

Resumé seiner Arbeiten über *Rubus*.

Hinterlassenes Manuskript

von

Bengt Lidforss.

(Eingegangen am 14. November 1913.)

Mein schwedischer Kollege und Freund, Professor Bengt Lidforss, hatte mir — für die 2. Auflage der „Elemente der exakten Erblichkeitslehre“ — ein Resumé seiner ausgedehnten hochinteressanten, nur teilweise publizierten Arbeiten über *Rubus*-Bastarde versprochen. Dieses Versprechen wurde leider — wegen Lidforss' ernstlicher Krankheit — nicht rechtzeitig erfüllt; nur mündliche Mitteilungen konnte ich benutzen. Am selben Tage, an dem das hier vorliegende Resumé mir zugeht, ereilte der Tod den hochbegabten Forscher und Lehrer mitten in seiner Tätigkeit.

Durch die hier vorliegende Publikation des letzten Aufsatzes meines leider viel zu früh verstorbenen Freundes hoffe ich seinem Andenken sowie der Wissenschaft am besten zu dienen. Lidforss selbst hat auch an eine besondere Publikation des Resumés gedacht, falls es für mein Buch zu groß sein sollte.

Kopenhagen, Dezember 1913.

W. Johannsen.

Von den *Rubus*-Arten besitzen die Brombeeren (Untergattung *Eubatus* Focke, Unterreihe *Moriferi* Focke) insofern eine ausgesprochene Neigung zur Bastardbildung, als auch zwischen Arten, die in morphologischer Beziehung tiefgehende Differenzen zeigen, fruchtbare Bastarde gebildet werden können. Bei künstlicher Kreuzbefruchtung erhält man indessen neben echten Bastarden fast regelmäßig falsche Bastarde, die der Mutterpflanze durchaus ähnlich sind und stets eine völlig konstante Nachkommenschaft liefern. Das quantitative Verhältnis zwischen echten und falschen Bastarden schwankt in konkreten Fällen, je nach der Verwandtschaft der beiden Stammeltern, innerhalb ziemlich weiter Grenzen. Sind die Eltern nahe verwandt, so erhält man gewöhnlich echte und falsche Bastarde in ungefähr gleicher Anzahl, so z. B. bei Kreuzungen zwischen *R. caesius* L. ♂ und Arten aus der Gruppe *Corylifolii*, wie *R. acuminatus* Lindeb. ♀,

R. divergens Neum. ♀, *R. dissimulans* Lindeb. ♀; ebenso verhalten sich die Kombinationen *R. plicatus* Wh. u. N. ♀ × *caesius* L. ♂, *R. polyanthemus* Lindeb. ♀ × *Bellardii* Wh. u. N. ♂, *R. polyanthemus* Lindeb. ♀ × *radula* Whe. ♂ usw. Durch wiederholte Befruchtung von *R. thyrsanthus* Focke mit Pollen von *R. caesius* L. ist neben Hunderten von falschen Bastarden nur einmal ein echter Bastard erhalten worden. Das nämliche gilt von der Kombination *R. affinis* Wh. u. N. ♀ mit *R. caesius* L. ♂ und von *R. Lindebergii* P. J. Müll. ♀ mit *R. Bellardii* Wh. u. N. ♂. In einigen Fällen wurden bis jetzt, trotz öfters wiederholter Kreuzbefruchtungen, nur falsche Bastarde erhalten, so z. B. wenn *R. polyanthemus* Lindeb., *R. insularis* F. Aresch., *R. Lindebergii* P. J. Müll. mit Pollen von *R. caesius* L. befruchtet wurden; aus den reziproken Kreuzungen entstanden auch bis jetzt nur falsche Bastarde, die vom typischen *R. caesius* L. nicht zu unterscheiden waren. Eine Sonderstellung nimmt *R. tomentosus* Borkh. ein, insofern diese Art, mit Pollen von *R. vestitus* Wh. u. N. resp. von *R. polyanthemus* Lindeb. befruchtet, nur echte Bastarde geliefert hat, während aus den reziproken Kreuzungen nur einzelne echte (und eine Mehrzahl falscher) Bastarde hervorgingen.

Die falschen Bastarde stimmen, wie schon hervorgehoben, mit der Mutterpflanze vollkommen überein und lassen auch nicht den geringsten Einschlag von der Vaterpflanze wahrnehmen. Sie liefern immer eine durchaus einheitliche Nachkommenschaft ohne die geringste Spur von Spaltungserscheinungen. Da die echten (binären) Bastarde, wie im folgenden näher erörtert wird, in der F₂-Generation immer eine tiefgehende Spaltung aufweisen, so liegt die Annahme auf der Hand, daß die falschen Rubusbastarde nicht durch einen normalen Sexualakt, sondern entweder durch Pseudogamie im Sinne Fockes oder durch Merogonie (mit Zerstörung des männlichen Sexualkerns) entstanden sind. Die sichere Entscheidung dieser Frage, sofern sie auf cytologischem Gebiet angestrebt wurde, ist mir bis jetzt nicht gelungen, doch scheint ein normaler Befruchtungsakt in diesem Falle absolut ausgeschlossen.

Im Gegensatz zu den falschen Rubusbastarden zeigen die echten Bastarde dieser Gattung in F₂ immer weitgehende Spaltungen, die eine fast unbegrenzte Polymorphie der F₂-Generation bedingen. Die zurzeit durchgeführten Kreuzungen verteilen sich naturgemäß auf drei Gruppen, die am besten einzeln besprochen werden.

I. Kreuzungen zwischen *R. corylifolii*¹⁾ und *R. caesius* L.

Die F₁-Generation ist einförmig und hält in fast allen Eigenschaften (auch in bezug auf die Blütezeit) die Mitte zwischen den Stammeltern. Neue Eigenschaften treten nicht auf, wohl aber eine Verstärkung schon vorhandener und zwar besonders solcher, die sich auf die Bestachelung und die Behaarung beziehen. Die Bastarde sind vegetativ sehr kräftig, blühen reichlich und zeigen ausnahmslos eine im Vergleich mit den *Corylifolius*-Eltern wesentlich erhöhte Fertilität. Während der Pollen von *R. acuminatus* Lindeb., *R. divergens* Neum. und *R. dissimulans* Lindeb. regelmäßig 60—75 % taube Körner führt und auch der Pollen von *R. caesius* häufig einen gewissen, obwohl geringeren Prozentsatz untauglicher Körner aufweist, besteht der Pollen der betreffenden drei Bastarde (*Corylifolius* form. ♀ × *caesius* ♂) stets aus lauter normalen Körnern (100 %), die in künstlichen Nährlösungen sehr kräftige Schläuche treiben. Die Früchte sind demgemäß bei diesen Bastarden im allgemeinen sehr gut ausgebildet, so daß schon das Äußere dieser Pflanzen, die übrigens ganz den Eindruck heteracanthor *Corylifolien* machen, von den gewöhnlichen Vertretern dieser Gruppe abweicht.

Die F₂-Generation zeigt eine überaus große Vielförmigkeit, die dadurch erhöht wird, daß unter Umständen neue, den Stammeltern fremde Eigenschaften auftreten. So finden sich unter den F₂-Pflanzen der drei oben genannten Kombinationen einzelne Individuen mit vorwiegend 7-zähligen Blättern, obwohl *R. caesius* immer 3-zählige und die betreffenden *R. corylifolii* regelmäßig 3—5-zählige Blätter besitzen. *Rubus caesius* und *R. acuminatus* blühen immer (auch an sehr schattigen Stellen) rein weiß, der F₁-Bastard ebenso, hingegen treten in F₂ Formen mit rotgefärbten Blüten auf und in allen Nuancen von Tiefrot bis zum schwächsten Bläßrot. Ebenso kommen unter den F₂-Pflanzen, obwohl

¹⁾ Die Gruppe der *R. corylifolii* umfaßt eine große Anzahl Formen von sehr variabelm Äußern, die aber sämtlich Mittelformen zwischen *R. caesius* L. und den schwarzfrüchtigen Nicht-Corylifolien darstellen und wahrscheinlich aus entsprechenden Kreuzungen hervorgegangen sind (Focke). Indessen finden sich unter den *R. corylifolii* manche Formen, die sich durch Samenbeständigkeit und große geographische Verbreitung als „gute“ Arten dokumentieren, während andere Corylifolien sich in der Kultur durch ihre vielförmige Nachkommenschaft als Bastarde oder Bastardabkömmlinge entpuppen. Die für meine Kreuzungsversuche benutzten Formen gehören sämtlich der ersten Kategorie an.

B. L.

in geringer Anzahl, Formen mit sehr schmalen, grünlichgelben Blättern vor, deren Fruchtbarkeit meistens in hohem Grade reduziert ist. Im übrigen findet in F_2 eine regelrechte Aufspaltung statt, so daß unter den betreffenden Individuen nicht zwei einander vollkommen ähnlich sind. Bestimmte Gruppen oder einfache Zahlenverhältnisse kommen dabei nicht zum Vorschein, hingegen lassen sich in bezug auf einzelne Eigenschaften, wie Bewehrung, Behaarung, Blattform, Blütenfarbe, Fertilität usw., kontinuierliche Reihen aufstellen, welche die äußersten Extreme (z. B. dichte, kräftige Bestachelung — fast völlige Wehrlosigkeit der Schößlinge) miteinander verbinden. Ebenso zeigt die Fertilität in F_2 alle Übergänge zwischen normaler Fruchtbarkeit und völliger Sterilität, was in Anbetracht der außergewöhnlichen Pollengüte und Fruchtbarkeit der F_1 -Generation recht paradox anmutet. Die Sterilität kann bei den F_2 -Pflanzen unter Umständen durch Versagen des weiblichen Sexualapparats bedingt sein, während der Pollen 30—40% normale Körner enthält. Im allgemeinen, doch nicht immer, sind es die irgendwie extrem ausgebildeten Individuen, welche die größte Sterilität aufweisen.

Die aus einer bestimmten F_2 -Pflanze durch Selbstbefruchtung hervorgegangenen F_3 -Individuen sind, so weit die bisherigen Erfahrungen reichen, unter sich niemals vollkommen gleich, besitzen aber oft eine auffallende Neigung, den Typus der betreffenden F_2 -Mutterpflanze beizubehalten, so daß in dieser Weise mehr oder weniger scharf umschriebene Gruppen zustande kommen können. So entstanden z. B. aus einer F_2 -Pflanze mit 7-zähligen Blättern etwa 90% Individuen mit dieser Blattform, wobei auch die Art der Bewehrung, die Form der Einzelblätter usw. nur innerhalb enger Grenzen variierte. Wie zu erwarten, verhalten sich verschiedene F_2 -Individuen mit Rücksicht auf die Vielförmigkeit resp. relative Einheitlichkeit ihrer Nachkommenschaft oft recht verschieden.

Das Verhalten der F_4 -Individuen konnte bis jetzt nur an der Nachkommenschaft eines wildwachsenden Bastards studiert werden. Es ergab sich eine auffallend gute Erhaltung des von der F_1 -Pflanze sehr abweichenden F_2 -Typus, aber noch keine völlige Konstanz. Immerhin würde ein solcher Bastardabkömmling, wenn er zufällig im Freien angetroffen und dann in der Kultur durch einige Generationen verfolgt werden würde, durchaus den Eindruck einer nach dem Schema von de Vries mutierenden Art machen.

Bastarde zwischen echten *R. corylifolii* und *R. caesius* sind im Freien keineswegs selten, in Anbetracht ihrer großen Fruchtbarkeit ist

es aber kaum zu verwundern, daß die Bastardnatur dieser Formen lange verkannt blieb. So wurde *R. acuminatus* \times *caesius* schon vor 30 Jahren von Lindeberg als Art unter dem Namen *R. acutus*, *R. divergens* \times *caesius* (im Jahre 1899) von mir als *R. progenerans*¹⁾ beschrieben. Bastardabkömmlinge von *R. acuminatus* \times *caesius* mit 7-zähligen Blättern werden von den Floristen gewöhnlich zu *R. pruinosus* Asch. geführt, wobei öfters irrtümlicherweise ein Einschlag von *R. idaeus* vorausgesetzt wird.

II. Kreuzungen zwischen schwarzfrüchtigen Nicht-*Corylifolii* (♀) und *R. caesius* L. (♂).

Als Typus dieser Kombination mag *R. plicatus* Wh. u. N. ♀ \times *caesius* L. ♂ vorgeführt werden. Die F₁-Generation ist vielförmig, so daß nicht zwei Individuen einander ganz ähnlich sind; im allgemeinen halten jedoch die F₁-Pflanzen die Mitte zwischen den beiden Stammeltern, und zwar auch in bezug auf physiologische Eigenschaften, wie Blütezeit, Geotropismus usw. (*R. plicatus*: Schößlinge aufrecht, negativ-geotropisch, *R. caesius*: kriechend, transversal-geotropisch, der Bastardschößling erst bogig, später mit liegender Spitze). Die Fertilität ist durchgängig stark herabgesetzt; einige Individuen bringen es überhaupt nicht zur floralen Knospenbildung, andere bilden Blütenknospen, die aber niemals aufblühen, wieder andere erzeugen normal aussehende Blüten, in denen — allerdings selten — vereinzelt Steinfrüchtchen mit keimfähigen Samen ausgebildet werden.

In der F₂-Generation herrscht eine große Polymorphie, die wahrscheinlich in erster Linie auf typischer Mendelspaltung beruht, doch sind die Verhältnisse hier zu kompliziert, um genauer analysiert werden zu können. Bemerkenswert ist das Auftreten von ganz aufrechten und ganz kriechenden F₂-Pflanzen, also eine Aufspaltung des Klinogeotropismus in negativen und Diageotropismus.

Die Bastarde dieser Gruppe zeigen auffallende Relationen zu längst bekannten wildwachsenden Arten aus der Gruppe *Corylifolii*. So ist

¹⁾ Progenerans = erzeugend. Die Fähigkeit dieser Pflanze, neue Formen zu erzeugen, war mir schon in den 80er Jahren bekannt. Doch konnte ich mich damals nicht entschließen, einen Brombeerstrauch, der regelmäßig 100 % guten Pollen hervorbrachte, als Bastard zu betrachten. Erst als sich herausstellte, daß künstlich gemachte *R. divergens* ♀ \times *caesius* ♂-Individuen mit *R. progenerans* völlig übereinstimmten und auch durchgängig 100 % guten Pollen hervorbrachten, klärte sich die Sache mit einem Schlage auf.

die F₁-Pflanze von *R. thyrsanthus* ♀ × *caesius* ♂ kaum vom typischen *R. Wahlbergii* Asch. zu unterscheiden; von den F₂-Pflanzen dieser Generation erinnern einige lebhaft an den echten *R. pruinosis* Asch., andere an *R. acuminatus* Lindeb., wieder andere an *R. Wahlbergii* Asch. Von den verschiedenen F₁-Pflanzen der Kombination *R. plicatus* ♀ × *caesius* ♂ zeigen die meisten eine auffallende Ähnlichkeit mit Formen des *R. dissimulans* Lindeb., von welchem mehrere wildwachsende Varietäten beschrieben sind. Die Kombination *R. affinis* ♀ × *caesius* ♂ (F₁-Pflanze) würde von einem trainierten Rubuskenner wahrscheinlich als eine abweichende Form des *R. Wahlbergii* bestimmt werden.

III. Bastarde zwischen schwarzfrüchtigen Nicht-*Corylifolii*.

Die F₁-Generation dieser Kategorie zeigt immer eine weitgehende Vielförmigkeit, so daß ein Beet derartiger F₁-Pflanzen durchaus den Eindruck einer aufspaltenden F₂-Generation hervorbringt. Dies wurde für folgende Kombinationen konstatiert: *R. tomentosus* Borkh. ♀ × *polyanthemus* Lindeb. ♂ und rezipr. Konj., *R. polyanthemus* Lindeb. ♀ × *insularis* F. Aresch. ♂, *R. polyanthemus* Lindeb. ♀ × *radula* Wh. u. N. ♂, *R. polyanthemus* Lindeb. ♀ × *Bellardii* Wh. u. N. ♂, *R. tomentosus* Borkh. ♀ × *plicatus* Wh. u. N. ♂, *R. tomentosus* Borkh. ♀ × *affinis* Wh. u. N. ♂, *R. tomentosus* Borkh. ♀ × *vestitus* Wh. u. N. ♂. Die Ähnlichkeit mit einer F₂-Generation wird noch dadurch erhöht, daß nicht selten den Stammeltern fremde Eigenschaften zum Vorschein kommen und überhaupt recht fremdartige Typen auftreten (dickblättrige Gigastypen mit stark gedrungener Gestalt, zierliche reichblühende Nanellatypen usw.).

Im allgemeinen zeichnen sich die durch Kreuzung von schwarzfrüchtigen Nicht-*Corylifolii* entstandenen F₁-Pflanzen durch eine überraschend gute Fertilität aus, und zwar auch dann, wenn die Stammeltern einander sehr unähnlich sind. So besitzt z. B. *R. plicatus* Wh. u. N. aufrechte, fünfeckige, unbehaarte, mit kräftigen, gleichförmigen Stacheln besetzte Schößlinge und 5-zählige Blätter, *R. Bellardii* Wh. u. N. dagegen kriechende, runde, mit weichen, ungleichen Stacheln, Drüsenborsten und Stieldrüsen bekleidete Schößlinge und konstant 3-zählige Blätter; die beiden Arten sind einander äußerlich so unähnlich, daß man von vornherein kaum an die Möglichkeit einer Kreuzung glauben möchte, doch gelingt eine solche relativ leicht, und — das

Merkwürdigste von allem — die erhaltenen F_1 -Pflanzen besitzen ebenso gut entwickelten Pollen und ebenso reichlichen Fruchttansatz wie die beiden, übrigens sehr gut fruchtenden Stammeltern. Ähnlich verhalten sich mit Rücksicht auf die Fruchtbarkeit folgende Kombinationen: *R. polyanthemus* ♀ × *radula* ♂, *R. polyanthemus* ♀ × *Bellardii* ♂, *R. polyanthemus* ♀ × *insularis* ♂, *R. insularis* ♀ × *affinis* ♂. Eine sehr wechselnde Fertilität zeigen die F_1 -Pflanzen der Kombination *R. tomentosus* ♀ × *polyanthemus* ♂.

Die F_2 -Generation ist auch bei diesen Kombinationen überaus vielförmig; so finden sich unter etwa 300 F_2 -Individuen aus der Verbindung *R. polyanthemus* ♀ × *Bellardii* ♂ nicht zwei, die einander ganz ähnlich wären. Daß ein Herausmendeln der reinen Stammeltern unter solchen Umständen nicht beobachtet wurde, ist ja wenig befremdend. Die Fertilität der F_2 -Pflanzen wechselt innerhalb weiter Grenzen, und zwar treten auch unter der Nachkommenschaft einer optimal fruchtenden F_1 -Pflanze völlig sterile Individuen auf.

Auch unter den zu dieser Gruppe gehörenden Bastarden zeigen manche eine deutliche Annäherung an gewisse wildwachsende, schon lange bekannte Arten. So erinnert eine F_1 -Pflanze von *R. polyanthemus* ♀ × *Bellardii* ♂ lebhaft an *R. thyrsiflora* Wh. u. N., eine F_2 -Pflanze der nämlichen Kombination ähnelt stark *R. Schleicheri* Wh., *R. tomentosus* ♀ × *affinis* ♂ (F_1) einer *villicaulis*-Form. Die alte Angabe von Focke, daß der Bastard *R. vestitus* × *tomentosus* dem *R. macrophyllus* Wh. u. N. var. *hypoleucus* Focke sehr ähnlich sieht¹⁾, hat sich in meinen Versuchen durchaus bestätigt, doch treten schon in der F_1 -Generation auch andere weniger *hypoleucus*-ähnliche Formen auf.

In bezug auf die F_3 - und F_4 -Generationen dieser Gruppe verfüge ich noch nicht über wissenschaftlich verwertbare Erfahrungen. Doch wird man schwerlich die Annahme abweisen können, daß auch innerhalb dieser Bastardgruppe gewisse Linien im Laufe der Generationen eine erhebliche Konstanz erlangen können und daß in dieser Weise ein großer, wahrscheinlich der größte Teil der jetzigen Brombeerflora entstanden ist. Schon die Tatsache, daß die F_1 -Generation der Kreuzungen zwischen wildwachsenden *Rubus*-arten von erster und zweiter Wertstufe der Systematiker²⁾ gewöhnlich eine sehr große Vielförmigkeit aufzeigt, spricht ja dafür, daß die betreffenden „guten“ Arten Heterozygoten sind, was wohl in den meisten Fällen mit einer in früheren Generationen

¹⁾ Focke, Synopsis Rub. Germ., S. 218.

²⁾ Focke z. B. unterscheidet bei den Brombeeren sechs verschiedene Wertstufen der Arten.

stattgefundenen Artkreuzung zusammenhängen dürfte. Auf die Bedeutung der Bastardierung für die Entstehung neuer *Rubus*-arten („Blendarten“) hat übrigens schon in den 70er Jahren Focke mit großem Nachdruck hingewiesen.

In diesem Zusammenhange mag auch eine physiologische Eigentümlichkeit, die nicht selten an den Blättern sowohl der F_1 -Individuen wie auch der folgenden Generationen auftritt, kurz erwähnt sein. Es handelt sich um scharf umschriebene, allmählich sich vergrößernde Flecke, welche einen grünlichgelben Farbenton besitzen, so daß man in erster Linie an eine Chlorophyllkrankheit denken möchte. Bei Vornahme der Jodprobe zeigt es sich aber, daß eben diese helleren Partien sehr stärkeereich sind, und zwar auch in den frühen Morgenstunden, wenn die normalen Blatteile durch die nächtliche Stärkeauswanderung fast stärkefrei geworden sind. Allem Anschein nach handelt es sich hier um eine Beschädigung der diastatischen Fermente, welche ihrerseits möglicherweise auf einer intrazellularen Giftwirkung der artfremden Plasmamassen aufeinander beruhen könnte.

Tripelbastarde.

Solche Bastarde sind nach drei verschiedenen Schemata erhalten worden:

1. $A \text{ ♀} \times (B \text{ ♀} \times C \text{ ♂}) \text{ ♂}$,
2. $(B \text{ ♀} \times C \text{ ♂}) \text{ ♀} \times A \text{ ♂}$,
3. $(A \text{ ♀} \times B \text{ ♂}) \text{ ♀} \times (C \text{ ♀} \times B \text{ ♂}) \text{ ♂}$.

1. Nach dem ersten Schema wurde versucht *R. affinis* Wh. u. N., *R. insularis* F. Aresch. und *R. polyanthemus* Lindb. mit Pollen von *R. acuminatus* ♀ × *caesius* ♂ (100 % taugliche Körner) zu befruchten. Es entstanden im allgemeinen nur falsche Bastarde, die der Mutterpflanze durchaus ähnlich waren, und eine völlig konstante Nachkommenschaft erzeugten. Nur aus der Kombination *R. affinis* ♀ × (*acuminatus* ♀ × *caesius* ♂) wurden neben zahlreichen falschen Bastarden zwei Individuen erhalten, die offenbar echte Bastarde sind, aber trotz ihres erheblichen Alters — die Kreuzung geschah im Jahre 1902 — infolge allgemeiner Schwäche noch nicht geblüht haben.

2. Ganz anders verhält sich die reziproke Kreuzung, die stets mit denselben Individuen wie die vorige ausgeführt wurde. In diesem Falle wurden lauter echte Bastarde erhalten, die stets eine große Ähnlichkeit mit den männlichen Eltern zeigen, dabei aber einen deutlichen Einschlag von der hybriden Mutterpflanze zur Schau tragen.

Falsche Bastarde scheinen auf diesem Wege überhaupt nicht gebildet zu werden, dagegen gelingt es in dieser Weise, Arten miteinander zu kombinieren, die sonst bei direkter Kreuzung unter sich nur falsche Bastarde geben. So wurden in dieser Weise z. B. folgende Kombinationen erhalten: *R. (acuminatus* ♀ × *caesius* ♂) ♀ × *polyanthemus* ♂, (*R. acuminatus* ♀ × *caesius* ♂) ♀ × *insularis* ♂, *R. (acuminatus* ♀ × *caesius* ♂) ♀ × *pyramidalis* ♂, *R. (acuminatus* ♀ × *caesius* ♂) ♀ × *suberectus* ♂ usw.

In allen diesen Kombinationen tritt der dominierende Einfluß der Pollenpflanze, besonders in bezug auf Bestachelung, Bewehrung, Blattform, Blütenfarbe usw., sehr deutlich zutage. Immerhin zeigen die aus einer und derselben Kreuzung hervorgegangenen Individuen unter sich bisweilen recht erhebliche Differenzen, auch treten unter Umständen neue Eigenschaften auf, die bei den drei Stammeltern nie zum Vorschein kommen, z. B. tiefrote Blütenfarbe bei einem Individuum von der Kombination *R. (acuminatus* ♀ × *caesius* ♂) ♀ × *suberectus* ♂. Im allgemeinen sind die Tripelbastarde von diesem Typus vegetativ sehr kräftig, die Fruchtbarkeit zeigt aber alle Zwischenstufen vom optimalen Standard bis zur völligen Sterilität. Die Nachkommenschaft ist entweder vielförmig, oder aber sie zeigt eine ausgeprägte Einheitlichkeit, die einen sehr befremdenden Eindruck macht und den Verdacht erweckt, es handele sich hier vielleicht um eine Merogonie mit Erhaltung des männlichen (artreinen) und Zerstörung des weiblichen (Bastard-) Kerns.

Unter den Tripelbastarden von diesem Typus finden sich Formen, die auffallende Beziehungen zu gewissen wildwachsenden Formen zeigen. So stimmt ein Individuum aus der Kombination *R. (acuminatus* ♀ × *caesius* ♂) ♀ × *insularis* ♂ vollkommen mit dem in Deutschland und südlichen Skandinavien verbreiteten *R. orthostachys* G. Braun (*R. Mortensenii* F. u. G.), ein Individuum der Verbindung *R. (acuminatus* ♀ × *caesius* ♂) ♀ × *suberectus* ♂ ähnelt sehr dem eigentümlichen *R. Lagerbergii* Lindb. Wahrscheinlich sind manche wildwachsende Brombeerarten in dieser Weise entstanden.

Mutationen wildwachsender *Rubus*arten.

Bei Aussaat von Samen aus geselbsteten Blüten haben die meisten darauf geprüften Brombeerarten eine Anzahl abweichender Formen erzeugt, welche in den untersuchten Fällen ihren neuen Typus auf die Nachkommenschaft unverändert übertragen haben. Solche erbliche Neuheiten wurden bis jetzt bei folgenden Arten konstatiert: *R. suberectus*

Anders, *R. plicatus* Wh. u. N., *R. polyanthemus* Lindeb., *R. villi-caulis* Koehl. var. *parvulus* Hülsen, *R. Lindebergii* P. J. Müll., *R. insularis* F. Aresch., *R. vestitus* Wh. u. N., *R. radula* Wh., *R. thyrsiflorus* Wh. u. N., *R. Bellardii* Wh. u. N., *R. tiliaceus* Lge.

Es handelt sich, wie jeder Brombeerkenner sofort ersieht, in diesen Fällen vorwiegend um altbekannte Arten erster oder zweiter Wertstufe, die auch meistens eine große geographische Verbreitung besitzen. Als typisches Beispiel soll hier nur *R. polyanthemus* Lindeb. und seine Mutanten kurz geschildert werden. Diese Art — nebenbei bemerkt, wohl die stattlichste Brombeerform Skandinaviens, weshalb sie auch von Neumann als *R. pulcherrimus* beschrieben wurde — ist sehr verbreitet in England und Irland, kommt außerdem in Westdeutschland und an mehreren Orten in Dänemark vor, auf der skandinavischen Halbinsel aber nur in Schonen, und zwar an der Südseite von Kullaberg, wo die Art stellenweise recht üppig auftritt. Als Versuchspflanze hat vorwiegend ein einziger, aus Samen von Kullaberg erzogener, durchaus typischer Strauch gedient; ganz ähnliche Resultate lieferten aber auch Versuche, die mit kontrolliertem Samen anderer Herkunft ausgeführt wurden.

Bei Aussaat einer genügenden Anzahl *Polyanthemus*-Samen erhält man neben einer Mehrzahl typischer Pflanzen stets abweichende Formen, deren Anzahl zwischen 1—15% wechseln kann. Die abweichenden Formen sind in vielen Fällen schon als Keimpflänzchen kenntlich und machen im ausgewachsenen Zustande bisweilen der Mutterart gegenüber durchaus den Eindruck neu entstandener, selbständiger Arten, während sie in anderen Fällen vom systematischen Gesichtspunkte aus als Varietäten oder Subvarietäten zu bezeichnen wären. Von den extrem ausgebildeten Neuheiten erinnert eine Pflanze, die übrigens durch den großen Anthocyangehalt sämtlicher vegetativer Teile ausgezeichnet ist, auffallend an *R. affinis* Wh. u. N., ein anderes Individuum durch die weißfilzigen Blattunterseiten an *R. tomentosus* Brokh. oder viel mehr an einige F₁-Individuen aus der Kombination *R. tomentosus* ♀ × *polyanthemus* ♂, ein drittes Individuum macht durch seine derbe Dickblättrigkeit und die robuste, gedrungene Gestalt sowie größere Samen den Eindruck einer Gigasform, ein viertes Exemplar dokumentiert sich durch niedrigen Wuchs und kleine, zierliche Blätter als eine Nanellaform, ein fünftes macht durch das tiefgrüne Laub, den pyramidalen, in seiner ganzen Länge durchblättern Blütenstand und die tiefroten Blüten einen ganz fremdartigen Eindruck. Mit demselben Rechte wie de Vries von seinen *Oenothera*-Mutationen kann man auch in bezug auf diese

Rubus-Aberranten den Satz aufstellen: die Abänderungen umfassen alle Organe und gehen in allen Richtungen.

Mit Rücksicht auf die Befähigung der neuen Typen, sich im Leben zu erhalten, findet eine große Variation statt. Einige von den neu entstandenen Formen, so z. B. die soeben erwähnten *affinis*- und *tomentosus*-ähnlichen Neubildungen, scheinen in dieser Hinsicht der Mutterart durchaus ebenbürtig zu sein: sie sind vegetativ sehr kräftig, erzeugen eine große Anzahl auffallend gut keimfähiger Samen und sind gegen Kälte und Schmarotzer ebenso widerstandsfähig wie der typische *R. polyanthemus*. In anderen Fällen machen sich dagegen gewisse konstitutionelle Störungen geltend. So zeigt z. B. die oben erwähnte Form, die sich u. a. durch tiefrote Blüten (*R. polyanthemus* hat weiße oder blaßrote Blüten) und durchblättern Blütenstand auszeichnet, die Eigenheit, daß manche von den dicken, aber auffallend leicht zerbrechlichen Schößlingen schon im ersten Lebensjahre direkt zu Blütenzweigen umgebildet werden; sowohl diese Blüten wie die an normalen Blütenzweigen gebildeten sind fast gänzlich steril. Neben Störungen in der Sexualsphäre kommen bei den Neubildungen auch andere Unregelmäßigkeiten vor; so finden sich an den Blättern oft dieselben krankhaften Erscheinungen, die bei manchen Bastarden dieser Gattung auftreten und mit einer Beschädigung der diastatischen Fermente zusammenhängen¹⁾. Unter Umständen gehen die konstitutionellen Störungen so weit, daß die Pflanzen auf einem Zwergstadium verharren und niemals Blüten produzieren. Solche verkommene Typen entsprechen offenbar dem, was de Vries mit einem wenig glücklichen Namen „Artanfänge“ genannt hat.

Auch in solchen Fällen, wo die inneren Störungen nicht so weit gehen, daß die Blütenbildung unterdrückt wird, sind die aberranten Formen im Vergleich mit der kräftigen Mutterart öfters auffallend schwach und trügwüchsig, so daß sie im Freien von den typischen Formen leicht überholt und verdrängt²⁾ werden dürften. Die scheinbare Konstanz mancher „guter“ Brombeerarten im Freien kommt sicher zum guten

¹⁾ Interessant ist, daß Heribert Nilsson ganz ähnliche Verhältnisse (Verlangsamung der Stärkeauflösung resp. der Stärkewanderung und dadurch herabgesetzte Kohlenstoffassimilation) bei gewissen Linien und Mutanten von *Oenothera Lamarckiana* festgestellt hat. Vergl. Heribert Nilsson, Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1912, Bd. VIII, S. 106 f.

²⁾ Letzteres geschieht fast regelmäßig in Topfkulturen, wenn 20—50 Keimpflanzen zusammenwachsen und nicht rechtzeitig ausgepflanzt werden.

Teil in dieser Weise zustande. Begünstigend wirkt hier auch der Umstand, daß die neu entstandenen Typen im allgemeinen erheblich kälteempfindlicher sind als die Mutterart, was wohl in erster Linie durch Ernährungsstörungen bedingt wird.

Die neuentstandenen Typen zeigen, soweit sie bis jetzt darauf geprüft wurden, insofern eine ausgeprägte Konstanz, als ein Rückschlag auf die Mutterart bis jetzt nicht beobachtet wurde, der neue Typus hingegen mit einer auffallenden Zähigkeit festgehalten wird, und zwar auch bei solchen Individuen, die nicht ganz mit der in erster Hand entstandenen Neubildung übereinstimmen. Derartige Abweichungen sind indessen ziemlich selten, im allgemeinen macht die Nachkommenschaft eines neu entstandenen Typus entschieden einen einheitlicheren Eindruck als diejenige der Mutterart (*R. polyanthemus*). Auch in dieser Beziehung herrscht also eine auffallende Übereinstimmung zwischen *Rubus polyanthemus* und *Oenothera Lamarckiana* mit ihren resp. Mutationen.

Von den übrigen Brombeerarten, die aus durch kontrollierte Selbstbefruchtung erhaltenen Samen erbliche Neuheiten erzeugt haben, gilt prinzipiell dasselbe, das soeben für *R. polyanthemus* dargelegt wurde. Bemerkenswert ist das Auftreten analoger Formen ganz verschiedener Herkunft, z. B. Gigasformen aus *R. insularis*, *R. radula* und *R. tiliaceus*. Von biologischem Interesse ist u. a. der Umstand, daß ein neuer, aus *R. villicaulis* Koehl. var. *parvulus* Hülsen entstandener Typus, der drei Wochen früher als die Mutterart blüht, diese Eigenschaft durch drei Generationen erhalten hat.

In zwei früheren Abhandlungen¹⁾, die trotz einer gewissen Ausführlichkeit doch nur den Charakter vorläufiger Mitteilungen haben sollten und deshalb nur in schwedischer Sprache veröffentlicht wurden, habe ich die Ansicht vertreten, daß die soeben abgehandelten Neubildungen Mutationen im Sinne von de Vries darstellten. In der Tat ist ja die Übereinstimmung zwischen diesen sprungweise entstandenen, erblichen Rubusformen und den Mutationen von *Oenothera Lamarckiana* ohne weiteres einleuchtend, und insofern ist die Gleichstellung beider Formserien ohne Zweifel berechtigt. Hingegen ist es nach den im vorigen mitgeteilten Erfahrungen ohne weiteres klar, daß die neu entstandenen Rubusformen schwerlich als Belege für einen Mutationsprozeß

¹⁾ Lidforss, B., Studier öfver Artbildningen inom släktet Rubus I. u. II. Arkiv för Botanik 4 (1905) u. 6 (1907).

im Sinne von de Vries verwertet werden können. Denn wenn auch bei der Entstehung neuer Rubusformen manches vorkommen mag, was sich vielleicht nicht ohne weiteres in den Rahmen der mendelistischen Spaltungsgesetze einzwängen läßt, so erscheint es andererseits höchst wahrscheinlich, daß die früher als echte Mutationen aufgefaßten Neubildungen eher Nachwirkungen einer einmal stattgefundenen Kreuzung darstellen. Für diese Auffassung spricht einerseits der Umstand, daß diejenigen Rubusarten, welche neue Typen hervorbringen können, offenbar ausgeprägte Heterozygoten sind, ferner die Tatsache, daß durch Kreuzung „guter“ Brombeerarten Bastarde entstehen, die durchaus fertil sind und eine frappante Ähnlichkeit mit anderen, seit lange bekannten Brombeerarten besitzen. Der übergroße Formenreichtum der jetzigen Rubusflora bietet unter solchen Umständen an sich kaum etwas Paradoxes dar; das Rätselhafte bleibt vielmehr die große Fruchtbarkeit auch solcher Bastarde, die durch Kreuzung morphologisch und systematisch einander fernstehender Arten entstanden sind, und aus deren chaotisch vielförmiger Nachkommenschaft gewisse Typen durch natürliche Auslese erhalten werden und sich im Laufe der Generationen zu relativ stabilen Arten herausbilden.
