{1}{2}$  cm. Knospen gelbrot  $\pm 4\frac{1}{2}$  cm./7 mm., auch Hypanthium rötlich angehaucht.

Blüte im Durchschnitt  $\pm 4$  cm. Frucht anfangs rotgefleckt, später grün,  $\pm 4\frac{1}{2}$  cm./8 mm.

*O. muricata.*

Stengel stark gefurcht, grün mit roten Tupfen, basalwärts oft rötlich gefärbt. Blätter schmal, elliptisch, gezähnt, mit



Fig. 29. *O. germanica.*

weisser Mittelrippe,  $\pm 19\frac{3}{4}$  cm. Knospen grüngelb mit roten Strichen,  $\pm 5$  cm./6 mm. Blüte  $\pm 3\frac{1}{2}$  cm. im Durchschnitt. Frucht grün, 42/12 mm.

*O. cruciata.*

Stengel gefurcht, glänzend, von dunkler roter Farbe, nach der Spitze zu grün. Blätter elliptisch, fast ungezähnt,  $\pm$

17/4 cm., Mittelrippe rot. Knospen gleichmässig grün,  $\pm$  4 cm./6 mm. Blüte  $\pm$  2 $\frac{1}{2}$  cm. im Durchschnitt. Frucht grün,  $\pm$  4 cm./7 mm.

Die zweite Gruppe, die man auch regelrecht von den *Euoenothenen* ableiten kann, ist die *Lamarckianagruppe*, nach ihrem berühmtesten Vertreter, *O. Lamarckiana*, genannt. Das gemeinschaftliche Merkmal ist hier die grosse Blüte mit langem Griffel und aus den Staubblättern hervorragenden Stempel. Die leicht einjährig zu züchtende *O. Hookeri* bildet den Anschluss an *Euoenothena*. Es gehören noch zu dieser Gruppe: *O. Franciscana* und *O. Lamarckiana*. Unten folgen die Beschreibungen.

#### *O. Hookeri.*

Rosettenblätter lang, gewunden am Boden liegend, fast nicht gebuckelt, mit roter Mittelrippe. Stengel fast ungefurcht, rot, mit dunkleren Punkten besetzt. Stengelblätter lang elliptisch, gezähnt,  $\pm$  19/3 cm., Mittelrippe rot, vor allem basalwärts. Knospen rot, mit schmalen, grünen Längsstreifen,  $\pm$  7 cm./9 mm., auch Hypanthium mit roten Strichen. Blüte  $\pm$  8 cm. im Durchschnitt, Frucht  $\pm$  4 cm./6 mm.

#### *O. Franciscana.*

Rosettenblätter regelmässiger als bei *O. Hookeri*, gebuckelt, gezähnt mit weisser Mittelrippe, Stengel fast ungefurcht, nach oben rot, rot punktiert. Stengelblätter elliptisch, gezähnt,  $\pm$  19/5 cm., besonders die höheren mit welligem Rand, Mittelrippe weiss. Knospen rot mit schmalen, hellgrünen Längsstreifen,  $\pm$  8 cm./8 mm. Blüte  $\pm$  8 $\frac{1}{2}$  cm. im Durchschnitt. Frucht grün, lang, 5 $\frac{1}{2}$  cm./8 mm.

#### *O. Lamarckiana.*

Breite, stark gebuckelte Rosettenblätter. Stengel gefurcht, grün, rot getupft, nach der Spitze zu ganz rot. Stengelblätter breit elliptisch, gebuckelt, gezähnt, mit weisser Mittelrippe,  $\pm$  19/6 cm. Knospen gross, gelbrot, mit schmalen grüngelben Längsstreifen,  $\pm$  8 $\frac{1}{2}$  cm./12 mm.

Blüte 9—10 cm. im Durchschnitt. Frucht grün, rotgestreift, später ganz grün,  $\pm 3\frac{1}{3}$  cm./10 mm.

*O. Lamarckiana* ist in dieser Gruppe die erste Pflanze, bei der ein Teil der Pollenkörner steril sind. Sie zeigt viel Ähnlichkeit mit *O. Franciscana*, besonders in bezug auf das Blatt. Der Anschluss an die beiden anderen Arten der Gruppe findet am besten über den Mutanten *O. Lamarckiana blandina* statt. Es ist dies eine äusserst fertile Pflanze, die im Habitus sehr der *O. Hookeri* gleicht. Ausserdem mutiert sie nicht und ihre Bastarde sind den Bastarden fast gleich, bei deren Entstehen statt *O. blandina*, *O. Franciscana* oder *O. Hookeri* mitwirkten. Es liegt somit wohl vor der Hand, *O. blandina*, als am meisten mit der Urform der *O. Lamarckiana* übereinstimmend zu betrachten.

Wie man weiss, entstand *O. blandina* (48, 1923) aus dem Zusammentreffen einer veränderten Velutinagamete mit einer normalen. Die Pflanze, die hieraus hervorging, war *O. probrandina*, von *O. blandina* dadurch verschieden, dass ungefähr ein Viertel toter Samenkörner gebildet werden. Dieser halbe Mutant bringt nach Selbstbefruchtung den ganzen Mutanten *O. blandina* hervor, der ganz fertil ist.

Aus den vorhergehenden Betrachtungen schliesse ich, dass die Velutinagameten die ursprünglichen sind und sich daraus durch Mutation die Laetagameten entwickelt haben. Die Laetagameten zeichnen sich durch grosse Mutabilität aus, während die Velutinagameten sehr konstant sind. Mit der Entstehung der Laetagameten hat die mutable Periode der *O. Lamarckiana* angefangen.

Alle Arten, die jetzt noch in Gruppen eingeteilt werden müssen, müssen wir von der *Lamarckianagruppe* herleiten.

So schliesst sich die jetzt folgende *Biennisgruppe* sofort an *O. Lamarckiana* an. Van Overeem (35, 1922) hat experimentell dargetan, dass aus *O. Lamarckiana* durch Mutation Pflanzen entstehen können, die ganz den *O. biennis-*

Typus haben. Er nannte diese Mutanten *O. De Vriesii* und *O. bienniformis*. *O. De Vriesii* hat 15 Chromosomen, ist also für unsere weiteren Besprechungen nicht so sehr wichtig, *O. bienniformis* mit 14 Chromosomen jedoch stellt die direkte Verbindung von *O. Lamarckiana* nach *O. biennis* dar. Diese Mutanten hatten die für die *Biennis*-Gruppe äusserst charakteristische mittelgrosse Blüte, in welcher der Stempel in der Höhe der Antheren sitzt, infolgedessen die Bestäubung bereits in der geschlossenen Knospe stattfinden kann. Ausser *O. biennis* gehört zu dieser Gruppe noch *O. biennis Chicago*. Die kurzen Beschreibungen dieser beiden Typen mögen hier folgen.

#### *O. biennis.*

Stengel fast ungefurcht, keine roten Punkte. Blätter elliptisch, sehr schwach gezähnt, nahezu glatt,  $\pm 17/5$  cm., Mittelrippe hellrot. Blütenknospen einfarbig grün,  $\pm 5\frac{1}{2}$  cm./7 mm. Blüte  $\pm 5\frac{1}{2}$  cm. im Durchschnitt. Frucht grün,  $3\frac{1}{2}$  cm./7 mm.

#### *O. biennis Chicago.*

Stengel hoch, vielfach verzweigt, fast ungefurcht, mit sehr kleinen, roten Punkten bedeckt, nach der Basis zu oft rot gefärbt. Blätter breit elliptisch, gezähnt,  $\pm 19/5\frac{1}{2}$  cm., Mittelrippe rot. Blütenknospen grün,  $\pm 6\frac{1}{2}$  cm./8 mm. Blüte  $\pm 6$  cm. im Durchschnitt. Frucht grün,  $\pm 4$  cm./7 mm.

Einen weiteren Beweis dafür, dass sich die *Biennis*-Gruppe gleich an *O. Lamarckiana* anschliesst, liefert der Pollen. Ebenso wie *O. Lamarckiana* haben die Vertreter der *Biennis*-Gruppe ungefähr zur Hälfte sterilen Pollen. *O. biennis* ist zugleich eine der wenigen Arten, die viele Mutanten hervorgebracht hat, und dann noch solche, die schon bei *O. Lamarckiana* beobachtet worden waren. Wir finden bei *O. biennis* ebenfalls eine Mutation in *Gigas*, *Nanella*, *Lata*, u.s.w. Die Mutationsfähigkeit muss sie also wohl von der *O. Lamarckiana* ererbt haben. Damit ist natürlich die Behauptung, dass *O. Lamarckiana* ein Bastard der

*O. biennis* und einer andern *Oenothera*art. sei, widerlegt.

Da die *O. biennis* ein Derivat der *O. Lamarckiana* ist, ist es weiterhin ganz nutzlos zu versuchen, durch Kreuzungen mit *O. biennis* eine *O. Lamarckiana* herzustellen. Ich denke hier an die Versuche Davis' (10, 1924), der aus einer Kreuzung von *O. biennis* mit *O. Franciscana* eine Pflanze erhielt, die er *O. neo-Lamarckiana* nannte. Dieses Resultat ist ihm eine Andeutung dafür, wie eine grossblumige *Oenothera* vom *Lamarckianatypus* entstehen kann, die in ihrer Nachkommenschaft abweichende Typen abspaltet. Da wir nun jedoch wissen, dass *O. Lamarckiana* der *O. biennis* das Mutationsvermögen mitgeteilt hat (57, 1925), kann ein solches Verhalten einer *Biennis*-kreuzung nicht wundernehmen und verlieren Davis' Versuche ganz ihre Bedeutung.

Eine zweite Gruppe, die sich direkt an *O. Lamarckiana* anschliesst, ist die *Suaveolensgruppe*, nach *O. suaveolens* so genannt. Zu dieser Gruppe rechne ich ausserdem noch *O. grandiflora*. Diese Art habe ich früher geglaubt (2, 1924), als eine besondere Gruppe sofort von den *Euoenothen* ableiten zu müssen, aber diese Ansicht habe ich aufgegeben. Damals urteilte ich nach einer Angabe Davis', der eine *Grandiflora* mit ausschliesslich fertilem Pollen beschrieb, während die Art, die ich zu Gesicht bekam, zur Hälfte sterilen Pollen besitzt. Dazu besteht zwischen *O. suaveolens* und *O. grandiflora* grosse Ähnlichkeit, wie auch Oehlers (33, 1924) schon bemerkte. Das gemeinschaftliche Merkmal bilden hier die ziemlich grossen, wohlriechenden Blüten.

#### *O. suaveolens.*

Eine leicht einjährig werdende Pflanze. Dadurch, dass die Seitenzweige bald dieselbe Länge wie die Hauptachse erreichen, entsteht, ebenso wie bei *O. grandiflora*, eine Strauchform. Stengel glatt, ohne rote Farbe. Blätter elliptisch, schwach gezähnt, mit weisser Mittelrippe,  $\pm 14/5$  cm.

Blütenknospen grün,  $\pm 7$  cm./8 mm. Blüte  $\pm 7$  cm. im Durchschnitt. Frucht grün,  $\pm 4\frac{1}{2}$  cm./8 mm.

*O. grandiflora.*

Einjährig, also keine Rosette bildend. Stengel stark verzweigt, glatt, grün, bisweilen etwas rötlich, keine roten Punkte. Blätter elliptisch, glatt, schwach gezähnt,  $\pm 12/3$  cm., Mittelrippe undeutlich hellrot. Blütenknospen gleichmässig grün,  $\pm 8\frac{1}{2}$  cm./8 mm. Blüte  $\pm 8$  cm. im Durchschnitt. Frucht grün,  $\pm 4\frac{1}{2}$  cm./7 mm.

Es bleiben jetzt noch 2 Gruppen übrig und zwar Gruppen, die man von der *Biennis*-Gruppe ableiten muss.

Zur ersten Gruppe gehört nur eine Art, nämlich *O. furca*, eine Pflanze, die deutlich dem *Biennistypus* angehört, aber durch grössere Früchte gekennzeichnet ist.

*O. furca* (Fig. 30, siehe auch die Beschreibung (2, 1924). Rosettenblätter elliptisch mit verschmälertem Fuss und welligem Rand. Stengel schwach gefurcht, grün, mit roten Pünktchen. Besonders die Spitzen der Seitenstengel rot angelaufen. Blätter kurzhaarig, mattgrün, elliptisch,  $\pm 18/4\frac{1}{2}$  cm., Rand wellig und gezähnt, Mittelrippe weiss. Blütenknospen grün,  $\pm 6$  cm./7 mm. Blüte  $\pm 4$  cm. im Durchschnitt, nach der Blütezeit sehr stark orangefarbig werdend. Frucht grün, 6 cm./7 mm.

Unsere letzte Gruppe, die sich also auch der *Biennis*-Gruppe anschliesst, ist die *Cockerelligruppe*. Zu ihr gehören einige sehr kräftige Pflanzen mit kleinen, autogamen Blüten. Oft kommt es hier vor, dass die Blüte sich nicht öffnet, sondern als Knospe abfällt.

*O. Bauri* (Fig. 31, siehe auch die Beschreibung (2, 1924). Vielfach verzweigt; Stengel ungefurcht, grün, mit wenig roten Punkten, Haupt- und Nebenstengel an der Basis rot angelaufen. Blätter elliptisch, gezähnt, schwach gebuckelt, stark gedreht und wellig,  $\pm 17/3\frac{1}{2}$  cm., Mittelrippe rot. Blütenknospen rötlich, mit gelben Längsstreifen,  $\pm 6$  cm./8 mm. Blüte  $\pm 4\frac{1}{2}$  cm. im Durchschnitt. Oft jedoch

öffnen sich die Knospen nicht, oder, wenn sie sich erschliessen,  
am Tage. Frucht grün,  $\pm 4\frac{1}{2}$  cm./8mm.

*O. Cockerelli.*

Stengel ungefurcht, grün, rot punktiert, oft auch von  
roter Farbe. Blätter elliptisch, schwach gezähnt, mit welligem  
Rand und gedrehter Spitze,  $\pm 16\frac{1}{2}/4\frac{1}{2}$  cm.. Mittelrippe  
weiss, mit ganz basal einem roten Strich. Knospen grün,  
 $\pm 5$  cm./6 mm. Blüte  $\pm 3$  cm. im Durchschnitt, oft  
tagsüber geöffnet. Frucht grün,  $\pm 5$  cm./9 mm.

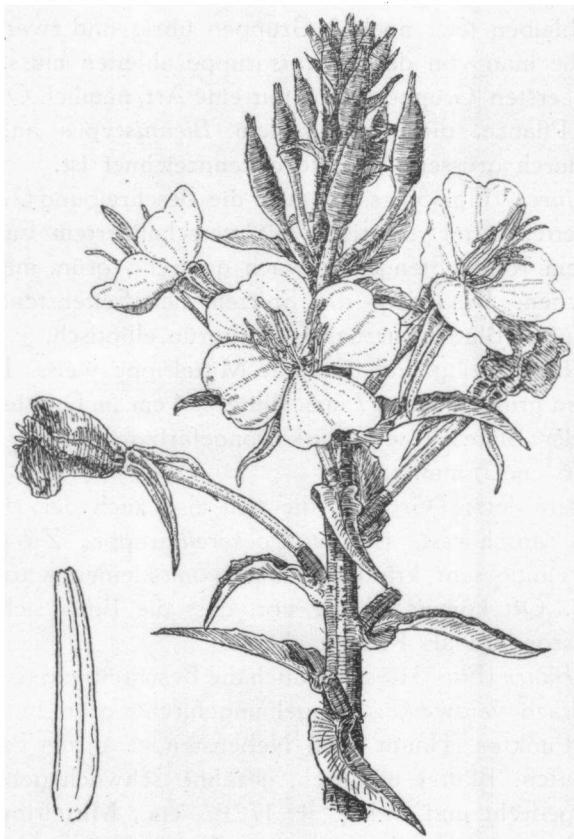


Fig. 30. *O. furca.*

*O. disjuncta* (Fig. 32, vgl. auch die Beschreibung (2, 1924).  
Hohe Pflanze, Stengel fast ungefurcht, grün, meist sehr  
wenig rot, keine roten Tupfen. Blätter elliptisch, stark



Fig. 31. *O. Bauri*.

gezähnt,  $\pm 18\frac{1}{2}/5\frac{1}{2}$  cm., mit roter Mittelrippe. Blütenknospen grün, mit dunkelroten Streifen nahe der Spitze, besonders bei den jüngsten Knospen,  $\pm 5$  cm./7 mm. Blüte  $\pm 3$  cm. im Durchschnitt. Meistens bleiben die

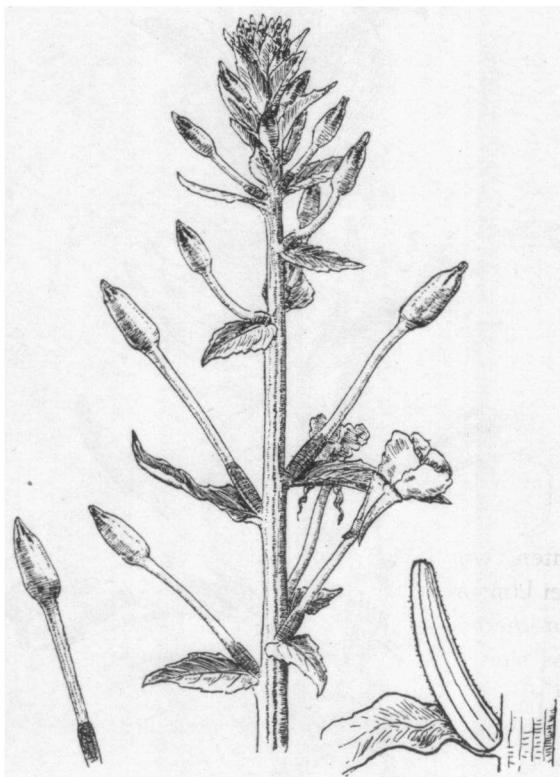
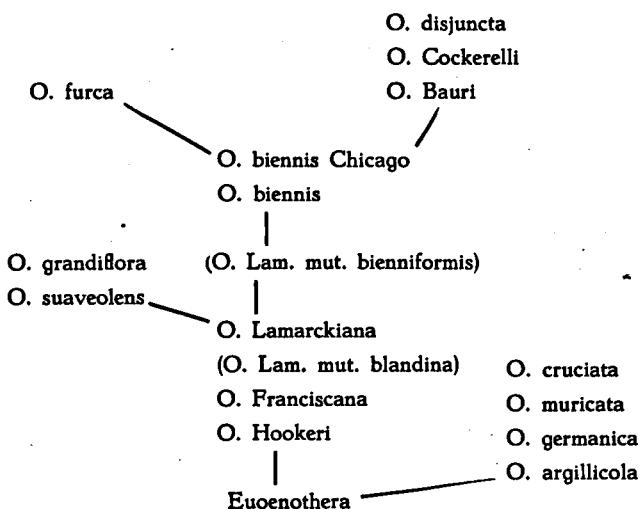


Fig. 32. *O. disjuncta*.

Knospen geschlossen. Frucht schwach aber deutlich gekrümmt, grün,  $\pm 4$  cm./8 mm.

Um eine bessere Übersicht zu erlangen, wollen wir die von uns aufgestellten Gruppen jetzt zu einem Stammbaum vereinigen. Es ist jedoch selbstredend, dass diesem Stammbaum nur eine vorläufige Bedeutung zukommt. Für einen,

der die Verhältnisse einigermassen genau darstellen würde, ist eine Kenntnis von viel mehr Arten nötig.



Betrachten wir diese Gruppierung näher, so fallen sowohl gleich zwei Umstände auf. Erstens erfolgt der Anschluss an die *Euoenotheren* durch grossblumige Arten mit nur fertilem Pollen. Es sind dies eigentlich nur 2 Arten, nl. *O. argillicola* und *O. Hookeri*. *O. Franciscana* ist zu engverwandt mit *O. Hookeri*, um als selbstständiger Typus in Betracht zu kommen. Zweitens zeigt es sich, dass, abgesehen von *O. germanica*, *O. muricata* und *O. cruciata*, die aus *O. argillicola* entstanden sind, alle anderen *Onagraarten* von *O. Lamarckiana* abgeleitet werden müssen. *O. Lamarckiana* muss somit wohl eine mutablen Form sein, und das Experiment hat in der Tat gelehrt, dass *O. Lamarckiana* diejenige Form ist, welche die meisten Mutanten erzeugt. Das *Oenotheraproblem* gründet sich denn auch mit Recht auf diese Art.

### § 2. Der Pollen der Arten.

Das typische Pollenkorn der *Oenotheren* ist dreieckig, etwas abgeplattet, und hat an jeder Ecke eine grosse Keimpore. Abweichungen von diesem Typus kommen bei den Arten fast nicht vor.

Wie aus dem Verzeichnis auf Seite 234 ersichtlich, haben nur einige Formen ganz fertilen Pollen, nl. die isogamen Arten. Alle anderen haben sterilen Pollen und gehören auch ohne Ausnahme zu den heterogamen Formen. Letztere bilden bekanntlich zwei Arten Geschlechtszellen. Während bei *O. Lamarckiana* beide Gametentypen sowohl im Pollen als in den Eizellen vertreten sind, finden wir bei *O. biennis* im Pollen nur einen der beiden Typen, in den Eizellen jedoch beide. Bei *O. muricata* ist schliesslich die Verteilung so, dass man im Pollen die eine, in den Eizellen die andere Gametenart antrifft. Wenn wir annehmen, dass die Unterschiede, welche die beiden Typen Geschlechtszellen bestimmen, in verschiedenen Chromosomen liegen, wie wir es schon für *O. Lamarckiana* begründet haben, dann können wir auch hier die meisten Sterilitätszahlen erklären.

Eine zweite, wichtige Kategorie Pollenkörner sind die sogenannten inaktiven, die besonders durch Renners Untersuchungen bekannt geworden sind. Sie unterscheiden sich von den gewöhnlichen Körnern dadurch, dass sie trotz ihres Inhalts etwas zusammengeschrumpft aussehen und meistens auch kleiner als normale Körner sind. Dazu können sie nicht keimen, sind also nicht imstande, eine Befruchtung herbeizuführen. Bezeichnend ist, dass sie meistens einen andern Typus von Stärkekörnern aufweisen als normale Körner. In einem gewöhnlichen *Oenothera*-pollenkorn sind die Stärkekörner spindelförmig, in inaktiven Körnern rund. Ausnahmen kommen jedoch vor. Die inaktiven Körner der *O. Cockerelli* und *O. disjuncta* enthalten

z. B. ebenso gut spindelformige Stärkekörner wie die fertilen Körner, während umgekehrt bei *O. Bauri* fast alle Pollenkörner, auch die fertilen, also keimenden, runde Stärkekörner enthalten. Obwohl die inaktiven Körner fast bei keiner *Oenothera* fehlen, machen sie bei gewissen Arten einen ziemlich grossen Prozentsatz des Pollens aus. In jenen Fällen, wie u. a. bei *O. biennis*, *O. suaveolens*, *O. muricata* u.s.w., stellen die inaktiven Körner den in den männlichen Geschlechtszellen nicht lebensfähigen Gameten-typus dar. Scharf umgrenzt ist die Kategorie der inaktiven Körner jedoch nie. Man findet alle Uebergänge von steriles zu inaktivem, und von inaktivem zu fertilem Pollen.

Es gibt bei den *Onagraarten* also 3 Kategorien Blütenstaub: 1<sup>e</sup> fertile, dreieckige Körner, meistens mit spindelförmigen Stärkekörnern, 2<sup>e</sup> sterile, leere, stark zusammengeschrumpfte und 3<sup>e</sup> sogenannte inaktive Körner, die eigentlich einen Uebergang zwischen den beiden vorigen Gruppen darstellen und die Grenzen derselben verwischen.

Wir haben versucht darzutun, dass alle heterogamen *Oenotheren* zur Hälfte sterilen Pollen haben müssen. Für 2 Arten trifft das aber nicht zu. *O. furca* und *O. suaveolens* haben beide nur  $\pm 25\%$  sterile Sporen. Für *O. furca* ist augenblicklich noch keine Erklärung möglich. Bei *O. suaveolens* kommen jedoch nach Renner ungefähr 3 mal soviel Flavens- als Albicanseizellen vor. Sehr wahrscheinlich ist es, dass man dasselbe auch für den Pollen annehmen muss. In dieser Weise wäre vielleicht erklärt, warum hier so wenig steriler Pollen in die Erscheinung tritt.

#### Zusammenfassung der Resultate.

1. Im Pollen der *O. Lamarckiana* kann man deutlich 2 Typen von Körnern unterscheiden, einen grösseren und einen kleineren. Beide Arten kommen in gleicher Menge vor und vertreten die Laeta- und Velutinagameten im Pollen.

2. Durch einen Vergleich mit dem *Blandina*- und *Simplex*-pollen liess sich weiter feststellen, dass der kleinere Körnertypus die Velutinaform darstellt.
3. Der sterile Pollen bei *O. Lamarckiana* kommt durch eine unregelmässige Verteilung der Laeta- und Velutina-Chromosomen zustande.
4. Der inaktive Pollen der *Oenotheren* weist einerseits alle Übergänge zum fertilen, anderseits zum sterilen auf.
5. Unter den Mutanten mit 14 Chromosomen gibt es Typen mit fast fertilem Pollen, andere mit zirka einem Viertel steriler Pollen, schliesslich solche mit demselben Prozentsatz steriler Pollen wie *O. Lamarckiana* und einige mit mehr steriles Pollen als die Mutterart.
6. Der Pollen der Mutanten mit 15 Chromosomen weist immer mehr sterile Körner auf als der Pollen der *O. Lamarckiana* selbst. Das hat seinen Grund in der ungeraden Chromosomenzahl.
7. Die Pflanzen mit 15, 16 oder 17 Chromosomen in der Nachkommenschaft der *O. L. semigigas* weisen im allgemeinen ebenso viel sterilen Pollen auf, wie die Mutanten mit 15 Chromosomen, die unmittelbar aus *O. Lamarckiana* hervorgingen.
8. Der Pollen der *O. L. semigigas* zeigt ein sehr vielfältiges Bild. Das hängt mit der unregelmässigen Reduktionsteilung zusammen. Der Gigaspollen hat mehr uniformen Charakter. Jedoch treten auch hier noch viele Abweichungen auf.
9. Die Reduktionsteilung verläuft bei *Oenothera* nach dem Schema der Parasyndesis, wie solches im besondern in später Synapsis und früher Diakinese festgestellt werden kann. Später weichen die Chromosomen der Diakinesepaare auseinander und werden durch Aneinanderkleben oft mehrerer Paare die eigenartigen Bilder hervorgerufen, die bis jetzt in der Literatur zur Darstellung gelangten.

10. Man kann bei *O. Lamarckiana* 4 grössere und 3 kleinere Chromosomen unterscheiden. Das stimmt zu der Tatsache, dass die Mutanten dieser Pflanze in 7 Gruppen eingeteilt werden können, von denen 4 grösser sind (zentrale, *Lata-* *Scintillans-* und *Canagruppe*), drei merklich kleiner (*Pallescens-*, *Liquida-* und *Spathulatagruppe*).
11. Wenn bei *Oenothera* „crossing over“ vorkommt, so kann es nur während der Synapsis stattfinden und entzieht sich damit der direkten Beobachtung.
12. Auch die somatischen Chromosomen der Oenotheren neigen anfangs dazu, aneinander zuhaften und Gruppen zu bilden.
13. Aus *O. rubricalyx* wurden 2 neue Mutanten isoliert, nl. *O. rubicunda*, eine nicht spröde Form mit 14 Chromosomen, und *O. tenella*, eine kleine, spröde Pflanze mit 15 Chromosomen.
14. *O. L. semigigas* erzeugt nach Bestäubung mit einem einformigen *Oenotherapollen* eine Nachkommenschaft, die man ebenso wie die Mutanten in genau dieselben 7 Gruppen einteilen kann. Dies wurde konstatiert für die Nachkommenschaft der *O. L. semigigas* × *O. (biennis* × *Lamarckiana) velutina* und für die *O. L. semigigas* × *O. decipiens*.
15. Pflanzen in einer solchen Nachkommenschaft mit mehr als 15 Chromosomen weisen in der Regel doch den Typus einer der Hauptformen der Mutantengruppen auf.
16. Von einigen Nachkommen der Kreuzung *O. L. semigigas* × *O. (biennis* × *Lamarckiana) velutina* wurde die *F<sub>2</sub>* untersucht.

Eine Canapflanze mit 16 Chromosomen brachte lediglich Lamarckianapflanzen mit 14 und Canapflanzen mit 15 Chromosomen hervor. Ein dritter Typus war vielleicht *Oblonga* mit 15 Chromosomen.

Aus einer Pullapflanze mit 17 Chromosomen gingen

hauptsächlich *Lamarckianapflanzen* mit 14 und *Rullapflanzen* mit 15 Chromosomen hervor. Der 3. und 4. Typus, die man erwarten könnte, waren vielleicht *Oblonga* und *Liquida*, beide mit 15 Chromosomen.

Eine *Euryphyllapflanze* mit 20 Chromosomen erzeugte eine Nachkommenschaft mit 17, 19, 23, 24, 26 und 27 Chromosomen.

Eine *Pallescenspflanze* mit 20 Chromosomen ergab 3 Nachkommen, einen mit 14 und 2 mit 15 Chromosomen.

Eine *Alatapflanze* mit 26 Chromosomen produzierte Pflanzen mit 26, 27 und 28 Chromosomen in der Nachkommenschaft.

17. O. *Lamarckiana* nimmt in der Gattung *Onagra* eine wichtige Stelle ein. O. *biennis* muss man direkt und die meisten andern *Onagraarten* indirekt von ihr ableiten.
- 

#### Literatur.

1. Boedijn, K., Die Chromosomen von *Oenothera Lamarckiana* mut. *simplex*. Zeitschr. f. indukt. Abst. - u. Vererbl., Bd. XXIV, 1920, S. 71—76.
2. ——, Die systematische Gruppierung der Arten von *Oenothera*. Zeitschr. f. indukt. Abst. - u. Vererbl., XXXII, 1924, S. 354—362.
3. ——, Die Gigas- und Deuterogigasformen der *Oenotheren*. Biolog. Zentralblatt, Bd. 44, 1924, S. 127—137.
4. ——, Die Typische und Heterotypische Kernteilung der *Oenotheren*. Zeitschr. f. Zellen - u. Gewebelehre, Bd. I, 1924, S. 265—277.
5. Broekens, D. J., Ueber den Stammbaum der Onagraceae. Recueil des Travaux botaniques néerlandais, Vol. XXI, 1924, S. 383—512.

6. Cleland, Ralph E., The reduction divisions in the pollen mother cells of *Oenothera Franciscana*. American Journal of Botany, Bd. 9, 1922, S. 391—413.
7. ——, Chromosome arrangements during meiosis in certain *Oenotheras*. American Naturalist, Vol. LVII, 1923, S. 562—566.
8. ——, Meiosis in pollen mother cells of *Oenothera Franciscana sulfurea*. The Botanical Gazette, Vol. LXXVII, 1924, S. 149—170.
9. Davis, B. M., Species, Pure and Impure. Science, Bd. 55, 1922, S. 108—114.
10. ——, The behaviour of *Oenothera Neo-Lamarckiana* in selfed line through seven generations. Proceedings of the American Philosophical Society, Vol. LXIII, 1924, S. 239—278.
11. Emerson, Sterling H., The absence of chromosome pairing during meiosis in *Oenothera biennis*. Papers of the Michigan Academy of Science, Arts and Letters, Vol. IV, 1924, S. 111—114.
12. ——, Do balanced lethals explain the *Oenothera* problem? Journal of the Washington Academy of Sciences, Vol. 14, 1924, S. 277—284.
13. Gates, R. R., Studies on the variability and heritability of pigmentation in *Oenothera*. Zeitschr. f. indukt. Abst. - u. Vererbl., Bd. IV, 1911, S. 337—372.
14. ——, The mutation factor in Evolution. London 1915, 353 S.
15. ——, The trisomic mutations of *Oenothera*. Annals of Botany, Vol. 37, 1923, S. 543—563.
16. ——, The chromosomes of a triploid *Oenothera* hybrid. Annals of Botany, Vol. 37, 1923, S. 565—569.
17. ——, A peculiar type of variability in plants. Journal of Genetics, Bd. 13, 1923, S. 13—45.
18. ——, Meiosis and crossing over. Journal of Heredity, Vol. XV, 1924, S. 237—240.

19. Geerts, J. M., Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. Recueil des Travaux botaniques néerlandais, Vol. V, 1909, S. 93—208.
20. Håkansson, A., Ueber die Chromosomenzahl einiger *Oenothera Gigantea*-pflanzen. Hereditas, Bd. V, 1924, S. 93—96.
21. ——, Beiträge zur Zytologie eines *Epilobium Bastardes*. Botaniska Notiser 1924, S. 269—278.
22. ——, Zur Zytologie der Gattung *Godetia*. Hereditas, Bd. VI, 1925, S. 257—274.
23. Hance, R. T., Variation in the number of somatic chromosomes in *Oenothera scintillans* de Vries. Genetics, Bd. 3, 1918, S. 225—275.
24. Heribert-Nilsson, N., Zertationsversuche mit Durchtrennung des Griffels bei *Oenothera Lamarckiana*. Hereditas, Bd. IV, 1923, S. 177—189.
25. ——, Multiple monofaktorielle Reduplikation als der Ausdruck partialer Heterogamie bei *Oenothera fallax*. Hereditas, Bd. V, 1924, S. 1—13.
26. Hudson, W. H., Idle days in Patagonia. Londen 1893.
27. Jennings, H. S., The numerical relations in the crossing over of the genes, with a critical examination of the theory that the genes are arranged in a linear series. Genetis, Bd. 8, 1923, S. 393—457.
28. Lehmann, E., Die Theorien der *Oenothera* forschung. Jena 1922, 526 S.
29. Oehlkers, F., Vererbungsversuche an *Oenotheren* I. Zeitschr. f. indukt. Abst. - u. Vererbl., Bd. XXVI, 1921, S. 1—31.
30. ——, Vererbungsversuche an *Oenotheren* II. Zeitschr. f. indukt. Abst. - u. Vererbl., Bd. XXXI, 1923, S. 201—260.
31. ——, Vererbungsversuche an *Oenotheren* III. Biolog. Zentralblatt, Bd. 44, 1924, S. 1—9.

32. Oehlkers, F., Ueber Oenotherenkreuzungen. Zeitschr. f. indukt. Abst. - u. Vererbl., Bd. XXXIII, 1924, S. 265—266.
33. ———, Referat Zeitschr. f. Botanik, Bd. 16, 1924, S. 694—695.
34. v. Overeem, C., Ueber Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei Oenothera. Beih. z. Botan. Zentralbl., Bd. 38, 1920, S. 73—113.
35. ———, Ueber Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei Oenothera, Fortsetzung. Beih. z. Bot. Zentralbl., Bd. 39, 1922, S. 1—80.
36. Renner, O., Ueber Sichtbarwerden der Mendelschen Spaltung im Pollen einiger Oenotheren. Berichte d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXXVII, 1919, S. 128—135.
37. ———, Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenotheren. Zeitschr. f. Botanik, Bd. 11, 1919, S. 305—380.
38. ———, Die Scheckung der Oenotherenbastarde. Biolog. Zentralbl., Bd. 44, 1924, S. 309—336.
39. Schwemmle, Julius, Vergleichend zytologische Untersuchungen an Onagraceen. Berichte d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XLII, 1924, S. 238—243.
40. Shull, G. H., Three new mutations in Oenothera Lamarckiana. Journal of Heredity, Bd. 12, 1921, S. 354—363.
41. ———, Linkage with lethal factors the solution of the Oenothera problem. Eugenics, Genetics and the Family, Bd. 1, 1923, S. 86—99.
42. ———, Further evidence of linkage with crossing over in Oenothera. Genetics, Bd. 8, 1923, S. 154—167.
43. Sinotô, Yosito, On the nuclear divisions and partial sterility in Oenothera Lamarckiana Sér. The Botanical Magazine, Bd. XXXVI, 1922, S. 92—98.

44. Stomps, Theo J., Sur *Oenothera biennis* mut. *gigas*, une nouvelle mutation tétraploïde. *La Cellule*, Bd. XXXV, 1925, S. 235—254.
45. Tischler, G., Allgemeine Pflanzenkaryologie. Berlin 1921—1922, 899 S.
46. ——, Studien über die Kernplasmarelation in Pollenkörnern. *Jahrb. f. wissensch. Botanik*, Bd. LXIV, 1924, S. 121—168.
47. de Vries, Hugo, Ueber die Mutabilität von *Oenothera Lamarckiana* mut. *simplex*. *Zeitschr. f. indukt. Abst. - u. Vererbl.*, Bd. XXXI, 1923, S. 313—351.
48. ——, *Oenothera Lamarckiana* mut. *perennis*. *Flora*, Bd. 116, 1923, S. 336—345.
49. ——, Ueber die Entstehung von *Oenothera Lamarckiana* mut. *velutina*. *Biolog. Zentralblatt*, Bd. 43, 1923, S. 213—224.
50. ——, Ueber Sesquimplex-Mutanten von *Oenothera Lamarckiana*. *Zeitschrift f. Botanik*, Bd. 15, 1923, S. 369—408.
51. ——, Mutationen und Prämutationen. *Die Naturwissenschaften* 1924, Hft. 14.
52. ——, Ueber Scheinbastarde. *Die Naturwissenschaften* 1924, Hft. 9.
53. ——, Unsuccessful species. *Scientia*, Dec. 1924, S. 383—390.
54. ——, Preferential fertilization in *Oenothera Lamarckiana*. *The Botanical Gazette*, Vol. LXXVII, 1924, S. 73—79.
55. ——, Die Mutabilität von *Oenothera Lamarckiana gigas*. *Zeitschr. f. indukt. Abst. - u. Vererbl.*, Bd. XXXV, 1924, S. 197—237.
56. ——, On physiological chromomeres. *La Cellule*, Bd. XXXV, 1924, S. 2—15.
57. ——, Sekundäre Mutationen von *Oenothera Lamarckiana*. *Zeitschrift f. Botanik*, Bd. 17, 1925, S. 193—211.

58. de Vries Hugo, Die latente Mutabilität von *Oenothera biennis* L. Zeitschr. f. indukt. Abst. - u. Vererbl., Bd. XXXVIII, 1925, S. 141—199.
  59. de Vries, Hugo and Boedijn, K., On the distribution of mutant characters among the chromosomes of *Oenothera Lamarckiana*. Genetics, Bd. 8, 1923, S. 233—238.
  60. ——, Die Gruppierung der Mutanten von *Oenothera Lamarckiana*. Berichte d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XLII, 1924, S. 174—178.
  61. ——, Doubled chromosomes of *Oenothera Lamarckiana semigigas*. The Botanical Gazette, Vol. LXXVIII, 1924, S. 249—270.
-

## INHALT.

	Seite.
I. Einleitung . . . . .	173
II. <i>O. Lamarckiana</i> . . . . .	176
§ 1. Kurve der Pollengrösse . . . . .	176
§ 2. Fluktuerende Variabilität des Pollens . .	181
a. Untersuchungsverfahren . . . . .	181
b. <i>O. Lamarckiana</i> und die Mutanten mit 14 Chromosomen . . . . .	182
c. Die Mutanten mit 15 Chromosomen .	185
d. " " 21 und 28 Chromosomen	187
§ 3. Die Chromosomen bei der Pollenbildung.	190
a. Material und Methode . . . . .	190
b. <i>O. Lamarckiana</i> . . . . .	191
c. Die Mutanten mit 15 Chromosomen .	196
d. <i>O. gigas</i> . . . . .	199
§ 4. Die Chromosomen in den Wurzelspitzen.	201
§ 5. " Mutanten mit 14 Chromosomen . .	202
§ 6. " " 15 " . . . . .	207
§ 7. " " 21 und 28 Chromo- somen. . . . .	208
§ 8. Chromosomen und Mutantengruppen . .	210
III. Die Nachkommenschaft der <i>O. Lamarckiana</i> semigigas . . . . .	212
§ 1. Untersuchungsverfahren . . . . .	212
§ 2. <i>O. Lamarckiana semigigas</i> × <i>O. (biennis</i> × <i>Lam.) velutina</i> . . . . .	213

§ 3. <i>O. Lamarckiana semigigas</i> × <i>O. decipiens</i>	220
§ 4. Die Nachkommenschaft einiger Typen der F <sub>1</sub> , <i>O. Lamarckiana semigigas</i> × <i>O. (bien- nis × Lamarckiana) velutina</i> . . . . .	225
VI. Die Arten des Subgenus Onagra. . . . .	233
§ 1. Die Arten . . . . .	233
§ 2. Der Pollen der Arten . . . . .	250
Zusammenfassung der Resultate. . . . .	251
Literatur . . . . .	254

(*Arbeit aus dem botanischen  
Institut Amsterdam*).  
.