

Werk

Titel: Oenothera Lamarckiana und die Mutationstheorie

Autor: Renner , O.

Ort: Berlin

Jahr: 1918

PURL: https://resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?34557155X_0006 | LOG_0031

Kontakt/Contact

[Digizeitschriften e.V.](#)
SUB Göttingen
Platz der Göttinger Sieben 1
37073 Göttingen

✉ info@digizeitschriften.de

DIE NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgegeben von

Dr. Arnold Berliner und Prof. Dr. August Pütter

Sechster Jahrgang.

25. Januar 1918.

Heft 4.

Oenothera Lamarckiana und die Mutationstheorie.

Von Prof. Dr. O. Renner, München.

Seit Prof. Hugo de Vries im Jahre 1886 *Oenothera Lamarckiana* (*Lamarcks* Nachtkerze) in seinen Versuchsgarten in Amsterdam verpflanzte, hat kein zweites Lebewesen, praktisch wichtige Kulturgewächse und Haustiere höchstens ausgenommen, so viele Vererbungsstudien über sich ergehen lassen müssen wie dieses Kraut. *De Vries* suchte damals planmäßig nach Pflanzen, in deren Nachkommenschaft vom Normaltypus abweichende Formen zum Vorschein kommen sollten, die also die von der Abstammungslehre so stürmisch geforderte und von der Erfahrung so schmerzlich vermißte Veränderlichkeit besäßen, und unter allen geprüften Gewächsen schien *Oenothera Lamarckiana* für weitere Beobachtung weitaus am meisten zu versprechen: sie erzeugte bei Selbstbefruchtung neben den normalen, die Mutterart wiederholenden Individuen in geringer Zahl andere, die der Stammform zum Teil recht unähnlich waren und die ihrerseits bei Selbstbefruchtung sich teils konstant erwiesen wie feste neue Arten, teils selber wieder in ihrer Nachkommenschaft unähnliche Formen abspalteten. Bis zum heutigen Tag haben *de Vries* und eine ganze Anzahl von anderen Forschern diesen Vorgang der Abänderung, der „Mutation“, bei *Oenothera Lamarckiana* Jahr für Jahr an Kulturen von Tausenden von Individuen studiert und eine große Zahl von abgeänderten Formen, von „Mutanten“, erkannt und beschrieben, die wie ein Schwarm von in der Ähnlichkeit teils weiter, teils weniger entfernten neuen Arten sich um die gemeinsame Stammutter scharen. Auch Kreuzungen der *O. Lamarckiana* mit gewissen von ihren eigenen Abkömmlingen und mit anderen verwandten Arten lieferten Ergebnisse, die den im Jahre 1900 gleichzeitig von *de Vries*, von *Correns* und von *Tschermak* wieder entdeckten, nach ihrem ersten Entdecker *Mendel* benannten Vererbungsgesetzen sich nicht fügten und die von *de Vries* mit dem „mutablen“ Zustand der betreffenden Formen in Zusammenhang gebracht wurden. So wurde *O. Lamarckiana* der stärkste Pfeiler in dem kunstvollen Gebäude der *Mutationstheorie* von *de Vries*¹⁾, der Theorie, nach der die Veränderung der Lebewesen im Sinne der Bildung neuer Arten sprunghaft vor sich geht, nicht, wie *Darwin* und vor allem seine Nachfolger angenommen haben, durch schrittweise

Steigerung erst leichter und allmählich immer stärker ausgeprägter Abweichungen zustande kommt.

Einwände.

Die empirischen Befunde von *de Vries* hat jeder Nachuntersucher bestätigen können, aber gegen seine Deutung hat sich bald vielfacher Widerspruch erhoben. Die Entstehung der „Mutanten“ aus *O. Lamarckiana* brauchte nicht notwendig aus einer spontanen Veränderung des Bestandes an Erbanlagen (Erbfaktoren, Genen) erklärt zu werden, sie konnte, wenigstens in den größten Zügen, auch unter der Annahme verstanden werden, daß die Art im Sinn der Mendelschen Vererbungstheorie *unrein*, daß sie eine in vielen Erbanlagen hybride, heterozygotische Sippe, kurz daß sie ein Bastard, ein Mischling sei; die „Mutanten“ wären dann als Formen anzusehen, die aus einem mendelnden Bastard herausspalten, durch Neukombination der Erbfaktoren entstehen. Die meisten Kritiker haben sich mit mehr oder weniger unbestimmten Hinweisen und Vergleichen begnügt, nur der Schwede *Heribert Nilsson* hat auf Grund ausgedehnter Züchtungen recht gefährliche Angriffe gegen die Hypothese von *de Vries* geführt. Im einzelnen waren freilich die fraglichen Vererbungsbesonderheiten mit dem Verhalten der spaltenden Mischlinge nur mit Hilfe eines ganzen Systems von Behelfsannahmen in annähernde Übereinstimmung zu bringen, und gewissen Erscheinungen gegenüber schienen alle auf mendelistischem Grund ruhenden Deutungsversuche ganz zu versagen. So hat *de Vries* bis in die neueste Zeit die Gefolgschaft mehrerer mit den *Oenotheren* sehr wohl vertrauter Züchter, wie *Gates*, *Stomps*, *Bartlett*, gefunden, die zwischen der „Mutabilität“ der *O. Lamarckiana* und dem Verhalten der mendelnden, spaltenden Bastarde streng unterscheiden zu müssen glauben.

Geschichtliches.

Für die Verfechter der Bastardnatur der *O. Lamarckiana* war eine starke Stütze die Erfahrung, daß die Art in ursprünglich wildem Zustand nirgends hat gefunden werden können. Sie kommt nur als Gartengewächs und gelegentlich verwildert, so vor allem in England, vor. Sorgfältige historische Nachforschungen haben ergeben, daß sie zweifellos ums Jahr 1850 von einer Londoner Handelsgärtnerei verkauft wurde. *De Vries* glaubt, ihre Spur in den Pariser Herbarien bis kurz vor 1800 zurückverfolgen zu können, während *Davis* die Identität der alten, von *Lamarck* und anderen französischen Botanikern gesammelten Exemplare mit unserer

¹⁾ Vgl. einen Aufsatz von *de Vries* selbst, diese Zeitschrift, 4. Jahrg., 1916, S. 593.

jetzigen *O. Lamarckiana* bestreitet. Seit wann die Art in Europa wohnt, ist aber wohl weniger wichtig als die Frage, ob sie in dem Zustand, in dem wir sie jetzt kennen, aus Nordamerika, der Heimat aller *Oenotheren*, eingeführt worden oder ob sie erst bei uns entstanden ist. Auf den ersten Blick scheint die bestimmte Versicherung der amerikanischen Botaniker, sie sei in Amerika nicht vorhanden, die Frage ohne weiteres zu entscheiden. Aber bei den übrigen in Europa vollkommen eingebürgerten *Oenothera*-Arten stehen wir vor derselben paradoxen Erfahrung, daß sie zweifellos aus Nordamerika stammen und doch trotz allen Bemühungen unter den zahlreichen dort jetzt wild anzutreffenden ähnlichen Arten bisher nirgends entdeckt worden sind. Das gilt für *O. biennis* L., die auch bei uns in Deutschland ein gewöhnliches, stattdliches Unkraut an Bahndämmen, in Kiesgruben und auf Sandfeldern ist, für die seltener, unscheinbarere *O. muricata* L., und für die im westlichen Frankreich und auf der spanischen Halbinsel eingeschleppte großblütige *O. suaveolens* Desf. Daß keine unserer Arten sich in dem Zustand erhalten haben soll, in dem sie über das Meer kam, sieht ja nicht gerade sehr wahrscheinlich aus, doch müssen wir jedenfalls mit der Möglichkeit rechnen, daß sie samt und sonders erst bei uns, etwa durch Kreuzung zwischen den ursprünglichen Einwanderern, entstanden sind und sich auf Kosten der Stammformen breit gemacht haben. An der Zeit für solche Vorgänge fehlt es nicht, denn die ersten *Oenotheren* sind in Europa schon im 17. Jahrhundert aufgetaucht.

Alle diese historischen Probleme, so interessant sie an und für sich, vor allem für den Pflanzengeographen, sein mögen, sind erstens in exaktem Sinn überhaupt nicht lösbar und zweitens für unseren Gegenstand von unwesentlicher Bedeutung. Wenn wir sicher nachweisen können, daß *O. Lamarckiana* und die verwandten, ebenfalls „mutablen“ Arten heterozygotisch sind, den Charakter von Bastarden haben, so genügt uns das vollauf. Wo und wann sie heterozygotisch geworden sind, brauchen wir nicht zu wissen.

Komplexheterozygotie.

Nun hat *de Vries* selber für *O. biennis* und *muricata* den Nachweis erbracht, daß sie Heterozygoten sind, freilich von sehr ungewöhnlicher Art. Halten wir uns an *O. muricata*. Sie hat selber überhängende Sproßgipfel und gibt mit geradstengeligen Arten, etwa mit der wahrscheinlich artreinen, homozygotischen *O. Hookeri* gekreuzt einen Bastard mit nickenden Stengelspitzen nur dann, wenn *O. muricata* den Pollen und die andere Art die Eizellen beisteuert. Kreuzt man die beiden Arten in umgekehrtem Sinn, stellt also *O. muricata* ♀ (weiblich) × *Hookeri* ♂ (männlich) her — man kann dazu dieselben Individuen verwenden wie zu der reziproken Kreuzung, denn die *Oenotheren* haben Zwi-

terblüten und blühen reich —, so erhält man einen ganz anderen, steif aufrecht wachsenden Bastard. Ebenso verhält sich *O. muricata* in allen anderen Kreuzungen, die *de Vries* in großer Zahl ausgeführt hat: im Pollen wird ein Komplex von Erbanlagen übermittelt, der von dem in den Eizellen vererbten weit verschieden ist. *De Vries* hat solche Arten, zu denen auch *O. biennis* und *suaveolens* gehören, *heterogam* genannt im Gegensatz zu den normalen, *isogamen*, deren Keimzellen in beiden Geschlechtern nach ihrem Erbgut gleich beschaffen sind. Die Heterogamie wird mendelistisch einigermaßen verständlich, wenn wir uns mit *de Vries* vorstellen, daß in den Samenanlagen wie in den Pollenkörnern zweierlei Keimzellen, a und b, gebildet werden, daß aber in den Samenanlagen a funktionsfähig ist und b zugrunde geht, und im Pollen umgekehrt a beseitigt wird und b aktiv bleibt. Tatsächlich zeichnen die heterogamen Arten sich dadurch aus, daß ihre Samenanlagen und Pollenkörner etwa zur Hälfte sich schlecht entwickeln und dann vollkommen unfruchtig sind. Die Zahl der Merkmale, in denen das „Eizellenbild“ der *O. muricata* und der *O. biennis* sich von dem „Pollenbild“ unterscheidet, ist beträchtlich, und es ist nicht anzunehmen, daß alle diese Unterschiede auf einem einzigen Erbfaktor beruhen, der etwa in den aktiven Eizellen vorhanden wäre und in den aktiven Pollenzellen fehlen würde. Wir müssen uns vielmehr vorstellen, daß die *Erbanlagenkomplexe* a und b in sich fest zusammenhängen, daß ihre Einzelfaktoren jeweils miteinander fest verkoppelt sind, so daß bei der Keimzellenbildung immer nur die beiden Komplexe a und b, säuberlich voneinander geschieden, ohne Faktoren untereinander auszutauschen, in die Erscheinung treten. Solche Formen können, von der Heterogamie ganz abgesehen, als *komplexhybrid* oder *komplexheterozygotisch* bezeichnet werden.

O. Lamarckiana zeigt nun bei Kreuzung Merkwürdigkeiten, die bis zu einem gewissen Grad an die bei *O. muricata* und *biennis* beobachteten erinnern. Wird nämlich *O. muricata* oder *O. biennis* mit dem Pollen der *O. Lamarckiana* bestäubt, so entstehen in der ersten Generation zwei weit verschiedene Mischlingstypen in etwa gleicher Zahl, die „*Zwillingsbastarde*“ *laeta* und *volutina*, wie *de Vries* sie genannt hat. Auch als Mutter kann *O. Lamarckiana* Zwillinge liefern; denn wird sie mit dem Pollen gewisser Arten belegt, so ist die Nachkommenschaft wieder zweiförmig. Was liegt näher, als anzunehmen, daß auch *O. Lamarckiana* zweierlei Keimzellen erzeugt, die aber in beiden Geschlechtern beide funktionsfähig sind. Diese einfache Mendelsche Deutung glaubte *de Vries* jedoch ablehnen zu müssen, weil nicht in allen Kreuzungen der *O. Lamarckiana* Zwillinge auftreten. Z. B. liefern die Verbindungen *O. Lamarckiana* ♀ × *biennis* ♂ und × *muricata* ♂ je nur eine Bastardform, die natürlich, wegen der

Heterogamie der beiden hier als Männchen verwendeten Arten, weder mit der *laeta* noch mit der *velutina* aus der reziproken Kreuzung identisch ist. *De Vries* kam so zu dem Schluß; *O. Lamarckiana* ist in Kreuzungen passiv spaltbar, aber damit die Spaltung Ereignis wird, muß die zur Kreuzung verwendete Art ein aktives Spaltungsvermögen besitzen; die Spaltbarkeit der *O. Lamarckiana* ist ein Ausdruck ihrer Mutabilität und beruht auf einem „labilen“ Zustand ihrer Erbanlagen, der eben die sämtlichen Formen der Mutation bedingt.

Taube Bastardsamen.

Eine Zufallsentdeckung, die der Schreiber dieser Zeilen bei einer embryologischen Untersuchung machte, hat hier Klarheit gebracht. Wird eine von Venedig stammende Rasse der *O. muricata* mit dem Pollen von *O. biennis* bestäubt, so entwickeln sich die Bastardfrüchte und -samen anscheinend ganz gut, aber die Samen enthalten nie einen keimfähigen Embryo. Die Befruchtung und die ersten Teilungen der Eizelle verlaufen ganz nach der Regel, doch nach wenigen Teilungen steht die Zellvermehrung still, die Zellen des Embryo und ihre Kerne vergrößern sich bedeutend, und so stellt der ausgewachsene Embryo einen winzigen, wenige Zellen starken, sehr bald absterbenden Körper dar, statt, wie in gesunden reifen Samen, ein zweiblättriges auf die Keimung begieriges Pflänzchen mit vielen Tausenden von Zellen. Auch das Nährgewebe des Samens, das Endosperm, das wie der Embryo einem Befruchtungsvorgang seine Entstehung verdankt, besteht, wenn es seine Entwicklung abschließt, aus wenigen riesenhaft vergrößerten Zellkernen im Plasma der Embryosackzelle. Die Keimzellen der beiden Arten vertragen sich also nicht mit einander, wie es oft bei Kreuzung von Arten, die nicht sehr nahe verwandt sind, vorkommt. Verwunderlich sind solche Störungen bei dem Zusammenleben artverschiedener Zellkerne in einer und derselben Zelle nicht, wenn wir uns an die Revolutionen erinnern, die nach den Ergebnissen der Immunitätforschung schon die Einverleibung von artfremdem Eiweiß in die Blutbahn eines Tieres hervorruft.

Bei der Befruchtung der *O. Lamarckiana* durch den Pollen von *O. biennis* entwickelt sich die Hälfte der befruchteten Samenanlagen zu keimfähigen Samen, aus denen die bekannte einzige Bastardform — sie ist *fallax* genannt worden — hervorgeht, die andere Hälfte der Samenanlagen zeigt nach der Befruchtung im Embryo und im Endosperm genau dieselben Störungen, wie wir sie bei der Kreuzung *O. muricata* × *biennis* kennen gelernt haben. In der reifen Frucht sind deshalb die Samen zur Hälfte klein und verschrumpft und enthalten einen winzigen, nur mikroskopisch wahrnehmbaren Embryo. Die früh gehemmten Embryonen stellen augenscheinlich den zu *fallax*

gehörigen, nicht lebensfähigen Zwilling dar. Bei der Kreuzung mit *O. muricata* ist die Zwillingsbildung noch leichter festzustellen: alle Samen in den Lamarckianakapseln sind nach Befruchtung durch *muricata*-Pollen groß und keimfähig, aber nur die Hälfte der Keimlinge ergrünt und wächst zu der blühbaren Form *gracilis* heran, die andere Hälfte geht nach Entfaltung der rein weiß bleibenden Keimblätter, wenige Tage nach der Keimung, zugrunde. Dieses Prinzip ist in allen geprüften Fällen bestätigt worden: wenn alle Samen der *O. Lamarckiana* nach Kreuzung mit einer anderen Art keimfähig sind, gehen aus ihnen mindestens zwei Bastardformen hervor, die aber nicht beide lebensfähig zu sein brauchen; liefert eine Kreuzung der *O. Lamarckiana* ♀ aber nur einen einzigen keimfähigen Bastard, so sind die Samen zu etwa 50 % taub. Wir wissen also jetzt: *O. Lamarckiana* ist in beiden Geschlechtern nicht bloß potentiell spaltbar, sondern sie wird bei jeder Kreuzung tatsächlich in zwei Bastardformen gespalten. Dieses Verhalten ist nur möglich, wenn sie immer zwei Klassen von Keimzellen in jedem Geschlecht erzeugt.

Lebensunfähige Homozygoten.

Wie kommt es nun aber, daß *O. Lamarckiana* bei Selbstbefruchtung nur sich selber hervorbringt, von den Mutanten vorläufig abgesehen? Nennen wir die *velutina* erzeugenden Keimzellen bzw. den in ihnen verkörperten Anlagenkomplex *velans*, die *laeta* erzeugenden *gaudens*, so ist *O. Lamarckiana* durch die Konstitutionsformel $velans \text{ } \varnothing \text{ } \delta \text{ } . \text{ } gaudens \text{ } \varnothing \text{ } \delta$ darzustellen; die Geschlechtszeichen deuten an, daß beide Komplexe in beiden Geschlechtern, also in den Samenanlagen wie im Pollen aktiv sind. Bei Selbstbestäubung müssen nach den Mendelschen Gesetzen neben 50 % heterozygotischer *Lamarckiana* auch 50 % Homozygoten entstehen, nämlich 25 % *velans . velans* und 25 % *gaudens . gaudens*. Diese Homozygoten brauchen aber nicht lebensfähig zu sein, sie können früh ausgemerzt werden, wie der Zwillingbruder von *O. (Lam. × biennis) fallax*. Tatsächlich erzeugt *O. Lamarckiana* bei Selbstbefruchtung immer mindestens zur Hälfte taube Samen mit winzigen Embryonen, in denen wir mit aller Sicherheit die beiderlei homozygotischen Kombinationen sehen dürfen. Daß die lebensunfähigen Formen in diesem Fall Homozygoten sind, nicht Heterozygoten, wie in den zuerst geschilderten Fällen, das wird durch eine Entdeckung von *Hembert-Nilsson* ins rechte Licht gerückt. Es gibt Stämme von *O. Lamarckiana*, die rote Blattnerven haben, statt weißer bzw. farbloser, wie die gewöhnlich kultivierte Rasse. Die rotnervigen Individuen erzeugen bei Selbstbestäubung immer neben rotnervigen Nachkommen auch weißnervige; konstant rotnervige Stämme gibt es nicht, während die Weißnerven nie Rotnerven abspalten. Die mit dem Rotnervenfaktor ausgestatteten Individuen sind demnach in bezug auf

diesen Faktor immer heterozygotisch. Eine Zygote, die den Rotnervenfaktor doppelt, in homozygotischer Verwirklichung enthält, ist zum frühzeitigen Absterben verurteilt, auch wenn sie in bezug auf die großen Anlagenkomplexe heterozygotisch ist. Das kommt darin zum Ausdruck, daß die Rotnerven mehr taube Samen hervorbringen als die Weißnerven. Wenn wir nach der üblichen Formelsprache die Anlage für Rotnervigkeit mit *R*, die für Weiß- oder Nichtrotnervigkeit mit *r* bezeichnen, so sind lebensfähig die Kombinationen *R*-velans *r*-gaudens, *r*-velans *R*-gaudens, *r*-velans *r*-gaudens, aber nicht *R*-velans *R*-gaudens. Wie wir uns die Störung der Entwicklung durch das doppelte Vorhandensein des *R*-Faktors zu denken haben, ist vorläufig unbekannt. Aber halten wir uns an die unbezweifelbare Tatsache, und wir kommen zu dem Schluß: wenn unter Umständen die homozygotische Anwesenheit eines einzigen, ganz harmlos erscheinenden Erbfaktors genügt, um der Zygote die Lebensfähigkeit zu nehmen, so kann noch viel eher die Homozygotie in bezug auf die großen antagonistischen Faktorenkomplexe, die in der *O. Lamarckiana* stecken, imstande sein, die Entwicklungsfähigkeit aufzuheben; in einem solchen Komplex kann ja ganz wohl ein ähnlich wirkender, bei homozygotischer Anwesenheit „letal“ Faktor enthalten sein.

Teilweise, typenauslesende *Sterilität*, und zwar Untauglichkeit entweder der Zygoten oder schon der Keimzellen, ist es also, was die Vererbungserscheinungen der *Oenotheren* so lange verdunkelt und Abweichungen von den Mendelschen Gesetzen vorgetäuscht hat. Die meisten genauer studierten *Oenotheraspezies* sind *Bastardarten*, die sich dadurch dauernd in heterozygotischem Zustand halten, daß Homozygoten nicht zur Entwicklung kommen. Der ursprünglichere Typus liegt wohl in der isogam-heterozygotischen *O. Lamarckiana* vor, bei der die Homozygoten sich wohl noch bilden, aber früh absterben. Davon abgeleitet dürfte das Verhalten der heterogamen Formen sein, bei denen infolge einer Art von geschlechtsbegrenzter Vererbung schon durch Ausmerzung von Keimzellen verhindert wird, daß Homozygoten überhaupt im Befruchtungsvorgang zustande kommen, und die dementsprechend nur wenige taube, wohl zufällig verhungernde, nicht genotypisch gestörte Samen erzeugen.

Komplexanalyse.

Die skizzierte Deutung der Zwillingsbastardbildung und der tauben Samen von *O. Lamarckiana* hat vor kurzem auch *de Vries* angenommen; Heterozygotie (wenn er es auch anders nennt) und nicht labiler Zustand der Faktoren ist die Ursache. Was das primäre Zustandekommen dieser Heterozygotie betrifft, so hält er noch an der Annahme einer Mutation fest: der velans-Komplex soll spontan aus *gaudens* hervorgegangen sein. Um einen Begriff von der Verschiedenheit der

beiden Erbkomplexe zu geben, möchte ich die wichtigsten unterscheidenden Charaktere aufzählen; die sich durch Vergleichung der zusammengehörenden Zwillingsbastarde ermitteln lassen. Der Komplex *velans* vererbt: niedrigen Wuchs, zylindrische, brüchige Stengel, schmale dunkelgrüne Blätter, zurückgebogene rinnige Blütendeckblätter, dichte weiche Behaarung, dicke Blütenknospen, dicke Früchte, pollenreiche Staubbeutel, dunkelgelbe Blumenkronen, rotes Anthokyan an den Blütenkelchen, an den Früchten, in den als feine rote Tupfen erscheinenden Höckerchen am Grund der stärkeren Stengel- und Fruchtknotenhaare. Der Komplex *gaudens* vererbt: hohen Wuchs, kantige zähe Stengel, breite hellgrüne Blätter, aufgerichtete flache Blütendeckblätter, spärliche grobe Behaarung, schlanke Früchte, pollenarme Staubbeutel, blaßgelbe Blumenkronen, kein Anthokyan in allen Teilen. Angesichts derartiger Unterschiede zwischen den antagonistischen Bestandteilen der *O. Lamarckiana* dürfte dem unbefangenen Beurteiler die Entscheidung zwischen der Annahme einer Mutation und der einer Entstehung durch Artkreuzung nicht schwer fallen.

Der Eizellenkomplex der *O. muricata* ist rigens benannt worden, weil er straff aufrechten Stengelwuchs vererbt, der Pollenkomplex *curvans*, weil er in allen Kreuzungen die dominanten nickenden Stengelspitzen überträgt. Wir können jetzt noch hinzufügen, daß bei der venezianischen Rasse nur dem Komplex *rigens* die roten Blattnerven und die rote Punktierung der Stengel und Fruchtknoten zukommen. Für *O. biennis* ist umgekehrt ermittelt worden, daß die Rotnervigkeit hier dem Pollenkomplex angehört; dieser hat deswegen den Namen *rubens* erhalten, und entsprechend der Eizellenkomplex, weil ihm der Rotnervenfaktor abgeht, die Bezeichnung *albicans*. Bedeutsam ist, daß bei der in München kultivierten *biennis*-Rasse auch ein kleiner Teil der aktiven Samenanlagen den Komplex *rubens* statt *albicans* besitzt. *Rubens* verhält sich also isogam, während *albicans* streng heterogam, auf die Eizellen beschränkt ist. Die Rasse als solche können wir halb heterogam nennen; sie stellt ein Bindeglied zwischen dem ganz heterogamen Typus der *O. muricata* und dem isogamen der *O. Lamarckiana* dar.

Die vierte europäische Art, *O. suaveolens*, hat den gleichen Eizellenkomplex *albicans* und einen wieder isogamen Komplex *flavens* (er vererbt oft mangelhafte Chlorophyllbildung) im Pollen und in einem Teil der Eizellen. Mit den Formeln:

$$\begin{aligned} O. Lamarckiana &= velans \text{ ♀} \cdot gaudens \text{ ♀} \text{ ♂} \\ biennis &= albicans \text{ ♀} \cdot rubens \text{ ♀} \text{ ♂} \\ suaveolens &= albicans \text{ ♀} \cdot flavens \text{ ♀} \text{ ♂} \\ muricata &= rigens \text{ ♀} \cdot curvans \text{ ♂} \end{aligned}$$

läßt sich jetzt nach Mendelschem Schema arbeiten wie mit den üblichen Buchstabenformeln, die Einzelfaktoren andeuten. Sobald dann bei einer Kreuzung ein normal mendelnder Einzelfaktor auftritt, der zwischen den Komplexen ausgetauscht